

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Obor: Ekologická a evoluční biologie



Veronika Konečná

Endemity sudetských pohoří, s důrazem na kritický
taxon *Primula elatior* subsp. *corcontica*

Endemic plants of the Sudetes Mts., with emphasis on the
taxonomically controversial *Primula elatior* subsp. *corcontica*

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Jan Suda, Ph.D.

Praha, 2015

Poděkování:

Ráda bych poděkovala především svému školiteli Honzovi Sudovi za jeho cenné rady, vstřícnost, trpělivost a přátelský přístup. Děkuji také svému příteli za podporu a pomoc. Moje poděkování patří i přátelům, kteří mi pomáhali při dokončování práce. Můj velký dík patří rodičům za to, že mě podpořili ve studiu toho, co mě zajímá.

Prohlášení:

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

V Praze, 6. 5. 2015

Podpis

Abstrakt

Endemické druhy české květeny představují stále aktuální téma. Jejich efektivní studium je spojeno s porozuměním faktorům a procesům, které je ovlivňují. Ve střední Evropě jsou endemické druhy relativně vzácné, výjimku tvoří Alpy a Karpaty. Na území České republiky jsou vázány především na subalpínský (alpínský) stupeň, tedy na území Vysokých Sudet. Většina českých endemitů představuje evolučně mladé taxony, které ještě nejsou dostatečně diferencovány. Z tohoto důvodu je jejich taxonomické zhodnocení obtížné. Endemity Vysokých Sudet pochází pravděpodobně z holocénu. Výjimku tvoří apomiktické taxony, např. druhy rodu *Hieracium*, které pravděpodobně vznikly dříve než v holocénu. Vznik většiny sudetských endemitů umožnila geografická izolace malých populací, které byly ponechány samovolnému vývoji. Tento typ alopatrické speciace se nazývá peripatrická. Peripatrická speciace je nejspíše zodpovědná i za vznik taxonomicky sporného endemita *Primula elatior* subsp. *corcontica*, který je poddruhem značně variabilní *P. elatior*. Na území České republiky se vyskytují tři poddruhy *P. elatior* – subsp. *corcontica*, subsp. *elatior* a subsp. *tatrensis*. Tyto poddruhy se odlišují morfologií listů a rozšířením. *Primula elatior* subsp. *corcontica* byla popsána na základě alopatrického výskytu a morfologické charakteristiky. Zda skutečně představuje samostatnou vývojovou linii, by měly prokázat až moderní morfometrické a molekulární metody.

Klíčové pojmy: endemismus, speciace, *Primula elatior*, Vysoké Sudety, evoluční historie

Abstract

The endemic species of the Czech Republic still present a hot topic. Effective research of this topic means understanding of factors which create and influence endemism. With the exception of the Alps and the Carpathians, endemics are relatively very rare in Central Europe. In the Czech Republic they are concentrated mainly in subalpine (alpine) areas in the High Sudetes. Majority of the Czech endemics is of relatively recent origin. They have not well differentiated yet and so it is difficult to taxonomically evaluate them. Endemics of the High Sudetes have probably originated in Holocene with the exception of apomicts, e.g. species of genus *Hieracium*, which have likely originated even earlier. The origin of most of the Sudetes endemics was possible due to geographic isolation of small populations called peripatric speciation. Peripatric speciation is probably responsible for the origin of taxonomically uncertain endemic species *Primula elatior* subsp. *corcontica*, which is a subspecies of highly variable *P. elatior*. In the Czech Republic occur three subspecies of *P. elatior* – subsp. *corcontica*, subsp. *elatior* and subsp. *tatrensis*. These subspecies are differentiated in the morphology of leaves and in their distribution. The description of *P. elatior* subsp. *corcontica* was based on morphological characterization and allopatry. Modern morphometric and molecular methods should prove if it represents an evolutionary lineage or not.

Key words: endemism, speciation, *Primula elatior*, High Sudetes, evolutionary history

Obsah

1	Úvod	1
2	Rostlinný endemismus	2
2.1	Základní vymezení	2
2.2	Rozdělení endemitů.....	2
2.3	Rozložení endemismu na Zemi a faktory jej ovlivňující.....	3
2.4	Globální centra diverzity a endemismu na Zemi.....	4
3	Endemismus v české flóře	6
3.1	Základní vymezení	6
3.2	Změny v pojetí českých endemitů.....	6
3.3	Resumé seznamů českých endemitů.....	7
3.4	Evoluce endemitů.....	8
3.5	Výskyt endemitů v České republice.....	11
3.5.1	Vybrané příklady nehadcových endemitů nižších poloh.....	11
3.5.2	Vybrané příklady hadcových endemitů	12
3.5.3	Vybrané příklady endemitů Vysokých Sudet.....	13
4	Charakteristika rodu <i>Primula</i> L.	17
4.1	Taxonomické zařazení	17
4.2	Charakteristika	17
4.3	Vnitřní členění sekce <i>Primula</i>	17
4.4	Rozšíření sekce <i>Primula</i>	18
4.5	Zdroje variability.....	18
5	<i>Primula elatior</i> Hill	19
5.1	Popis druhu	19
5.2	Karyologie	19
5.3	Ekologie a fenologie	19
5.4	Vnitrodruhové členění.....	19
5.5	Rozšíření.....	20
5.6	Výskyt v ČR.....	21
5.7	Současný fylogenetický pohled.....	21
6	<i>Primula elatior</i> subsp. <i>corcontica</i> (Domin) Kovanda.....	22
6.1	Historie	22
6.2	Popis poddruhu	22
6.3	Karyologie	23
6.4	Ekologie a fenologie	23
6.5	Výskyt	23

6.6	Evoluce.....	24
6.7	Ohrožení a ochrana	24
7	Navazující diplomová práce.....	25
7.1	Otázky	25
7.2	Metody	25
7.2.1	Morfometrická analýza	25
7.2.2	Průtoková cytometrie	26
7.2.3	Molekulární analýzy	26
7.2.4	Experimentální kultivace ze semen	27
8	Závěr.....	27
9	Použitá literatura	28
10	Přílohy.....	35

1 Úvod

Bakalářská práce pojednává o rostlinném endemismu v české flóře se zasazením do světového kontextu. Jako endemity jsou označovány organismy jedinečné svým výskytem pro určitou geografickou oblast. Není proto divu, že se staly středem zájmu botanických výzkumů. Endemismus ovlivňuje řada abiotických i biotických faktorů (Kruckeberg & Rabinowitz, 1985; Hobohm et al., 2013). Důležitou roli hrály také klimatické změny v pleistocénu (Vetaas and Grytnes, 2002). Výše zmíněné faktory ovlivnily globální rozmístění endemismu, které je značně nerovnoměrné (Barthlott et al., 2007; Kier et al., 2009).

Nerovnoměrný je i výskyt endemitů v rámci České republiky, kde jsou často vázány na specifická stanoviště (Kaplan, 2012). Českými endemity se zabývala řada autorů. Publikované seznamy endemitů se lišily zejména kvůli odlišnému postoji k apomiktickým taxonům a zahrnutím či nezahrnutím subendemitů.

Vznik českých endemitů souvisí s klimatickými změnami během čtvrtohor a s nimi spojenou migrací druhů. Jejím následkem zůstaly na okraji areálů některých druhů izolované populace vystavené různým selekčním tlakům, které mohly vést ke speciaci nových taxonů. Tento typ alopatrické speciace se označuje jako peripatrická. I přes poměrně krátkou dobu izolace mohly vzniknout nové evoluční linie, a to díky omezené velikosti populací, která urychlila evoluční procesy (Hewitt, 1999; Stewart et al., 2010; Kaplan, 2012). V české flóře se vyskytují pouze neoendemity, tedy endemity pocházející ze čtvrtohor. Důležitou součástí speciace byla u některých endemitů hybridizace a polyploidizace.

Cílem této práce není podat kompletní výčet informací o všech českých endemitech. Je zaměřena především na pohlavně se rozmnožující taxony a endemity Vysokých Sudet. U vybraných endemitů jsou uvedena jejich stanoviště, evoluční předci, popřípadě zajímavosti a recentní poznatky. Zmíněny jsou také taxonomicky sporné endemity vyžadující další studium. Mezi ně patří i *Primula elatior* subsp. *corcontica*, která jako jedna z mála endemických druhů nebyla recentně studována.

Primula elatior subsp. *corcontica* je zasazena do kontextu variability rodu *Primula* sekce *Primula* a také variability komplexu *P. elatior*. Sekce *Primula* obsahuje šest druhů, přičemž tři z nich jsou kavkazské (Richards, 2002). U druhů této sekce lze pozorovat hybridizaci, výškovou diferenciaci, rozdílné ekologické nároky a konkrétně u *P. elatior* geografickou vikarianci. *Primula elatior* představuje morfologicky variabilní druh, zejména ve tvaru listové čepele a kalicha (Kovanda, 1992a). Na území ČR se vyskytují tři poddruhy – subsp. *corcontica*, subsp. *elatior* a subsp. *tatrensis* (Kovanda, 1992a). Mezi subsp. *elatior* a subsp. *tatrensis* existují četné přechodné morfotypy, naopak subsp. *corcontica* se vyznačuje alopatrickým výskytem, na jehož základě spolu s morfologickou charakteristikou byla popsána (Kovanda, 1997). V poslední kapitole jsou uvedeny otázky a metodika pro navazující diplomovou práci, jejímž hlavním cílem bude zjistit, zda krkonošské populace vykazují dostatečnou fenotypovou a genetickou diferenciaci od nominální subsp. *elatior*.

2 Rostlinný endemismus

2.1 Základní vymezení

Endemit je organismus jedinečný svým výskytem pro určitou geografickou oblast, ve které se vyvinul. Mimo tuto oblast se přirozeně nevyskytuje. Endemismus lze chápat na různých taxonomických úrovních, u rostlin od poddruhů či variet až po řády. Endemické taxony přitahovaly pozornost již v minulosti. Jako první definoval v biogeografickém kontextu *genres endémiques* – endemické taxony De Candolle (De Candolle, 1820).

2.2 Rozdělení endemitů

S nárůstem poznání endemitů se objevila různá kritéria pro jejich třídění. Základním kritériem je evoluční stáří, z pohledu klasifikace je také důležité zohlednění způsobu vzniku a velikosti areálu endemitů.

Podle evolučního stáří se dělí endemity na paleoendemity a neoendemity. Paleoendemity se označují jako regresivní či konzervativní a jejich vznik se datuje před začátek čtvrtohor. Neoendemity, evolučně mladé progresivní taxony, pocházejí ze čtvrtohor (Hendrych, 1981b).

Nepříznivé klimatické podmínky během glaciálů ve čtvrtohorách způsobily, že se na území České republiky vyskytují pouze neoendemity (Hadač, 1977; Kaplan, 2012). Nejbližší paleoendemity se ale nachází v sousedním Slovensku. Například Muránská planina v západní části Slovenského rudohorie je známá jako lokalita třetihorního paleoendemita *Daphne arbuscula*¹ (Hendrych, 1968).

Základní rozdělení rozšířili Favarger & Contandriopoulos (1961), kteří považovali za důležité zohlednit ploidii endemických rostlin. Jako paleoendemity klasifikovali pouze monotypické taxony. Rozlišili neoendemity na schizoendemity, patroendemity a apoendemity. Toto členění je založeno na způsobu vzniku, tedy na evolučním původu taxonů.

Schizoendemity jsou taxony stejného původu s totožným počtem chromozomů, u nichž došlo k vikarianci. Areál společného předka se rozpadl na izolované oblasti, v nichž probíhal nezávislý vývoj. Tento scénář je typický i pro české endemity vázané na Vysoké Sudety jako *Campanula bohémica*² (Kovanda, 1977; Suda and Kaplan, 2012).

Jako patroendemity se označují diploidní taxony, které umožnily vznik polyploidů s velkým areálem rozšíření (Favarger and Contandriopoulos, 1961). Mezi patroendemity patří např. slovenská *Festuca tatrae*, která dala vzniknout *F. amethystina* s areálem rozšíření v Alpách, střední Evropě a na Balkánském poloostrově (Markgraf-Dannenberg, 1980a; Šmarda, 2008).

Apoendemity představují opačný případ, jedná se o polyploidy s malým areálem rozšíření, jejichž diploidní předci mají široký areál rozšíření (Favarger and Contandriopoulos, 1961). Například

¹ Nomenklatura taxonů vyskytujících se mimo území České republiky byla sjednocena podle (<http://www.ipni.org> [30. 4. 2015], 2014).

² Nomenklatura taxonů vyskytujících se na území České republiky byla sjednocena podle (Danihelka et al., 2012).

evolučním předkem oktoploidní *Poa riphaea*, endemita Petrových kamenů v Hrubém Jeseníku, je pravděpodobně *P. laxa* – viz kapitola Endemity Vysokých Sudet (Hoták et al., 2013). Areál rozšíření *P. laxa* sahá od španělského pohoří Sierra Nevada přes Alpy, Karpaty až na jihozápad Bulharska (Conert, 1979; Markgraf-Dannenberg, 1980b).

Endemity se výrazně liší ve velikostech svých areálů. Stenoendemity jsou svým výskytem vázané na malý areál, zatímco euryendemity mají areál rozšíření větší. Hranice mezi těmito dvěma skupinami není ostrá, proto určení, zda se jedná o stenoendemit či euryendemit, závisí na subjektivním názoru hodnotitele. Například endemit jižních Karpat lze považovat za stenoendemit, naopak endemitní rostlinu celých Karpat označíme spíše za euryendemit. Příkladem stenoendemitní rostliny je *Cerastium alsinifolium*, druh vyskytující se pouze ve Slavkovském lese. Extrémním případem je výskyt taxonu pouze na jedné lokalitě, takovýto taxon se označuje jako monotopní. Naopak hojný *Fagus sylvatica* spolu s *Abies alba* lze považovat za euryendemity Evropy (Hendrych, 1981b; Suda and Kaplan, 2012).

2.3 Rozložení endemismu na Zemi a faktory jej ovlivňující

Na rozložení endemismu se podílí řada faktorů, přičemž mezi hlavní patří míra izolace a ekologické podmínky prostředí, zejména teplotní a vlhkostní parametry. Důležitým kritériem je i typ substrátu spolu s heterogenitou stanovišť. Na současném rozložení endemismu měl vliv i historický vývoj jednotlivých oblastí, který úzce souvisí se stabilitou klimatu. Nelze opomenout ani biotické faktory jako například interakce rostlin s různými opylovači (Krukeberg and Rabinowitz, 1985).

Za významné gradienty endemismu lze považovat šířkový a výškový gradient. Obecně množství endemitů směrem od tropických oblastí kolem rovníku k pólům klesá. S rostoucí nadmořskou výškou se podíl endemitů zvyšuje. Výškové rozmezí, v němž se vyskytuje největší počet endemitů, se ale u jednotlivých pohoří liší (Hobohm et al. 2013). Důležitou roli hraje délka vegetační sezóny a teplotní amplituda (Körner, 2000).

Na rozložení endemismu na Zemi má vliv i humidita, humidní oblasti často hostí více endemitů než oblasti aridní (Hobohm et al., 2013).

