



Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Taxonomická studie středoevropských
zástupců *Centaurea* sect. *Jacea*



Mgr. Petr Koutecký

Doktorská disertační práce

Školitel: RNDr. Jan Štěpánek, CSc.

České Budějovice, 2008

Koutecký P. (2008): Taxonomická studie středoevropských zástupců *Centaurea* sect. *Jacea* (chrpa). [Taxonomic study of Central European taxa of *Centaurea* sect. *Jacea* (Knapweeds); Ph.D. Thesis; in Czech with English summary]. 211 p. + 84 p. appendix. Faculty of Science, University of South Bohemia, Czechia.

Annotation:

Taxonomy of *Centaurea* sect. *Jacea* was studied in Central Europe (especially Czechia, Slovakia, and parts of the Ukraine and Romania). Morphological variation of *C. phrygia* agg. and *C. jacea* agg. was investigated by multivariate morphometric analysis. In *C. phrygia* agg. karyological variation was also studied. Distribution of all taxa of the section (except for *C. jacea* agg.) in Czechia and Slovakia was estimated on a basis of revised herbarium specimens. Some questions of nomenclature (identity of *C. subjacea*, names in *C. phrygia* agg.) were solved. Hybridization was studied in detail using hybridization experiments, flow cytometry and isozyme analysis. As a result, determination key of all taxa was compiled.

Key words:

Centaurea, *Centaurea* sect. *Jacea*, *Centaurea jacea* agg., *Centaurea phrygia* agg., Central Europe, Czechia, Slovakia, taxonomy, morphometric analysis, chromosome number, distribution, hybridization, flow cytometry, isozymes, nomenclature.

Práce byla financována z grantů „Mattoni Awards for Studies of Biodiversity and Conservation Biology” v letech 2001 a 2002, grantů FRVŠ 2004/1064 a 2005/2212, a z prostředků Katedry botaniky PřF JU.

Prohlašuji, že svoji disertační práci jsem vypracoval/a samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své disertační práce, a to v nezkrácené podobě, fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích, dne 3. ledna 2008

Poděkování

Je mojí milou povinností poděkovat všem, bez jejichž pomoci by moje disertační práce nevznikla. Především děkuji svému školiteli Janu Štěpánkovi za vedení celé práce a za mnohé cenné rady zejména při interpretaci výsledků, při práci v herbářích a v oblasti nomenklatury. A také děkuji za pečlivé pročtení a připomínky k rukopisu práce a v neposlední řadě za trpělivost, kterou se mnou měl při stále se prodlužujícím termínu odevzdání práce. Neméně děkuji fakultnímu garantovi práce Milanovi Štechovi za zajištění nezbytných formálních záležitostí i za mnohé rady a ochotu podělit se o své zkušenosti v taxonomické práci.

Velký dík patří správcům herbářů (českých i několika zahraničních), kteří mi umožnili nahlédnout do jimi spravovaného materiálu. Mezi nimi děkuji zejména Jiřímu Hadincovi za spoustu času, který mi při luštění starých sched a hloubání nad „podivnými“ lokalitami a zejména děkuji za to, že mě upozorňoval na různé komplikace a nesrovnalosti, které práce s historickým herbářovým materiálem přináší a které je nutné vzít v úvahu.

Velice děkuji také všem, kteří mi umožnili práci v laboratořích, zejména Ivaně Plačkové za analýzy izozymů a Janu Sudovi a Pavlovi Trávníčkovi za průtokovou cytometrii. Petrovi Šmilauerovi a Janu Lepšovi děkuji za pomoc se statistickým zpracováním dat. Evě Koutecké děkuji za mnohou pomoc v terénu a za nakreslení některých obrázků.

Mé poděkování zaslouží i všichni ostatní, kteří mi pomohli svými radami, dodávali lokality a nebo pomohli sehnat některé literární prameny.

Obrovský dík patří mé rodině za silnou podporu během celého studia i za značnou trpělivost, kterou se mnou měli, když jsem se intenzívně věnoval „svým“ chrpám a měl o to méně času na ně samotné.

Obsah

1. Úvod	1
2. Rod <i>Centaurea</i> a vymezení sekce <i>Jacea</i>	3
2.1 Postavení v systému.....	3
2.2 Vymezení rodu <i>Centaurea</i> L. a jeho vnitřní struktura.....	6
2.3 Nomenklatura	9
2.4 <i>Centaurea</i> sect. <i>Jacea</i>	10
3. Hlavní zdroje taxonomických problémů v sekci <i>Jacea</i>	12
3.1 Určovací znaky	12
3.2 Polyploidie	13
3.3 Hybridizace.....	14
3.4 Ostatní problémy (nomenklatura, chybné údaje o rozšíření, apod.).....	17
4. Metodika	18
4.1 Morfometrické analýzy	18
4.2 Počty chromozómů	20
4.3 Průtoková cytometrie.....	21
4.4 Hybridizační experimenty	21
4.5 Isozymy.....	22
4.6 Rozšíření jednotlivých taxonů	23
5. <i>Centaurea jacea</i> agg.....	25
5.1 Úvod.....	25
5.2 Cíle práce.....	28
5.3 Metodika.....	28
5.3.1 Morfometrická analýza.....	28
5.3.2 Výskyt vzácných taxonů.....	30
5.4 Výsledky a diskuze.....	30
5.4.1 Morfometrická analýza.....	30
5.4.2 Morfologická plasticita	39
5.4.3 <i>Jacea tomentosa</i>	39
5.4.3 <i>Jacea tomentosa</i>	40
5.4.4 <i>Centaurea weldeniana</i>	41
5.4.5 <i>Centaurea bracteata</i>	42
6. <i>Centaurea subjacea</i>	43
6.1 Úvod.....	43
6.2 Herbářový materiál z Rakouska.....	43
6.3 Historie <i>Centaurea subjacea</i> v literatuře	44
6.4 Typifikace <i>Centaurea subjacea</i>	46
7. <i>Centaurea phrygia</i> agg.	49
7.1 Úvod.....	49
7.1.1 <i>Centaurea phrygia</i> L.....	50
7.1.2 <i>Centaurea melanocalathia</i> CZAKÓ.....	51
7.1.3 <i>Centaurea nigriceps</i> DOBROČZ.....	51
7.1.4 <i>Centaurea elatior</i> (GAUD.) HAYEK	52
7.1.5 <i>Centaurea stenolepis</i> A. KERNER	55
7.1.6 <i>Centaurea indurata</i> JANKA.....	55
7.1.7 Další otázky	55

7.2	Cíle práce.....	56
7.3	Metodika.....	56
7.4	Výsledky a diskuse.....	58
7.4.1	Karyologická analýza	58
7.4.2	Morfometrická analýza.....	60
7.4.3	Cytotypy <i>Centaurea phrygia</i> s. str.	72
7.4.4	Srovnání zjištěných morfologických údajů s literaturou	75
7.4.5	Rozšíření jednotlivých taxonů ve studovaném území	75
7.4.6	Nomenklatura taxonů <i>C. phrygia</i> agg.	82
8.	Ostatní taxony sekce <i>Jacea</i>	94
8.1	<i>Centaurea macroptilon</i> a <i>C. oxylepis</i>	94
8.2	<i>Centaurea nigrescens</i> agg.....	96
8.3	<i>Centaurea nigra</i> agg.....	98
9.	Kříženci	103
10.	Introgrese v <i>Centaurea phrygia</i> agg.	113
10.1	Přechodné populace.....	113
10.2	Hybridizační experiment	116
10.3	Analýza izozymů	117
10.4	Nomenklatura kříženců	122
11.	Hybridizace mezi ploidními úrovněmi	125
11.1	Kříženci mezi <i>Centaurea jacea</i> a <i>C. elatior</i> v Krušných horách.....	125
11.2	Ploidní úrovně ve studované smíšené populaci	126
11.3	Hybridizační experiment	128
11.4	Srovnání výsledků z experimentů a z přírodních populací	134
11.5	Otázky do budoucna.....	135
12.	Závěr.....	137
12.1	Klíč k určení jednotlivých taxonů.....	137
12.2	Přehled taxonů	143
12.3	Seznam kříženců	158
12.4	Otevřené problémy	162
13.	Summary.....	167
13.1	Introduction.....	167
13.2	Sources of taxonomic and determination problems.....	168
13.3	Methods	169
13.4	<i>Centaurea jacea</i> agg.	172
13.5	<i>Centaurea subjacea</i>	175
13.6	<i>Centaurea phrygia</i> agg.....	176
13.7	Other taxa of the sect. <i>Jacea</i>	182
13.7.1	<i>Centaurea macroptilon</i> and <i>C. oxylepis</i>	182
13.7.2	<i>Centaurea nigrescens</i> agg.....	183
13.7.3	<i>Centaurea nigra</i> agg.	183
13.8	Hybrids	184
13.9	Introgression in <i>C. phrygia</i> agg.	184
13.10	Hybridization between ploidy levels	186
13.11	Determination key	188
13.12	Figures and tables cited in Summary	194
14.	Literatura.....	201

1. Úvod

Rod *Centaurea* je zařazován mezi tzv. taxonomicky kritické skupiny rostlin. Důvodem je především jeho značná rozsáhlost. V nejširším vymezení zahrnuje podle některých autorů až 700 druhů, z toho ve střední Evropě několik desítek, ačkoliv zde už je výskyt tohoto rodu spíše okrajový. Další důvody jsou hybridizace, velká morfologická podobnost některých taxonů a rozporuplné údaje o jejich rozšíření. Nedořešená taxonomická problematika spolu s tím, že chrpy jsou většinou mohutné rostliny, které se poměrně těžko sbírají a lisují a jsou v herbářích často napadány hmyzem, způsobuje, že se jim část botaniků dokonce vyhýbá („to se nedá sbírat“, „stejně to nikdo neurčí“, ...).

Na druhou stranu právě tyto potíže způsobují, že jsou chrpy skupinou velmi přitažlivou pro taxonomické studium. Kromě šance bádát nad nezodpovězenými otázkami taxonomickými a nomenklatorickými poskytuje studium chrp i možnost zabývat se smysluplně i některými jevy v současnosti „módními“, jako jsou záležitosti spojené s polyploidii nebo studium hybridizace za využití molekulárních metod. Zároveň jde o jednu z mála obtížných skupin v české (a slovenské) flóře, která v současnosti, od smrti prof. Dostála, nemá „svého“ specialistu. A v neposlední řadě jsou chrpy díky své mohutnosti a barevnosti rostliny vysloveně hezké a některé druhy se proto pěstují jako okrasné [u nás např. *Cyanus montanus* (L.) HILL, *Psephellus dealbatus* (WILLD.) C. KOCH nebo *Grossheimia macrocephala* (WILLD.) SONS. et TAKHT.¹].

Právě „neurčitelnost“ chrp ze sekce *Jacea* mě kdysi k celé skupině přivedla. Pocházím ze severní Moravy, což je oblast, ve které zdaleka nejhojnějšími chrpami jsou kříženci mezi *C. oxylepis*, *C. phrygia* a *C. jacea* ve všech vzájemných kombinacích, jejichž určování bylo podle tehdy mi dostupné literatury skutečně nemožné. Začal jsem je proto sbírat s tím, že třeba časem a s větším množstvím materiálu pochopím, jak to s nimi je. A nakonec jsem měl na vysoké škole to štěstí, že jsem se o tomto svém zájmu ve vhodnou chvíli (kdy bylo třeba začít zpracovávat chrpy pro Květenu ČR) zmínil svému současnému konzultantovi a svému školiteli a následně začal část sekce *Jacea* zpracovávat, tentokrát už systematictěji, pro svoji diplomovou a později disertační práci.

Tématem mojí diplomové práce byla taxonomie skupiny *Centaurea phrygia* agg. (tzv. chrpy parukářky) v Česku. Moje disertační práce na ni přímo navazuje a shrnuje tak výsledky získané za celkem šest let studia. Mimo jiné se snaží odpovědět na některé otázky, které v rámci diplomové práce zůstaly nedořešené (např. zhodnocení hodnocení karpatských populací *Centaurea phrygia* nebo některé nomenklatorické záležitosti). Z tohoto důvodu jsou součástí disertační práce i všechna data využitá v práci diplomové (morfometrická, revidované herbářové položky, shromážděná literatura apod.). Nejde však o pouhé opakování, tato data jsou však doplněna novými poznatky a znovu analyzována v novém kontextu. Stejně tak některé části textu (úvod, metodika morfometrických měření, apod.) byly po nutném rozšíření a aktualizaci do značné míry převzaty z diplomové práce.

¹ Jména jsou v celé této disertaci uváděna podle přijatého poměrně úzkého pojetí rodů, tak jak navrhuje GREUTER et al. (2001). Ve starších pracích jsou uvedené tři druhy řazeny do rodu *Centaurea* s. l. jako *C. montana* L., *C. dealbata* WILLD. a *C. macrocephala* WILLD.

Věřím, že i v tomto případě je lepší mít všechny informace v jednom celku pohromadě, i když za cenu částečného opakování již jednou napsaného a obhájeného.

Sekce *Jacea*, kterou se v této disertační práci zabývám, se rozpadá na několik dobře vymezených druhových skupin. Taxonomické problémy, které byly studovány, nejsou v jednotlivých skupinách úplně stejné a proto byly v různých skupinách použity různé metody. Jednotlivé skupiny byly studovány s různou intenzitou, některé detailně (např. *C. phrygia* agg.), u některých jsou naopak hlavní otázky pouze nastíněny jako základ pro další práci (např. *C. nigra* agg.). Kvůli těmto odlišnostem nebylo možné použít „klasické“ členění práce (úvod – metodika – výsledky – diskuze – závěr). Práce je proto členěna jakoby na obecnou a speciální část. První část práce zahrnuje charakteristiku studovaného rodu *Centaurea* a sekce *Jacea*, hlavní okruhy taxonomického problému v sekci *Jacea* a obecnou metodiku společnou pro všechny studované skupiny (kapitoly 1–4). V další části práce jsou pak pro každou druhovou skupinu shrnuty specifické taxonomické problémy, cíle práce, detaily metodiky, výsledky a jejich diskuze (kapitoly 5–9). Následují dva okruhy problémů týkajících se několika druhových skupin najednou – křížení a tok genů mezi jednotlivými ploidiemi a introgresivní hybridizace (kapitoly 10 a 11). Jako shrnutí celé práce je uveden klíč k určení středoevropských taxonů a jejich stručný popis a přehled nomenklatury (kapitola 12).

Součástí mého studia sekce *Jacea* bylo její zpracování pro Květenu ČR a Určovací kluč papradorastov a semenných rastlín Slovenska a výhledově asi také pro Flóru Slovenska. Bylo potřeba provést taxonomickou revizi pokud možno celé skupiny (resp. všech taxonů rostoucích nebo udávaných v Česku a na Slovensku) a nebylo proto možné vybrat pouze několik málo konkrétních problémů a těm se věnovat vyčerpávajícím způsobem. Kromě toho bylo třeba pro Květenu i Kluč detailně revidovat i rozšíření jednotlivých taxonů v Česku a na Slovensku na základě excerptce značného množství herbářového materiálu. Z těchto úkolů pak vyplývá i celkové zaměření a pojetí práce, jejíž významnou součástí tak tvoří „pouze“ regionálními tématy a která je proto předkládána v češtině. Nicméně předpokládám, že podstatné výsledky budou postupně publikovány také v odborných časopisech (anglicky).

Jedním z cílů této disertační práce bylo zodpovědět otázky, které zbyly otevřené z předcházející práce diplomové. Byl proto rozšířen okruh studovaných taxonů i území, ve kterém studium probíhalo. Otázky z diplomové práce se do značné míry podařilo zodpovědět, ale zároveň se samozřejmě se objevilo několik nových. Mnohé z nich nebylo možné během čtyř let studia a s dostupným množstvím finančních prostředků dořešit. V těchto případech je cílem předkládané práce pouze na ně pouze upozornit a naznačit možné postupy řešení jako základ pro budoucí studium (ať moje nebo jiných). A nepochybuji o tom, že zodpovězení těchto otázek také vyvolá otázky další.

2. Rod *Centaurea* a vymezení sekce *Jacea*

Rod *Centaurea* L. patří mezi taxonomicky složité skupiny cévnatých rostlin. Jedním z hlavních důvodů je rozsáhlost rodu a z toho plynoucí velká morfologická i ekologická diverzita. Jde o jeden z nejrozsáhlejších rodů čeledi *Asteraceae*. Přesnější údaje o počtu druhů se různí podle použitého vymezení rodu a pohybují se mezi 400 a 700 druhy (GREUTER et al. 2001). Celkový areál rodu v nejširším pojetí, zahrnuje bez adventivních výskytů Evropu s výjimkou nejsevernějších částí, západní a střední část Asie a středomořskou severní Afriku, pouze několik druhů se vyskytuje i v Africe jižně od Sahary a v Severní (2 druhy) a Jižní Americe (1 druh + 5 druhů blízkého rodu *Centaurodendron* JOHOW) (MEUSEL et JÄGER 1992). Další příbuzné rody se vyskytují i ve východní Asii (zástupci rodů *Klasea* CASS. a *Rhaponticum* VAILL.²), jeden druh rodu *Rhaponticum* se vyskytuje i v Austrálii (WAGENITZ et HELLWIG 1996). Centrum rozšíření rodu *Centaurea* s. l. je ve Středomoří a zejména na Blízkém východě ve stepích Anatólie, Iránu, Sýrie, atd.; zatímco pro celou Evropu je při dosti širokém pojetí rodu i druhů ve Flora Europaea uváděno 221 druhů (DOSTÁL 1976), ze samotného Turecka je jich při zhruba stejném taxonomickém přístupu udáváno jen o málo méně, 172 (WAGENITZ 1975). Kvůli velkému počtu druhů a celkově velké morfologické variabilitě jsou přesné vymezení rodu i jeho vnitřní struktura (příbuznost jednotlivých druhových skupin apod.) nejasné a tradiční pohledy založené zejména na morfologických a palynologických znacích se poněkud liší od současných studií založených zejména na analýzách sekvencí DNA. Velké množství nevyřešených problémů zůstává i na druhové a nižších úrovních. Ty jsou způsobeny zejména morfologickou podobností některých druhů a některými zvláštnostmi v jejich biologii: např. polyploidní komplexy a intenzivní hybridizace (kapitoly 10 a 11), u některých druhů se vyskytuje i pravidelná autogamie (resp. kleistogamie, detailně studovaná u *C. melitensis* L., PORRAS et MUNOZ 1999, 2000a, b). Příkladem skupin druhů rostoucích ve střední Evropě, jejichž taxonomie zůstává nedořešená, jsou sekce *Jacea* nebo skupina *Cyanus triumfettii* agg. Následující kapitoly shrnují nejdůležitější informace o rodu jako celku.

2.1 Postavení v systému

Rod *Centaurea* L. patří do čeledi *Asteraceae* BERCHT. et J. PRESL. Podle tradičního dělení čeledi *Asteraceae* na podčeledi *Asteroideae* a *Cichorioideae* KOCH (na úrovni čeledí *Asteraceae* s. str. a *Cichoriaceae* JUSS., příp. ještě *Ambrosiaceae* MARTINOV, jako např. v Květeně ČR, SLAVÍK et ŠTĚPÁNKOVÁ 2004) je rod *Centaurea* řazen do první z nich (zejména ve starších pracích, z novějších souborných flór a klíčů např. ještě DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992, ADLER et al. 1994, SLAVÍK et ŠTĚPÁNKOVÁ 2004). Základní rozlišovací znaky jsou (1) výskyt trubkovitých květů u *Asteroideae* a jejich nepřítomnost u *Cichorioideae*, (2) koruna jazykovitých květů (pokud jsou přítomny) vznikající srůstem tří korunních lístků u *Asteroideae*, resp. pěti u *Cichorioideae* a (3) nepřítomnost mléčnic u *Asteroideae*, resp. a jejich přítomnost u *Cichorioideae*.

Novější pohledy na fylogenezi celé čeledi podpořené molekulárními daty ukazují, že tradiční rozdělení neodpovídá fylogenetickým vztahům. Podle nových

² V citované práci je uváděno rodové jméno *Stemmacantha* CASS., což je podle dnešních znalostí synonymum ke jménu *Rhaponticum* VAILL., viz GREUTER et al. 2005.

poznatků, založených jak na molekulárních, tak na morfologických znacích (JANSEN et PALMER 1987a, b, KIM et al. 1992, BREMER 1994, KIM et JANSEN 1995, BAYER et STARR 1998, GOERTZEN et al. 2003, KIM et al. 2005) se čeleď *Asteraceae* dělí na tři podčeledi. Na bázi (jako sesterská skupina ke zbytku čeledi) stojí malá jihoamerická skupina *Barnadesioideae* (BENTH. et HOOK.) K. BREMER et R. K. JANSEN s devíti rody a asi 90 druhy. Vymezená je zejména absencí inverze na chloroplastové DNA (JANSEN et PALMER 1987a), která se vyskytuje u zbytku čeledi *Asteraceae*. Z morfologických znaků jsou pro *Barnadesioideae* unikátní trny v paždí lodyžních listů a dlouhé jednobuněčné chlupy na koruně a nažkách (BREMER et JANSEN 1992). Zbytek čeledi *Asteraceae* je rozdělován na dvě podčeledi, *Asteroideae* a *Cichorioideae* v novém vymezení. Rod *Centaurea* a jemu příbuzné tak spadají do podčeledi *Cichorioideae*. V tomto pojetí tvoří *Cichorioideae* poněkud různorodou parafyletickou skupinu („vývojový stupeň“) s ne úplně jasnými fylogenetickými vztahy mezi jednotlivými triby. FUNK et PANERO (2002) proto navrhli rozdělení parafyletických *Cichorioideae* na jednotlivé monofyletické skupiny, které povýšili na samostatné podčeledi (celkem jich rozeznávají deset a jednu další provizorně). Jestli bude tento striktně kladistický, ale poněkud nepraktický systém, všeobecně akceptován ostatními systematiky, není v tuto chvíli zcela jasné. Podčeď *Asteroideae* je monofyletická skupina zahrnující fylogeneticky nejodvozenější zástupce čeledi. Vymezení parafyletických *Cichorioideae* proti *Asteroideae* na základě morfologických znaků je méně výrazné než při tradičním dělení, skoro v každém znaku lze najít výjimky, často jde spíš o určité trendy než o jednoznačné znaky a nebo jde o vymezení absencí znaků typických pro *Asteroideae* (podle BREMER 1994):

- u *Cichorioideae* (zvláště triby *Cardueae* CASS. a *Mutisieae* CASS.) jsou květy poněkud větší než u *Asteroideae*; koruny trubkovitých květů jsou u *Cichorioideae* hlouběji dělené než u *Asteroideae*, s delšími a tenčími cípy a mají barvy často v odstínech červené, fialové nebo modré (zvláště triby *Cardueae* a *Vernonieae* CASS.), zatímco u *Asteroideae* je nejčastější žlutá barva (ovšem s významnými výjimkami, jako je tribus *Eupatorieae* CASS. s převládající fialovou).
- u *Cichorioideae* téměř chybí pravé jazykovité květy (samičí, s trojlaločnou korunou), které jsou typické pro *Asteroideae*. Květy *Cichorioideae* mají pravidelnou (aktinomorfni) korunu nebo jsou dvoupyské (tribus *Mutisieae*) nebo jsou oboupohlavné jazykovité s pětialočnou korunou (tribus *Lactuceae* CASS.).
- prašníky podčeledi *Cichorioideae* jsou často protažené pod místo, kde se připojuje nitka ke konektivu, zatímco u *Asteroideae* většinou protaženy nejsou; *Cichorioideae* mají často prašná pouzdra na bázi často protažená ve sterilní výběžky, které jsou většinou dlouhé a ploché, zatímco u *Asteroideae* sterilní výběžky chybějí nebo jsou krátké, nápadně oddělené od fertillní části a většinou kýlnaté, nikoliv ploché.
- pylová zrna podčeledi *Cichorioideae* jsou v průměru větší a mají tenčí exinu než pylová zrna podčeledi *Asteroideae*; ostnité výrůstky na povrchu pylových zrn jsou u *Cichorioideae* uspořádány většinou na složitě uspořádaných valech nebo hřebenech nebo úplně chybí, zatímco na typickém pylu podčeledi *Asteroideae* jsou ostnité výrůstky rovnoměrně rozptýlené po celém povrchu; pylová zrna podčeledi *Asteroideae* mají většinou vyvinuty velké dutiny mezi spodní a střední vrstvou exiny, zatímco u *Cichorioideae* dutiny vyvinuty nejsou

- ♦ čnělky u *Cichorioideae* jsou často hlouběji dělené než u *Asteroideae* a s delšími a tenčími větvemi (na větvích je pak z jejich vnitřní strany receptivní povrch blizen); u některých skupin podčeledi *Cichorioideae* jsou větve orientovány tangenciálně, zatímco běžnější je v celé čeledi radiální orientace; u *Cichorioideae* jsou na čnělkách vymetací chlupy, které jsou nejčastěji na konci špičaté a jsou roztroušeny po celé délce (i na nerozdělené části) nebo koncentrovány v prstenci těsně pod rozdělením čnělky na dvě větve, zatímco i *Asteroideae* jsou vymetací chlupy spíše na konci oblé a koncentrované pouze na horní část větví čnělky.
- ♦ receptivní povrch blizny zabírá u *Cichorioideae* celou vnitřní stranu větví čnělky, zatímco u *Asteroideae* je často koncentrován pouze do dvou pruhů na okrajích vnitřní strany větví.
- ♦ u některých tribů podčeledi *Cichorioideae* jsou vyvinuty mléčnice (běžné jsou, co se zastoupení u jednotlivých rodů týče, ale pouze v tribu *Lactuceae*), naproti tomu u *Asteroideae* jsou velmi vzácné a vyskytují se jen u několika rodů; naopak se u podčeledi *Cichorioideae* téměř nevyskytují silice (benzopyrany a benzofurany), které jsou charakteristické pro *Asteroideae*.

V rámci podčeledi *Cichorioideae* patří rod *Centaurea* s. l. do druhově velmi bohatého tribu *Cardueae* zahrnujícího asi 2500 druhů a vedle rodu *Centaurea* i některé další rozsáhlé rody s několika desítkami až stovkami druhů (*Cirsium* MILL., *Jurinea* CASS., *Saussurea* DC., *Cousinia* CASS.). Charakteristické znaky tribu *Cardueae* jsou následující: byliny, často ostnité s různě členěnými listy; úbory se střechovitě uspořádanými zákrovními listy zakončenými často přívěskem nebo ostnem, úbory nejčastěji homogamní, obsahující pouze trubkovité květy, někdy jsou okrajové zvětšené (paprskující); koruny jsou u většiny zástupců pětičetné, nejčastěji v odstínech červené a fialové; čnělky mají věneček vymetacích chlupů těsně pod rozdělením na dvě větve; tyčinky mají často bradavčité nebo krátce chlupaté nitky a prašníky s výraznými sterilními výběžky (BREMER 1994, ŠTĚPÁNEK 2004).

Kladistické analýzy z poslední doby, založené jak na morfologických (BREMER 1994, PETIT 1997) tak molekulárních znacích (SUSANNA et al. 1995, HÄFFNER et HELLWIG 1999, GARCIA-JACAS et al. 2002, SUSANNA et al. 2006) naznačují, že tribus *Cardueae* je monofyletická skupina. Její vnitřní struktura však není ještě úplně jasná. V analýzách morfologických znaků vychází jako bazální skupina subtribus *Echinopinae* (CASS.) DUMORT. (v práci PETIT 1997 navržena klasifikace jako samostatný tribus). Druhou výraznou skupinou je subtribus *Carlininae* (CASS.) DUMORT., který tvoří sesterskou skupinu ke zbývajícím dvě subtribům, zřejmě ovšem jen v užším vymezení bez rodu *Xeranthemum* L. a jemu příbuzných (PETIT 1997, v tomto bodě se liší od výsledků uváděných v práci BREMER 1994, prvně citovaná studie však bere v úvahu mnohem větší počet znaků). Subtriby *Carduinae* (CASS.) DUMORT. a *Centaureinae* (CASS.) DUMORT. tvoří spolu monofyletickou skupinu, přičemž se zdá, že subtribus *Carduinae* je parafyletický, protože subtribus *Centaureinae* je monofyletická skupina „uvnitř“ *Carduinae*. Výsledky molekulárních analýz se shodují s analýzami morfologických znaků v rozlišení čtyř subtribů i parafylii subtribu *Carduinae*. Nejnovější práce (SUSANNA et al. 2006) rozlišuje navíc ještě pátý tribus (*Cardopatiinae* LESS.) zahrnující dva rody, jejichž fylogenetickou pozici nebyly předchozí analýzy jednoznačně rozřešit. Na bázi celého tribu (jako sesterskou skupinu ke zbytku tribu) ovšem kladou subtribus *Carlininae* (4 rody, z rozsáhlejších *Carlina* L. a *Atractylis* L.), zatímco subtribus

Echinopinae (pouze 2 rody, *Echinops* L. a *Acantholepis* L.) je sesterskou skupinou trojice *Cardopatiinae* + *Carduinae* + *Centaureinae*, ve které zajímá bazální pozici malý subtribus *Cardopatiinae* (2 rody, *Cardopatum* JUSS. a *Causiniopsis* NEVSKI). Odlišná oproti výsledkům založeným na morfologických znacích je i náplň obou primitivnějších subtribů – zdá se, že rod *Xeranthemum* a několik příbuzných drobných rodů patří do subtribu *Carduinae* a nikoliv mezi *Carlininae*, kam byly tradičně řazeny (SUSANNA et al. 2006, předešlé molekulární analýzy ale ukazovaly na blízkost k subtribu *Echinopsidinae*). Ve vnitřní struktuře skupiny *Carduinae* (téměř 30 rodů, z nejrozsáhlejších *Carduus* L., *Cirsium*, *Jurinea*, *Cousinia*, *Saussurea*) + *Centaureinae* (okolo 30 rodů, viz níže), tj. v postavení jednotlivých skupin rodů v subtribu *Carduinae* a určení sesterské skupiny k *Centaureinae* se ovšem citované práce neshodují, kromě toho, že *Carduinae* jsou jistě parafyletická skupina. Nejnovější z citovaných prací (HÄFFNER et HELLWIG 1999, GARCIA-JACAS et al. 2002, SUSANNA et al. 2006) naznačují, že by sesterskou skupinou k *Centaureinae* mohla být skupina rodů *Jurinea*, *Cousinia*, *Saussurea* a *Arctium* L.

2.2 Vymezení rodu *Centaurea* L. a jeho vnitřní struktura

Fylogenetické vztahy mezi jednotlivými rody (či skupinami rodů) uvnitř subtribu *Centaureinae* nejsou rovněž ještě definitivně rozřešené a mezi jednotlivými studii existují poměrně významné rozpory.

Z morfologických a anatomických znaků jsou nejdůležitější tvar a stavba pylových zrn, stavba okrajových paprskujících květů, stavba nažek, tvar (složitost) přívěsků zákrovních listenů, přítomnost (resp. nepřítomnost) krystalů štavelanu vápenatého v přívěscích. Určitou korelaci s fylogenezí subtribu vykazuje také základní chromozómové číslo a některé znaky týkající se anatomie stonku a listů. Často však lze spíše než o jednoznačných znacích hovořit o znakových trendech, protože zřejmě docházelo poměrně často k reverzím a opakovanému vzniku určitých znaků (WAGENITZ 1974, GARCIA-JACAS et al. 2001, VILATERSANA et al. 2000).

Typ pylových zrn je důležitým znakem, který v rámci subtribu *Centaureinae* dobře definuje některé příbuzenské skupiny a koreluje se současnými představami o fylogenezi. Základní studii pylových zrn publikoval již více než před 50 lety WAGENITZ (1955). Rozlišil celkem 8 typů: (1) typ *Serratula*³ charakteristický pro primitivní rody v subtribu *Centaureinae* a také pro subtribus *Carduinae*, (2) typ *Crupina* vázaný jen na rod *Crupina* (PERS.) DC., (3) typ *Centaurium* vyskytující se u rodu *Rhaponticoides* VAILL.⁴ a *Stizolophus* CASS., (4) typ *Dealbata* typický pro převážně západoasijský rod *Psephellus* CASS. (v širším pojetí ve smyslu WAGENITZ et HELLWIG 2000), (5) typ *Montana* a velmi podobný a od něj odvozený (6) typ *Cyanus* zastoupené u rodu *Cyanus* MILL., (7) typ *Scabiosa* vyskytující se u rodu *Colymbada* HILL (8) typ *Jacea* s několika podtypy, který je z těchto typů nejodvozenější a nacházíme jej u rodu *Centaurea* v užším smyslu (ca 50% druhů subtribu *Centaureinae*, WAGENITZ et HELLWIG 1996). Toto rozdělení je jen s drobnými

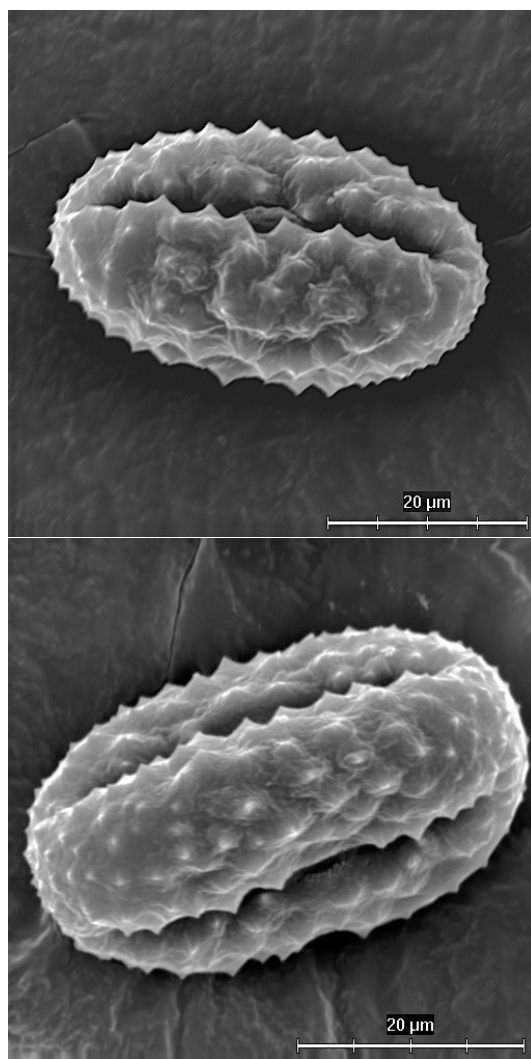
³ Rod *Serratula* L. s. str. v dnešním vymezení patří mezi poměrně odvozené skupiny v subtribu *Centaureinae*, což kontrastuje s názvem nejprimitivnějšího pylového typu. Tento rozpor je způsoben tím, že rod *Serratula* původně zahrnoval množství druhů, které jsou dnes řazeny do samostatného rodu *Klasea* CASS., který mezi fylogeneticky primitivní opravdu patří (MARTINS et HELLWIG 2005b).

⁴ *Centaurea* sect. *Centaurea* v tradičním pojetí; po konzervaci typu rodového jména *Centaurea* L. (GREUTER et al. 2001, BRUMMITT 2004), bylo nutné pro tuto skupinu, zcela nepřibuznou zbytku rodu *Centaurea* s. l., přijmout jméno *Rhaponticoides* VAILL. (GREUTER et al. 2005).

změnami (několik nových drobných typů a nové zařazení některých druhů, viz např. VILLODRE et GARCIA-JACAS 2000, VILATER-SANA et al. 2001) používáno dodnes.

Okrajové paprskující květy (pokud jsou vytvořeny) mají u primitivnějších zástupců subtribu ještě zachovány tyčinky redukované na staminodia, zatímco u odvozenějších skupin tyčinky úplně chybějí (WAGENITZ et HELLWIG 1996). Pouze u odvozených skupin (*Centaurea* s.str., vzácněji i *Colymbada* a *Carthamus* L.) se vyskytují na bázi korunní trubky buňky s typicky ztlustlou buněčnou stěnou (horní a spodní stěny tlustější než postranní; WAGENITZ et HELLWIG 1996).

Plody (nažky) subtribu *Centaureinae* podrobně studoval DITTRICH (1968a, b), další znaky doplnili WAGENITZ et HELLWIG (1996). Jako nejvýraznější evoluční trendy se jeví vznik na bázi nažky postaveného elaisomu, což je asi specializace k myrmekochorii a s tím související změna v uchycení nažky a semena v nažce. Na rozdíl od subtribu *Carduinae*, kde mají nažky bazální oddělovací plošky, mají zástupci subtribu *Centaureinae* oddělovací plošku laterální. Fylogeneticky primitivní zástupci subtribu *Centaureinae* pak mají bazální hilum, zatímco u většiny odvozených zástupců je hilum laterální (nákres viz WAGENITZ et HELLWIG 1996), vzácně se vyskytují přechodné typy. Podobné rozšíření mají u jednotlivých skupin zvláštní protáhlé parenchymatické buňky na vrcholové plošce nažky (označovány německy jako „Polsterzellen“, anglicky „bolster cells“, DITTRICH 1968, WAGENITZ et HELLWIG 1996). Určitý význam pro vymezení rodů mají i odění plodu a struktura perikarpu a také struktura chmýru. Chmýr je u nejprimitivnějších zástupců subtribu (např. rod *Klasea*) jednoduchý, u většiny odvozenějších skupin dvojitý (ve smyslu citovaných Dittrichových prací: všechny řady jednoduchého chmýru mají víceméně stejnou anatomickou stavbu, zatímco u dvojitého se vnitřní řada od vnějších několika řad liší kyjovitými, ztlustlými buňkami na bázi). Zástupci nejodvozenějších skupin (*Centaurea* s. str. a *Colymbada*) mají chmýr s uniformními postranními zuby či štětinkami, u primitivnějších zástupců je tato stavba výjimečná; naopak naprostá většina primitivnějších zástupců subtribu má paprsky chmýru pokryté nestejně dlouhými výrůstky, střídají se delší štětiny nebo zoubky a krátké papilky (WAGENITZ et HELLWIG 1996). Chmýr však může být různě redukován, např. u některých zástupců *Centaurea* sect. *Jacea* zůstávají zachovány pouze bazální buňky paprsků chmýru.