Důležitým faktorem je míra izolace. Ostrovy disponují vyšší mírou endemických druhů, ale zároveň nižší druhovou bohatostí. Centry endemismu jsou právě z důvodu geografické izolace, čím více jsou vzdáleny od pevniny, tím menší je šance druhové výměny. Sopečné ostrovy, jako například Havaj či Kanárské ostrovy, jsou ideálním prostředím pro adaptivní radiaci nových neoendemických linií, zatímco ostrovy, které byly součástí kontinentů, jako Nová Kaledonie či Madagaskar disponují jasně odlišitelnými paleoendemickými liniemi (Kier et al., 2009). Horské hřebeny jsou z hlediska izolace analogické k ostrovům. Izolované vrcholy hor, kde je mezi jednotlivými populacemi omezen genový tok, jsou ideálním prostředím pro speciální procesy spojené např. s polyploidizací. Glaciace ve čtvrtohorách, která postihla vysokohorské oblasti, měla vliv na stupeň jejich izolace, a tím i na míru

endemismu (Vetaas and Grytnes, 2002). Skalní výchozy v průběhu klimatických změn byly stabilnější než homogenní stanoviště, poskytovaly více možných útočišť.

Různorodost biotopů a prostorová heterogenita způsobená geomorfologickou členitostí přispívají k výskytu endemitů. Tato heterogenita může přispět ke speciaci nových endemických linií. Topograficky členitější terén je bohatší na endemity než uniformní plochy rozsáhlých nížin (Cowling and Lombard, 2002; Hobohm et al., 2013).

Klimatické a edafické podmínky jako abiotické faktory prostředí mají také vliv na endemismus. Lokální klimatické podmínky vytváří například jezera, lesy či skalní výchozy. Endemity se vyskytují zejména tam, kde se mikroklima odlišuje od převládajících klimatických podmínek. Endemické rostliny jsou často vázány na specifický typ substrátu, jako jsou hadce, vápence, sádrovce, alkalické půdy či půdy s obsahem těžkých kovů (Kruckeberg and Rabinowitz, 1985). I v naší flóře se nachází edafiční specialisté, a to rostliny vázané na hadce např. *Cerastium alsinifolium* a *Minuartia smejkalii* (Kolář and Vít, 2008).

Stabilita klimatu hraje důležitou roli z pohledu evoluce endemitů. Malé klimatické změny dokáží přežít i paleoendemity. Pleistocenní klimatické změny mají podíl na současném rozložení endemismu na Zemi. Výraznému kolísání teplot nebyly vystaveny tropické a subtropické oblasti (Jansson, 2003). Během interglaciálů v pleistocénu hrála důležitou roli refugia, která sloužila jako útočiště. Řada z nich se v Evropě nacházela v mediteránní oblasti, která nebyla postižena glaciací (Médail and Diadema, 2009).

Koevoluce opylovačů s endemity jako biotický faktor hraje svou roli při vzniku endemitů. Změny v morfologii květů vedou k reprodukční izolaci druhů. Tento biotický faktor se uplatňuje především v tropických oblastech, v české flóře nikoliv (Suda and Kaplan, 2012).

2.4 Globální centra diverzity a endemismu na Zemi

Globální centra diverzity cévnatých rostlin jsou na Zemi rozmístěna nerovnoměrně (Barthlott et al., 2007).

Tropické oblasti kolem rovníku jsou známé druhovou bohatostí, avšak ne všechny tropické oblasti jsou druhově bohatší než subtropické či temperátní. Mezi oblasti s nízkou druhovou diverzitou patří pouště a arktické oblasti. Pohoří, jsou obecně druhově bohatší než území, která je obklopují (Barthlott et al., 2007).

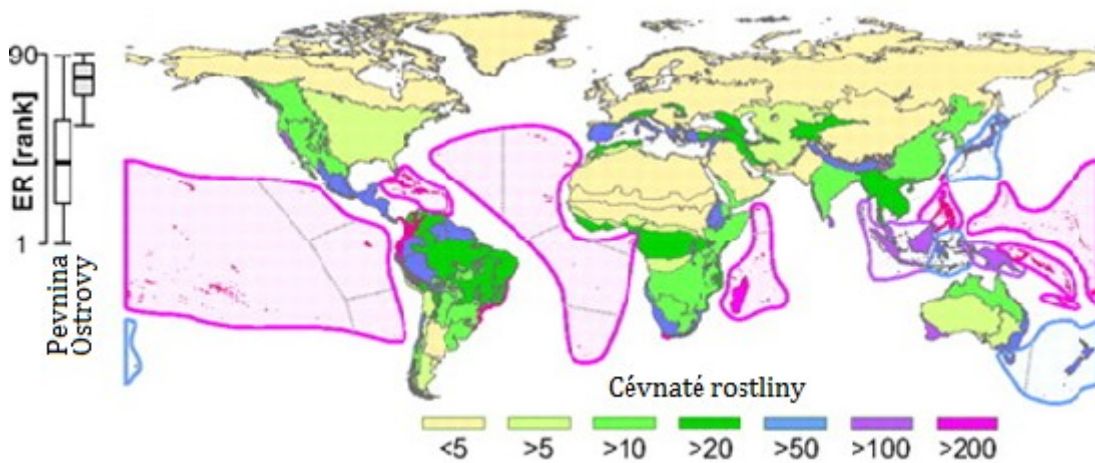
Za globální centra diverzity se považují ty oblasti, kde je druhová bohatost vyšší než 3 000 druhů/10 000 km². Takovýchto globálních center diverzity je pouze 20, přičemž většina z nich je situována do horských oblastí vlhkých tropů. Oblastí, které překonaly hranici 5 000 druhů/10 000 km² je pět: Costa Rica-Chocó, východní část tropických And, atlantické pobřeží Brazílie, severní část Bornea a Nová Guinea (Barthlott et al., 2007).

Kier et al. (2009) stanovili míru endemismu pro 90 biogeografických oblastí (s výjimkou Antarktidy) včetně ostrovů. Výpočet míry endemismu spočívá v tom, že každému druhu je přiřazena

stejná hodnota, která je rovnoměrně rozdělena do celého rozsahu výskytu daného druhu. Pokud 100% rozsahu výskytu druhu, tj. jeden ekvivalent rozsahu, spadá do určité biogeografické oblasti, pak je této oblasti připočítána celá hodnota. Součet podílů ekvivalentů rozsahu u všech druhů v rámci každé biogeografické oblasti odráží jak endemismus, tak i druhovou diverzitu. Při standardizaci ekvivalentů rozsahu na 10 000 km² byla míra endemismu na ostrovech 9,5 krát větší než na pevnině. Polovina z dvaceti oblastí s největší mírou endemismu byly ostrovy. Mezi dvě největší globální centra endemismu patří Nová Kaledonie a jihoafrické Kapsko.

Kapsko s mediteránním typem klimatu je obklopeno ze tří světových stran oceánem a na severu pouští. Souhra klimatických podmínek, geografické izolace, rychlé speciace a zároveň pomalé extinkce vysvětluje tamější vysokou míru endemismu (Linder, 2003).

Mezi centra endemismu v Evropě patří Pyrenejský poloostrov s pohořím Sierra Nevada, Balkánský poloostrov, Karpaty, Alpy a ostrovy ve Středomoří např. Kréta a Kypr (Bruchmann, 2011).



Obrázek č. 1: Globální centra endemismu na Zemi (Kier et al., 2009), upraveno.

Poznámka: ER = ekvivalent rozsahu na 10 000 km²

3 Endemismus v české flóře

3.1 Základní vymezení

Endemické druhy jsou ve střední Evropě relativně vzácné s výjimkou Alp a Karpat. To se týká i České republiky, kde chybí rozsáhlá vysokohorská pásma (Krahulec, 2006; Kaplan, 2012). Za relativně nízkou mírou endemismu v České republice (asi 2%) stojí pravděpodobně kromě polohy země i vegetační a klimatické změny způsobené glaciací. Z uvedeného důvodu se v české flóře vyskytují pouze neoendemy, které často nejsou morfologicky výrazně vyhraněné. Během čtvrtohor se Česká republika díky své pozici ve středu Evropy stala křižovatkou migračních cest. Naše flóra tak obsahuje téměř všechny evropské floristické elementy. Zastoupeny jsou alpské, arktické, boreální, stepní a další skupiny relictů. Některé relikty mají v českých pohořích jižní hranici svého rozšíření např. *Rubus chamaemorus*, druh s cirkumpolárním rozšířením, který se vyskytuje v Krkonoších (Holub et al., 1979; Kaplan, 2012).

Většina endemických taxonů se vyskytuje na alpských a subalpských stanovištích např. v trávnicích nad horní hranicí lesa, na skalách a v ledovcových karech. Nejvyšší koncentraci endemitů mají Krkonoše jako součást Vysokých Sudet, kterými se souhrnně označují Krkonoše, Hrubý Jeseník a Králický Sněžník (Hadač, 1977; Krahulec, 2006; Kaplan, 2012). Endemy pohraničních pohoří Krkonoš a Králického Sněžníku často svým výskytem překračují hranici do sousedního Polska. Pokud překračují hranici jen nepatrně (do 1 km) a mají většinu svých lokalit v České republice, označují se jako subendemy. Z hlediska jejich ochrany je ale praktičtější na ně pohlížet jako na ostatní, výhradně české endemy (Hadač, 1977; Kaplan, 2012). Kromě endemitů Vysokých Sudet se v České republice vyskytují i endemy vázané na specifická stanoviště nižších a středních poloh jako jsou teplomilné listnaté lesy, hadce, písčiny či slatinné louky (Kaplan, 2012). Většina endemitů je zařazena na Červený seznam cévnatých rostlin České republiky do kategorií kriticky ohrožené (C1) a silně ohrožené (C2) (Grulich, 2012).

3.2 Změny v pojetí českých endemitů

Díky dlouholetému výzkumu jsou znalosti o našich cévnatých rostlinách na velmi dobré úrovni. I přes tuto skutečnost se dosud publikované seznamy endemitů výrazně liší (Suda and Kaplan, 2012). Problém spočívá v taxonomickém hodnocení taxonů, kdy záleží na autorovi a jeho pohledu na druhový koncept. Taxonomické nadhodnocení má za následek vznik tzv. domnělých endemitů (Hendrych, 1981b; Krahulec, 2006). Výčet těchto domnělých endemitů uvedl Hadač (1977), v jeho seznamu se mimo jiné objevil dosud problematický taxon *Iris aphylla*, druhy rodu *Hieracium* a *Rubus*. Taxonomické zhodnocení evolučně mladých taxonů, jakými jsou naše endemy, je obtížné z důvodu jejich nedostatečné diferenciacce (Krahulec, 2006; Suda and Kaplan, 2012).

Suda & Kaplan (2012) uvedli několik taxonů, jejichž endemický statut musel být na základě recentních studií přehodnocen. Důvodem bylo zjištění výskytu v jiných částech Evropy (*Melampyrum*

bohemicum a *Symphytum bohemicum*), popis na základě jediné aberantní rostliny (*Coronilla moravica* a *Crepis mollis* subsp. *velenovskyi*), taxonomické neopodstatnění (*Dianthus lumnitzeri* subsp. *palaviensis*, *Iris aphylla* subsp. *fleberi* a subsp. *novakii*), hybrid vzniklý introgresí (*Aconitum plicatum* subsp. *sudeticum*) nebo neustálený hybridogenní druh (*Sorbus hardeggensis*).

Jednou z nejvíce diskutovaných skupin mezi endemity jsou apomiktické rostliny. Apomixie je způsob nepohlavního rozmnožování rostlin, kdy nedochází ke splynutí pohlavních buněk a semena jsou geneticky totožná s mateřskou rostlinou. V přírodě se vyskytují také fakultativní apomikty, kteří jsou schopni pohlavního i nepohlavního rozmnožování (Hand and Koltunow, 2014). Mezi fakultativní apomikty patří zástupci rodu *Rubus*, *Hieracium* subg. *Hieracium*, *Taraxacum* sect. *Palustria* a sect. *Alpestris*. Apomiktické rody *Sorbus* a *Hieracium* patří mezi taxony s největším počtem endemických druhů (Kaplan, 2012). Srovnání taxonomické hodnoty drobných apomiktických druhů – mikrospecií – s ostatními endemickými druhy je problematické. V některých seznamech endemitů byly apomiktické druhy zcela opomenuty (např. Hendrych 1981), naopak v jiných seznamech svým počtem výrazně převýšily ostatní endemické taxony (např. Hadač 1977).

V současnosti se za taxonomicky sporné endemity vyžadující další studium považují *Cortusa matthioli* subsp. *moravica*, *Dactylorhiza carpatica*, *Euphrasia corcontica*, *Potentilla psammophila*, a *Primula elatior* subsp. *corcontica* (Suda and Kaplan, 2012). *Cortusa matthioli* subsp. *moravica* roste pouze na jediné lokalitě v propasti Macocha v Moravské krasu, přičemž hlavní rozlišovací znaky (tenké listy a olýsávající řapíky) se nevyskytují u všech rostlin v populaci (Gerža, 2009). *Potentilla psammophila*, apomiktický druh, kdysi rostoucí na otevřených písčitých borech je blízce příbuzná *P. lindackeri*. Jedná se o druh známý pouze z herbářových položek, který od roku 1923 nebyl nalezen (Soják, 2009). *Dactylorhiza carpatica* je taxon pravděpodobně hybridogenního původu s výskytem pouze na jediné lokalitě u obce Březová v Bílých Karpatech (Kubát, 2010). *Euphrasia corcontica* je příkladem pravděpodobně vyhynulého endemického druhu, který byl popsán pouze na základě herbářové položky, poslední doklad tohoto druhu pochází z 90. let 19. století (Smejkal and Dvořáková, 2000; Krahulec, 2006). Dalším příkladem vyhynulého endemita je i *Hieracium purkynei*, jehož populace pravděpodobně vysbírali čeští a němečtí botanici (Suda and Kaplan, 2012). Kritickému taxonu *Primula elatior* subsp. *corcontica* se budu věnovat v samostatné kapitole.

3.3 Resumé seznamů českých endemitů

Resumé vybraných seznamů českých endemitů uvádí Příloha č. 1. V následujícím textu je představen výčet hlavních prací.