Obr. 2.1 Pylové zrnko *Centaurea phrygia* L. ve skenovacím elektronovém mikroskopu – příklad pylu typu *Jacea*. Foceno v Laboratoři elektronové mikroskopie v Č. Budějovicích v rámci kurzu BF JU „Elektronová mikroskopie pro biologie I“.

Co se týče zákrovních listenů, lze směrem od primitivních zástupců k odvozeným vystopovat trend k tvorbě složitěji stavěných přívěšků. U odvozenějších typů se také v zákrovních listenech vyskytují krystaly šťavelanu vápenatého, které u primitivních skupin chybějí (WAGENITZ et HELLWIG 1996).

S hlavními morfologickými znaky a fylogenezí subtribu *Centaureinae* koreluje i základní chromozómové číslo. To se pohybuje od $x = 7$ po $x = 16$, přičemž u primitivních skupin je vyšší než u odvozených, za hraniční mezi primitivními a odvozenými rody je považována hodnota $x = 12$ (GARCIA-JACAS et al. 1996).

Podobně (rozlišení mezi primitivními a odvozenými skupinami) korelují s představami o fylogenezi skupiny některé anatomické znaky, které se týkají anatomie stonku (postavení listů, průběh cévních svazků v listové stopě, apod.) a struktury listů (např. stavba průduchového aparátu) (NINOVA 1978)

Současné pohledy na fylogenezi celé skupiny jsou založeny především na molekulárních znacích, zatím byly použity RAPD (VILATERSANA et al. 2005), ITS a ETS sekvence jaderné ribozomální DNA (SUSANNA et al. 1995, VILATERSANA et al. 2000, GARCIA-JACAS et al. 2000, MARTINS et HELLWIG 2005a, b, HIDALGO et al. 2006), trnL–trnF intron na chloroplastové DNA (HIDALGO et al. 2006) a chloroplastový *matK* gen (GARCIA-JACAS et al. 2001).

Současné pohledy na fylogenezi subtribu *Centaureinae* a z toho vyplývající systematické členění skupiny lze shrnout takto:

- Na bázi subtribu *Centaureinae* je skupina asi dvaceti samostatných drobných rodů, které představují víceméně nezávislé linie s ne úplně jasnými příbuzenskými vztahy a pořadím, v jakém se odštěpují od zbytku *Centaureinae*. Do této skupiny patří i rod *Rhaponticoides*, který před konzervací typu (GREUTER et al. 2001) zahrnoval typ rodu *Centaurea* L. Typická je koncentrace primitivních stavů jednotlivých znaků: vysoké základní chromozómové číslo ($x > 12$), hilum bazální, v zákrovních listenech nejsou přítomny krystaly šťavelanu vápenatého, okrajové paprskující květy se staminodii.
- Dále existuje několika samostatných linií, které se během evoluce postupně oddělovaly od zbytku *Centaureinae*, s kombinací primitivních i odvozených stavů znaků. Patří sem zejména rody *Psephellus* (v širším vymezení podle WAGENITZ et HELLWIG 2000) a možná i *Serratula* v užším smyslu (část původně sem zahrnovaných druhů patří do rodu *Klasea*, který spadá do skupiny primitivních rodů, PETIT 1997, MARTINS et HELLWIG 2005b).
- Poslední skupinu, pravděpodobně monofyletickou, tvoří skupina okolo rodu *Carthamus* (snad monofyletická, zahrnující rody *Carthamus*, *Carduncellus* ADANS. a několik dalších drobnějších; podrobná studie viz VILATERSANA et al. 2000) a dále pak skupina tvořená třemi poměrně jasně definovanými rody *Cyanus*, *Colymbada* a *Centaurea* s. str. Celá „odvozená skupina“ je typická odvozenými stavy znaků: základní chromozómové číslo $x \leq 12$, hilum laterální, krystaly šťavelanu vápenatého jsou v zákrovních listenech přítomny, v okrajových paprskujících květech nejsou staminodia. Rod *Centaurea* s. str. je, co se morfologických znaků týče, vymezuje oproti zbytku „odvozené skupiny“ speciální typ pylových zrn: typ *Jacea*.

Alternativní hypotézu založenou na analýze morfologických a palynologických dat nabízí PETIT et al. 2001. Hlavní rozpory jsou (1) postavení skupiny okolo rodu

Carthamus (příbuznost rodu *Leuzea* DC. [dnes *Rhaponticum*], spolu tvoří sesterskou skupinu k velké části ostatních zástupců subtribu *Centaureinae*) a (2) monofylie rodu *Centaurea* s. l. včetně rodu *Rhaponticoides* (původní *Centaurea* sect. *Centaurea*), který podle molekulárních dat vychází jako samostatná linie nepřibuzná větší části *Centaurea* s. l. Část rozdílů mezi poslední uvedenou studií a ostatními lze asi připsat odlišnému spektru studovaných taxonů, ale jistě ne všechny.

Na základě těchto poznatků je zřetelné, že není možné zachovat rod *Centaurea* v původním širokém pojetí, protože by nebyl monofyletický. Zcela nepřibuzná zbytku původního rodu je skupina druhů dnes řazená do rodu *Rhaponticoides*. I po jejím oddělení je ale široké pojetí rodu *Centaurea* neudržitelné, aby byl monofyletický, musel by zahrnovat mnoho tradičně oddělovaných a morfologicky dobře definovaných rodů, zejména skupinu rodů z příbuzenského okruhu rodu *Carthamus*. Zdá se tedy, že je nutné určitější užití pojetí, kdy je rod *Centaurea* omezen pouze na nejodvozenější zástupce celého subtribu. Existují dvě možnosti – při užší definici rodů tvoří tuto nejodvozenější skupinu tři rody *Cyanus*, *Colymbada* a *Centaurea* s.str., při širší definici je zde rod jediný (*Centaurea*), zahrnující i zmíněné další dva. Vzhledem k poměrně výrazným morfologickým rozdílům mezi jednotlivými skupinami (barva květů, velikost úborů, tvar přívěsků zákrovních listenů, typy pylových zrn, základní chromozómová čísla) je asi nejlepší užití pojetí se třemi samostatnými rody, tak jak to navrhuje (GREUTER et al. 2001). Toto pojetí je proto dále používáno v této disertační práci.

Vnitřní členění rodu *Centaurea* s. str. není zcela jasné. Zdá se ovšem, že nelze použít dělení na velmi úzké rody jako *Acosta* ADANS., *Calcitrapa* ADANS. a *Jacea* MILL., které je v naší literatuře obvyklé (používali je např. J. Holub a J. Dostál; Holub je autorem mnoha nových kombinací, citace prací viz kapitolu 2.3, Dostál tato jména rovněž používal, své představy o členění subtribu *Centaureinae* na drobné rody publikoval ve dvou souborných pracích, DOSTÁL 1969, 1973). Podobně i tradiční členění na sekce (víceméně stejné náplně jako výše zmíněné rody) je založeno zejména na vnější morfologické podobnosti a zřejmě úplně přesně neodpovídá příbuzenským vztahům. WAGENTZ et HELLWIG (1996) rozdělují na základě kladistické analýzy morfologických znaků rod *Centaurea* s. str. na pět skupin. Výsledky založené na analýze ITS sekvencí (GARCIA-JACAS et al. 2000, 2006) ukazují, že lze vymezit tři hlavní skupiny zhruba korelující s geografickým rozšířením jednotlivých taxonů: skupina „taxonů s širokým areálem“, v pozdější práci označovaná jako „cirkum-mediteránní/eurosibiřská skupina“, „západomediteránní“ skupina (západní Středomoří) a „východomediteránní“ skupina (východní Středomoří a navazující oblasti Asie). Skupina „taxonů s širokým areálem“ tvoří sesterskou skupinu k ostatním dvěma a reprezentuje primitivní zástupce rodu. Celkově výsledky obou citovaných molekulárních studií dobře podporují monofylii rodu *Centaurea* s. str.

2.3 Nomenklatura

K vymezení rodu *Centaurea* L. se váže ještě významný nomenklatorický problém, který rozebírají GREUTER et al. (2001). Typem rodu byl stanoven druh *Centaurea centaurium* L. (BRITTON et BROWN 1913). Tento druh však patří do skupiny primitivních zástupců subtribu *Centaureinae*, kteří jsou v současnosti oddělováni do samostatných rodů, v tomto konkrétním případě jde o rod *Rhaponticoides* VAILL.

s 32 druhy. Pokud by po rozdělení původního rodu *Centaurea* s. l. zůstalo jméno *Centaurea* L. pro rod zahrnující *Centaurea centaurium* L., bylo by nutné pro všechny ostatní rody použít jiná jména a pro všechny jejich druhy (což je naprostá většina z původního rodu *Centaurea*) vytvořit nové kombinace. Tento problém je znám již dávno (např. WAGENITZ 1975, DOSTÁL 1976), ale kvůli značné složitosti bylo jejich řešení odkládáno a kvůli stabilitě nomenklatury (tj. aby se předešlo tvorbě velkého množství nových jmen) bylo jméno *Centaurea* stále používáno pro původně široce vymezený, byť nepřírozený rod. Zmíněná nová jména do značné míry již existují pro velmi úzce pojaté rody jako jsou *Acosta*, *Calcitrapa*, *Jacea*, *Cyanus*, *Colymbada* (podstatná část byla vytvořena českými autory J. Holubem a J. Sojákem, HOLUB 1972a, b, 1973a, b, 1974, 1977, SOJÁK 1972). Rozlišování těchto rodů ale není podpořeno výsledky současných fylogenetických studií. Pro „střední“ rodové pojetí, které navrhuje GREUTER et al. (2001), by ale existovala jména pro rody *Colymbada* a *Cyanus*. Problém ještě zhoršuje fakt, že není možné použít pro nově definovaný rod jméno toho z „úzkých“ rodů, který obsahuje největší počet druhů (*Acosta* ADANS.), a minimalizovat tak množství nových jmen, které by bylo potřeba vytvořit. Důvodem je, že existuje jméno, které má před všemi novými prioritou, a to *Cnicus* L. s typem *Cnicus benedictus* L. Tento druh podle výsledků kladistických analýz (viz výše citované práce) jednoznačně patří mezi ostatní „odvozené“ druhy a není důvod jej oddělovat do samostatného rodu. Žádné kombinace s rodovým jménem *Cnicus* ovšem neexistují (rod byl tradičně chápán jako monotypický⁵) a bylo by třeba je všechny nově vytvořit. Navrženým řešením této situace je konzervace jména *Centaurea* L. s konzervovaným typem *Centaurea paniculata* L. Tento druh zařadil HOLUB (1972b) do rodu *Acosta*, který by se tak i v případě použití „úzkých“ rodů musel označovat jako *Centaurea* L., jména ostatních „úzkých“ rodů jako *Jacea* MILL. nebo *Calcitrapa* HILL by zůstala beze změny. Správné jméno pro rod obsahující *Centaurea centaurium* L. je pak *Rhaponticoides* VAILLANT⁶. Návrh byl konzervaci typu již byl schválen příslušnou nomenklatorickou komisí (BRUMMITT 2004).

2.4 *Centaurea* sect. *Jacea*

Tato disertační práce se zabývá střeoevropskými zástupci *Centaurea* sect. *Jacea* (MILL.) DC. Tato sekce patří v rámci rodu *Centaurea* s. str. mezi fylogeneticky primitivní skupiny. Analýza autorů GARCIA-JACAS et al. (2000, 2006) ji řadí mezi skupinu „taxonů s širokým areálem“ a i v rámci ní patří k primitivnějším skupinám (na bázi se odštěpuje druh *Centaurea patula* DC. a hned potom větev tvořená druhem *Centaurea benedicta* (L.) L. a sekcí *Jacea*). Sekci *Jacea* lze vymežit následujícími morfologickými znaky (hlavně podle DOSTÁL 1976 a ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004): vytrvalé byliny s lodyhami většinou v horní polovině větvenými; listy většinou celistvé, dolní někdy peřenolaločné až peřenodílné; úbory středně velké, zákrov vejcovitý nebo kulovitý; přívěsky zákrovních listenů od listenu víceméně oddělené, po jeho okraji nesbíhající, různého tvaru, celokrajné nebo

⁵ Myšleno v poslední době, řekněme posledním století. Původně (LINNAEUS 1753) tento rod zahrnoval pět druhů, z nichž čtyři jsou dnes řazeny jinam (dva do rodu *Cirsium*, po jednom *Carduus* a *Rhaponticum*). Zejména v 19. století se jméno *Cnicus* používalo zejména pro *Cirsium* v dnešním smyslu (GREUTER et al. 2001).

⁶ V původním návrhu konzervace jména *Centaurea* L. (GREUTER et al. 2001) je zmiňováno jméno *Bielzia* SCHUR. Později bylo jako vhodnější kandidát nalezeno jméno *Rhaponticoides* VAILL. a typifikováno ve smyslu rodu zahrnujícího *Centaurea centaurium* L. (GREUTER 2003), mladší jméno *Bielzia* tak není v současnosti používáno.

na okraji hřebenitě třásnitě⁷, někdy silně protažené do tenké (až vlasovité) apikální části⁶, ale nikdy nepřeměněné v ostěn; květy v odstínech růžové až purpurové, vzácně bílé, často jsou vytvořeny okrajové paprskující květy; nažky do 4 mm dlouhé, bez chmýru nebo chmýr jen krátký (vždy kratší než nažka, většinou kratší než 2 mm), dvouřadý⁸, s vnitřní řadou často nevyvinutou; základní chromozómové číslo $x = 11$. Centrum rozšíření sekce je v horách jižní Evropy, část druhů zasahuje do střední Evropy a několik až do severní Evropy (*Centaurea jacea* L. až za polární kruh), jeden druh se vyskytuje i v severní Africe (Maroko) a několik druhů v jihozápadní Asii (HELLWIG 2004, MEUSEL et JÄGER 1992).

Vnitřní členění rodu *Centaurea* bylo a je neustálené, což vede k nejednotnému používání některých jmen. Jména *Centaurea* sect. *Jacea* a jemu podobných se tento problém týká velmi výrazně. V této práci je tedy jméno *Centaurea* sect. *Jacea* používáno pro skupinu rostlin, která odpovídá podrodu *Jacea* (MILL.) HAYEK ve smyslu Flora Europaea (DOSTÁL 1976), rodu *Jacea* v jiných Dostálových pracích (např. DOSTÁL 1973, 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992) a skupině “*Jacea–Lepteranthus* subgroup” v pracích WAGENITZ et HELLWIG (1996) a HELLWIG (2004). Naopak označení “*Jacea* group”, resp. “*Centaurea jacea* group” tak, jak ho používají WAGENITZ et HELLWIG (1996), resp. GARCIA-JACAS et al. (2000, 2006), se nevztahuje k *Centaurea* sect. *Jacea*, ale k rodu *Centaurea* s. str. jako celku (tato označení jsou odvozena od typu pylových zrn tohoto rodu – typ *Jacea*).

⁷ Tyto boční třásně i koncová třásně jsou často označovány jako „brvy“, tento termín ale nelze použít, protože se týká jednoho konkrétního typu odění, viz SLAVÍKOVÁ (2002): „brvitý (ciliatus) – s jednoduchými delšími tužšími odstálými chlupy, často v řadě, na okraji nebo na hranách různých částí rostlin“

⁸ ve smyslu definovaném v práci DITTRICH (1968a).

3. Hlavní zdroje taxonomických problémů v sekci *Jacea*

Centaurea sect. *Jacea* je známá jako jedna z obtížných (tzv. kritických) skupin středoevropské flóry. Příčin, které ztěžují určování chrp, je více a navzájem se kombinují. Kromě nedostatku vhodných určovacích znaků a dalších „objektivních“ příčin (morfologická plasticita, polyploidie, hybridizace) ztěžují systematiku chrp ze sekce *Jacea* také množství chybných určení a z toho plynoucí rozporné údaje o rozšíření jednotlivých taxonů, komplikovaná nomenklatura (používání jednoho jména různými autory v různém smyslu a naopak několikerý nezávislý popis jednoho taxonu pod různými jmény), nedůsledné odlišování individuální (a tedy taxonomicky nevýznamné) a geografické (populační, taxonomicky významné) variability a z toho plynoucí popis taxonů, které ve skutečnosti nemá smysl rozlišovat. V následující kapitole jsou hlavní okruhy problémů podrobněji popsány.

3.1 Určovací znaky

Jednou z příčin obtížného určování chrp ze sekce *Jacea* je nedostatek vhodných určovacích znaků. Sekce je morfologicky poměrně homogenní a jednotlivé taxony jsou v mnoha znacích stejné nebo si jsou velmi podobné. Jde např. o růstovou formu (vytrvalé byliny s přímou, asi 0,5–1 m vysokou lodyhou větvenou v horní polovině), tvar listů a listového okraje (listy nedělené nebo málo dělené, okraj drobnými zoubky pilovitý), odění (lodyha i listy krátkými chlupy drsné, zelené, jen vzácně šedivě chlupaté delšími chlupy), tvar úborů a květy (plně rozkvetlé úbory včetně okrajových květů asi 4–6 cm v průměru, zákrovy asi 1–2 cm v průměru, koruny v různých odstínech růžové až fialové, okrajové květy často paprskující). Tyto znaky (vesměs nápadné a snadno zjistitelné) jsou tak pro určování nepoužitelné nebo použitelné jen velmi omezeně a je naopak nutné všimnout si drobných detailů na přívěscích zákrovních listenů nebo na nažkách. Většinou je potřeba používat kvantitativní znaky, přičemž měřené rozměry jsou malé a zároveň je nutné je měřit poměrně přesně, což je s běžným terénním vybavením dosti obtížné. Většinou je třeba posuzovat celý komplex znaků, protože rozmezí variability jednotlivých znaků se mezi jednotlivými taxony překrývá. Vzhledem k poměrně významné vnitropopulační variabilitě (což lze u kvantitativních znaků očekávat) je pro správné určení často nezbytné studovat z jedné populace více rostlin a brát v úvahu průměrné hodnoty, příp. celkové zjištěné rozmezí variability; jednotlivé rostliny mohou být neurčitelné. Tyto obtíže jsou ještě umocňovány plasticitou některých určovacích znaků (viz níže) a hybridizací, která může výrazně zvyšovat vnitropopulační i mezipopulační variabilitu.

Hlavní rozlišovací znaky mezi jednotlivými taxony sekce *Jacea* se týkají zejména přívěsků zákrovních listenů: jejich velikosti, barvy, celkového tvaru (je zde víceméně plynulá řada od okrouhlých až po kopinaté, na konci silně protažené) a tvaru okraje přívěsků (celokrajné vs. hřebenitě dělené). Další důležité znaky jsou přítomnost nebo nepřítomnost chmýru nažek a rozměry úborů, u některých druhů jsou podstatné také znaky na vegetativních částech rostlin (odění, tvar listů aj.).

Některé důležité určovací znaky, zejména některé znaky na vegetativních částech, jsou podle mých zkušeností z terénu dosti plastické ve vztahu k podmínkám prostředí (např. počet a délka větví, úhel větvení, délka internodií, délka a šířka listů, odění lodyhy a listů). Vliv mají například zastínění stanoviště, vlhkost

a skeletovitost půdy (vlhká spíše hlinitá místa vs. suchá kamenitá stanoviště) a také kosení stanoviště – rostliny vyrostlé po pokosení vypadají dosti jinak než rostliny vyrostlé před pokosením nebo rostoucí na nekosených stanovištích. Velký vliv na architekturu rostliny má také poškození vrcholu lodyhy. Určitou plasticitu vykazují i znaky na zákrovech (barva přívěsků i jejich tvar). Pokud je při určování používán některý z plastických znaků, je nutné plasticitu zohlednit, což bohužel v určovacích klíčích v literatuře chybí. Nejvíce se tento problém týká příbuzenského okruhu *C. jacea* agg., v rámci kterého je podrobněji diskutován (kapitola 5).

3.2 Polyploidie

V sekci *Jacea* jsou zastoupeny dvě ploidní úrovně: diploidní ($2n = 22$) a tetraploidní ($2n = 44$). Lze najít několik dosti vyhraněných skupin druhů (z našich zástupců *C. jacea* agg., *C. nigrescens* agg., *C. nigra* agg. a *C. phrygia* agg.), ve kterých jsou zastoupeny obě úrovně ploidie. To je zdrojem potíží při určování a taxonomickém hodnocení jednotlivých taxonů, protože diploidní i polyploidní (zejména autopolyploidní) taxony jsou si díky stejnému genetickému základu (*gene pool*) velmi podobné, často odlišné pouze v některých kvantitativních znacích. Zároveň má ale smysl oddělovat jednotlivé ploidie do samostatných taxonů, protože jsou reprodukčně dobře izolovány (viz kapitoly 3.3 a 11) a mívají odlišné areály (viz např. GARDOU 1972 i některé výsledky méj disertační práce).

Dosti podrobně jsou v literatuře popsány polyploidní komplexy *C. jacea* agg. a *C. nigra* agg. v západní Evropě. GARDOU (1972) vyslovila názor, že polyploidní taxony v sekci *Jacea* jsou allopolyploidního původu. Hlavními důvody pro tuto domněnku byl jednak pozorovaný průběh meiózy (je pravidelná a v profázi se tvoří pouze bivalenty, zatímco autotetraploidů by mělo docházet k tvorbě tetravalentů a v důsledku toho k poruchám v segregaci chromozómů⁹) a jednak srovnání rozšíření jednotlivých taxonů v západní Evropě, kdy diploidní taxony mají v průměru menší areály než tetraploidní a jsou i ekologicky vyhraněnější, což navozuje představu „reliktních“ diploidních taxonů spojených řetězcem tetraploidních taxonů allopolyploidního (tj. hybridního) původu.

Současné studie této problematiky naproti tomu naznačují, že tetraploidní taxony ve skupině *C. nigra* agg. nebo *C. jacea* agg.¹⁰ jsou autopolyploidní. HARDY et al. (2000a, 2001) studovali segregaci jednotlivých alel vybraných isozymových lokusů při experimentálním křížení tetraploidů a výsledné poměry v potomstvu odpovídaly autopolyploidii a naopak byly průkazně odlišné od poměrů, které byly očekávány pro allopolyploidy. Zdá se rovněž, že k polyploidizaci mohlo dojít několikrát nezávisle na sobě. Analýzou isozymů více západo- a středoevropských populací bylo totiž zjištěno, že na malé prostorové škále jsou si sice geneticky podobnější populace uvnitř jedné ploidní úrovně než mezi ploidními úrovněmi, ale na větším prostorovém měřítku (na úrovni celé západní a střední Evropy) jsou si podobnější populace

⁹ Podle dnešních znalostí ale nelze toto kritérium k rozlišení auto- a allopolyploidů použít, protože i u mnohých autopolyploidů může být meióza pravidelná a tvorbě multivalentů nedochází (BRIGGS et WALTERS 1997).

¹⁰ V pracích těchto belgických autorů není vždy jasné, které taxony byly studovány. Autoři totiž zahrnují *C. nigra* L. do *C. jacea* L. jako jeden z poddruhů a píše většinou jen o *C. jacea* s. l. se zdůvodněním, že existují morfologické přechody mezi oběma a že se mohou volně křížit a že jde tedy o jeden biologický druh. V případě stanovení původu tetraploidů se podle udaných morfologických znaků zdá, že studovaná populace obsahovala tetraploidní rostliny *C. nigra* a jejich křížence s *C. jacea* (a možná i „čistou“ *C. jacea*). Na stejné lokalitě navíc roste i diploidní cytotyp *C. nigra*.

geograficky bližší a to bez ohledu na počet úrovně ploidie (HARDY et VEKEMANS 2001), což lze vysvětlovat právě opakovaným vznikem tetraploidů.

3.3 Hybridizace

V celém rodu *Centaurea* a v sekci *Jacea* zvláště je mezidruhovému křížení dosti častým jevem a v minulosti bylo popsáno značné množství hybridních kombinací. Ve střední Evropě se tímto jevem (a taxonomií chrp vůbec) zabýval zvláště maďarský botanik János Wagner, který ve své monografii chrp z území tehdejších Uher (WAGNER 1910) uvádí v rodu *Centaurea* sensu latissimo 57 druhů a 54 jejich kříženců. Na křížence uvnitř sekce *Jacea* z tohoto počtu přitom připadá 34 druhů, tedy téměř dvě třetiny tohoto počtu. Později tentýž autor zmiňuje dokonce ještě vyšší počet kříženců převyšující výrazně počet rodičovských druhů: osmdesát (WAGNER 1944). Podobné poměry uvádějí i HAYEK (1901a) pro území tehdejšího Rakousko-Uherska: 79 druhů, 28 kříženců, z toho 13 uvnitř sect. *Jacea* (a navíc mnohé další jen zmíněné v textu jako „zwischenformen“), a DOMIN (1936) pro tehdejší Československo: 20 druhů a 20 kříženců, z toho 13 kříženců uvnitř sekce *Jacea*. Tyto údaje jsou však co se počtu kříženců týče zřejmě poněkud nadhodnocené, protože některé udávané rodičovské kombinace nebyly v pracích pozdějších autorů potvrzeny a zřejmě mohou být založeny na chybném určení.

Z pozdější doby uvádí z Československa DOSTÁL (1982) celkem 26 druhů chrp¹¹ a jejich 10 kříženců, z toho v rámci sekce *Jacea* pět. Později (DOSTÁL 1989) uvádí 27 druhů a 10 kříženců, z toho uvnitř sekce *Jacea* sedm. Tyto počty jsou naopak podle zkušeností získaných při zpracovávání rodu *Centaurea* pro Květenu ČR a Klíč ke květeně Slovenska zřejmě poněkud podhodnocené.

Nejsnáze poznatelní jsou kříženci, u kterých jeden z jejich rodičovských druhů patří do okruhu *C. jacea* agg. a druhý nikoliv. Druhy ze skupiny *C. jacea* agg. totiž mají poměrně výrazné znaky, kterými se odlišují od většiny ostatních zástupců sekce. Například nemají vyvinutý chmýr na nažkách, zatímco většina ostatních taxonů má chmýr vyvinutý. Chmýr se pak objevuje i u kříženců, čímž jsou tyto snadno odlišitelní od *C. jacea* agg. Od druhého rodiče se kříženci často liší kratším chmýrem a někdy jeho nepravidelným vyvinutím: je vytvořen jen na části horního obvodu nažky, jednotlivé paprsky jsou nápadně nestejně dlouhé. Druhý výrazný rozdíl mezi okruhem *C. jacea* agg. a ostatními taxony sekce se týká tvaru přívěsků zákrovních listenů. Taxony ze skupiny *C. jacea* agg. mají přívěsky středních zákrovních listenů okrouhlé a víceméně celokrajné, zatímco většina ostatních druhů má přívěsky středních zákrovních listenů na okraji pravidelně hřebenitě trásnitě s nedělenou částí trojúhelníkovitou, kopinatou nebo i čárkovitou, často užší než jsou přívěsky u *C. jacea* agg. Kříženci mají intermediární charakter přívěsků, tzn. šířka nedělené části leží mezi hodnotami u rodičovských druhů a boční trásně často ve spodní části podélně srůstají do skupin obsahujících vždy několik sousedních trásní. Podrobně tyto jevy popisují např. MARSDEN-JONES et TURRILL (1954) pro křížence *C. jacea* a *C. nigra* z Británie, WENDELBO (1957) a SAARISALO-TAUBERT (1966) pro křížence *C. nigra*, *C. phrygia* s. str. a *C. elatior* s *C. jacea* s. str. ze Skandinávie a STASZKIEWICZ (1992) pro křížence *C. jacea* s. str. a *C. oxylepis* z

¹¹ V této práci i dalších citovaném Dostálově díle jsou chropy rozčleněny do více drobných rodů, uvedený počet se ale pro lepší srovnatelnost s předchozími údaji vztahuje na široce vymezený rod *Centaurea* sensu latissimo a je tedy „součtem“ použitých drobných rodů.

Polska. Obrázky tvaru přívěsků zákrovních listenů pro nejrůznější křížence uvádějí ve svých monografiích rodu *Centaurea* také HAYEK (1901a) a WAGNER (1910).

Kříženci, u kterých ani jeden z rodičů nepatří do okruhu *Centaurea jacea* agg., jsou uváděni mnohem vzácněji. Do jisté míry to může být způsobeno tím, že se výrazně hůře určují a málo se odlišují od rodičů. V sekci *Jacea* je z území ČR spolehlivě doložen jediný mezi *C. nigrescens* a *C. oxylepis* (ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004) a dále kříženci *C. elatior* × *C. stenolepis* a *C. oxylepis* × *C. phrygia* v podobě celých morfologicky přechodných populací (viz KOUTECKÝ 2003 a výsledky této disertační práce, kapitoly 7 a 10). Další příklady možné hybridizace, které jsou dosud nedostatečně prostudované a tedy s jistotou neprokázané, budou podrobně diskutovány v kapitole 9.

Hybridizaci západoevropských zástupců sekce *Jacea* (zejména skupiny *C. jacea* agg. a *C. nigra* agg.) studovala experimentálně GARDOU (1972). Hlavním výsledkem jsou zjištění, že (1) taxony o stejném počtu chromozómů se kříží většinou velice dobře a kříženci jsou často plodní a mohou se zpětně křížit s rodiči a (2) kříženci taxonů lišících se počtem chromozómů jsou dosti vzácní a téměř sterilní. Byly nalezeny i rozdíly v křížitelnosti různých příbuzenských skupin – např. taxony z okruhu *C. nigra* agg. se s *C. jacea* křížily lépe než *C. uniflora* TURRA. To může být vysvětlováno různou příbuzností těchto skupin (příbuznější se kříží snadněji).

Tyto výsledky potvrzují i novější studie hybridizace *C. jacea* agg. a *C. nigra* agg. (viz pozn. 10 na str. 13) v Ardenách v Belgii (HARDY et al. 2000a, 2001). Byla zjištěna snadná křížitelnost taxonů se stejným počtem chromozómů a neschopná křížitelnost taxonů, které se v počtu chromozómů liší. Metodou průtokové cytometrie byl stanoven počet chromozómu velkého množství (420) jedinců z lokalit, kde se společně vyskytují diploidní i tetraploidní rostliny, ale žádní kříženci, o kterých se předpokládalo, že by měli být triploidní, nebyli nalezeni. Jejich vznik však není zcela vyloučen, protože se vzácně objevili v hybridizačních experimentech.

Uvedené zákonitosti dobře ilustrují kvantitativní výsledky provedených hybridizačních pokusů týkající se počtu semen a jejich životaschopnosti (HARDY et al. 2001). Zatímco křížení v rámci diploidních, resp. tetraploidních populací dalo v průměru 11,3, resp. 11,6 nažek na jeden úbor, u křížení mezi ploidiemi to bylo jen 2,2, tedy asi 5× méně. Tyto nažky měly také výrazně sníženou klíčivost – 28% oproti 86%, resp. 92% u diploidních, resp. tetraploidních rostlin. Navíc je počet nažek kříženců mezi ploidiemi úrovněmi nadhodnocený, protože následné analýzy izozymů u rodičů a některých potomků ukázaly, že část potomstva vznikla díky kontaminaci květů pylem z jiných jedinců. Nicméně 6 jedinců bylo triploidních. Důležité zjištění je také to, že triploidní kříženci nejsou zcela neplodní. Po vypěstování do dospělosti kvetou a i když mají abortované prašníky, vzácně se po opylení jinými jedinci (diploidními i tetraploidními) vyvíjejí nažky, z nichž malá část je schopna vyklíčit. Ploidie těchto rostlin v citované práci není uvedena, protože v době její publikace nebyla ještě autorům známa.

Obě studie (GARDOU 1972, HARDY et al. 2001) se shodují i v posledním bodě – velmi vzácném (ještě řádově vzácnějším než autogamie) výskytu apomixie, pravděpodobně partenogeneze, při které docházelo k vývoji nažek z neoplozených vajíček tetraploidních rostlin za vzniku diploidního potomstva. GARDOU (1972) dále uvádí, že se jí pravděpodobně podařilo nalézt důkazy existence neredukovaných

gamet (tetraploidní potomstvo vznikající při křížení diploidní samičí a tetraploidní samčí rostliny zřejmě díky neredukovaným samičím gametám).

Důležitý závěr z těchto pozorování je, že odlišný počet chromozómů je u chrp sekce *Jacea* jednou z mála účinných mezidruhových reprodukčních bariér, protože různé druhy se stejným počtem chromozómů se kříží snadno, zatímco druhy s různým počtem chromozómů nikoliv. Zároveň je ale zřejmé, že tato bariéra není úplná a může docházet k slabému genovému toku i mezi taxony různých ploidních úrovní, a to asi oběma směry. Tok směrem od diploidů k tetraploidům umožňuje vznik neredukovaných gamet u diploidů a také částečná plodnost triploidních kříženců, opačný směr je možný díky vývoji diploidních jedinců z neoplozených vaječných buněk jedinců tetraploidních. Tyto procesy jsou každopádně velice vzácné. Výsledky hybridizačních experimentů jsou navíc proti situaci v reálných populacích poněkud nadhodnocené, protože potomstvo vzniklé normální cestou je zřejmě životaschopnější a v reálných podmínkách potlačí vzácné potomky neobvyklých křížení (viz kontrast mezi vzácným výskytem triploidních kříženců v pokusech a jejich naprostou absencí v přírodních populacích). Přes svoji vzácnost ale mohou mít popsané procesy způsobující genový tok, byť slabý, velký význam pro evoluci (BRETAGNOLLE et THOMPSON 1995, RAMSEY et SCHEMSKE 1998, PETIT et al. 1999).

Na základě uvedených údajů z literatury i na základě mých zkušeností z terénu se zdá, že alespoň část kříženců je plodná a schopná křížit se zpětně s rodičovskými taxony nebo dále mezi sebou. Týká se to zejména kříženců mezi taxony stejné ploidní úrovně. Tímto způsobem mohou vznikat komplikované hybridní roje s víceméně plynulým znakovým přechodem mezi rodičovskými taxony. V literatuře je detailně popsán vznik takového hybridního roje mezi *C. stoebe* L. a *C. diffusa* LAM. patřících do sekce *Acrolophus* (CASS.) DC. (WAGNER 1939). Kříženci se zřejmě také mohou křížit s dalšími taxony (stejně ploidní úrovně) za vzniku vícenásobných kříženců.

Určování kříženců je dosti obtížné, protože kříženci různých rodičovských kombinací mohou vypadat velice podobně (týká se to např. všech kříženců mezi *C. jacea* agg. a ostatními taxony sekce) nebo dokonce mohou svým vzhledem dokonce připomínat jiné nepřibuzné taxony a být tak zdrojem dalších omylů [např. kříženec *C. nigrescens* WILLD. × *C. jacea* poněkud připomínající druh *C. nigra*, *C. elatior* (GAUD.) HAYEK × *C. jacea* někdy připomínající *C. oxylepis* (WIMM. et GRAB.) HAYEK].

Hojná hybridizace a fertilita kříženců ukazují na slabé (možná až žádné) reprodukční bariéry mezi taxony ze sekce *Jacea*, které mají stejný počet chromozómů. Existence nějaké reprodukční bariéry je přitom základní podmínkou pro to, aby mohla vůbec probíhat speciace, oddělení těchto taxonů. Je tedy otázka, co mohlo být v případě chrp onou reprodukční bariérou a proč je dnes tak slabá. Nejpravděpodobnějším vysvětlením je někdejší geografická izolace jednotlivých taxonů a jejich pozdější sekundární kontakt. Jednotlivé taxony chrp mají poměrně vyhraněné areály a lze spekulovat, že byly v minulosti prostorově izolovány. Svoji roli mohly hrát vegetační změny související se střídáním glaciálů a interglaciálů, kdy v Evropě existovala v glaciálech nejméně dvě významná refugia, která jsou i dnes centry diverzity rodu *Centaurea* (Balkánský a Iberský poloostrov). Některé taxony mohou mít původ pouze v jednom z těchto center (např. západoevropská skupina *C. nigra* agg. nebo „balkánská“ skupina taxonů *C. stenolepis*, *C. indurata* a jim podobných). Další (a zřejmě hlavní) izolaci populací z různých území

a následný vznik nových taxonů lze předpokládat v průběhu holocénu. Chrpy jsou poměrně světlomilné rostliny vázané převážně na nelesní stanoviště. Jednotlivé populace zřejmě období rozvoje lesa musely přežívat na lokalitách „reliktní“ povahy, např. nad horní hranicí lesa nebo v územích extrémně suchých nebo alespoň v územích, kde se trvale udržely řídké světlé lesy nebo významnější plochy bezlesí uvnitř lesů. Tato prostorová izolace mohla umožnit diferenciaci jednotlivých taxonů. Pozdější odlesnění krajiny lidmi po nástupu zemědělství pak mohlo umožnit rozšíření jednotlivých taxonů do nových území a tedy setkání původně geograficky izolovaných taxonů, které je provázáno v současnosti pozorovanou intenzívní hybridizací.