Již od konce 19. století se objevovaly pokusy o sestavení seznamu českých endemitů. Prvním autorem, který zmínil endemické rostliny Čech byl Ladislav Josef Čelakovský (Hendrych, 1981b; Gerža, 2009). Prvotní seznamy nebyly úplné nebo byly omezené na konkrétní oblast, např. Šourek (1969) se zaměřil pouze na krkonošské endemity, a to převážně z rodu *Hieracium*. První kritický seznam endemitů a subendemitů sepsal až Hadač (1977), řada endemitů z jeho seznamu byla však po

přehodnocení jejich taxonomie či výskytu vyřazena (Kaplan, 2012). Brzy následoval další seznam (Holub et al. 1979). V něm byly mezi endemické taxony zařazeny i ty, které mají centrum rozšíření v někdejší ČSR, avšak hranice území více či méně přesahovaly. Mezi endemity s výrazným přesahem zájmového území byly zařazeny mimo jiné endemity panonské nížiny – *Artemisia pancicii* a *Dianthus pontederæ* (Holub et al., 1979). Zajímavá je skupina „kritických endemitů“, do které autoři zařadili druhy problematické z taxonomického hlediska a druhy vyžadující další studium. Hendrych (1981a, 1981b) publikoval seznamy čítající pouze šest českých endemitů, apomiktické druhy rodu *Hieracium*, *Alchemilla*, komplex *Ranunculus auricomus* a také druhy rodu *Sorbus* nebyly na tyto seznamy zařazeny (s výjimkou *Sorbus sudetica*). Hadač (1983) se ve své další práci zaměřil na krkonošské endemity, v tomto výčtu endemitů došlo k drobným změnám oproti jeho seznamu z roku 1977. Krahulec (2006) zpracoval také seznam krkonošských endemitů a poskytl i srovnání s již zmiňovanými seznamy od Holuba et al. (1979) a Hadače (1977, 1983). Poměrně nedávno Gerža (2009) publikoval seznam endemitů včetně nově popsaných taxonů a také taxonů, jejichž endemické postavení je sporné. Výčet endemitů rozdělil na taxony s pohlavním rozmnožováním a na apomiktické taxony (zástupci rodů *Alchemilla*, *Hieracium*, *Rubus*, *Sorbus* a *Taraxacum*). Následoval seznam endemitů a subendemitů od Kaplana (2012) včetně apomiktů, chybí v něm ale apomiktický komplex *Ranunculus auricomus*, k němuž není v současnosti dostupná taxonomická revize. Pro každý taxon je v celkovém výčtu uvedeno jeho rozšíření, biotop a příslušná literatura.

Jednotlivé seznamy se liší počty endemitů převážně z důvodu odlišného postoje autorů k apomiktickým taxonům a zahrnutím či nezahrnutím subendemitů. Dle Kaplan (2012) je na endemity nejbohatší skupinou v české květeně apomiktický rod *Hieracium*, který zahrnuje 25 druhů a poddruhů.

3.4 Evoluce endemitů

Vznik českých endemitů souvisí s klimatickými změnami během čtvrtohor. Během tohoto období docházelo k výrazným změnám klimatu a georeliéfu. Pro pleistocén bylo charakteristické střídání glaciálů a interglaciálů.

Střední Evropa se v pleistocénu nacházela v oblasti ovlivňované kontinentálním ledovcem, který pokrýval severní Evropu, a horským ledovcem v Alpách, převládala zde tundrová vegetace (Hewitt, 1996, 1999). Kontinentální ledovec se během elsterského a sálského glaciálu dostal až na severní hranici Čech, do Slezska a Moravské brány (Ložek, 1973). V Krkonoších a Hrubém Jeseníku vznikly v pleistocénu lokální horské ledovce, ty pak vymodelovaly ledovcové kary, které jsou dnes považovány za botanicky cenné lokality.

Během pleistocénu a v následujícím holocénu docházelo k migracím druhů ze severu Evropy směrem na jih, kde panovaly příhodnější klimatické podmínky a druhy tam našly vhodná útočiště – refugia. Hlavní refugia se nacházela na Iberském, Apeninském a Balkánském poloostrově. Horské druhy střední Evropy sestoupily do nižších nadmořských výšek. Po postglaciálním oteplení mohly druhy migrovat na svá dnešní stanoviště, na cestě ale musely překonávat bariéry jako pohoří či vodní

plochy (Hewitt, 1996, 1999; Stewart et al., 2010). U některých druhů zůstaly na okraji refugií malé izolované populace vystavené různým selekčním tlakům, které mohly vést ke speciaci nových taxonů. Doba jejich izolace je poměrně krátká (od konce poslední doby ledové uplynulo asi 11 600 let), ale omezená velikost populací urychlila evoluční procesy (Hewitt, 1999; Stewart et al., 2010; Kaplan, 2012).

Speciace, při které dochází ke geografickému rozdělení populace, se nazývá alopatrická a je příkladem postupné speciace. Typem alopatrické speciace je speciace peripatrická, kdy je geograficky izolována jen malá část populace. Takto izolovaná populace se od mateřské liší ekologickými podmínkami a selekčními tlaky, což může vést k jejímu odlišení na genetické úrovni a k fenotypové diferenciaci. Důležitou součástí speciace je reprodukční izolace, ta se zvyšuje s rostoucí vzdáleností mezi populacemi, kdy klesá vliv genového toku (Coyne and Orr, 2004). Reprodukční izolaci umožňují reprodukční bariéry – vnější a vnitřní. Mezi vnější patří již zmiňovaná geografická izolace či izolace časová, vnitřní reprodukční bariéry se dělí na prezygotické a postzygotické, přičemž prezygotické reprodukční bariéry jsou obecně silnější než postzygotické (Flegr, 2005; Lowry et al., 2008).

Na genetickou diverzitu malých populací má vliv genetický drift (posun) a inbreeding (příbuzenské křížení). U malých populací je účinek genetického driftu větší než u velkých populací. Genetický drift spočívá v náhodných změnách ve frekvenci alel v populaci. V případě, že některá z alel dosáhne frekvence 100 %, dochází k její fixaci. Inbreeding zvyšuje homozygotitu uvnitř populací a vede k tzv. inbrední depresi, kdy roste riziko výskytu recesivních negativních mutací, které se projeví právě v homozygotním stavu (Ellstrand and Elam, 1993; Flegr, 2005).

Opak postupné speciace představuje saltační speciace, která má zpravidla charakter speciace sympatrické. Při sympatrické speciaci se formuje nový druh na území, kde se vyskytuje jeho přímý předek. Příkladem saltační speciace je polyploidizace (genomová multiplikace) a hybridizace (mezidruhové křížení) (Briggs and Walters, 2001). Polyploidie je stav, kdy se v somatických buňkách organismu nachází více než dvě úplné chromozomové sady. Odhaduje se, že speciace u 15 % krytosemenných rostlin a u 31 % kapradin byla spojena s polyploidizací (Wood et al., 2009). K úspěšné speciaci v důsledku polyploidizace přispívá fakt, že mezi diploidy a polyploidy často existuje reprodukční bariéra. Fenotypové odlišnosti a ekologická diferenciaci mezi oběma skupinami umožní koexistenci na stejném území. Polyploidizace je také proces, který napomáhá hybridizaci (Otto and Whitton, 2000).

Hybridizace, která spočívá v křížení dvou různých rodičovských taxonů, stojí také za vznikem řady endemických druhů. Takto vzniklí jedinci nejsou často životaschopní. Občas se ale vyskytnou vitální kříženci, kteří mohou mít odlišné fenotypové vlastnosti, vykazují odlišnou ekologii a fenologii, a postupně se tak diferencují v samostatný hybridogenní taxon. Mezi kříženci může opět dojít k hybridizaci, v přírodě dochází i ke zpětnému křížení s mateřskými druhy. Dalším způsobem vzniku nového druhu pomocí hybridizace je polyploidizace hybrida. Alopolyloid vzniká křížením dvou různých druhů, jeho genom zahrnuje tedy dvě odlišné chromozomové sady. Při meióze nedochází

k tvorbě tetraivalentů, ale vytváří se dvojnásobný počet bivalentů, alopolyploidie mohou být tedy plně fertily (Flegr, 2005; Soltis and Soltis, 2009).

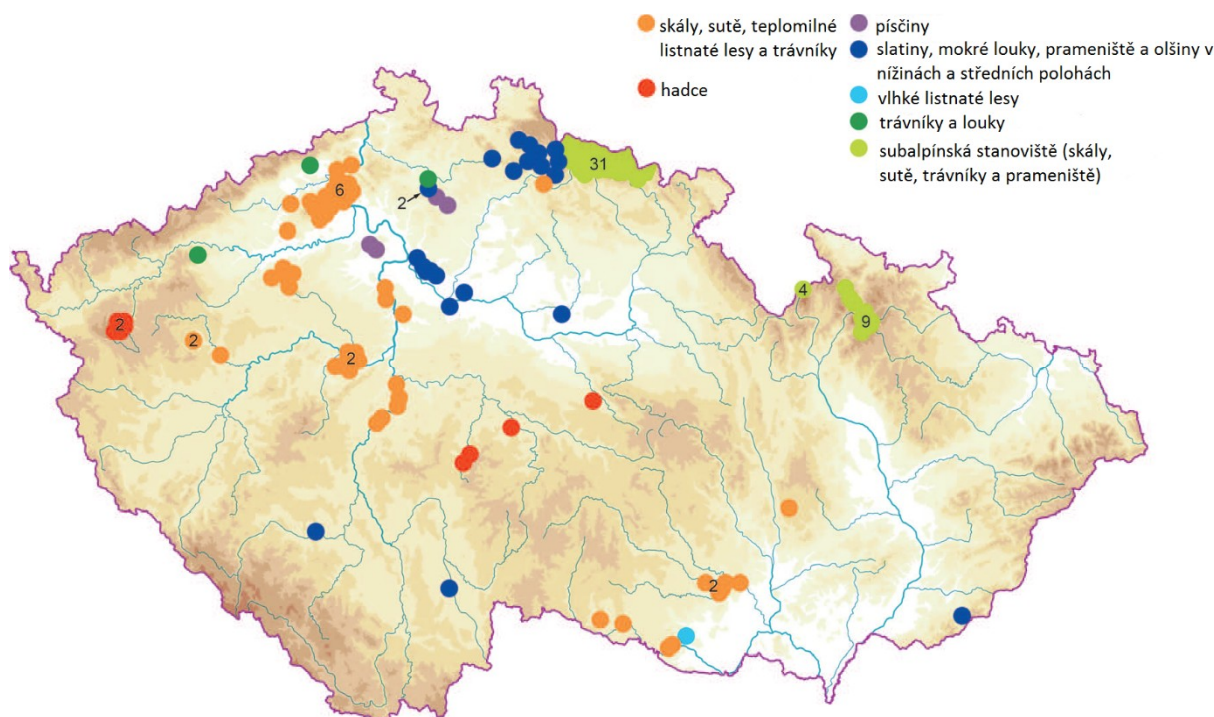
K hybridizaci může dojít i mezi geograficky oddělenými taxony, a to v důsledku klimatické změny. Během postglaciální druhové migrace napříč kontinentem docházelo ke styku příbuzných druhů. V důsledku hybridizace druhů mohly vzniknout hybridní zóny dlouhé až stovky kilometrů, táhnoucí se např. ze střední Evropy až na Skandinávský poloostrov (Hewitt, 1999).

Mezidruhová hybridizace hrála důležitou roli i při vzniku některých českých endemitů. Hybridogenní původ má např. krkonošský endemit Velké Kotelní jámy *Carex derelicta*, jehož vznik lze vysvětlit dvěma evolučními procesy – geografickou izolací a mezidruhovou hybridizací. Důležitou roli hrála izolovaná reliktní populace *C. scandinavica*, druhu severozápadní Evropy, nebo jí příbuzného druhu, u kterého došlo k hybridizaci pravděpodobně s *C. demissa* (Štěpánková, 2008). *Dactylorhiza bohemica* a *D. carpatica* mají také hybridogenní původ. Patří do komplikovaného evropského polyploidního komplexu rodu *Dactylorhiza*, u kterého se vyskytuje vysoká četnost mezidruhové hybridizace a zpětného křížení s rodičovskými druhy (Pillon et al., 2007). Hybridogenním původem se vyznačuje i *Euphrasia corcontica*, druh který v České republice vyhynul. Tento taxon je na základě současných poznatků produktem hybridizace *E. micrantha* a *E. minima* (Smejkal and Dvořáková, 2000). Ke kontaktu těchto druhů došlo pravděpodobně během posledního glaciálu nebo v časném holocénu. *E. minima*, alpský druh, stále přežívá v podobě reliktní populace na polské straně Krkonoš (Posz, 2010).

Hybridizace v kombinaci s polyploidizací mohly vést u některých taxonů ke změně způsobu rozmnožování, konkrétně k přechodu od pohlavního rozmnožování k apomixii, která mohla zároveň přispět ke stabilizaci genotypů hybridních druhů (Kearney, 2005). Typickým příkladem takového jevu je rod *Sorbus* zahrnující řadu českých endemitů, mj. vysokohorský endemit Krkonoš *Sorbus sudetica*. Vznik tohoto fakultativního apomikta umožnila hybridizace mezi *S. chamaemespilus* a *S. aria* agg. (Nelson-Jones et al., 2002). Ani jeden rodičovský druh se dnes v oreofytiku Krkonoš již nevyskytuje. Nejrozšířenějším hybridogenním druhem z rodu *Sorbus* je v České republice *S. bohemica* vyskytující se v Českém Středohoří, jeho předky jsou *S. danubialis* a *S. torminalis* (Kovanda, 1961; Lepší et al., 2009). Nedávná hybridizace spojená s apomixií se ukázala jako klíčový mechanismus speciace i u dalších rodů jako jsou *Alchemilla*, *Hieracium*, *Rubus* a *Taraxacum*. Kvůli komplikované evoluční historii je obtížné určit jejich rodičovské druhy, přičemž u endemitů z rodu *Alchemilla* již možná vyhynuly. Diploidní pohlavně se rozmnožující předci endemických druhů z rodu *Hieracium* a *Taraxacum* se vyskytují ve východních Karpatech nebo v jižní Evropě (Kaplan, 2012). Během glaciálů v pleistocénu se pravděpodobně vyskytovali v nižších nadmořských výškách. Na konci posledního glaciálu (Weichselian/Würm) někteří z nich následovali ústup ledovce směrem na sever Evropy, zatímco jiní kolonizovali vyšší nadmořské výšky. Druhy rodu *Hieracium* a *T. alpestre* tak mohou reprezentovat evolučně staré linie, které pravděpodobně vznikly dříve než v holocénu (Krahulec, 2006).

3.5 Výskyt endemitů v České republice

Endemity jsou v České republice rozmístěny nerovnoměrně, což ukazuje Obrázek č. 2 (Kaplan, 2012). Nerovnoměrné rozmístění endemitů souvisí s jejich vazbou na specifická stanoviště, která poskytla vhodná útočiště světlomilným druhům. V zásadě můžeme vymežit tři skupiny endemitů, a to endemity nižších poloh rostoucí na nehadcových substrátech, hadcové endemity a endemity Vysokých Sudet. Endemitům Vysokých Sudet se budu věnovat podrobněji, jelikož právě tato skupina zahrnuje největší počet endemických druhů.



Obrázek č. 2: Mapa výskytu endemitů v ČR (Kaplan, 2012), upraveno.

3.5.1 Vybrané příklady nehadcových endemitů nižších poloh

Endemity nižších poloh se vyskytují na stanovištích se specifickými půdními podmínkami, jako jsou např. písčiny, slatinné louky, vápencové skály a pěnovecová prameniště. Rostou také na stanovištích s odlišným mikroklimatem např. na příkrých suťovitých či skalnatých svazích v údolích řek. Na svazích s rozvolněnou teplomilnou vegetací, často doubrav a habřin, roste 15 endemických druhů rodu *Sorbus* (M. Lepší, IV. 2015, ústní sdělení). Nejvíce zástupců se vyskytuje v Českém Středohoří, ostatní pak v Českém Krasu a v příkrých údolích řek (Kovanda, 1992b). Součástí teplomilné vegetace na skalách v zaříznutých údolích řek jsou také *Dianthus moravicus* a *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii* (Kaplan, 2012). *Dianthus moravicus* se vyskytuje na jižní Moravě, přičemž nelze vyloučit výskyt v přilehlé části Rakouska (Kovanda, 1990). *Saxifraga rosacea* subsp. *steinmannii* roste v údolí Labe jižně od Ústí nad Labem a v údolí Jizery u Semil (Hrouda and Šourková, 1992). Další endemický *Dianthus* – *D. arenarius* subsp. *bohemicus* je psamofyt, tedy rostlina vázaná na písčiny.