3.4 Ostatní problémy (nomenklatura, chybné údaje o rozšíření, apod.)

Komplikovaná nomenklatura je častým průvodcem (a vlastně důsledkem) „objektivní“ taxonomické složitosti studované skupiny. U chrp ze sekce *Jacea* se setkáváme se dvěma hlavními prvky, které nomenklatorickou situaci činí značně složitou: (1) totéž jméno bylo používáno v různých geografických oblastech nebo různými autory pro různé taxony (platí zejména pro starší práce z 18., 19. a začátku 20. století, od kterých se ale odvíjí i současná nomenklatura) a (2) ve snaze popsat značnou variabilitu (navíc umocněnou hybridizací) bylo popsáno množství taxonů, které reálně neexistují nebo které neodpovídají uvedené taxonomické úrovni nebo byli někteří kříženci popsáni jako nehybridní taxony a naopak.

Část těchto problémů, které je nutné během taxonomického studia chrp ze sekce *Jacea* řešit, je způsobena zvláštním charakterem rozšíření jednotlivých taxonů. Chrpy mají poměrně vyhraněné areály, které se moc nepřekrývají. Areály většiny druhů jsou většinou malé až středně velké, z celé sekce pouze areál druhu *C. jacea* L. zahrnuje většinu Evropy. To způsobuje, že badatel pohybující se zejména v rámci nějakého menšího regionu (např. jednotlivé státy) prakticky nemá šanci dostatečně poznat rozsah celý rozsah variability sekce a celé spektrum taxonů. Potom může snadno docházet k mylným interpretacím regionální variability. Pokud se snažíme regionální variabilitu „naroubovat“ na koncept taxonů popsaných odjinud, může se stát, že nějaká nápadná, ale taxonomicky méně významná odchylka je interpretována jako výskyt pro region nového taxonu. Díky přirozeně velké morfologické variabilitě, navíc posilované hybridizací, lze takovéto nápadné odchylky najít skoro v každém území. Možná je i opačná situace, kdy některý taxon není rozeznán jako samostatná jednotka a je chybně ztotožněn s jiným taxonem popsaným odjinud. Oba uvedené případy lze v taxonomické historii chrp sekce *Jacea* vystopovat. To vše vede k různé interpretaci jmen pro různé taxony nebo křížence a k velkému množství chybných určení, které se pak objevují v podobě chybných a rozporných údajů o rozšíření jednotlivých taxonů.

4. Metodika

V této části je popsána obecná metodika práce. Zahrnuje informace o sběru dat, použitých postupech při laboratorních analýzách a o statistickém vyhodnocení dat společné pro všechny studované druhové skupiny. Konkrétní seznamy studovaných populací, měřené morfologické znaky, apod. jsou pak uvedeny přímo u jednotlivých skupin.

4.1 Morfometrické analýzy

K analýze byly vybrány zejména morfologické znaky, které jsou uváděny jako důležité pro určování studované skupiny (ADLER et al. 1994, ČELAKOVSKÝ 1897, DOSTÁL 1948–1950, 1976, 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992, FISCHER et al. 2005, HEGI 1929, ROTHMALER 1994, LANGE 1996, WAGENITZ 1987, aj.) a dále znaky, které se ukázaly jako důležité na základě získaných zkušeností z terénu. Důležitým kritériem při výběru znaků byla jejich jednoznačná definovatelnost – v některých případech by bylo výhodné využít znaky jako je barva listů nebo přívěsků zákrovních listenů, ale rozdíly mezi taxony jsou malé a obtížně definovatelné (zelená vs. zelenošedá, světlá vs. tmavá hnědá apod.) a takové znaky není možné v morfometrických analýzách použít, protože by pravděpodobně nebyly posuzovány vždy stejně.

Morfologická variabilita byla studována na úrovni populací a na úrovni jedinců. Byly proto sbírány reprezentativní vzorky z jednotlivých populací. Z každé studované populace (kromě dvou) bylo náhodně odebráno 25–30 plně vyvinutých nepoškozených jedinců v době květu (alespoň terminální úbor plně rozkvetlý) nebo plodu. Nebyli sbíráni jedinci s poškozeným nebo ukousnutým terminálním úborem, protože to silně mění charakter větvení lodyhy, který je u některých taxonů důležitým určovacím znakem. Ve dvou početně slabých populacích *C. phrygia* agg. nebylo možné odebrat více než 13, respektive 17 jedinců. Obě jsou ale v rámci taxonů, ke kterým patří, geograficky izolované a proto bylo nutné je do analýz zahrnout i přes méně reprezentativní výběr jedinců. Chrpy někdy tvoří trsy s mnoha kvetoucími lodyhami, zejména na lokalitách delší dobu neobhospodařovaných. Protože jde o jediného jedince (genetu), byla z každého trsu pro morfometrickou analýzu odebrána pouze jedna lodyha. Část znaků byla měřena přímo na čerstvém materiálu (např. znaky týkající se větvení lodyhy a rozměry zákrovů, jejichž hodnoty by se mohly po vylisování změnit), rostliny pak byly vylisovány a zbytek znaků byl doměřen na takto vzniklých herbářových položkách.

Populace pro analýzu byly vybírány tak, aby pokud možno reprezentovaly všechny hlavní oblasti výskytu studovaných taxonů a celou šíři pozorované morfologické variability. Byly sbírány pouze homogenní populace, ve kterých nedochází ke křížení více taxonů, protože zahrnutí kříženců by značně zkreslilo získané hodnoty morfologických znaků. Jde zejména o křížence mezi *C. jacea* a ostatními taxony sekce. Tito kříženci jsou snadno poznatelní podle typického tvaru zákrovních listenů (zejména nepravidelně srostlé postranní třásně, viz obr. 9.1 na str. 103).

Statistické analýzy dat byly prováděny zejména v programu STATISTICA 6.0 (STATSOFT 2001), některé mnohorozměrné metody [analýza hlavních komponent (PCA), redundanční analýza (RDA), kanonická diskriminační analýza (CDA)]

v programovém balíku Canoco for Windows 4.5 (TER BRAAK et ŠMILAUER 2002) a klasifikační diskriminační analýza v programu R 2.0 (R DEVELOPMENT CORE TEAM 2003).

Nejprve byly spočítány základní popisné charakteristiky každého znaku (aritmetický průměr, směrodatná odchylka, medián, maximum a minimum, kvartily, 5% a 95% kvantily) pro jednotlivé populace a jednotlivé druhy tak, jak byly předběžně určeny na základě dostupné literatury. Byla otestována normalita rozdělení u kvantitativních a poměrných znaků (test Shapiro-Wilk). Většina znaků se více nebo méně od normálního rozdělení odchylovala, nejvíce odchylné znaky byly logaritmicky transformovány. Pro ty analýzy, které to vyžadují (shluková analýza, PCA, RDA), byly hodnoty jednotlivých znaků normalizovány.

Vnitřní struktura jednotlivých populací byla studována pomocí PCA (samostatná analýza pro každou populaci). Cílem bylo detekovat netypické jedince („outliers“), kteří se v morfologických znacích výrazně odlišují od zbytku populace. Takoví jedinci mohou zkreslit průměrné hodnoty pro celou populaci a proto bývají obvykle před výpočtem populačních průměrů z analýz vyřazeni a průměry jsou pak počítány pouze z „typických“ jedinců (MARHOLD et SUDA 2002). V případě analýz chrp ze sekce *Jacea* byl ale tento postup použit pouze v případě skupiny *Centaurea jacea* agg. U druhé analyzované skupiny, *C. phrygia* agg., nebylo vylučování netypických jedinců aplikováno, protože se ukázalo, že v některých populacích je jejich výskyt charakteristickým znakem celé populace¹² a ke zkreslení by naopak docházelo při vyloučení těchto jedinců z analýz. Z dat bez „outliers“ byly vypočítány průměrné hodnoty znaků pro jednotlivé populace. Při analýzách na úrovni jedinců (zejména při diskriminačních analýzách) byli ale „outliers“ v datech ponecháni.

V případě znaků na nažkách, které nebyly k dispozici u všech jedinců, byl populační průměr počítán pouze v případě, kdy bylo v dané populaci k dispozici nejméně 5 jedinců s nažkami. Všechny analýzy byly pak počítány ve dvou verzích – se všemi znaky (pak bylo nutno vyloučit některé jedince/populace, pro které nebyly k dispozici nažky) a bez znaků na nažkách (což umožňuje zahrnout všechny jedince/populace).

Byly prostudovány korelace mezi jednotlivými znaky. Bylo identifikováno několik skupin silně korelovaných znaků. V rámci těchto skupin byly po posouzení variabilita populací/taxonů v jednotlivých znacích některé z korelovaných znaků z dalších analýz vyloučeny.

Základní vztahy mezi jednotlivými populacemi byly studovány pomocí shlukové analýzy. Analýza byla provedena na průměrech pro jednotlivé populace, jako míra nepodobnosti byla použita euklidovská vzdálenost (*euclidean distance*) a jako shlukovací algoritmus postupně Wardova metoda, UPGMA a *complete linkage*. Pro doplnění představy o podobnosti populací byla na stejných datech spočítána analýza hlavních komponent (PCA), u skupiny *C. jacea* agg. i redundanční analýza (RDA) s charakteristikami lokalit (nadmořská výška, zastínění, aj.) jako vysvětlujícími proměnnými.

Na základě těchto analýz bylo navrženo rozdělení populací do skupin (taxonů). Ty byly studovány pomocí PCA na úrovni jedinců a kanonické

¹² Některé populace jsou pravděpodobně ovlivněny introgrésí jiného taxonu a výskyt „netypických“ jedinců nesoucích znaky tohoto taxonu je pak jejich charakteristickou vlastností, která musí být do výpočtu průměrných hodných hodnot zahrnuta.

diskriminační analýzy a klasifikační diskriminační analýzy (obojí jak populací, tak jedinců). Kanonická diskriminační analýza byla provedena jak se všemi dostupnými znaky, tak s postupným výběrem (*forward selection*) znaků se statisticky průkazným vlivem. Protože data nemají ani po transformacích normální rozdělení, byl při testování významnosti jednotlivých znaků při postupném výběru (*forward selection*) v krokové diskriminační analýze použit Monte Carlo permutační test v programu CANOCO, který lze na rozdíl od parametrických testů použít i na tento typ dat (LEPŠ et ŠMILAUER 2003). Při podobných analýzách, kdy je postupně testováno více proměnných, nejsou jednotlivé testy zcela nezávislé a „celková“ pravděpodobnost chyby prvního druhu je vyšší než je tato pravděpodobnost u jednotlivých testů. Proto je zvykem používat tzv. Bonferoniho korekci, při které vybíráme pouze proměnné, které mají průkazný vliv na hladině významnosti nižší než α/N , kde α je hladina významnosti, které chceme dosáhnout a N je počet jednotlivých testovaných proměnných (LEPŠ et ŠMILAUER 2003). Výsledkem je ovšem velmi konzervativní test. V případě morfometrických dat v obou studovaných skupinách *Centaurea sect. Jacea* by na tuto hladinu významnosti dosáhla při postupném výběru vždy jen jediná nebo dvě nejlepší proměnné. To je samozřejmě logicky nesmyslný výsledek (byť z formálního statistického hlediska správný) způsobený použitím příliš přísného kritéria. Proto byly všechny analýzy počítány bez Bonferoniho korekce.

Také klasifikační diskriminační analýza byla počítána dvakrát, se všemi znaky a se znaky vybranými při postupném výběru v kanonické diskriminační analýze. Vždy byla použita *cross-validation* (postupné vyřazení každého objektu z výpočtu a jeho klasifikace na základě klasifikačního pravidla spočteného na základě ostatních objektů), *a-priori* pravděpodobnost zařazení k určité skupině byla pro všechny skupiny stejná.

4.2 Počty chromozómů

V každé studované populaci *C. phrygia* agg. a vybraných populacích *C. jacea* agg. byl nejméně u 3 jedinců stanoven počet chromozómů, většinou pomocí počítání pod mikroskopem, v některých případech byla použita i průtoková cytometrie (viz kapitolu 4.3) nebo obojí. Dokladové exempláře k chromozómovým počtům jsou uloženy v herbáři CBFS.

Materiálem pro počítání chromosomů byly kořenové špičky semenáčků vypěstovaných z nažek nasbíraných na lokalitě (používány byly nažky od několika různých mateřských jedinců, obvykle šlo o rostliny použité i pro morfometrické analýzy). Testováno bylo i použití kořenů dospělých rostlin, ale tento postup se neosvědčil – jednak mají chrpy poměrně mohutný kořenový systém a jemné rostoucí kořeny se špatně získávají a jednak by nebylo možné dovést živé kořeny ze všech lokalit. Pro přípravu vzorků byl použit postup podle Krahulcové (KRAHULCOVÁ 1998, p. 17–18). Předpůsobení v nasyceném vodném roztoku p-dichlorbenzenu probíhalo 3 hodiny. Poté byly vzorky fixovány 24 hodin v lednici ve směsi ethanolu a kyseliny octové (3:1) a skladovány v lednici v 70% ethanolu. Macerace ve směsi kyseliny chlorovodíkové a ethanolu (1:1) trvala 60–90 sekund, podle velikosti kořínku.

4.3 Průtoková cytometrie

Stanovení stupně ploidy pomocí průtokové cytometrie probíhalo v Laboratoři průtokové cytometrie BÚ AVČR v Průhonicích na přístroji Partec PA II. Použit byl postup podle OTTO (1990). Jako standard byla použita rostlina se známým stupněm ploidy (v prvních analýzách rostlina vypěstovaná ze semenáčku, který přežil odříznutí kořenové špičky, ze které byly chromozómy počítány pod mikroskopem, v pozdějších analýzách už dospělé rostliny pěstované na pozemku, u kterých již byl stupeň ploidy změřen v minulosti). Asi 0,5 cm² listů standardu a neznámého vzorku bylo ostrou žiletkou rozsekáno v 0,5 ml roztoku Otto I (0.1M kyselina citronová, 0.5% Tween 20). Suspenze byla přefiltrována přes 42 µm nylonovou tkaninu a poté k ní byl přidán 1 ml roztoku Otto II [0.4M Na₂HPO₄, 2-mercaptoethanol (2 µg/ml) a fluorochrom DAPI (4µg/ml)]. Cytometr byl nastaven tak, aby relativní fluorescence G₀/G₁ jader diploidů byla na kanálu 200. Zaznamenávána byla fluorescence 3000 částic, koeficienty variance se pohybovaly v rozmezí 1,3–7,0, hodnoty vyšší než 3,5 ale byly poměrně vzácné a pokud to bylo možné, byly tyto rostliny analyzovány znovu (nejhorší výsledky byly u rostlin sbíraných na pozdě podzim, u kterých nová analýza nemohla přinést zlepšení a u kterých nebylo možné sesbírat je znovu v další sezóně).

4.4 Hybridizační experimenty

Cílem těchto experimentů bylo doplnit data získaná jinými metodami. Byly prováděny dva různé experimenty. (1) Křížení *C. elatior* a *C. stenolepis*. Cílem bylo potvrdit předpoklad, že se tyto druhy mohou snadno křížit. (2) Křížení *C. elatior* a *C. jacea*. Hybridizace těchto dvou druhů byla studována v přírodní populaci a kontrolovaný experiment poskytl podklady pro interpretaci výsledků.

Křížení bylo v obou případech prováděno stejným způsobem. Úbory rostlin pěstovaných na pokusném pozemku v Českých Budějovicích byly před rozkvetem uzavřeny do pytlíků z monofylu, které zabraňovaly v přístupu opylovačům. Po rozkvetu byly vždy dva úbory lehce třeny o sobe několikrát v průběhu 3–4 po sobě jdoucích dnů. Celkem byly v každém experimentu prováděny tři typy křížení: a) autogamie (různé lodyhy z téhož trsu), b) křížení s jiným jedincem stejného druhu a c) křížení mezi různými druhy. Úbory zůstaly zakryté až do úplného odkvetení. Některé další úbory byly ponechány nezakryté a přístupné pro spontánní opylování. Na podzim byly úbory sesbírány a byla z nich vyjmuty zralé nažky.

Do jednotlivých květů nebylo nijak zasahováno, nebyly odstraňovány tyčinky. Proto není možné vyloučit, že část semen vznikla díky autogamii. Odstraňování tyčinek by však bylo časově velice náročné a nebylo by možné v dostatečném množství úborů. Zároveň by při odstraňování tyčinek zřejmě docházelo i k poškození blizen u podstatné části květů. Předešlé studie našťastí ukázaly, že autogamie je u chrp ze sekce *Jacea* vzácná (GARDOU 1972, HARDY et al. 2001), takže zkreslení výsledků díky autogamii je většinou malé.

Pokud to bylo možné, byly navzájem opylovány dvě rostliny rostoucí na pokusném pozemku a každý úbor byl tedy zároveň zdrojem vajíček i zdrojem pylu. Bohužel takto nebylo možné provést všechna křížení (kvůli prostorovému uspořádání rostlin na pozemku a jejich postupnému rozkvétání). V části křížení proto sloužily pěstované rostliny jako mateřské (zdroj vajíček) a pyl byl dodáván z úborů odebraných jinde na pokusném pozemku nebo v terénu. Úbory použité jako

zdroj pylu byly odebrány těsně před rozkvetením a následně skladovány v uzavřené místnosti, aby k nim nemohli opylovači a byla tak vyloučena kontaminace pylem z jiných rostlin. Ze stejného důvodu sloužil každý z těchto úborů jako zdroj pylu pouze pro jednu mateřskou rostlinu.

U každé pokusné rostliny (včetně těch, ze kterých byly v terénu odebrány úbory jako zdroj pylu), byl ověřen stupeň ploidie pomocí průtokové cytometrie.