Vyskytuje se pouze v NPP Kleneč u Roudnice nad Labem a díky záchrannému programu se populace tohoto ohroženého druhu rozrůstá (Kalůsková et al., 2010). Příkladem dalšího psamofytního druhu je již zmiňovaný taxonomicky sporný druh *Potentilla psammophila*. *Pinguicula vulgaris* subsp. *bohemica* je naopak endemit vyskytující se na vlhkých slatinných loukách mezi Jestřebím a Starými Splaty (Kaplan, 2012). Jedná se také o sporný taxon, a to z hlediska počtu chromozomů, v nichž se podle některých autorů shoduje s tetraploidním poddruhem *P. vulgaris* subsp. *vulgaris* ($2n=64$), jiní autoři ho považují za diploidní poddruh ($2n=32$) (Casper and Stimper, 2009). Cytometrické analýzy obsahu jaderné DNA však karyologickou diferenciací mezi těmito poddruhy nepotvrdily (Válová, 2010; Suda & Kaplan, 2012). Na stejné lokalitě jako předchozí druh se vyskytuje i *Dactylorhiza bohemica*. U zrodu tohoto druhu stály pravděpodobně tři středoevropské druhy – *D. incarnata*, *D. majalis* a *D. maculata* agg., které se dosud na lokalitě vyskytují. Lokalita Jestřebského blata představovala významné postglaciální refugium chladnomilné a mokřadní flóry. Ještě na začátku 20. století (do vybudování rybníků) byla nejrozsáhlejším slatinným komplexem Dokeské pánve (Businský, 1989). Příbuzný druh *D. carpatica* je znám pouze z jedné lokality – pěnovcového prameniště u obce Březová (Kubát, 2010). Zajímavým endemickým poddruhem popsáným až v roce 2010 je *Scilla bifolia* subsp. *rara*, která se vyskytuje pouze na jediné lokalitě ve vlhkém opadavém lese na jihozápadě Moravy na Znojemsku (Trávníček, 2010).

3.5.2 Vybrané příklady hadcových endemitů

Hadec (serpentinit) je typ metamorfované horniny se specifickým chemickým složením. Rostliny rostoucí na hadcích se musejí vyrovnat s vysokým podílem hořčíku a nízkým poměrem vápníku:hořčíku, dále s nízkým obsahem dusíku a fosforu či vysokým podílem těžkých kovů (chromu, kobaltu, manganu a niklu). Důležitým faktorem jsou také fyzikální vlastnosti hadců jako náchylnost k erozi, schopnost akumulovat teplo a výrazná propustnost vody (Kazakou et al., 2008). Mezi nejvýznamnější hadcové endemity ČR patří *Cerastium alsinifolium*, *Minuartia smejkalii* a *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola*. *Cerastium alsinifolium* se vyskytuje ve Slavkovském lese v okolí obcí Prameny, Sítiny a Mnichov (Kaplan, 2012). Za jeho vznikem stojí pravděpodobně některý druh z okruhu *C. alpinum*, který jako ostatní alpské druhy během posledního glaciálu nebo na počátku holocénu sestoupil do nižších poloh a některé z jeho reliktních populací našly útočiště ve Slavkovském lese. Díky specifickým edafickým podmínkám a omezené velikosti populace mohl postupně vzniknout nový druh (Novák, 1960). *Cerastium alsinifolium* se vyskytuje spíše poblíž pramenišť a lesních cest, vzácně na hadcových skalkách, kde roste i *C. arvense*. Sympatrický výskyt těchto druhů vedl k mezidruhovému hybridizaci, jejíž četnost se dá objasnit např. pomocí analýzy jaderné DNA. Nedávná studie (Vít et al. 2014) ukázala, že se oba sympatricky rostoucí druhy liší ve velikosti jaderného genomu, i když mají stejný počet chromozómů. Kříženci mají zcela jiné ekologické optimum než *C. alsinifolium*, vyskytují se na otevřených hadcových skalkách, zatímco *C. alsinifolium* obývá vlhčí štěrbinu skal a stinná lesní stanoviště (Kolář & Vít, 2008; Kaplan, 2012; Vít et al., 2014). Další hadcový

endemit *Minuartia smejkalii* osidluje skalní výchozy, štěrbinu a otevřené hadcové bory v okolí Hrnčírů a Dolnokralovických hadců v jihovýchodních Čechách, na ostatních lokalitách v důsledku nevhodného lesního hospodářství vyhynula. Vznik tohoto druhu je analogický k *C. alsinifolium*, předkem *M. smejkalii* byl také alpský druh, a to *M. gerardii* (Dvořáková, 1990; Kolář & Vít, 2008; Kaplan, 2012). *Knautia arvensis* subsp. *serpentinicola* se vyskytuje na několika lokalitách v Čechách a v sousedním Bavorsku. Jedná se o reliktní populace, v okolí těchto lokalit převažují tetraploidi *Knautia arvensis* (Kaplan, 1998; Kolář et al., 2009). Na základě výrazné genetické, cytologické, ekologické a částečně též morfologické diference bude tento dosud platně nepopsaný taxon rozlišen na druhové úrovni jako *Knautia serpentinicola* (J. Suda, IV. 2015, ústní sdělení).

3.5.3 Vybrané příklady endemitů Vysokých Sudet

Vysoké Sudety zahrnují tři pohoří při severní hranici České republiky – Krkonoše, Hrubý Jeseník a Králický Sněžník. Oproti ostatním příhraničním pohořím se vyznačují větším druhovým bohatstvím, výskytem arkticko-alpínských a primárně nížinných typů takřka vedle sebe a zejména výskytem endemických druhů (Jeník, 1961). Nejvíce endemitů se vyskytuje právě ve Vysokých Sudetech, a to v Krkonoších (Hadač, 1977; Krahulec, 2006; Kaplan, 2012). Počítáme-li i subendemity, je na Vysoké Sudety vázáno 44 endemických rostlin (Kaplan, 2012). To je pravděpodobně způsobeno vysokou nadmořskou výškou, která souvisí s největší rozlohou subalpínských stanovišť, a ledovcovými kary (Jeník, 1998; Kaplan, 2012). Na floristické složení dané oblasti má kromě nadmořské výšky vliv hlavně historie území (Hadač, 1983). Evolučně nejbližší druhy většiny sudetským endemitům se vyskytují v alpské potažmo subarktické oblasti.

Doby ledové v průběhu pleistocénu výrazně proměnily tvář Vysokých Sudet. Stopy po ledovcích jsou dodnes zachované v podobě vyhloubených ledovcových území – karů, v Krkonoších označovaných jako jámy. Mezi nejznámější patří Sněžné a Kotelní jámy, Labská a Úpská jáma, v Hrubém Jeseníku pak Velká a Malá kotlina (Dostál, 1954; Jeník, 1961). Kary poskytují tamější vegetaci specifické ekologické podmínky, díky kterým se v nich vyskytují i nížinné prvky. Jeník (1961) postuloval teorii anemo-orografických systémů. Každý takovýto systém má tři hlavní části: vodící návětrné údolí, zrychlující vrcholovou část a turbulentní závětrný prostor. A právě v poslední části tohoto systému se nachází nejcennější botanické lokality.

V refugích nad horní hranicí lesa, na skalnatých vrcholcích hor a ve výše zmiňovaných ledovcových karech, kde se nachází i lavinové svahy, mohly během holocénu přežít izolované populace druhů, a uniknout tak zalesnění. Na těchto stanovištích se dnes nachází nejvíce endemitů, ale existují i výjimky jako např. *Campanula bohemica*, která druhotně roste i v okolí horských chat na člověkem ovlivněných stanovištích (Krahulec, 2006; Kaplan, 2012).

Králický Sněžník se liší od Krkonoš a Hrubého Jeseníku v rozloze subalpínských stanovišť, má pouze nevýrazný ledovcový kar a velmi nízkou frekvenci padajících lavin. Anemo-orografický systém zde není dobře vyvinut, vítr je směrem k hlavnímu vrcholu usměrňován z několika stran. Sníh se

nemůže hromadit na jednom místě, a proto se nevytvářejí pravidelné laviny, které by redukovaly lesní porost a přenášely zvětralý půdní materiál (Krahulec, 1990). Králický Sněžník má svůj endemický druh *Hieracium nivimontis*, který patří do okruhu *H. nigrescens* (Chrtek, 1995b). Dva endemické druhy *H. schustleri* a *H. uechtrizianum* sdílí s Krkonošemi, další endemit *H. chrysostyloides* roste kromě Králického Sněžníku také v Hrubém Jeseníku (Kaplan, 2012).

V Hrubém Jeseníku je nejvíce endemitů soustředěno do dvou ledovcových karů (převážně do Velké kotliny) a na skalnatý vrchol Petrových kamenů, kde rostou dva endemity. Výhradně na tuto část Vysokých Sudet je vázáno pět endemitů (Kaplan, 2012) – *Campanula gelida*, *Carlina biebersteinii* subsp. *sudetica*, *Dianthus carthusianorum* subsp. *sudeticus*, *Plantago atrata* subsp. *sudetica* a *Poa riphaea*. Další endemity *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* a *Hieracium chlorocephalum* se kromě Hrubého Jeseníku vyskytují i v Krkonoších. *H. chrysostyloides*, jak je uvedeno výše, roste v Hrubém Jeseníku i na Králickém Sněžníku (Kaplan, 2012).

Campanula gelida je stenoendemitní druh Petrových kamenů. Má pravděpodobně stejného evolučního předka jako krkonošský druh *C. bohemica*, oba druhy jsou příbuzné *C. scheuchzeri* rostoucí v Alpách a horách jižní Evropy. Během posledního glaciálu *C. scheuchzeri* zasahovala až do oblasti Sudet, po ústupu tohoto druhu však zůstaly v Krkonoším a Hrubém Jeseníku izolované populace, ze kterých se postupně diferencovaly dvě nové neoendemické linie. Jedná se tedy o schizoendemity (Hadač, 1977; Kovanda, 1977; Hendrych, 1981b). Evoluční předek dalšího endemického druhu *C. rotundifolia* subsp. *sudetica* naopak není typicky vysokohorský druh, ale rostlina, jejíž nominátní poddruh se vyskytuje v nížinách. Tento endemit roste na vrcholových skalách a sutích (Kovanda, 1977). Nížinného předka má pravděpodobně i *Carlina biebersteinii* subsp. *sudetica*, která patří do okruhu *C. biebersteinii*. V minulosti rostla v obou ledovcových karech Hrubého Jeseníku, dnes se však tento kriticky ohrožený druh vyskytuje jen v Malé kotlině na vlhkých skalnatých svazích (Kovanda, 2002; Kaplan, 2012). Jeho populace je ohrožována introdukovanými kamzíky, stejně jako populace následujícího druhu. *Dianthus carthusianorum* subsp. *sudeticus* se vyskytuje pouze ve Velké Kotlině, kde roste na slunných skalnatých svazích. Podle Kovandy (1980) má tento endemit nejbližší k var. *alpestris* z východních Alp, k níž vytváří i přechodné typy. Alpský taxon se mohl do východních Sudet dostat během některého z glaciálů. Dalším endemitem vázaným na Velkou kotlinu je *Plantago atrata* subsp. *sudetica*, který nejspíše vznikl opět v holocénu, kdy došlo k divergenci *P. atrata* v několik izolovaných poddruhů. Habituálně podobné rostliny se tak roztroušeně vyskytují i v jiných evropských pohořích např. v Alpách a Karpatech. Malá populace se nachází i ve Velké kotlině, kde roste na zatravněných kamenitých svazích (Chrtek, 1995a; Kaplan, 2012). *Poa riphaea* se vyskytuje nedaleko od Velké kotliny na již zmiňovaných Petrových kamenech. Její taxonomický koncept se v minulosti několikrát změnil. Zatímco někteří autoři řadili *P. riphaea* pod taxon *P. laxa*, jiní se přikláněli k tomu, že patří do komplexu *P. glauca* agg. (Hoták et al., 2013).

Poslední z trojice pohoří Vysokých Sudet – Krkonoše – jsou na endemity nejbohatší. Vyplývá to z největší rozlohy subalpínských stanovišť a z největšího počtu ledovcových karů, kde se endemické

taxony koncentrují (Hadač, 1977; Krahulec, 2006; Kaplan, 2012). V Tabulce č. 1 je mimo jiné uveden výběr ze seznamů krkonošských endemitů. I když se navzájem liší, v každém ze seznamů zaujímá největší počet endemitů rod *Hieracium*. To, že je podíl krkonošských endemitů tvořen z velké části rodem *Hieracium*, je způsobeno zřejmě tím, že se v Krkonoších udržel poměrně velký izolovaný ostrov subalpínské (alpínské) vegetace nepřetržitě od posledního glaciálu (Hadač, 1977, 1983). Různorodé stanovištní podmínky spolu s geografickou izolovaností napomohly genetické a fenotypové diferenciaci. V Krkonoších se vyskytuje 31 endemitů, z nichž 26 je omezeno pouze na toto pohoří. Výhradně na české straně hranice se jich vyskytuje šest – *Carex derelicta*, *Euphrasia corcontica*, *Hieracium purkynei*, *Knautia arvensis* subsp. *pseudolongifolia*, *Minuartia corcontica* a *Sorbus sudetica*. Do Polska okrajově zasahuje 20 endemitů – např. *Campanula bohemica*, *Pedicularis sudetica* subsp. *sudetica*, *Taraxacum alpestre* a 16 druhů a poddruhů rodu *Hieracium*. Další dva druhy *Hieracium* se vyskytují i na Králickém Sněžníku a jeden v Hrubém Jeseníku spolu s *Campanula rotundifolia* subsp. *sudetica* a *Galium sudeticum* (Kaplan, 2012).

Carex derelicta, *Knautia arvensis* subsp. *pseudolongifolia* a *Minuartia corcontica* patří mezi taxony, které v porovnání se *Sorbus sudetica*, *Campanula bohemica* či *Pedicularis sudetica* subsp. *sudetica* byly rozlišeny poměrně nedávno. Mezi taxonomicky sporné endemity Krkonoš se řadí *Euphrasia corcontica* a *Primula elatior* subsp. *corcontica*.

Galium sudeticum je tetraploidní druh, který byl podroben taxonomické revizi, při níž bylo zjištěno, že vlastní *G. sudeticum* se vyskytuje pouze v Krkonoších (údaje o výskytu v Hrubém Jeseníku se recentně nepodařily ověřit). Dříve byly za *G. sudeticum* považovány i hadcové populace ze západních Čech (Krahulcová & Štěpánková, 1998). Tyto populace se od krkonošských liší v ekologických nárocích a také v relativní velikosti genomu, kterou se blíží ke *G. valdepilosum*. Také z tohoto důvodu se dnes řadí západočeské hadcové populace právě ke *G. valdepilosum* (Kolář et al., 2014).