Na konci experimentu byly spočítány zralé nažky v každém pokusném úboru. Jednotlivé studované druhy se poněkud liší ve velikosti úborů, na které závisí počet květů v úbor a tedy v počtu nažek, který lze z jednoho úboru teoreticky získat. Proto nemohly být k vyhodnocení experimentů použity přímo získané počty nažek na jeden úbor, ale bylo je nutné přepočítat. Počet nažek, který u daného druhu může vzniknout, lze dobře odhadovat ze spontánního opylování hmyzem v nezakrytých úborech. Proto byl spočítán pro každý druh průměrný počet nažek v úborech ponechaných pro spontánní opylování a těmito počty byl dělen zjištěný počet nažek z experimentálních úborů (podle toho, k jakému druhu mateřský jedinec patřil). Výsledné hodnoty (vlastně procento nažek ve srovnání se spontánním opylováním) byly použity pro statistické analýzy. Porovnávány byly v obou typech experimentů mezi sebou autogamie, křížení uvnitř vlastního druhu a křížení mezi druhy s rozlišením, který druh sloužil jako mateřský. Vzhledem k tomu, že získané počty nažek nemají normální rozdělení, byl pro vyhodnocení použit neparametrický Kruskal-Wallisův test a pro následné porovnání jednotlivých skupin neparametrická obdoba mnohonásobných porovnaní.

4.5 Isozymy

Pro ověření hypotézy o hybridním původu populací přechodného charakteru mezi *C. elatior* a *C. stenolepis* byly studovány isozymy. Celkem bylo studováno 11 populací (*C. elatior*: *bol*, *hvl*, *ole1*, *pris*, *pros*; *C. stenolepis*: *dub*, *mil*, *dom*; přechodné populace: *rte*, *rus*, *babu*; zkratky populací odpovídají seznamu lokalit v příloze 2), z každé populace 10 nebo 9 rostlin. Celkem bylo analyzováno 107 vzorků. Všechny analýzy bylo provedeny v Laboratoři isozymových analýz BÚ AVČR v Průhonicích.

Studované druhy jsou si poměrně blízce příbuzné (v rámci sekce *Jacea*) a bylo možné předpokládat, že rozdíly mezi nimi budou zejména kvantitativní (tj. ve frekvencích jednotlivých alel, které se ale vyskytují u obou druhů). Pro analýzy byly proto využity zejména enzymové systémy, které byly nejvíce variabilní v předchozích studiích isozymů u zástupců sekce *Jacea* (JENSEN et al. 1987, HARDY et VEKEMANS 2001, HARDY et al. 2000a, b, 2001).

Z každé studované rostliny byly v druhé polovině května nebo začátkem června odebrány mladé listy. 70–80 mg listu bylo homogenizováno ve vychlazené třecí misce v 800 μ l extrakčního pufru s malým množstvím látky Dowex-Cl. Použit byl extrakční pufr „Viola“: 0,1M Tris-HCl pufr pH=8,0, 70mM 2-mercaptoethanol, 26mM metabisulfit sodný (disiřičitan sodný), 11 mM kyselina askorbová, polyvinylpyrrolidon (4% w/v). Suspenze pak byla centrifugována 10 minut při 15000 ot./min ve vychlazené centrifuze. Supernatant byl odebrán po 150 μ l do tří mikrozkuvek (pro každou rostlinu) a skladován při teplotě -75°C.

Elektroforéza probíhala na vertikálním polyakrylamidovém gelu (separační gel 8,16%, pufr 1,82M Tris-HCl pH=8,9; koncentrační gel 4%, pufr 0,069M Tris-HCl

pH=6,9), elektrodový pufr byl 0,02M Tris-0,24M glycin, pH=8,3. Do každé jamky bylo naneseno 30 μ l vzorku. Elektroforéza probíhala 1 h při konstantním proudu 80 mA a následně okolo 4,5 h při konstantním proudu 100 mA. Počáteční napětí se pohybovalo okolo 160 V, postupně rostlo až na konečných okolo 500 V.

Bylo studováno 6 enzymových systémů: 6-fosfoglukonátdehydrogenasa (6-PGDH, EC 1.1.1.44), alkoholdehydrogenasa (ADH, EC 1.1.1.1), aspartátaminotransferasa (AAT, EC 2.6.1.1), diaforasa (DIA, EC 1.8.1.4), fosfoglukomutasa (PGM, EC 2.7.5.1), leucinaminopeptidasa (LAP, EC 3.4.11.1). Barvení probíhalo podle VALLEJOS (1983) pro 6-PGDH, ADH, a podle WENDEL et WEEDEN (1989) pro PGH, s následujícími modifikacemi: 6-PGDH (0,1M Tris-HCl pH=8,4, 30 mg kys. 6-fosfoglukonové), PGM (24 mg MgCl₂, 50 mg glukosa-1-fosfátu, 10 mg NADP). Barvení LAP probíhalo podle následujícího receptu: gel byl ponořen do pufru 0,2M Tris-maleát pH=6,0 a 10 minut inkubován s roztokem 40 mg L-leucyl- β -naftylamid.HCl (v 50% acetonu) a 60 mg MgCl₂ v 30 ml pufru, po 10 minutách byl přidán roztok 25 mg Fast Black K Salt ve 30 ml pufru. Pro AAT byl použit následující postup: byly připraveny dva barvicí roztoky, roztok A (20 ml 0,1M Tris-HCl pH=8,4, 240 mg kyseliny aspartové, 40 mg kys. α -ketoglutarové) a roztok B (20 ml 0,1M Tris-HCl pH=8,4, 50 mg Fast Blue BB Salt, 50 mg Fast Violet B, 25 mg pyridoxal-5-fosfát), gel byl ponořen do pufru Tris-HCl pH=7,0, těsně před aplikací byly smíchány roztoky A a B a nality na gel a ten byl inkubován při 32°C, po vyvinutí proužků byl gel opláchnut destilovanou vodou a fixován ve fixačním roztoku (glycerol, kyselina octová, destilovaná voda, methanol v poměru 1:1:4:4). Pro DIA měl barvicí roztok následující složení: 100 ml 0,1M Tris-HCl pH=8,0, 26 mg NADH, 10 mg MTT, 4 mg 2,6-dichlorindofenol.

Výsledná izozymová *patterns* byla hodnocena alelicky. Byly spočteny frekvence jednotlivých alel pro jednotlivé populace a druhy a základní parametry pro jednotlivé populace a druhy (např. počet alel a Shannonův informační indexy pro jednotlivé lokusy), k výpočtům byl použit program PopGen (YEH et al. 1997). Celkové rozdíly mezi jednotlivými druhy a populacemi byly hodnoceny analýzou molekulární variance v programu Arlequin (EXCOFFIER et SCHNEIDER 2005). Na základě frekvencí alel v populacích byla také vypočtena genetická vzdálenost populací (NEI 1987). Vzniklá matice vzdáleností pak byla analyzována analýzou hlavních koordinát (PCoA) v programovém balíku Canoco for Windows 4.5 (program PrCoord 1.0) (TER BRAAK et ŠMILAUER 2002).

4.6 Rozšíření jednotlivých taxonů

Rozšíření jednotlivých taxonů v Česku a na Slovensku bylo stanovováno na základě vlastních sběrů a herbářových položek z následujících sbírek: BRA, BRNM, BRNU, CB, GM, HOMP, HR, CHOM, LIM, LIT, MJ, MP, OL, OLM, OSM, PL, PR, PRC, ROZ, SAV, SLO, SOB, SOKO, ZMT, okrajově také BP a W. Dále byl studován materiál z několika soukromých herbářů (J. Hadinec, J. W. Jongepier, P. Petřík, Z. Otýpková). Celkem bylo revidováno okolo 3600 položek.

Mapky rozšíření byly připraveny v programu DMAP (A. Morton; <http://www.dmap.org.uk/>). Pokud to bylo možné, byly v mapách rozlišovány pravděpodobně původní a pravděpodobně nepůvodní lokality. Za pravděpodobně nepůvodní byly považovány lokality na stanovištích, kde lze předpokládat zavlečení (nádraží, násypy silnic a jiná ruderální stanoviště) nebo kde bylo zavlečení přímo

nebo nepřímo indikováno na schedě (např. lokality, kde je udáván výskyt jediného trsu apod.) nebo lokality nápadně odlehlé od souvislého výskytu taxonu a neodpovídající jeho ekologickým nárokům. Do kategorie pravděpodobně nepůvodních lokalit se mohly dostat i lokality, které ve skutečnosti nikdy neexistovaly a které „vznikly“ pouze záměnou sched v herbářích (tomuto zdroji omylů se ale nelze zcela vyhnout, není vždy možné tyto případy identifikovat již přímo v herbáři).

Teprve dodatečně, se znalostí rozšíření na základě revidovaných dokladů, bylo možné zabývat se literárními údaji. S těmi je totiž spojeno několik problémů. Za prvé některá jména bývají používány v různém smyslu. Např. *C. phrygia* L., *C. jacea* L. mohou v širokém smyslu znamenat *C. phrygia* agg., resp. *C. jacea* agg. včetně *C. oxylepis* a nebo naopak mohou být používána v úzkém smyslu, přičemž z publikace to není někdy jasné. Problematické je také označování značně variabilních kříženců. Takto neurčité údaje prakticky nemohly být brány v úvahu. Druhým, a výraznějším, problémem je pravděpodobně značné množství nesprávných určení, jejichž revize často není možná. Množství chyb lze zhruba odhadnout podle správnosti/chybnosti určení napsaných na schedách studovaných herbářových položek (lze předpokládat, že je zhruba srovnatelné). Analýza provedená v rámci diplomové práce (KOUTECKÝ 2003, str. 16) ukázala, že chybných určení je od 25% u poměrně dobře poznatelné *C. elatior* po 50–60% u nejhůře určované *C. phrygia* s. str.

Na druhou ale není možné literární údaje zcela vynechat. Existují poměrně rozsáhlá území, odkud jiné než literární údaje nejsou k dispozici a jejich vynechání by dosti zkreslilo obraz rozšíření daného druhu (např. Český les u *C. elatior*). Je však třeba postupovat velmi kriticky a při jakýchkoliv pochybnostech daný údaj raději považovat za nejistý. Naštěstí se rozšíření jednotlivých druhů téměř nepřekrývá (alespoň v Česku), takže je často možné dobře posoudit, nakolik je uvedený údaj pravděpodobný. Proto byly v celkově prozkoumanějším Česku vybrané literární údaje zahrnuty (blíže viz diplomová práce KOUTECKÝ 2003, v rámci disertace nebyly zpracovány žádné nové). Protože i při tomto postupu stále zůstává určitá nejistota, je v mapkách rozšíření mezi doloženými a pravděpodobnými literárními údaji vždy rozlišováno.

5. *Centaurea jacea* agg.

5.1 Úvod

Tato skupina druhů se vyznačuje dvěma výraznými morfologickými znaky: nažky jsou vždy bez chmýru a přívěsky středních zákrovních listenů jsou víceméně okrouhlé, poměrně široké a na okraji celokrajné nebo nepravidelně mělce vykousávaně zoubkaté (viz obr. 5.1) Přívěsky jsou většinou miskovitě prohnuté, proto někdy při lisování praskají a v herbářích lze pak najít rostliny s přívěsky rozdělenými několika hlubokými zářezy, které se ale na živých rostlinách nevyskytují.



Obr. 5.1 Úbor *Centaurea jacea* L.

Ve většině starších i novějších klíčů a flór (z poslední doby např. WAGENITZ 1987, ADLER et al. 1994, ŠTĚPÁNEK 2002, FISCHER et al. 2005) jsou do této skupiny přiřazovány i některé taxony s třásnitými přívěsky, zejména *C. subjacea* (BECK) HAYEK (což ve skutečnosti není samostatný taxon, viz kapitolu 6), *Centaurea macroptilon* BORBÁS a *C. oxylepis* (WIMM. et GRAB.) HAYEK, často jako poddruhy *C. jacea* L. Důvodem je zřejmě hlavně to, že se s *C. jacea* agg. často kříží za vzniku složitých hybridních rojů, ve kterých lze najít v podstatě plynulý přechod od jednoho rodiče k druhému. Zároveň jmenované dva taxony sdílí se skupinou *C. jacea* agg. jeden z důležitých znaků: absenci chmýru nažek. Na druhou stranu jsou ale nápadně odlišené tvarem přívěsků zákrovních listenů, které jsou na okraji pravidelně hřebenitě třásnitě a jejich nedělená část je trojúhelníkovitá až úzce trojúhelníkovitá. Výše uvedené dva znaky (křížení a absence chmýru) ale neplatí výlučně pro příbuzenský okruh *C. jacea* agg.: chmýr chybí i *C. nigrescens* a některým zástupcům *C. nigra* agg., tvorba hybridních rojů je také častá směrem k dalším taxonům sekce *Jacea*, které nejsou a ani v minulosti nebyly do *C. jacea* zařazovány, jako např. *C. nigra* agg.¹³ a *C. phrygia* agg. Z těchto důvodů, ve shodě s pojetím Dostála (DOSTÁL 1976, 1982, 1989) taxony *C. macroptilon* a *C. oxylepis* pojednávám zvlášť a do skupiny *C. jacea* agg. je neřadím.

Do skupiny *Centaurea jacea* agg. je řazeno více než deset taxonů, např. Flora Europaea jich uvádí v ranku druhu a poddruhu dvanáct (DOSTÁL 1976), některé další byly popsány později (POLDINI 1977, DOSTÁL 1989, aj.). Většina taxonů ze skupiny *C. jacea* agg. se vyskytuje v jižní polovině Evropy. Taxonomická problematika celé skupiny v jižní Evropě je velmi složitá a na základě současných poznatků zatím neřešitelná, bylo by nejprve nutné získat detailní údaje o počtech chromozómů, morfologické variabilitě i o přesném rozšíření všech udávaných taxonů. Ze střední Evropy jsou kromě široce rozšířeného druhu *Centaurea jacea* L. (v širším pojetí s dvěma poddruhy, ale ne v nejširším pojetí, které zahrnuje jako

¹³ S výjimkou již několikrát zmiňovaných prací belgických autorů, které ovšem studují zejména genetiku a nikoliv taxonomii: HARDY et al. 2000a, b, 2001, HARDY et VEKEMANS 2001, VANDERHOEVEN et al. 2002. Tito autoři právě kvůli časté hybridizaci zahrnují zástupce *C. nigra* agg. do *C. jacea* na úrovni poddruhu jako *C. jacea* subsp. *nigra*.

poddruhy všechny taxony z *C. jacea* agg.) udávány ještě *C. weldeniana* RCHB., *C. bracteata* SCOP. a taxon označovaný jako *Jacea tomentosa* DOSTÁL¹⁴.

Ve střední Evropě je nejběžnějším taxonem skupiny *Centaurea jacea* L. Od podobných taxonů ze skupiny *C. jacea* agg. udávaných ze střední Evropy se odlišuje menšími přívěsky zákrovních listenů (*C. jacea* má přívěsky středních zákrovních listenů 4 mm (výjimečně až 5 mm) široké, *C. weldeniana* a *C. bracteata* 5–8 mm, DOSTÁL 1976). Od velmi nejasného taxonu *J. tomentosa* se má *C. jacea* údajně odlišovat většími zákrovy, jiným větvením a oděním lodyhy i ekologickými nároky (DOSTÁL 1989; podrobněji viz diskusi k *J. tomentosa* v kapitole 5.4.3). Všechny údaje z literatury je nicméně potřeba přebírat s opatrností vzhledem k různému taxonomickému pojetí jednotlivých autorů / flór.

Většina současné literatury se shoduje, že ve střední Evropě má smysl rozeznávat dva taxony, uváděné buď v ranku poddruhu jako *Centaurea jacea* L. subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia* Gremlí (např. WAGENITZ 1987, ADLER 1994, ROTHMALER 1994, OBERDORFER 1994, LANGE 1996, OCHSMANN 1998, ŠTĚPÁNEK 2002, ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004, FISCHER et al. 2005, JÄGER et WERNER 2005) nebo, méně často, jako druhy *C. jacea* L. s. str. a *C. pannonica* (HEUFF.) SIMONK. (DOSTÁL 1976, 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992). Vzhledem k malým morfologickým rozdílům a existenci přechodných typů se i v této práci budu držet koncepce poddruhů. V tabulce 5.1 jsou shrnuty v literatuře obvykle udávané rozlišovací znaky mezi *C. jacea* subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia*.

Vedle víceméně typických populací, které lze podle uvedených znaků do takto vymezených poddruhů zařadit, se běžně vyskytují „přechodné“ populace kombinující znaky obou poddruhů. Často jsou zejména v územích ležících „mezi“ optimem obou poddruhů (subsp. *jacea* zejména v podhůří, subsp. *angustifolia* v termofytiku). Tyto přechodné populace jsou někdy označovány jako *C. jacea* subsp. *jungens* GUGLER. Zároveň je u obou poddruhů velmi výrazná morfologická plasticita, jak bude diskutováno v kapitole 5.4.2.

V minulosti bylo publikováno velké množství jmen pro údajné vnitrodruhové taxony. Zejména jména v ranku variety a nižších (např. KOCH 1843, 1844,

Tabulka 5.1 Udávané rozlišovací znaky mezi poddruhy *Centaurea jacea* L.

subsp. <i>jacea</i>	subsp. <i>angustifolia</i>
lodyhy nevětvené nebo větvené nad polovinou délky	lodyhy pod polovinou délky ± bohatě větvené
větve krátké	větve dlouhé, prutovité
větve pod úborem někdy ztlustlé	větve pod úborem tenké, neztlustlé
větve řídce olistěné	větve bohatě olistěné
střední a horní lodyžní listy podlouhle až vejčité kopinaté	střední a horní lodyžní listy čárkovitě kopinaté
listy hladké nebo slabě drsné, lysé nebo pýřité nebo tence šedoplstnaté a olysávající, zelené	listy ± drsné, přitiskle pavučinaté nebo řídce běloplstnaté, olysávající, šedivě zelené
zákrovy válcovité nebo vejcovitě válcovité, 13–16×8–10 mm	zákrovy vejcovité, 15–18×12–15 mm
přívěsky středních zákrovních listenů bělavé, uprostřed často tmavší	přívěsky středních zákrovních listenů bledě až tmavě hnědé, uprostřed často světlejší
fenologicky časnější	fenologicky pozdnější
spíše mezická stanoviště	spíše suchá a teplá stanoviště

¹⁴ Jméno tohoto taxonu bylo publikováno pouze v rodě *Jacea* (DOSTÁL 1989) a i v něm neplatně, viz kapitolu 5.4.3. Do rodu *Centaurea* nikdy nebylo nakombinováno.

GUGLER 1904, 1907, HAYEK 1918, HRUBY 1931) označují rostliny popsané někdy na základě jediného nebo několika málo znaků jako barva přívěsků, šířka listů, výška lodyhy, odění apod. Tyto „taxony“ žádné skutečné taxony nepředstavují. Taková taxonomické členění popisují často variabilitu na úrovni individuí a v reálných populacích lze obvykle nalézt několik těchto „taxonů“ najednou.

Krátký komentář je třeba věnovat údajným vnitrodruhovým taxonům *C. jacea* popsaným na základě tvaru přívěsků zákrovních listenů. Postupně jich byly popisovány celé série podle stupně dělení přívěsků od úplně nedělených po pravidelně hřebenitě třásnité. Je téměř jisté, že tyto „taxony“ s dělenými přívěsky zahrnují ve skutečnosti křížence mezi *C. jacea* a druhy s třásnitými přívěsky zákrovních listenů, nicméně většinou není možné kterými (WAGENITZ 1987).

V souvislosti s údajnými taxony rozlišovanými na základě tvaru přívěsků zákrovních listenů je nutné se podrobněji zmínit o pracích německého botanika W. Guglera (GUGLER 1904, 1907). Tento autor vytvořil zcela nové členění skupiny v souvislosti s ním i velké množství nových jmen. Použil pro vyjádření velké variability rostlin z okruhu *C. jacea* agg. schématický popisný systém. Všechny chrpy s přívěsky zákrovních listenů hnědými, nedělenými nebo na okraji hřebenitými, ale neprotáženými v koncovou hřebenitou část shrnul do jednoho velmi široce pojatého druhu *Centaurea jacea* L., v rámci kterého rozlišoval tři poddruhy podle charakteru větvení a šířky listů rostlin (subsp. *eujacea*¹⁵, dále subsp. *angustifolia* a přechodnou subsp. *jungens*). Tyto poddruhy jsou v podstatě rozlišovány dodnes, ale v poněkud užším pojetí (nezahrnují některé nižší Guglerovy taxony, které jsou dnes považovány za samostatné). Uvnitř každého z těchto poddruhů pak Gugler uvádí tři variety definované v každém poddruhu stejnými znaky (členění přívěsků; přehled je uveden v tabulce 5.2) a uvnitř každé z těchto variet několik forem definovaných na základě jednotlivých znaků jako jsou odění, extrémně nízký vzrůst, apod. I v případě těchto forem jsou některé rozlišovány podle stejných znaků uvnitř různých variet jednoho poddruhu. Například u každé ze tří variet poddruhu *C. jacea* subsp. *eujacea* jsou rozlišovány tři formy, vždy jedna typická, jedna s širšími listy ze stinných stanovišť a jedna s velmi nízkou lodyhou z extrémních stanovišť. U všech variet s třásnitými přívěsky zákrovních listenů je zase rozlišována forma vyznačující se přívěsky od zákrovu nazpět ohnutými.

Tabulka 5.2 Variety v rámci *Centaurea jacea* s. l. podle W. Guglera (GUGLER 1907)

Poddruh	Variety		
	Přívěsky zákrovních listenů celokrajné nebo nepravidelně zoubkaté	Přívěsky vnějších zákrovních listenů pravidelně hřebenitě třásnité, přívěsky vnitřních celokrajné, střední řady přechodné s krátkými třásněmi srůstajícími do skupin	Přívěsky zákrovních listenů pravidelně hřebenitě třásnité, pouze nejvnitřnější celokrajné
subsp. <i>eujacea</i> GUGLER	var. <i>typica</i> GUGLER	var. <i>semipectinata</i> (GREMLI) GUGLER	var. <i>fimbriata</i> GUGLER
subsp. <i>jungens</i> GUGLER	var. <i>efimbriata</i> GUGLER	var. <i>variisquama</i> GUGLER	var. <i>fimbriatisquama</i> GUGLER
subsp. <i>angustifolia</i> (SCHRANK) GUGLER ^{a)}	var. <i>integra</i> GUGLER	var. <i>semifimbriata</i> GUGLER	var. <i>pseudofimbriata</i> GUGLER

a) takto je jméno uvedeno v citované práci, podle současných pravidel má být subsp. *angustifolia* GREMLI

¹⁵ Správně subsp. *jacea*, podle v současnosti platného Mezinárodního kódu botanické nomenklatury (MCNEILL et al. 2007) má jméno pro poddruh zahrnující typ druhu opakovat druhové epiteton (čl. 26.1) a jméno *Centaurea jacea* subsp. *eujacea* GUGLER není považováno za platně publikované (čl. 24.3). Podobně to platí pro *Centaurea jacea* subsp. *eujacea* var. *typica* GUGLER.

Tento systém je na první pohled umělý a neodpovídá skutečným poměrům. Zejména taxony s dělenými přívěsky zákrovních listenů zřejmě ve skutečnosti patří nejrozličnějším křížencům, přičemž v jednom Guglerově taxonu se setkávají kříženci různých rodičovských kombinací a naopak různí jedinci v rámci jednoho hybridního roje musí být podle tvaru přívěsků zákrovních listenů klasifikováni jako zástupci různých taxonů v Guglerově pojetí (i s konkrétními příklady kritizují tuto situaci již HAYEK 1918 a WAGNER 1939). Taxony na úrovni formy nebo subformy často popisují pouze variabilitu na úrovni individuí a nemají reálný smysl. Další vadou uvedeného systému je příliš „nízké“ hodnocení některých taxonů. Nejprve je totiž vždy brán v úvahu typ větvení lodyhy a šířka listů (poddruhy), potom tvar okraje přívěsků zákrovních listenů (variety) a teprve potom další znaky. Díky tomu pak některé jihoevropské taxony (uváděné v současnosti v ranku druhu nebo poddruhu) lišící se od *C. jacea* právě pouze „dalšími“ znaky nemohou být v Guglerově systému odlišeny na vyšší úrovni než je subvarieta nebo forma (týká se např. *C. weldeniana*, *C. bracteata* a *C. haynaldii* HAYEK).

5.2 Cíle práce

Hlavním cílem byla přehledová studie morfologické variability populací *C. jacea* agg. pomocí moderních (ve smyslu jednoznačných, opakovatelných) metod. Byly zahrnuty populace *C. jacea* agg. z různých oblastí Česka, Slovenska a západní Ukrajiny, kde by se podle literatury měly vyskytovat odlišné taxony – chladnější podhorské oblasti (*C. jacea* subsp. *jacea*), teplejší nížiny (*C. jacea* subsp. *angustifolia*), jihoslovenská slaniska (*Jacea tomentosa*), Burda a Cerová vrchovina (udávaný výskyt *Centaurea weldeniana*, resp. „forem podobných *C. weldeniana*“). Hlavní otázky byly následující:

- Které taxony lze ve studovaném materiálu rozlišit a podle jakých znaků?
- Jak dobře lze pro určování použít znaky udávané v literatuře?
- Souhlasí v literatuře udávané morfologické údaje se skutečností?

5.3 Metodika

5.3.1 Morfometrická analýza

Morfologická variabilita byla studována pomocí morfologické analýzy. Celkem bylo sesbíráno 30 populačních vzorků z území Česka, Slovenska a Ukrajiny (viz přílohu 1). Na každé rostlině bylo změřeno 18 kvantitativních a 12 binárních znaků a spočítáno 9 poměrů (tabulka 5.3). Byly zahrnuty všechny znaky udávané v literatuře jako důležité pro určování studované skupiny a dále několik znaků, které se zdály jako potenciálně použitelné na základě mých vlastních terénních zkušeností. Postup zpracování morfometrických dat zcela odpovídal postupu popsanému v obecné metodice (kapitola 4.1).

Rostliny z okruhu *Centaurea jacea* agg. vykazují poměrně silnou morfologickou plasticitu (viz kapitola 5.4.2). To bylo nutné vzít v úvahu při sběru dat pro morfometrickou analýzu. Aby byla minimalizována možnost, že zjištěné rozdíly mezi populacemi jsou jen reakcí na rozdílné podmínky prostředí, byly sbírány pouze rostliny z víceméně stejných stanovišť. Především byly vybírány pouze nekosené plochy a na nich pouze rostliny bez poškozené terminální části lodyhy, lokality byly buď plně osluněné nebo jen mírně zastíněné a „průměrně“ vlhké (nebyly sbírány populace z extrémně suchých nebo extrémně vlhkých

Tabulka 5.3 Znaky pro morfometrickou analýzu *C. jacea* agg.

Znak	Popis
<i>Kvantitativní znaky</i>	
VN	délka nevětvené části lodyhy (od země po nejnižší kvetoucí větev) (cm)
VV	délka větvené části lodyhy (od nejnižší kvetoucí větve po terminální úbor) (cm)
VC	celková délka lodyhy (cm) (VV+VC)
VU	úhel mezi nejdelší boční větví a hlavní lodyhou (stupně)
VD	délka nejdelší boční větve (cm)
VL	počet listů na nejdelší boční větví
LD	délka čepele středního lodyžního listu (cm)
LS	šířka čepele středního lodyžního listu (včetně zubů na okraji, pokud se vyskytují)
LVD	délka čepele středního listu nejdelší boční větve
LVS	šířka čepele středního listu nejdelší boční větve
UV	výška zákrovu terminálního úboru (cm)
US	šířka zákrovu terminálního úboru (cm)
UZ1	šířka nejdelší boční větve v její neztlustlé části (střední část větve) (mm)
UZ2	šířka nejdelší boční větve v její ztlustlé části (těsně pod koncovým úborem) (mm)
UZR	rozdíl v šířce nejdelší boční větve mezi její ztlustlou a neztlustlou částí (mm) UZ2-UZ1
ZD	délka přívěsku středního zákrovního listenu (mm)
ZS	šířka přívěsku středního zákrovního listenu (mm)
ZL	šířka průsvitného blanitého lemu na přívěsku středního zákrovního listenu (mm)
<i>Poměry</i>	
VVC	podíl délky větvené části lodyhy na celkové délce (VV / VC)
VDV	podíl délky nejdelší boční větve a větvené části lodyhy (VD / VV)
VDL	délka internodia na nejdelší boční větví (VD / VL)
LDS	podíl délky a šířky středního lodyžního listu (LD / LS)
LVDS	podíl délky a šířky středního listu nejdelší boční větve (LVD / LVS)
UVS	podíl výšky a délky zákrovu terminálního úboru (UV / US)
UZ21	ztlustnutí lodyhy pod úborem (UZ2 / UZ1)
ZDS	podíl délky a šířky přívěsku středního zákrovního listenu
ZLS	podíl průsvitného blanitého lemu na šířce přívěsku středního zákrovního listenu (2 x ZL / ZS)
<i>Binární znaky</i>	
VT	tvar bočních větví (0 – přímé, prutovité; 1 – zřetelně obloukem vzhůru prohnuté)
VB	větvení bočních větví (0 – nevětvené, s 1 úborem nebo skupinkou 2-3 ± přisedlých úborů na konci větve; 1 – větvené)
OS	šedivé odění (dlouhé chlupy) střední části lodyhy a středních lodyžních listů (0 – nepřítomné; 1 – přítomné)
OH	šedivé odění (dlouhé chlupy) horní části lodyhy a horních lodyžních listů (0 – nepřítomné; 1 – přítomné)
LO	tvar okraje středních lodyžních listů (0 – celokrajný nebo drobně zubatý; 1 – hrubě zubatý až laločnatý)
LB	tvar báze horních lodyžních listů (0 – klínovitá; 1 – zaokrouhlená až uťatá až poloobjímavá)
LI	poměr délky středních lodyžních listů a odpovídajících internodií nad nimi (0 – listy kratší než internodia; 1 – listy delší než internodia)
UT	tvar zákrovu terminálního úboru (0 – kulovitý; 1 – válcovitý nebo vejcovitý, zřetelně vyšší než široký)
UZ	ztlustnutí bočních větví pod úbory (0 – není nebo je nezřetelné; 1 – zřetelné)
ZDO	tvar přívěsků vnějších (dolních) zákrovních listenů (2.-3. řada od spodu zákrovu) (0 – kulaté nebo eliptické, celokrajné; 1 – trojúhelníkovité, ± pravidelně hřebenitě třásnitě)
ZNO	tvar přívěsků nejnějnějších (dolních) zákrovních listenů (1. řada od spodu zákrovu) (0 – kulaté nebo eliptické, celokrajné; 1 – trojúhelníkovité, ± pravidelně hřebenitě třásnitě)
ZB	zbarvení přívěsku středního zákrovního listenu (0 – střed tmavší než okraj; 1 – střed světlejší než okraj; pokud nebylo výjimečně možné rozhodnout, byl přiřazen stav 1, tj. světlý střed)

stanovišť). Přesto nebyly lokality úplně stejné a bylo potřeba uvážit vliv těchto rozdílů na vzhled studovaných rostlin. Na každé lokalitě byly zaznamenány následující charakteristiky: vlhkost (na odhadové stupnici 1–5), oslunění (na odhadové stupnici 1–5), typ půdy (kamenitá vs. hlinitá nebo jílovitá), později byla doplněna jednoduchá charakteristika půdní reakce (bazická vs. neutrální až mírně kyselá; vše na základě geologických map a literatury o jednotlivých

územích) a nadmořská výška. Závislost morfologie rostlin z dané populace na těchto charakteristikách prostředí byla pak studována pomocí redundanční analýzy (RDA).

5.3.2 Výskyt vzácných taxonů

Některé z udávaných taxonů (*Centaurea weldeniana*, *C. bracteata*, *Jacea tomentosa*) se nepodařilo identifikovat v materiálu zpracovaném morfometrickou analýzou. Proto byly studovány i herbáře a rostliny přímo v terénu – pátral jsem po výskytu netypických (v rámci *C. jacea* L.) rostlin, které by mohly být klasifikovány jako uvedené taxony. Při určování byly použity znaky uváděné v literatuře.

5.4 Výsledky a diskuze

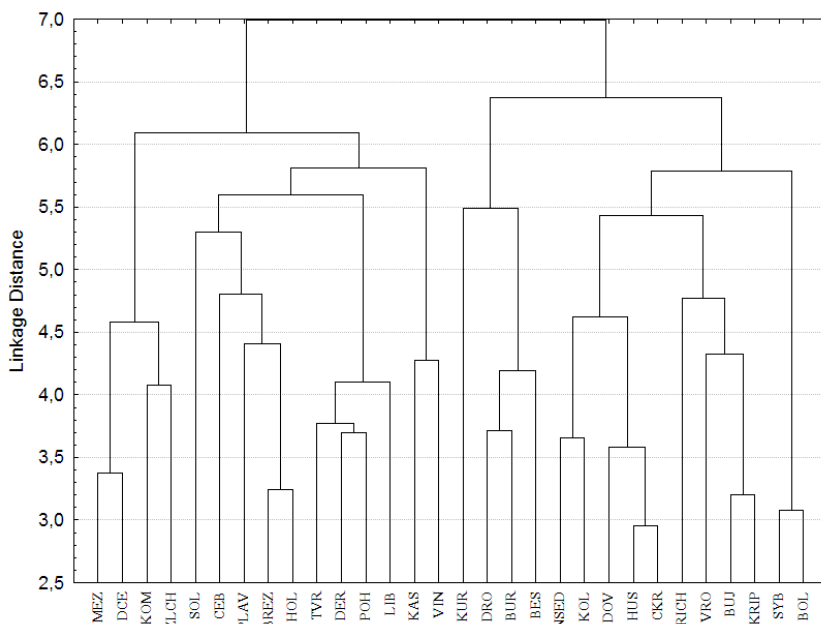
5.4.1 Morfometrická analýza

Celkem bylo studováno 30 populačních vzorků. Nejprve byly spočítány základní popisné statistiky pro jednotlivé populace a taxony (tak, jak byly určeny podle dostupných určovacích klíčů) a otestována normalita rozdělení pro jednotlivé znaky. Hodnoty znaků VV, VL, LD, LS, LDS, LVD, LVS, UVS byly logaritmicky transformovány. Ani po této úpravě nemá ale většina znaků normální rozdělení. Naštěstí jsou použité metody statistických analýz proti tomuto narušení předpokladů poměrně robustní, s výjimkou testů signifikance. K testování statistické významnosti jednotlivých znaků byly proto používány Monte Carlo permutační testy, které normální rozdělení nevyžadují.

PCA jedinců uvnitř jednotlivých populací byla použita pro detekci atypických individuí (*outliers*). Tito jedinci pak byli vyloučeni z dat pro výpočet průměrných hodnot pro jednotlivé populace, ale pro analýzy na úrovni jedinců byli ponecháni. Šlo o následující jedince (uváděna vždy zkratka populace, viz přílohu 1 a číslo jedince, viz přílohu 4): bol-j 27, lib 117, 118, 119, bes 125, 127, 137, hol 266, brez 352, 353, 356, hus 398, kom 621, 624, 629, vro 637, dov 663, 668, 685, 687, dro 847, ceb 889.

Matice korelačních koeficientů mezi jednotlivými znaky je uvedena v tabulce 5.4. Spočteny byly jak parametrické (Pearsonovy) tak neparametrické (Spearmanovy) korelační koeficienty, ale rozdíl mezi nimi je jen malý. Některé ze znaků jsou výrazně korelované a proto byly některé z nich z dalších analýz vyloučeny. Znaky VN, VV, VC a VVC popisují výšku lodyhy a její větvení. S celkovou výškou VC je silně korelována délka nevětvené části VN. Z těchto dvou znaků je zřejmě lepší znak VC, u kterého je překvapivě i drobný rozdíl mezi jednotlivými taxony, takže tento znak je dále používán a VN z analýz vyloučen. Ze dvou znaků popisujících větvení lodyhy VV a VVC je lepší druhý z nich, který je méně variabilní v rámci jednotlivých populací a je i logičtější (podíl větvené části na celkové výšce rostliny oproti prosté délce větvené části). Proto byl znak VV vyloučen z analýz a VVC ponechán. Ze znaků popisujících boční větve VD (délka), VL (počet listů) a VDL (délka internodia) je silně korelována byl vyloučen poměr VDL, který silně závisí na celkové délce VD, a zbylé dva znaky ponechány. Tvar listu popisují tři znaky – LD (délka), LS (šířka) a LDS (jejich poměr). Korelované jsou zejména LS a LDS, proto byl první vyloučen a druhý jako charakteristika tvaru ponechán. Podobně to platí pro tvar listů na bočních větvích (LVD, LVS, LVDS) a tvar úborů (UV, US, USD), vždy je nechána délka jako charakteristika celkové velikosti a poměr délky a šířky jako charakteristika tvaru, zatímco samotná šířka je z dalších analýz vyloučena (LVS, US). Tvar úborů byl popisován i binárním znakem UT, ale protože tento znak

popisuje prakticky totéž co UVS, byl z analýzy vyloučen a ponechán pouze kvantitativní znak UVS. Ze znaků charakterizujících ztlustnutí bočních větví pod úborem byl ponechán pouze UZR (rozdíl mezi průměrem ztlustlé a neztlustlé části větve), ostatní byly vyloučeny – buď jsou s ním korelované (UZ1, UZ2, UZ21) a nebo byly hodnoceny zřejmě dosti nepřesně a subjektivně (binární UZ). Ze znaků charakterizujících velikost (ZD, ZS) a tvar (ZDS) přívěsků zákrovních listenů byla ponechána charakteristika tvaru a šířka přívěsku (ZS) – délka je s ní dosti korelovaná a šířka je v tomto případě „tradičnějším“ znakem. Z dvojice silně korelovaných znaků popisujících šířku průsvitného okraje přívěsku (ZL, ZLS) byl ponechán první (skutečná šířka), zatímco druhý (poměr k šířce celého přívěsku) byl vyloučen. Dále byly z analýz vyloučeny dva znaky, které překvapivě prakticky nebyly variabilní, i když se v určovacích klíčích používají pro odlišení *C. jacea* subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia*: délka listů ve srovnání s internodií (LI) a zbarvení přívěsků zákrovních listenů (ZB). Naprostá většina studovaných rostlin měla listy delší než internodia (LI=1) a střed přívěsku tmavší než okraj přívěsku (ZB=0).