Knautia arvensis subsp. *pseudolongifolia* roste v subalpínském trávníku na vápencovém podkladu mezi Malou a Velkou Kotelní jámou, v současnosti je to jediná lokalita výskytu. Tato reliktní populace je pravděpodobně pozůstatkem diploidních populací *K. arvensis*. Jedná se o druh, který má současný areál rozšíření v nižších polohách, v období preboreálu a boreálu byl ve střední Evropě hojný. S rozšiřujícím se zalesněním byly ale populace s diploidními cytotypy vytlačeny tetraploidními do jižní části střední Evropy (Štěpánek, 1989; Kolář et al., 2009; Kaplan, 2012).

Minuartia corcontica se vyskytuje pouze na východním svahu Studniční hory, v Čertově zahrádce a Studniční rokli. Dříve byla uváděna pod názvem *M. gerardii* – druhu, z jehož reliktních populací se pravděpodobně diferencovala (Dvořáková, 1998).

Campanula bohemica se vyskytuje na člověkem ovlivněných stanovištích – pravidelně obhospodařovaných loukách, v okolí cest a horských chat, což je u endemického druhu nezvyklé, nezvyklý je také velký počet lokalit. Vzácně se vyskytuje i na polské straně Krkonoš (Krahulec, 2006; Kaplan, 2012). Možná mezidruhovná hybridizace s *C. rotundifolia* a následná eroze genofondu

C. bohémica se nepotvrdila. Smíšených populací, které se vyskytují s místech sympatrického výskytu obou druhů, je v Krkonoších velmi málo (Hanušová, 2014).

Pedicularis sudetica subsp. *sudetica* představuje unikátní reliktní populaci komplexu *P. sudetica*, který zahrnuje 7 – 9 taxonů s cirkumpolárním rozšířením. Největší diverzity tedy dosahuje v arktické a boreální zóně (Molau and Murray, 1996). Krkonošské enklávě jsou nejbližší populace na poloostrově Kola vzdálené asi 2300 km. *Pedicularis sudetica* subsp. *sudetica* roste v travnaté tundře, na okrajích rašelinišť, pramenišť, v okolí potoků, v ledovcových karech a na vlhkých skalách vrcholové části pohoří (Štursová & Kociánová, 2005; Krahulec, 2006). Tento endemit se chová jako klonální rostlina, je schopný vytvářet fragmenty oddenků už s vytvořenými meristémy pro nové růžice, které po přenosu na menší vzdálenosti vyraší. Vyznačuje se i dalším, u českých endemitů neobvyklým jevem, a to sice poloparazitismem (Štursová and Kociánová, 2005).

V dalších kapitolách mé práce se budu zabývat taxonomicky sporným endemitem *Primula elatior* subsp. *corcontica*, se zasazením do kontextu druhové variability v rámci okruhu *P. elatior* a základní charakteristikou rodu *Primula*.

4 Charakteristika rodu *Primula* L.³

4.1 Taxonomické zařazení

Oddělení: Magnoliophyta

Třída: Rosopsida

Řád: Ericales

Čeleď: Primulaceae

Podčeleď: Primuloideae

Rod: *Primula* L.

4.2 Charakteristika

Primula (prvosenka) zahrnuje kolem 500 rostlinných druhů v 37 sekcích, je tak největším rodem z čeledi Primulaceae (Richards, 2002; Trift et al., 2002; Schmidt-Lebuhn et al., 2012). Vývojovým centrem tohoto rodu je Střední Asie, konkrétně sino-himalájská oblast – území na pomezí Číny, Tibetu a Indie. Sekundárními vývojovými centry jsou Severní Amerika – 20 druhů sekce *Aleuritia* Duby a Evropa – 21 druhů sekce *Auricula* (Hill) Heer. Pohoří jako Kavkaz a Alpy byly kolonizovány už pravděpodobně během glaciálů v pleistocénu (Richards, 2002). *Primula* je svým výskytem vázána především na severní polokouli, výjimky tvoří etiopské lokality a *P. magellanica* Lehm. ze sekce *Aleuritia*, která se vyskytuje na jihu Jižní Ameriky (Richards, 2002; Guggisberg et al., 2006). V Evropě se vyskytují sekce *Aleuritia*, *Auricula* a *Primula* (Valentine and Kress, 1972). Poslední zmiňované se budu věnovat detailněji.

Sekce v rámci rodu *Primula* se odlišují: typem listové vernace (nadvinutá, podvinutá a složená), typem pylových zrn – synkolpátní (propojené apertury), kolporátní (tři apertury) a stephanokolpátní (více jak tři apertury v pylovém zrnu), základním chromozomovým číslem ($x = 12, 11, 10, 9$ a 8) a květní heterostylií či homostylií (Mast et al., 2001; Richards, 2002; Trift et al., 2002). Heterostylie se u rodu *Primula* vyskytuje ve formě distylie (dlouhočnělečný a krátkočnělečný morfortyp) a je doprovázená sporofytickou autoinkompatibilitou, která zamezuje samoopylení (Richards 2002; Mast et al., 2006).

Sekce *Primula* se vyznačuje podvinutou listovou vernací, stephanokolpátními pylovými zrny, základním chromozomovým číslem $x = 11$ a heterostylií (Richards, 2002).

4.3 Vnitřní členění sekce *Primula*

Sekce *Primula* zahrnuje šest druhů, z toho tři fialově kvetoucí kavkazské – *P. juliae* Kusnez., *P. megaseifolia* Boiss. a *P. renifolia* Volgunov. Další tři představují výhradně evropské druhy – *P. elatior* Hill., *P. veris* L. a *P. vulgaris* Huds. (Richards, 2002).

³ Autoři názvů taxonů byli uvedeni od této kapitoly.

4.4 Rozšíření sekce Primula

Areál sekce Primula se nachází v západní Eurasii - sahá od Sibíře přes Norsko až po pohoří Atlas. Druhy této sekce se vyskytují v temperátní a boreální zóně ve světlých lesích, na loukách a v horských habitatech. Centrum výskytu tří výše zmiňovaných fialovokvětých druhů se nachází v pohoří Kavkaz. Předchůdci této sekce byli pravděpodobně asijského původu (Richards, 2002).

4.5 Zdroje variability

Za hlavní zdroj variability v sekci Primula lze považovat recentní hybridizaci. Hybridizací se u *P. elatior*, *P. veris* a *P. vulgaris* zabýval např. Valentine, který pozoroval na místě styku populací těchto druhů jejich hybridy např. (Valentine, 1954). Ve Velké Británii byli ve smíšených populacích *P. elatior* a *P. vulgaris* pozorováni jejich morfologicky variabilní hybridy – *P. x digenea* A. Kern., kteří jsou schopni i zpětného křížení. Častým hybridem je ve Velké Británii i *P. x polyantha* Mill. (*P. veris* x *P. vulgaris*). Zatímco hybrid *P. elatior* a *P. veris* – *P. x media* Peterm. je spíše vzácný (Gurney et al. 2007). Na území České republiky by se měl tento hybrid také vyskytovat (Daníhelka et al., 2012). Jsou známí i hybridy *P. megaseifolia* a *P. vulgaris*, a také *P. juliae* a *P. elatior* (Richards, 2002). Mezi nejrozšířenější hybridy v Evropě patří *P. x digenea* (*P. elatior* x *P. vulgaris*) a *P. x tommasinii* Nyman (*P. veris* a *P. vulgaris*) (Valentine and Kress, 1972). Hybridizace se vyskytuje i u další evropské sekce – Auricula (Kadereit et al., 2011). U sekce Auricula a také Aleuritia se vyskytuje polyploidizace. Sekce Aleuritia představuje polyploidní komplex a předpokládá se její diferenciaci právě cestou duplikace genomu během pleistocénu (Theodoridis et al., 2013). U sekce Auricula se vyskytuje edafická specifita, jednotlivé druhy jsou vázány na různá podloží (Richards, 2002; Kadereit et al., 2011). U tří kavkazských druhů sekce Primula lze pozorovat výškovou diferenciaci a konkrétně u *P. megaseifolia* vazbu na určitý typ vegetace. *Primula elatior*, *P. veris* a *P. vulgaris* se liší ekologickými nároky na světlo a substrát (Richards, 2002). Dále se např. u druhu *P. elatior*, vyskytuje geografická vikariance, kdy se blízké příbuzné poddruhy často vyskytují v samostatných areálech, ale v podobných ekologických podmínkách. Jednotlivé poddruhy jsou tedy více či méně alopatrické. Právě *P. elatior*, která představuje morfologicky značně variabilní druh, se budu zabývat v následujících kapitolách.

5 *Primula elatior* Hill

5.1 Popis druhu

Jedná se o vytrvalou bylinu s přízemní růžicí listů a uzlovitým oddenkem. Má pětičetné květy, které vyrůstají v jednostranných převislých okolících na konci stvolů. Listy jsou podvinuté, měkké, svraskalé, (4-)5-15(-20) cm dlouhé a 2-7 cm široké. Čepel má široce vejčitou až vejčitě podlouhlou, na bázi je většinou náhle zúžená až srdčitá a její okraj je jednoduše nebo dvojitě zubatý. Svrchní strana listů může být pýřitá až lysá, spodní strana pak chlupatá až olysálá. Řapík je křídlatý, zubatý a vzácně ± celokrajný. Stvolý dosahují délky 6-20(-30) cm, jsou chlupaté až olysálé. Stopky květů jsou dlouhé 5-20 mm. Kalich je válcovitý, úzce zvonkovitý, zřídka baňkovitý, hranatý a ke kališní trubce ± přitisklý. Jeho délka se pohybuje v rozmezí (10-)12-14(-15) mm. Cípy kalicha jsou trojúhelníkovité, zašpičatělé a dosahují 1/3 až 1/2 délky kalicha. Korunní trubka je stejně dlouhá jako kalich nebo i delší. Její lem je plochý až mělce nálevkovitý, dlouhý (6-)7-9(-10) mm, sírově žluté barvy a při bázi má oranžovou skvrnu. Plodem je podlouhle vejcovitá tobolka, dlouhá 11-14 mm, která přesahuje délku kalicha. Semena jsou malých rozměrů – 1, 4-1,7 mm dlouhá, hnědá, nelepková, bradavičnatá a bez masíčka. Rozšiřují se anemochorně (Kovanda, 1992a).

Z výše uvedeného popisu vyplývá, že *P. elatior* je variabilní zejména ve tvaru listové čepele (její báze), v poměru šířky a délky listu, oděním listů, stvolů a ve tvaru kalicha.

5.2 Karyologie

Primula elatior je diploidní druh s počtem chromozomů $2n = 22$ (Goldblatt and Johnson, 1979).

5.3 Ekologie a fenologie

Primula elatior se vyskytuje od planárního stupně až do subalpínského. Roste v údolních a úvalových loukách, vlhkomilnějších společenstvech doubrav a na jejich okrajích, méně často se objevuje v suťových lesích a bučinách. Ve vyšších polohách v subalpínském až alpínském stupni je vázána zejména na horské louky, nivy a subtermofilní svahy. Roste na vlhkých, živných půdách mírně kyselé až neutrální reakce (Kovanda, 1992a).

Tento druh je adaptovaný na dlouhé chladné zimy a rychlé jarní oteplení. Obvykle kvete od března do poloviny května. Jedná o jednu z nejčasněji kvetoucích negeofytních evropských rostlin. Listové růžice přetrvávají až do podzimu (Taylor and Woodell, 2008).

5.4 Vnitrodruhové členění

Jednotlivé poddruhy *P. elatior* se od sebe odlišují převážně oděním listů, tvarem báze listové čepele a barvou (případně odstínem) květů. Taxonomické členění *P. elatior* se v průběhu času měnilo, zatímco Lüdi (1927) uvedl pouze dva podrody s řadou forem, Valentine & Kress (1972) ve Flora Europaea uvádí pět poddruhů: subsp. *elatior* (včetně var. *carpatica* (Gris & Schrenk) Nikolic a subsp.

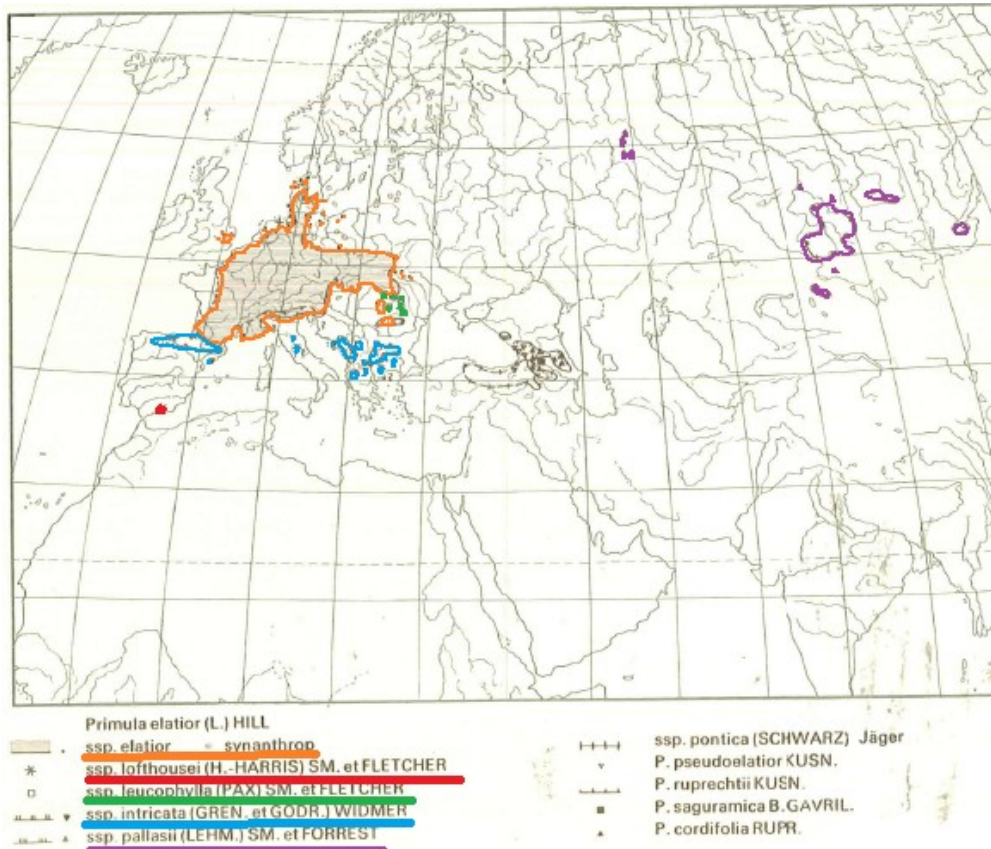
poloninensis (Domin) Dostál), subsp. *intricata* Gren & Gordon, subsp. *leucophylla* Pax, subsp. *lofthousei* Hesl.-Harrison a subsp. *pallasii* Lehm. Richards (2002) kromě předchozích poddruhů uvádí další tři, které mají areál v Asii nebo na hranici Evropy s Asií. Patří mezi ně subsp. *cordifolia* Rupr., subsp. *meyeri* Rupr. a subsp. *pseudoelator* Kusnez.

Zajímavým poddruhem je subsp. *meyeri*, který jako jediný má květy v odstínech modré až fialové.

Dle "The International Plant Names Index" (2014) subsp. *intricata*, subsp. *leucophylla*, subsp. *lofthousei*, subsp. *pallasii*, subsp. *cordifolia*, subsp. *meyeri* a subsp. *pseudoelator* představují samostatné druhy. V následujícím textu budou ale dle monografie (Richards, 2002) uváděny jako poddruhy *P. elator*.

5.5 Rozšíření

Primula elator má areál v západní, střední a částečně jižní Evropě. Na severu zasahuje do Dánska a dále východním směrem sahá až na Ukrajinu. Pouze ve východních Karpatech se vyskytuje *P. elator* subsp. *leucophylla*. V pohořích jižní Evropy roste *P. elator* subsp. *intricata*. V pohoří Sierra Nevada na jihu Španělska je rozšířená *P. elator* subsp. *lofthousei*. Až na Uralu a také ve střední a jihovýchodní Asii se vyskytuje *P. elator* subsp. *pallasii*. Vyskytuje se i v Turecku (Anatolie), severním Íránu, na Altaji a na východní Sibiři (některé arely nejsou na Obrázku č. 3 znázorněny). Na Kavkazu a v Arménii je rozšířená *P. elator* subsp. *cordifolia*. *Primula* subsp. *pseudoelator* se vyskytuje také na Kavkazu a na severovýchodě Turecka (Valentine & Kress, 1972; Meusel et al., 1978; Richards, 2002).

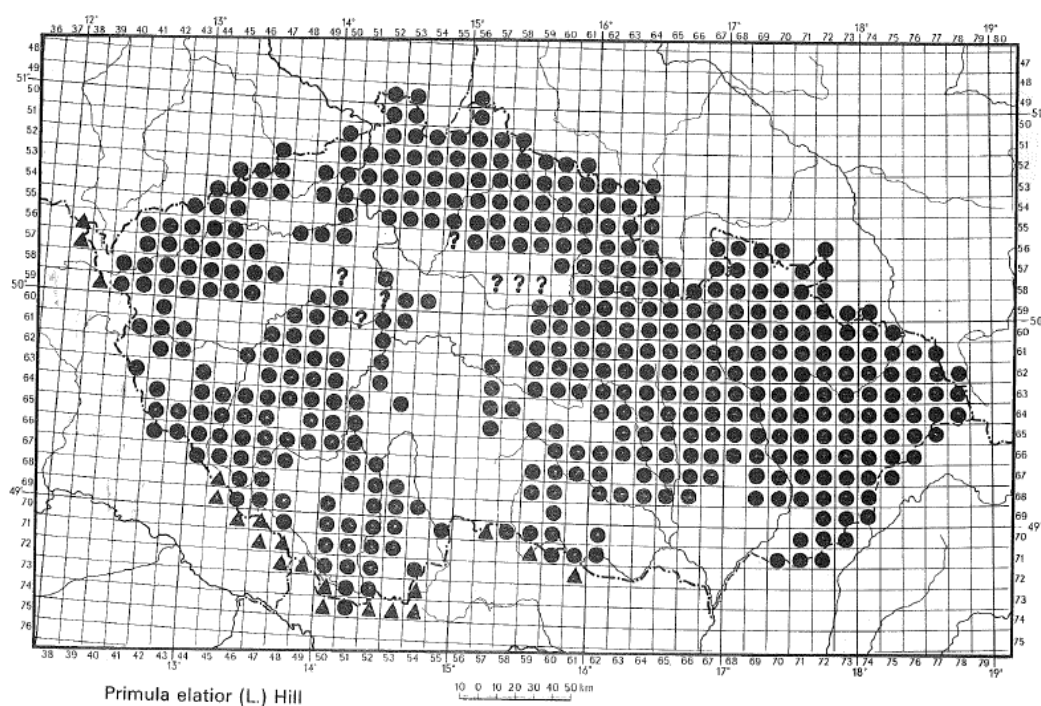


Obrázek č. 3: Areál rozšíření *Primula elator* (Meusel et al., 1978), upraveno.

Poznámka: *Primula elator* subsp. *pontica* již není součástí komplexu *P. elator*.

5.6 Výskyt v ČR

V České republice se vyskytují tři poddruhy *P. elatior* – subsp. *corcontica* (Domin) Kovanda, subsp. *elatior* a subsp. *tatrensis* (Domin) Soó. Nominátní poddruh subsp. *elatior* se vzácně vyskytuje v českém termofytiku, častější je na Moravě v Panonském termofytiku. V mezofytiku a oreofytiku je lokálně hojná, místy však chybí. Vyskytuje se tedy od nížin až do hor. Další poddruh subsp. *tatrensis* je vázán na suprakolinní až subalpínský stupeň Hrubého Jeseníku, Králického Sněžníku a Moravskoslezských Beskyd (Kovanda, 1992a). Poslednímu poddruhu subsp. *corcontica*, jakožto krkonošskému endemitu, je věnována následující kapitola.



Obrázek č. 4: Rozšíření *Primula elatior* na území ČR, převzato (Slavík, 1990).

5.7 Současný fylogenetický pohled

K fylogenetické rekonstrukci rodu *Primula* a vztahům mezi jednotlivými sekcemi bylo využito sekvenování nekódujících i kódujících úseků chloroplastové DNA (Mast et al., 2001, 2006). Kromě chloroplastové DNA byla sekvenována i jaderná DNA konkrétně úseky ITS (internal transcribed spacer) (Kovtonyuk and Goncharov, 2009). Zmíněné studie potvrdily izolovanost sekce *Primula* od ostatních, zároveň však pravděpodobně kvůli nízkému počtu analyzovaných druhů, ukázaly nízkou mezidruhovou diferenciaci (Mast et al., 2001, 2006; Kovtonyuk & Goncharov, 2009). Pouze variabilitou druhů sekce *Primula* se jako první zabývala studie Schmidt-Lebuhn et al. (2012), která opět použila sekvenování jaderných ITS úseků a nekódujících úseků chloroplastové DNA. Poddruhy *P. elatior* se ukázaly jako nejproblématictější a nejméně kohezivní. Příčinu lze hledat např. v ancestrálním polymorfismu či v nesprávném taxonomickém určení (Schmidt-Lebuhn et al., 2012).

6 *Primula elatior* subsp. *corcontica* (Domin) Kovanda

6.1 Historie

Primula elatior subsp. *corcontica*, krkonošský endemit, je součástí taxonomicky komplikovaného taxonu *P. elatior*. Varietami a formami nejen *P. elatior* (*P. inodorata*) se zabýval v první polovině 19. století Opiz (Opiz, 1839). Na jeho studie a také na studie Paxe navázal Domin. Paxovu monografii Primulaceae (Pax and Knuth, 1905), co se týče *P. elatior*, označil za málo kritickou a s malým počtem popsaných forem. Domin upozorňuje na problematiku herbářových položek, na kterých některé důležité znaky již nemusí být rozpoznatelné. Domin (1930) uvádí 13 variet, k některým z nich i formy. Mezi nimi popisuje i var. *corcontica* a uvádí její lokality v Krkonoších, včetně údolí Labe nad Vrchlabím (900 m), kde byla sbírána Krajinou a Sillingerem (1929) (Domin, 1930). Z této lokality byl stanoven nomenklatorický typ – lektotyp (Kovanda, 1997). Dostál (1989) uvádí var. *corcontica* pod subsp. *tatrensis*, Kovanda (1992b) naopak pod subsp. *elatior*. Kovanda (1997) tento taxon povýšil na poddruh *P. elatior* subsp. *corcontica* na základě morfologické charakteristiky a alopatrie. Některé rostliny ze subsp. *elatior* a subsp. *tatrensis* ze zkoumaných populací v Krkonoších, Hrubém Jeseníku a Králickém Sněžníku byly však v jeho studii morfologicky blízké k subsp. *corcontica* (Kovanda, 1997).

V seznamu endemitů (viz Příloha č. 1) se objevila u Šourka (1969), Krahulce (2006), Gerži (2009) a Kaplana (2012).

6.2 Popis poddruhu

Primula elatior subsp. *corcontica* se liší od dalších dvou poddruhů vyskytujících se na území ČR zejména okrajem čepele listu, tvarem báze listové čepele a tvarem řapíku listu. Další znaky jsou spíše doplňující jako např. tvar kalicha (Domin, 1930; Dostál, 1989; Kovanda, 1992a, 1997).

Kromě morfologických znaků lze najít odlišnosti v rozšíření poddruhů ve Vysokých Sudetech (Kovanda, 1997).

<i>Primula elatior</i>	západní Sudety	východní Sudety
taxony	subsp. <i>elatior</i> , subsp. <i>corcontica</i>	subsp. <i>elatior</i> , subsp. <i>tatrensis</i>
výskyt taxonů	alopatrický	sympatrický
přechodné morfotypy	vzácné	velmi časté

Tabulka č. 1: Porovnání odlišností v rozšíření *P. elatior* subsp. *corcontica*, subsp. *elatior* a subsp. *tatrensis* ve Vysokých Sudetech (Kovanda, 1997).

Poznámka: západní Sudety – Krkonoše, východní Sudety – Hrubý Jeseník a Králický Sněžník

<i>Primula elatior</i>	okraj čepele listu	tvár báze listové čepele	tvár řapíku listu	tvár kalicha
subsp. corcontica	jemně zubatý	uťatý až srdčitý	úzce křídlatý celokrajný	nezřetelně baňkovitý
subsp. elatior	± pravidelně zubatý	srdčitý, náhle zúžený, vzácně klínovitý	křídlatý, zubatý	válcovitý, úzce zvonkovitý až nezřetelně baňatý
subsp. tatrensis	nepřavidelně (v dolní části často dvojité) zubatý	klínovitý nebo náhle zúžený	široce zubatý křídlatý	± baňkovitý

Tabulka č. 2: Porovnání vybraných morfologických znaků *P. elatior* subsp. *corcontica*, subsp. *elatior* a subsp. *tatrensis* (Dostál, 1989; Kovanda, 1992a, 1997).

6.3 Karyologie

Primula elatior subsp. *corcontica* je diploidní poddruh s počtem chromozomů $2n = 22$ (Kovanda, 1997).

6.4 Ekologie a fenologie

Primula elatior subsp. *corcontica* se v současnosti vyskytuje v nadmořské výšce kolem 1220 až 1350 m, kde je součástí nižšího patra subalpínských trávníků společenstva *Calamagrostion arundinaceae*. Roste na svazích ledovcových karů s jihovýchodní orientací (Jeník, 1961; Kovanda, 1997). Tyto svahy disponují dostatkem vody po celou vegetační sezónu, vyjma období po intenzivních prudkých srážkách (Kovanda, 1997).

Tento poddruh začíná kvést v době, kdy se ve spodních částech karů ještě nachází sníh. Obvykle kvete na přelomu května a června, první květy se většinou neobjeví před 20. květnem. Kovanda v období let 1980 – 1996 pozoroval každý rok pouze dvě až šest kvetoucích rostlin. Většina rostlin tedy zůstává sterilních a vytváří pouze nové listy. Kvetoucí jedinci pak produkují pouze malé množství semen, nebo dokonce žádná nevytvářejí. To je pravděpodobně způsobeno nedostatkem opylovačů (Kovanda, 1997). Častý výskyt sterilních rostlin uvádí i Jeník (1961).

6.5 Výskyt

Domin (1930) uvádí výskyt v už zmíněném údolí Labe, dále ve Svobodě nad Úpou, ve vyšších polohách pak na čedičovém výchozu v Malé Sněžné jámě a na Studniční hoře. Výskyt v nižších polohách se však zdá být nepravděpodobný. V minulosti byly uváděny ještě další lokality a také výskyt na polské straně Krkonoš (Pawłowska, 1963), kde se však v současnosti pravděpodobně nevyskytuje. Kovanda (1997) uvádí prokazatelný výskyt subsp. *corcontica* pouze z východního až východojižního svahu Kokrháče nad Malou Kotelní jámou, z Malé Kotelní jámy (1350 m) a Velké Kotelní jámy (1220 – 1250 m). V Malé Kotelní jámě roste na svorovém podloží, ve Velké Kotelní jámě pak na žulovém podkladu (Kubátová-Kořínková, 1972).

6.6 Evoluce

U *P. elatior* subsp. *corcontica* se předpokládá podobná evoluční historie jako u většiny krkonošských neoendemitů, je pravděpodobně produktem diferenciaci geograficky izolované populace *P. elatior* v holocénu (Krahulec, 2006; Kaplan, 2012). Důležitou roli při diferenciaci hrála malá velikost populace (genetický drift), izolovanost v subalpínském refugiu a s tím související omezený genový tok. S ekologickým přizpůsobením souviselo vystavení populace odlišným selekčním tlakům (Kovanda, 1997).

6.7 Ohrožení a ochrana

Primula elatior subsp. *corcontica* je v Červeném a černém seznamu cévnatých rostlin Krkonoš označena jako C1 – kriticky ohrožený taxon (Štursa et al., 2009). V Červeném seznamu cévnatých rostlin České republiky 3. vydání a v Seznamu cévnatých rostlin České republiky je uvedena jako C4 b – vzácnější taxon vyžadující další pozornost – dosud nedostatečně prostudovaný (Danihelka et al., 2012; Grulich, 2012).

7 Navazující diplomová práce

V navazující diplomové práci se budu zabývat variabilitou *P. elatior* se zaměřením na *P. elatior* subsp. *corcontica*, jejíž populace doposud nebyla zhodnocena pomocí moderních morfometrických a molekulárních metod. Jedná se zároveň o jeden z mála endemických taxonů, který nebyl recentně studován. Z tohoto důvodu je taxonomické zhodnocení tohoto poddruhu potřebné. Prokázání samostatné vývojové linie subsp. *corcontica* by mělo za následek praktická ochranná opatření. Studium tohoto taxonomicky sporného poddruhu bude také probíhat v souvislosti s přípravou monografie o endemitech české květeny.

7.1 Otázky

- Jaký je charakter morfologické variability *P. elatior* na území České a Slovenské republiky? Vykazují krkonošské populace dostatečnou fenotypovou diferenciaci?
- Lze ve skupině najít rozdíly ve velikosti jaderného genomu?
- Představují izolované krkonošské populace samostatnou vývojovou linii na základě molekulárních dat?

7.2 Metody

K řešení výše uvedených otázek budou použity následující metody.

7.2.1 Morfometrická analýza

Tato metoda se používá k objektivnímu zhodnocení fenotypové variability. Spočívá v měření množství kvantitativních a případně kvalitativních znaků. K hodnocení vnitrodruhové a mezidruhové variability slouží fenetické metody. Tyto metody jsou založené na vzdálenostech mezi studovanými objekty, respektive na jejich podobnosti (Marhold and Suda, 2002).

Pro zjištění základní struktury v datech se používají ordinační metody např. analýza hlavních komponent – PCA. Pro odhalení taxonomicky specifických znaků je vhodné využít diskriminační analýzy. Jedná se o metody určené především k testování hypotéz. K interpretaci rozdílů mezi skupinami je vhodná kanonická diskriminační analýza – CDA. Klasifikační diskriminační analýza pak slouží k identifikaci objektů a je možné ji využít k hledání klasifikačního kritéria (Marhold and Suda, 2002).

U *Primula elatior* se nabízí k měření řada kvantitativních znaků, a to zejména na listech, dále na kalichu a květech. Kromě lineární morfometriky by bylo vhodné použít i geometrickou morfometriku, která zkoumá tvar objektů. Tvar je možné popsat pomocí význačných bodů (landmarků), ale také pomocí harmonických funkcí, které se dále analyzují (Rohlf and Bookstein, 1990).

7.2.2 Průtoková cytometrie

Průtoková cytometrie (FCM – flow cytometry) spočívá v optické analýze biologických částic, které se pohybují v úzkém proudu a prochází siným paprskem excitačního záření (Shapiro, 2004). Před vlastním měřením se na DNA studovaného objektu naváže specifické fluorescenční barvivo (fluorochrom). Využití průtokové cytometrie v botanice spočívá ve stanovení množství jaderné DNA v absolutních (vyjádřeno v pg či párech bází) i relativních jednotkách (stupeň DNA ploidie) (Loureiro et al., 2010; Suda, 2011). Mezi hlavní přednosti této metody patří jednoduchá příprava vzorků, značná rychlost analýz (až stovka analýz za den), nedestruktivnost (malé množství rostlinného materiálu), možnost analýzy různých pletiv a nízká finanční náročnost (desítky korun za jednu analýzu). Průtoková cytometrie má však stejně jako ostatní metody svá omezení. Jedním z nich je preference čerstvého materiálu, s jeho vadnutím může docházet ke zhoršení kvality analýz. Další nevýhodou je „nulová vizuální rozlišovací schopnost“, kdy je např. velmi obtížné rozeznat shluk dvou menších částic od jedné velké (Suda, 2011).

U homoploidních rostlin, lze využít tuto metodu ke stanovení velikosti jaderného genomu. Na základě velikosti genomu je pak možné vymezit taxony na různých hierarchických úrovních a řešit tak otázky v taxonomicky komplikovaných skupinách. Obsah jaderné DNA může být korelován s fenotypovými, fyziologickými a ekologickými vlastnostmi. Průtoková cytometrie tak ve spojení s molekulárními či fenotypovými metodickými přístupy představuje silný nástroj pro poznání variability velikosti genomu (Loureiro et al., 2010).

U *Primula elatior* se nepředpokládá jiný než diploidní stupeň. Velikost genomu této rostliny se pohybuje kolem 1 pg a v pilotních analýzách, ve kterých byl použit jako standard *Solanum* (2,609 pg/C), nebyl zjištěn signifikantní rozdíl ve velikosti genomu mezi *P. elatior* subsp. *corcontica* a nominální subsp. *elatior*. Možná diference v rámci poddruhů však není vyloučena.

7.2.3 Molekulární analýzy

Ke zhodnocení variability mezi populacemi a na vnitropopulační variabilitu je vhodné použít kodominantní molekulární marker – mikrosatelity. Mikrosatelity (simple sequence repeats) jsou krátké repetitivní úseky v molekule DNA. Opakující se úseky mají obvykle délku pouze 2-6 párů bází. Mikrosatelitový lokus dosahuje obvykle délky 5 až 40 opakování. U chloroplastových mikrosatelitů dochází k opakování výhradně mononukleotidů. Samotná variabilita mikrosatelitů se detekuje na úrovni délkového polymorfismu jednotlivých alel. Při použití fluorescenčně značených primerů pak můžeme vzorky analyzovat fragmentační analýzou na sekvenátoru a to i několik mikrosatelitových lokusů najednou. Vypovídající hodnota je větší než u alozymů a AFLP. Mezi další výhody tohoto molekulárního markeru patří vysoká početnost v celém genomu (odráží však variabilitu pouze studovaných lokusů), vysoký polymorfismus, kodominantní dědičnost a cena samotné analýzy za předpokladu existence mikrosatelitových primerů. Mezi nevýhody této metody patří výskyt nulových alel (podhodnocení heterozygotů), výskyt homoplázií (stejná délka alel vzniklá odlišným způsobem) a

použití druhově specifických primerů (Guichoux et al., 2011; Mandák, 2011). Primery vyvinuté pro *Primula vulgaris* byly úspěšně tzv. cross-amplifikovány pro *Primula veris* a *Primula elatior* (Seino et al., 2014).

Rozvíjející se metody sekvenování nové generace (NGS – next generation sequencing) představují možnost i pro odlišení recentně divergujících linií u blízce příbuzných druhů. Kromě celogenomového sekvenování existuje i cílené sekvenování pouze určité části genomu či vybrané skupiny genů. Metodami cíleného sekvenování jsou např. Rad-Seq a Hyb-Seq (Davey and Blaxter, 2010).

7.2.4 Experimentální kultivace ze semen

Pro diplomovou práci plánuji kultivaci ze semen ideálně asi deseti nížinných a deseti horských populací *Primula elatior* včetně *P. elatior* subsp. *corcontica*. Pěstováním rostlin ve stejných klimatických a edafických podmínkách dojde k odfiltrování různorodých podmínek prostředí, kterým jsou populace vystaveny v přírodě. Morfometrickými metodami bude následně zjištěna případná změna fenotypové variability rostlin u pěstovaných populací.

8 Závěr

V České republice je relativně malá míra endemismu, což je pravděpodobně způsobeno polohou země a dále vegetačními a klimatickými změnami během glaciálů. Nejvíce endemických taxonů se vyskytuje ve Vysokých Sudetech (Hadač, 1977; Krahulec, 2006; Kaplan, 2012). Problematickou skupinu představují apomiktické taxony, mezi které patří rody *Hieracium* a *Sorbus* zahrnující největší počet endemitů v ČR (Kaplan, 2012). Tyto rody jsou v současnosti podrobeny intenzivnímu výzkumu. Další studium naopak vyžadují taxonomicky sporné endemity jako *Primula elatior* subsp. *corcontica*.

Primula elatior představuje variabilní druh, jehož jednotlivé poddruhy se odlišují převážně listovou morfologií. U *P. elatior* se vyskytuje geografická vikariance, kdy se blízce příbuzné poddruhy často vyskytují v samostatných areálech, ale v podobných ekologických podmínkách. Jednotlivé poddruhy jsou tedy více či méně alopatrické. Tento druh patří do sekce *Primula*, která zahrnuje oblíbené ornamentální druhy, léčivé rostliny a modelové rostliny pro heterostylii a hybridizaci (např. Valentine, 1954). I přesto studie, která by se zabývala pouze mezidruhovými a vnitrodruhovými vztahy této sekce existuje jen jedna (Schmidt-Lebuhn et al., 2012). A právě poddruhy *P. elatior* se v této studii ukázaly jako nejproblematictější a nejméně kohezivní.

Primula elatior subsp. *corcontica*, krkonošský endemit, byl definován pouze na základě morfologické charakteristiky a alopatrie (Kovanda, 1997). Pro zjištění fenotypové a genetické diference je nutné použít moderní morfometrické a molekulární metody, které jsou nastíněny v poslední kapitole. Objasnění endemického statutu *P. elatior* subsp. *corcontica* by mělo praktický výstup pro ochranu přírody a přispělo by také k ucelení znalostí o českých endemitech.

9 Použitá literatura

- BARTHLOTT, W., A. HOSTERT, G. KIER, W. KÜPER, H. KREFT, J. MUTKE, D.M. RAFIQPOOR, AND H.J. SOMMER. 2007. Geographic patterns of vascular plant diversity at continental to global scales. *Erdkunde* 61: 305–315.
- BRIGGS, D., AND S.M. WALTERS. 2001. Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- BRUCHMANN, I. 2011. Plant endemism in Europe: spatial distribution and habitat affinities of endemic vascular plants. University of Flensburg, Flensburg.
- BUSINSKÝ, R. 1989. *Dactylorhiza bohemica* - nový druh objevený v severních Čechách. *Preslia* 61: 289–314.
- DE CANDOLLE, A.P. 1820. Essai élémentaire de géographie botanique. Levrault.
- CASPER, S.J., AND R. STIMPER. 2009. Chromosome numbers in *Pinguicula* (Lentibulariaceae): survey, atlas, and taxonomic conclusions. *Plant Systematics and Evolution* 277: 21–60.
- CONERT, H.J. 1979. *Poa* L. In G. Hegi [ed.], Illustrierte Flora von Mitteleuropa Band I/Teil 3, 658–710. Blackwell Wissenschafts-Verlag, Berlin.
- COWLING, R.M., AND A.T. LOMBARD. 2002. Heterogeneity, speciation/extinction history and climate: explaining regional plant diversity patterns in the Cape Floristic Region. *Diversity and Distributions* 8: 163–179.
- COYNE, J.A., AND H.A. ORR. 2004. Speciation. MA: Sinauer Associates, Sunderland.
- DANIHELKA, J., J. CHRTEK, AND Z. KAPLAN. 2012. Checklist of vascular plants of the Czech Republic. *Preslia* 84: 647–811.
- DAVEY, J.L., AND M.W. BLAXTER. 2010. RADseq: next-generation population genetics. *Briefings in Functional Genomics* 9: 416–423.
- DOMIN, K. 1930. O variabilitě prvosenky bledožluté (*Primula elatior* Hill.) v Československu. *Věda Přírodní* XI.: 236–242.
- DOSTÁL, J. 1954. Krkonoše. Orbis, Praha.
- DOSTÁL, J. 1989. *Primula* L. In Nová květena ČSSR 1, 746–750. Academia, Praha.
- DVOŘÁKOVÁ, M. 1990. Květena České republiky 2. In S. Hejný, and B. Sllavík [eds.], *Minuartia* L., 101–109. Academia, Praha.
- DVOŘÁKOVÁ, M. 1998. Zwei neue zur Sektion Polymechana Gehörende *Minuartia*-Arten (Caryophyllaceae). *Preslia* 70: 335–338.
- ELLSTRAND, N.C., AND D.R. ELAM. 1993. Population genetic consequences of small population size: Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 217–242.
- FAVARGER, C., AND J. CONTANDRIOPOULOS. 1961. Essai sur l'endémisme. *Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft* 71: 384–406.

- FLEGR, J. 2005. Evoluční biologie. 2. vydání. Academia, Praha.
- GERŽA, M. 2009. Endemismus v České republice. Rostliny - 1. část. *Ochrana Přírody* 64: 12–15.
- GOLDBLATT, P., AND D.E. JOHNSON [eds.]. 1979. Index to plant chromosome numbers (Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO).
- GRULICH, V. 2012. Red List of vascular plants of the Czech Republic: 3rd edition. *Preslia* 84: 631–645.
- GUGGISBERG, A., G. MANSION, S. KELSO, AND E. CONTI. 2006. Evolution of biogeographic patterns, ploidy levels, and breeding systems in a diploid – polyploid species complex of *Primula*. *New Phytologist* 171: 617–632.
- GUICHOUX, E., L. LAGACHE, S. WAGNER, P. CHAUMEIL, P. LÉGER, O. LEPAIS, C. LEPOITTEVIN, ET AL. 2011. Current trends in microsatellite genotyping. *Molecular Ecology Resources* 11: 591–611.
- GURNEY, M., C.D. PRESTON, J. BARRETT, AND D. BRIGGS. 2007. Hybridisation between Oxlip *Primula elatior* (L.) Hill and Primrose *P. vulgaris* Hudson, and the identification of their variable hybrid *P. x digenea* A. Kerner. *Watsonia* 26: 239–251.
- HADAČ, E. 1983. Květena Krkonoš z hlediska fytogeografického. *Opera corcontica* 20: 69–77.
- HADAČ, E. 1977. Poznámky o endemických rostlinách České socialistické republiky. *Zprávy Československé botanické společnosti* 12: 1–15.
- HAND, M.L., AND A.M.G. KOLTUNOW. 2014. The genetic control of apomixis: Asexual seed formation. *Genetics* 197: 441–450.
- HANUŠOVÁ, K. 2014. Endemický taxon Krkonoš *Campanula bohemica*: zhodnocení rizika hybridizace s *C. rotundifolia* s.l. Univerzita Karlova v Praze, Praha.
- HENDRYCH, R. 1981a. Bemerkungen zum Endemismus in der Flora der Tschechoslowakei. *Preslia* 53: 97–120.
- HENDRYCH, R. 1968. Flora montinum Muraniensium. *Acta Universitatis Carolinae Biologica*: 95–223.
- HENDRYCH, R. 1981b. Rostlinné endemity a jejich zastoupení na území Československa. *Živa* 29: 7–9, 45–46, 123–126.
- HEWITT, G.M. 1999. Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87–112.
- HEWITT, G.M. 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role, in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247–276.
- HOBOHM, C., I. BRUCHMANN, M. JANIŠOVÁ, J. JANSEN, AND U. DEPPE. 2013. Endemism in Vascular Plants. In M. J. A. Werger [ed.], *Plant and Vegetation* 9. Dordrecht: Springer.
- HOLUB, J., F. PROCHÁZKA, AND J. ČEŘOVSKÝ. 1979. Seznam vyhynulých, endemických a ohrožených rostlin květeny ČSR (1. verze). *Preslia* 51: 213–237.
- HOTÁK, Z., J. ŠTĚPÁNEK, I. PLAČKOVÁ, AND V. JAROLÍMOVÁ. 2013. *Poa riphaea*, an endangered stenoendemic species in the Hrubý Jeseník Mts (Eastern Sudetes). *Preslia* 85: 81–96.

- HROUDA, L., AND M. ŠOURKOVÁ. 1992. *Saxifraga* L. In S. Hejný, and B. Slavík [eds.], Květena České republiky 3, 402–417. Academia, Praha.
- CHRTEK, J. 1995a. *Plantago* L. In B. Slavík [ed.], Květena České republiky 6, 530–546. Academia, Praha.
- CHRTEK, J. JUN. 1995b. Notes on *Hieracium alpinum* and *Hieracium nigrescens* groups (section Alpina Fries) in the Eastern Sudeten (Mt. Králický Sněžník, the Hrubý Jeseník Mts.). *Preslia* 67: 97–106.
- JANSSON, R. 2003. Global patterns in endemism explained by past climatic change. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 270: 583–590.
- JENÍK, J. 1961. Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku: teorie anemoroografických systémů. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.
- JENÍK, J. 1998. Biodiversity of the Hercynian Mountains of Central Europe. *Pirineos* 151-152: 83–99.
- KADEREIT, J.W., H. GOLDNER, N. HOLSTEIN, G. SCHORR, AND L.B. ZHANG. 2011. The stability of Quaternary speciation: A case study in *Primula* sect. *Auricula*. *Alpine Botany* 121: 23–35.
- KALŮSKOVÁ, J., A. ŠLECHTOVÁ, AND J. SUDA. 2010. Ostře sledovaný hvozdík písečný český. *Živa* 4: 156–157.
- KAPLAN, Z. 2012. Flora and phytogeography of the Czech Republic. *Preslia* 84: 505–573.
- 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.
- KAZAKOU, E., P.G. DIMITRAKOPOULOS, A. J.M. BAKER, R.D. REEVES, AND A. Y. TROUMBIS. 2008. Hypotheses, mechanisms and trade-offs of tolerance and adaptation to serpentine soils: From species to ecosystem level. *Biological Reviews* 83: 495–508.
- KEARNEY, M. 2005. Hybridization, glaciation and geographical parthenogenesis. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 495–502.
- KIER, G., H. KREFT, T.M. LEE, W. JETZ, P.L. IBISCH, C. NOWICKI, J. MUTKE, AND W. BARTHLOTT. 2009. A global assessment of endemism and species richness across island and mainland regions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106: 9322–9327.
- KOLÁŘ, F., M. LUČANOVÁ, P. KOUTECKÝ, M. DORTOVÁ, A. KNOTEK, AND J. SUDA. 2014. Spatio-ecological segregation of diploid and tetraploid cytotypes of *Galium valdepilosum* in central Europe. *Preslia* 86: 155–178.
- KOLÁŘ, F., M. ŠTECH, P. TRÁVNÍČEK, J. RAUCHOVÁ, T. URFUS, P. VÍT, M. KUBEŠOVÁ, AND J. SUDA. 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.
- KOLÁŘ, F., AND P. VÍT. 2008. Endemické rostliny českých hadců 3. Rožec kuřičkolistý a kuřička Smejkalova. *Živa* 3: 111–113.
- KÖRNER, C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains might hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 513–514.
- KOVANDA, M. 1980. A neglected endemic of the Eastern Sudeten. *Preslia* 52: 117–126.

- KOVANDA, M. 1990. *Dianthus* L. In S. Hejný, and B. Slavík [eds.], Květena České republiky 2, 200–213. Academia, Praha.
- KOVANDA, M. 1997. Observation on *Primula elatior* in the High Sudeten Mts. *Thaiszia - Journal of Botany, Košice* 7: 17–28.
- KOVANDA, M. 2002. Observations on *Carlina biebersteinii*. *Thaiszia - Journal of Botany, Košice* 12: 75–82.
- KOVANDA, M. 1977. Polyploidy and variation in the *Campanula rotundifolia* complex. Part II. (Taxonomic). *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica* 12: 23–89.
- KOVANDA, M. 1992a. *Primula* L. In S. Hejný, and B. Slavík [eds.], Květena České republiky 3, 246–252. Academia, Praha.
- KOVANDA, M. 1992b. *Sorbus* L. In S. Hejný, and B. Slavík [eds.], Květena České republiky 3, 474–484. Academia, Praha.
- KOVANDA, M. 1961. Spontaneous hybrids of *Sorbus* in Czechoslovakia. *Acta Universitatis Carolinae Biologica* 1: 41–83.
- KOVTONYUK, N.K., AND A.A. GONCHAROV. 2009. Phylogenetic relationships in the genus *Primula* L. (Primulaceae) inferred from the ITS region sequences of nuclear rDNA. *Russian Journal of Genetics* 45: 663–670.
- KRAHULCOVÁ, A., AND J. ŠTĚPÁNKOVÁ. 1998. Serpentine and polyploid differentiation within *Galium pumilum* agg. (Rubiaceae) in Eastern C. Europe. *Folia Geobotanica* 33: 87–102.
- KRAHULEC, F. 1990. Alpine vegetation of Králický Sněžník Mts. (The Sudeten Mts.). *Preslia* 62: 307–322.
- KRAHULEC, F. 2006. Species of vascular plants endemic to the Krkonoše Mts (Western Sudetes). *Preslia* 78: 503–516.
- KRUCKEBERG, A.R., AND D. RABINOWITZ. 1985. Biological aspects of endemism. *Ecology and Systematics* 16: 447–479.
- KUBÁT, K. 2010. *Dactylorhiza Nevski*. In J. Štěpánková, Z. Kaplan, P. Batoušek, and J. Chrtek [eds.], Květena České republiky 8, 502–523. Academia, Praha.
- KUBÁTOVÁ-KOŘÍNKOVÁ, D. 1972. Půdně mikrobiologický průzkum v západních Krkonoších. *Opera corcontica* 9: 37–55.
- LEPŠÍ, M., P. VÍT, P. LEPŠÍ, K. BOUBLÍK, AND F. KOLÁŘ. 2009. *Sorbus portae-bohemicae* and *Sorbus albensis*, two new endemic apomictic species recognized based on a revision of *Sorbus bohemica*. *Preslia* 81: 63–89.
- LINDER, H.P. 2003. The radiation of the Cape flora, southern Africa. *Biological Reviews* 78: 597–638.
- LOUREIRO, J., P. TRÁVNÍČEK, J. RAUCHOVÁ, T. URFUS, P. VÍT, M. ŠTECH, S. CASTRO, AND J. SUDA. 2010. The use of flow cytometry in the biosystematics, ecology and population biology of homoploid plants. *Preslia* 82: 3–21.
- LOWRY, D.B., J.L. MODLISZEWSKI, K.M. WRIGHT, C. A WU, AND J.H. WILLIS. 2008. The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 363: 3009–3021.

- LOŽEK, V. 1973. Příroda ve čtvrtohorách. Academia, Praha.
- LÜDI, W. 1927. *Primula* L. In G. Hegi [ed.], *Illustrierte Flora von Mitteleuropa Band V/Teil 3, 1733-1787*. Carl Hansen Verlag, München.
- MANDÁK, B. 2011. Mikrosatelity - jejich funkce, význam a použití v současné biologii. In B. Mandák, F. Krahulec, and Z. Hroudová [eds.]: *Evoluční aspekty biologie rostlin. Zprávy České botanické společnosti*, Praha, *Materiály* 25:79-94.
- MARHOLD, K., AND J. SUDA. 2002. Statistické zpracování mnohorozměrných dat v taxonomii (Fenetické metody). Karolinum, Praha.
- MARKGRAF-DANNENBERG, I. 1980a. *Festuca* L. In T. G. Tutin [ed.], *Flora Europaea* 5., 125–153. Cambridge University Press, Cambridge.
- MARKGRAF-DANNENBERG, I. 1980b. *Poa* L. In T. G. Tutin [ed.], *Flora Europaea* 5., 159–167. Cambridge University Press, Cambridge.
- MAST, A.R., S. KELSO, AND E. CONTI. 2006. Are any primroses (*Primula*) primitively monomorphic? *New Phytologist* 171: 605–616.
- MAST, A.R., S. KELSO, A.J. RICHARDS, D.J. LANG, D.M.S. FELLER, AND E. CONTI. 2001. Phylogenetic relationships in *Primula* L. and related genera (Primulaceae) based on noncoding chloroplast DNA. *International Journal of Plant Sciences* 162: 1381–1400.
- MÉDAIL, F., AND K. DIADEMA. 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *Journal of Biogeography* 36: 1333–1345.
- MEUSEL, H., E. JAGER, S. RAUSCHERT, AND E. WEINERT. 1978. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropaischen Flora: Karten, Band II. Veb Gustav Fischer Verlag Jena.
- MOLAU, U., AND D.F. MURRAY. 1996. Taxonomic revision of the *Pedicularis sudetica* complex (Scrophulariaceae): the arctic species. *Symb. Bot. Upsal* 31: 33–46.
- NELSON-JONES, E.B., D. BRIGGS, AND A. G. SMITH. 2002. The origin of intermediate species of the genus *Sorbus*. *Theoretical and Applied Genetics* 105: 953–963.
- NOVÁK, F.A. 1960. Fylogeneze serpentinových typů. *Preslia* 32: 1–8.
- OPIZ, P.M. 1839. Oekonomisch - technische Flora Böhmens. Prag.
- OTTO, S.P., AND J. WHITTON. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual review of genetics* 34: 401–437.
- PAWŁOWSKA, S. 1963. Rodzina: Primulaceae. In B. Pawłowski [ed.], *Flora Polska* 10: rośliny naczyniowe Polski i ziem osiennych, 39–76. Państwowe wydawnictwo naukowe, Warszawa.
- PAX, F., AND R. KNUTH. 1905. Primulaceae. In A. Engler [ed.], *Das Pflanzenreich* IV. 237, Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- PILLON, Y., M.F. FAY, M. HEDRÉN, R.M. BATEMAN, D.S. DEVEY, A B. SHIPUNOV, M. BANK, AND M.W. CHASE. 2007. Evolution and biogeography of European species complexes in *Dactylorhiza* (Orchidaceae). *Taxon* 56: 1185–1208.

- POSZ, E. 2010. *Euphrasia minima* Jacq . (Orobanchaceae) w Karkonoskim Parku Narodowym. *Opera corcontica* 47: 153–158.
- RICHARDS, J.A. 2002. *Primula*. 2nd ed. B.T. Batsford Ltd., London.
- ROHLF, F.J., AND F.L. BOOKSTEIN. 1990. Methods for Landmark Data. *In* Proceedings of the Michigan morphometrics workshop, 215–321. University of Michigan Museum of Zoology, Michigan.
- SEINO, M.M., C. DE VEGA, P. BAZAGA, H. JACQUEMYN, AND C.M. HERRERA. 2014. Development and characterization of microsatellite loci for the primrose *Primula vulgaris* and successful cross-amplification in the congeneric *P. elatior* and *P. veris*. *Conservation Genetics Resources* 653–655.
- SHAPIRO, H.M. 2004. Practical flow cytometry. Wiley-Liss, New York.
- SCHMIDT-LEBUHN, A.N., J.M. DE VOS, B. KELLER, AND E. CONTI. 2012. Phylogenetic analysis of *Primula* section *Primula* reveals rampant non-monophyly among morphologically distinct species. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 23–34.
- SLAVÍK, B. 1990. Fytokartografické syntézy ČR 2. Botanický ústav ČSAV, Průhonice.
- SMEJKAL, M., AND M. DVOŘÁKOVÁ. 2000. *Euphrasia* L. *In* B. Slavík [ed.], Květena České republiky 6, 430–449. Academia, Praha.
- SOJÁK, J. 2009. *Potentilla psammophila* (Rosaceae), a new species from N Bohemia. *Willdenowia* 39: 59–61.
- SOLTIS, P.S., AND D.E. SOLTIS. 2009. The role of hybridization in plant speciation. *Annual review of plant biology* 60: 561–588.
- STEWART, J.R., A.M. LISTER, I. BARNES, AND L. DALÉN. 2010. Refugia revisited: individualistic responses of species in space and time. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 277: 661–671.
- SUDA, J. 2011. Průtoková cytometrie a její využití v botanice. *In* B. Mandák, F. Krahulec, and Z. Hroudová [eds.]: Evoluční aspekty biologie rostlin. *Zprávy České botanické společnosti, Materiály* 25: 21–42.
- SUDA, J., AND Z. KAPLAN. 2012. Rostlinný endemismus a endemity české květeny. *Živa* 4: 168–174.
- ŠMARDA, P. 2008. DNA ploidy level variability of some fescues (*Festuca* subg. *Festuca*, Poaceae) from Central and Southern Europe measured in fresh plants and herbarium specimens. *Biologia* 63: 349–367.
- ŠOUREK, J. 1969. Květena Krkonoš. Academia, Praha.
- ŠTĚPÁNEK, J. 1989. Chrastavec rolní krkonošský - *Knautia arvensis* (L.) Coulter subsp. *pseudolongifolia* (Szabó) O. SCHWARZ. *In* B. a kol. Slavík [ed.], Studie ČSAV, 164. Academia, Praha.
- ŠTĚPÁNKOVÁ, J. 2008. *Carex derelicta* , a new species from the Krkonoše Mountains (Czech Republic). *Preslia* 80: 389–397.
- ŠTURSA, J., P. KWIATKOWSKI, J. HARČARIK, J. ZAHRADNÍKOVÁ, AND F. KRAHULEC. 2009. Černý a červený seznam cévnatých rostlin Krkonoš. *Opera Corcontica* 46: 67–104.

- ŠTURSOVÁ, H., AND M. KOCIÁNOVÁ. 2005. Poznámky k rozšíření , biologii a ekologii všivce *Pedicularis sudetica* subsp . *sudetica*. *Opera corcontica* 43: 157–178.
- TAYLOR, K., AND S.R.J. WOODSELL. 2008. Biological flora of the British Isles : *Primula elatior* (L.) Hill. *Journal of Ecology* 96: 1098–1116.
- THEODORIDIS, S., C. RANDIN, O. BROENNIMANN, T. PATSIU, AND E. CONTI. 2013. Divergent and narrower climatic niches characterize polyploid species of european primroses in *Primula* sect. Aleuritica. *Journal of Biogeography* 40: 1278–1289.
- TRÁVNÍČEK, B. 2010. Ladoňky (rod *Scilla* s. lat.) v České republice. I. Původní taxony. *Zprávy České botanické společnosti* 45: 1–24.
- TRIFT, I., M. KÄLLERSJÖ, AND A. A. ANDERBERG. 2002. The monophyly of *Primula* (Primulaceae) evaluated by analysis of sequences from the chloroplast gene *rbcl*. *Systematic Botany* 27: 396–407.
- VALENTINE, D.H. 1954. Studies in British *Primulas*: IV. Hybridization between *Primula vulgaris* Huds. and *P. veris* L. *New Phytologist* 70–80.
- VALENTINE, D.H., AND A. KRESS. 1972. Flora Europaea 3. In T. Tutin [ed.], *Primula* L., 15–20. Cambridge University Press, Cambridge.
- VÁLOVÁ, L. 2010. Rod tučnice (*Pinguicula*) v České republice. Univerzita Palackého v Olomouci.
- VETAAS, O.R., AND J.A. GRYTNES. 2002. Distribution of vascular plant species richness and endemic richness along the Himalayan elevation gradient in Nepal. *Global Ecology and Biogeography* 11: 291–301.
- VÍT, P., K. WOLFOVÁ, T. URFUS, P. TÁJEK, AND J. SUDA. 2014. Interspecific hybridization between rare and common plant congeners inferred from genome size data: assessing the threat to the Czech serpentine endemic *Cerastium alsinifolium*. *Preslia* 86: 95–117.
- WOOD, T.E., N. TAKEBAYASHI, M.S. BARKER, I. MAYROSE, P.B. GREENSPOON, AND L.H. RIESEBERG. 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.
- The International Plant Names Index (2014). Available at: <http://www.ipni.org/>.

10 Přílohy

Seznam	Počet endemitů	Subendemity	Taxonomická úroveň	Poznámky
Šourek (1969)	31 (23 z rodu <i>Hieracium</i>)	Ne	Druhy, poddruhy a variety	Pouze krkonošské endemity
Hadač (1977)	118 (99 z rodu <i>Hieracium</i>)	Ano	Druhy a poddruhy	Krkonoše – 45 Hrubý Jeseník – 4 + 3 (<i>Hieracium</i>) Králický Sněžník – 1
Holub et al. (1979)	43 endemitů (25 z rodu <i>Hieracium</i>) 16 subendemitů (6 z rodu <i>Hieracium</i>)	Ano	Druhy a poddruhy	
Hendrych (1981a, 1981b)	6	Ano (pouze <i>Melampyrum bohemicum</i>)	Druhy, poddruh pouze u <i>Dianthus carthusianorum</i> subsp. <i>sudeticus</i>	Chybí apomiktické druhy
Hadač (1983)	34 (28 z rodu <i>Hieracium</i>)	Ne	Druhy a poddruhy	Pouze krkonošské endemity
Krahulec (2006)	31 (18 z rodu <i>Hieracium</i>)	Ano	Druhy a poddruhy	Pouze krkonošské endemity
Gerža (2009)	69 (z toho 40 apomiktů)	Ano	Druhy a poddruhy	
Kaplan (2012)	48 endemitů (z toho 25 apomiktů) 26 subendemitů	Ano	Druhy a poddruhy	

Příloha č. 1: Resumé vybraných seznamů českých endemitů