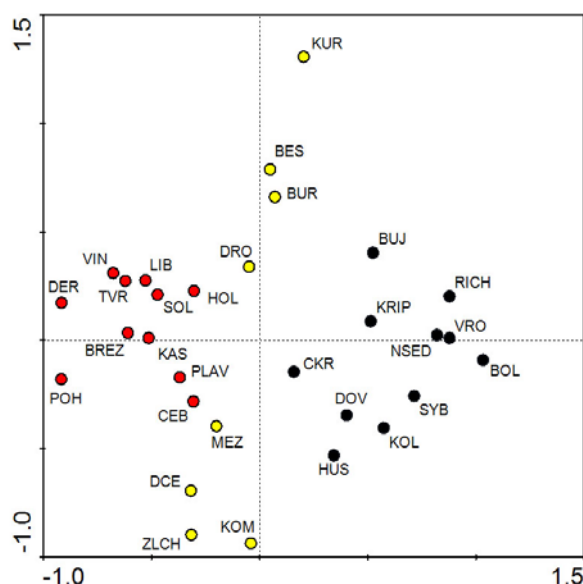
Obr. 5.2 Shluková analýza populací *C. jacea* agg. (UPGMA, jako míra nepodobnosti použita Euklidovská vzdálenost)

Výsledky shlukové analýzy rozdělují studované populace víceméně do dvou skupin. Některé populace jsou ale zařazovány různými shlukovacími algoritmy různě. To ukazuje, že struktura v datech není úplně jasná a že tyto populace asi nelze jednoznačně přiřadit ani k jedné ze dvou stabilních skupin. Na obrázku 5.2 je uveden výsledek shlukové analýzy při použití metody UPGMA. Dvě hlavní skupiny lze celkem dobře identifikovat jako *C. jacea*

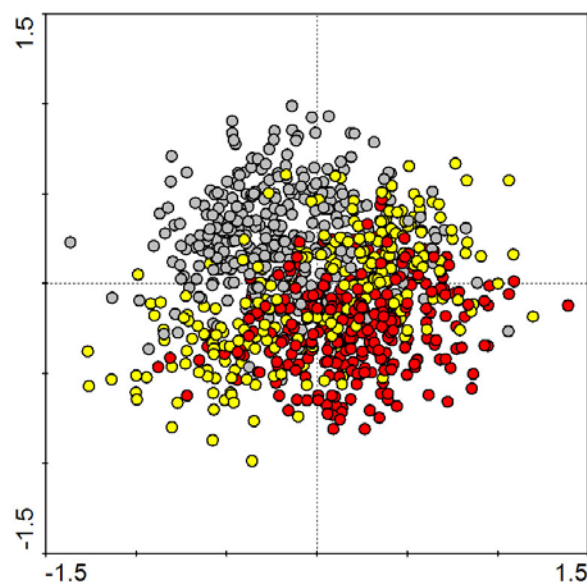
subsp. *jacea* (populace bol-j, buj, ckr, dov, kol, krip, nsed, rich, syb, vro) a *C. jacea* subsp. *angustifolia* (populace brez, ceb, der, hol, kas, lib, plav, poh, sol, tvr, vin). Ostatní populace (bes, bur, dce, dro, kom, kur, mez, zlch) jsou ty, které různé shlukovací algoritmy řadí různě.

Důležitá je pozice slaniskových populací z jižního Slovenska (populace der, kas, tvr), které by měly patřit k údajnému taxonu *Jacea tomentosa*. Tyto populace se shlukují (nezávisle na použitém algoritmu) spolu s ostatními nížinnými populacemi z Česka i Slovenska (*C. jacea* subsp. *angustifolia*) a nevytváří nikdy samostatnou skupinu. To ukazuje, že jejich oddělování do samostatného taxonu je zřejmě neoprávněné.

Pro doplnění představy o variabilitě populací byla spočítána také analýza hlavních komponent (PCA). Výsledky jsou na obrázku 5.3. Populace byly označeny na základě výsledků shlukové analýzy. Je vidět, že dvě skupiny ze shlukové analýzy



Obr. 5.3 PCA populací *C. jacea* agg. Populace jsou označen podle výsledků shlukové analýzy. První ordinační osa vysvětluje 30,8% variability, druhá 22,0%.



Obr. 5.4 PCA jedinců *C. jacea* agg. Jedinci jsou označen podle výsledků shlukové analýzy populací. První ordinační osa vysvětluje 19,0% variability, druhá 12,8%.

(označené červeně a černě) jsou rozeznatelné i v ordinačním prostoru PCA, i když mezi nimi prakticky není mezera. Znaky nejvíce korelované s první ordinační osou jsou VL, VU, VB, VVC LDS, LVDS, LB (všechny negativně). Shlukovou analýzou nejednoznačně zařazované populace jsou označeny žlutě. Některé z nich vycházejí v podstatě mezi dvě hlavní skupiny (populace přechodného charakteru), některé se zároveň ještě odlišují od zbytku v některých dalších znacích (gradient podle druhé ordinační osy, nejvíce korelované znaky jsou pozitivně OH, UVS a negativně VD, LVD, LO, UZR). Podobně vychází i PCA jedinců (obr. 5.4).

Jedna populace (kur) se výrazně odlišuje od zbytku. Jde o populaci z jižního Slovenska z oblasti, kde lze uvažovat o výskytu některého z jihoevropských taxonů z okruhu *C. jacea* agg. Z jižního Slovenska je uváděna *C. weldeniana*, resp. přechodné typy k ní (DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992). Zřejmě jde ale spíš pouze o netypickou populaci *C. jacea*, protože jak bude diskutováno v kapitole 5.4.4, vypadá *C. weldeniana* poněkud jinak. Co se týče studovaných populací z jihoslovenských slanisek, stejně jako shluková analýza ani PCA je neoddelila do samostatné skupiny, což potvrzuje, že by jejich oddělování do samostatného taxonu bylo neoprávněné a že jde o víceméně normální nížinné populace odpovídající *C. jacea* subsp. *angustifolia*.

Vzhledem k morfológické plasticitě *C. jacea* bylo ještě nutné uvážit možnost, že zjištěné rozdíly mezi populacemi (rozdělení do skupin) jsou do jisté míry způsobeny vlivem prostředí. Proto byla spočítána RDA, kdy jako druhová data sloužila data o populacích a jako vysvětlující proměnné několik charakteristik prostředí (nadmořská výška, vlhkost a oslunění lokality a dvě charakteristiky půdy, viz metodika). Průkazný vliv na 5% hladině významnosti měla ale pouze nadmořská výška, se kterou obecně rostou průměrné roční srážky a klesají průměrné roční teploty. S nadmořskou výškou (resp. s teplotami) ale má být „korelováno“ i rozdělení *C. jacea* L. do dvou poddruhů (*C. jacea* subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia*), takže v tomto případě nelze říct, jestli jsou rozdíly mezi nížinnými a podhorskými

Tabulka 5.5 Kanonická diskriminační analýza jedinců *C. jacea*. Koeficienty diskriminační funkce.

Znak	Faktorové strukturní koeficienty	Standardizované koeficienty diskriminační funkce
VC	0,041	-0,076
VVC	-0,203	-0,460
VU	-0,230	-0,209
VD	0,007	0,405
VDV	0,206	-0,033
VT	0,109	0,159
VB	-0,251	-0,223
VL	-0,220	-0,160
OS	-0,305	-0,170
OH	-0,383	-0,312
LD	0,188	0,053
LDS	-0,308	-0,301
LO	0,107	0,116
LB	-0,115	0,090
LVD	0,203	0,367
LVDS	-0,254	-0,206
UV	0,391	0,425
UVS	-0,311	-0,427
UZR	0,215	0,107
ZS	0,133	0,051
ZDS	-0,079	0,045
ZDO	0,099	0,006
ZNO	0,132	0,202
ZL	-0,025	-0,084

Tabulka 5.6 Klasifikační diskriminační analýza jedinců *C. jacea*. Koeficienty klasifikační funkce.

Znak	subsp. <i>jacea</i>	subsp. <i>angustifolia</i>
VC	0,210	0,421
VVC	-0,251	1,063
VU	-0,308	0,297
VD	0,346	-0,793
VDV	0,216	0,308
VT	0,249	-0,177
VB	-0,273	0,368
VL	-0,354	0,095
OS	-0,312	0,222
OH	-0,550	0,423
LD	0,093	-0,064
LDS	-0,401	0,455
LO	0,197	-0,118
LB	0,152	-0,098
LVD	0,626	-0,506
LVDS	-0,226	0,349
UV	0,744	-0,586
UVS	-0,626	0,643
UZR	0,189	-0,117
ZS	0,015	-0,130
ZDS	0,112	-0,012
ZDO	-0,029	-0,039
ZNO	0,225	-0,325
ZL	-0,082	0,144
Konstanta	-1,738	-1,623

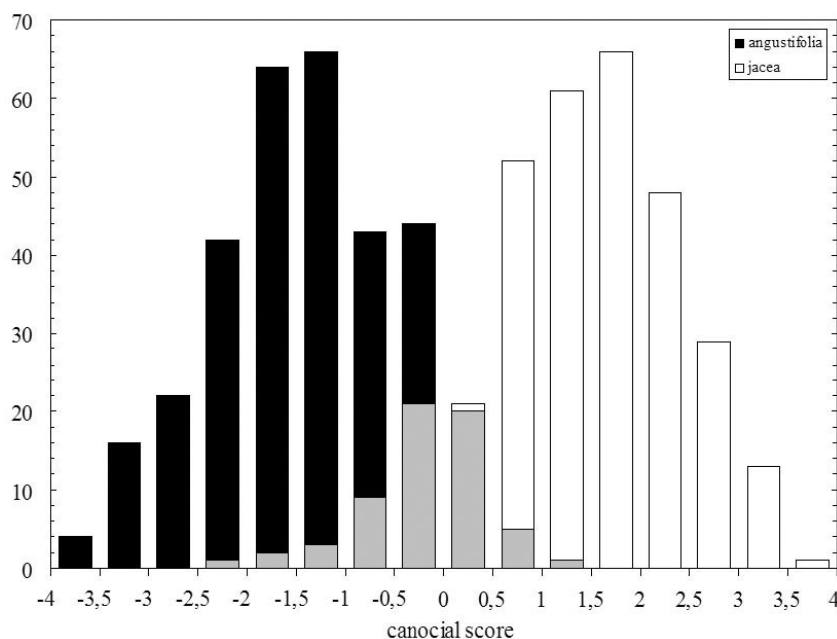
populacemi způsobeny pouze vlivem prostředí nebo jestli jsou dány skutečnou genetickou a ekologickou odlišností těchto skupin populací (taxonů). Ostatní proměnné neměly průkazný vliv, takže lze předpokládat, že pozorované rozdíly mezi populacemi nejsou dány pouze vlivem prostředí (kromě nadmořské výšky) a není nutné vliv prostředí nějakým způsobem oddělit při dalších statistických analýzách (zejména diskriminační analýzy).

Na základě shlukových analýz a PCA lze tedy studované populace *C. jacea* agg. rozdělit do dvou skupin identifikovatelných jako *C. jacea* subsp. *jacea* a *C. jacea* subsp. *angustifolia*. Jejich náplň je však trochu jiná než bylo předběžně určení na základě tradičně udávaných znaků. K teplemildnější *C. jacea* subsp. *angustifolia* byly kromě nížinných populací přiřazeny také některé populace z chladnějších území, zejména z jižních Čech. Naopak do skupiny spíše chladnomilné *C. jacea* subsp. *jacea* byly zařazeny některé populace z vápencových oblastí (ckr, buj, krip), kde se obvykle uvažuje o vysunutých výskytech teplomilné subsp. *angustifolia*. Toto rozdělení na dvě skupiny bylo dále studováno pomocí diskriminačních analýz s cílem zjistit, které znaky nejlépe takto definované skupiny oddělují a jak dobře lze tyto skupiny od sebe oddělit. Populace přechodného charakteru, které nebylo možné jednoznačně přiřadit do jedné ze skupin, byly z diskriminačních analýz vyloučeny.

Kanonická diskriminační analýza populací ukázala, že obě skupiny se velmi dobře oddělují a model byl vysoce statisticky průkazný. Při postupném výběru se ukázalo, že pro oddělení populací spolehlivě stačí šest proměnných (v pořadí podle významu): VB, UV, ZDS, UVS, ZNO, VDV. Žádné další již při *forward selection* průkazně na 5% hladině významnosti nepřispívaly k oddělení obou skupin. Klasifikační diskriminační analýza dokázala pak správně klasifikovat 100% populací, a to jak při použití všech znaků, tak při použití šesti nejlepších znaků.

Výsledek na populační úrovni není překvapivý. Kromě toho, že jde do jisté míry o „důkaz kruhem“ (oddělení skupin je studováno

na stejných datech, podle kterých byly skupiny definovány; tato analýza proto také byla zaměřena hlavně na znaky oddělující skupiny, ne na jejich oddělení jako takové), není při reálném určování a zejména pak v při určování v herbářích k dispozici více rostlin z populace a není tak možné počítat průměry z velké populace. Analýza na populační úrovni také zanedbává vnitropopulační variabilitu, která je u celé sekce *Jacea* velmi významná. Proto byly diskriminační analýzy provedeny i na úrovni jednotlivých jedinců.



Obr. 5.5 Kanonická diskriminační analýza jedinců *C. jacea* subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia*.

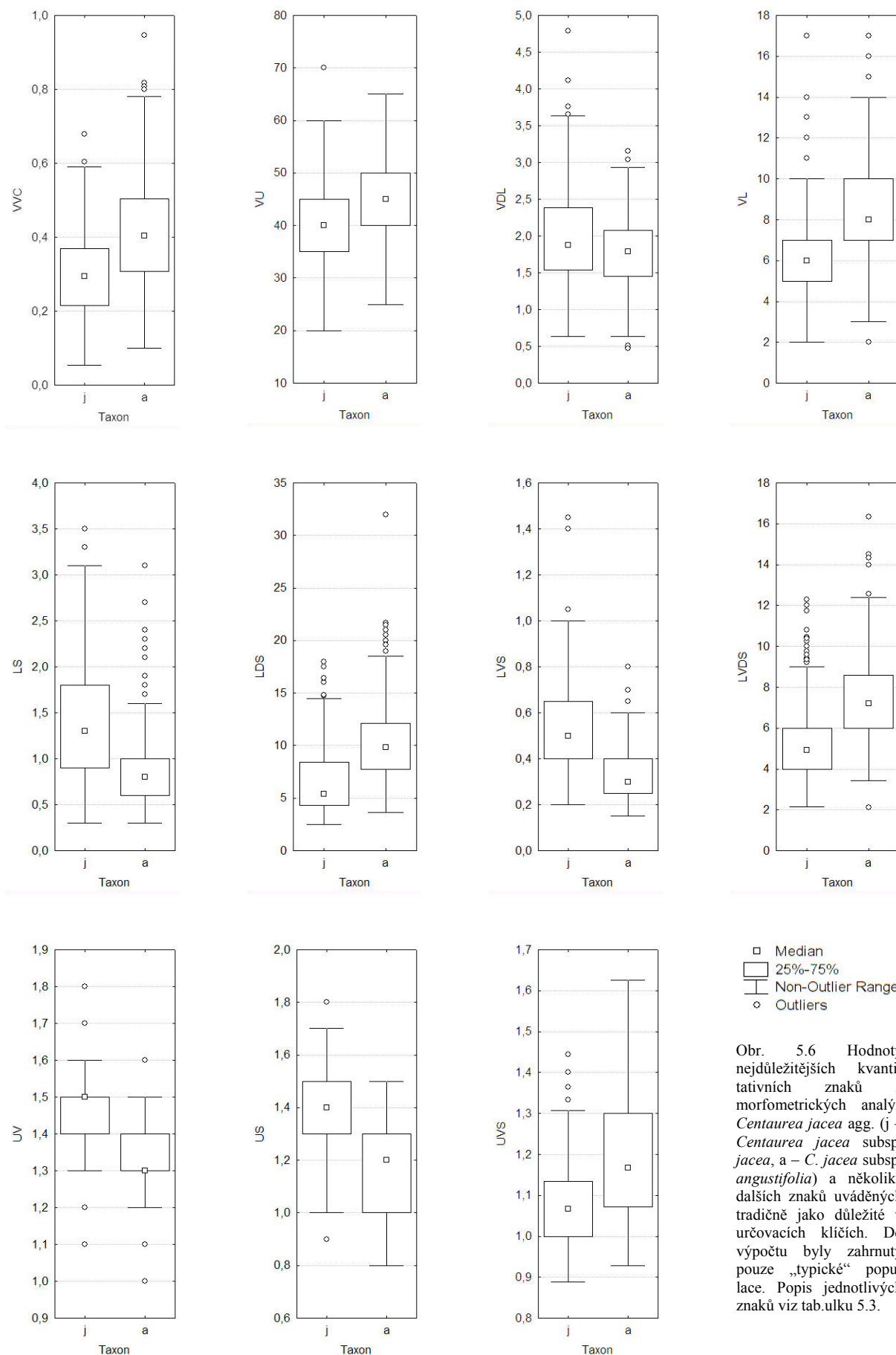
Výsledek kanonické diskriminační analýzy jedinců je na obrázku 5.5. Populace obou poddruhů se oddělily do dvou zřetelných skupin, ale je zde výrazný překryv. Kanonický korelační koeficient první ordinační osy je 0,817 a jeho druhá mocnina, která bývá považována za podíl variability hodnot diskriminační funkce vysvětlený rozdělením objektů do skupin, je 66,7%. Faktorové a standardizované koeficienty pro jednotlivé znaky jsou uvedeny v tabulce 5.5. Při postupném výběru se ukázalo, že k diskriminaci přispívá průkazně na 5% hladině významnosti celkem 13 znaků (v pořadí podle významu): LDS, VVC, UV, UVS, OH, ZNO, VB, LVD, LVDS, ZS, VT, VU, VL. Při klasifikační diskriminační analýze se všemi znaky bylo správně klasifikováno celkem 91,3% jedinců (89,2% jedinců *C. jacea* subsp. *jacea* a 93,0% jedinců subsp. *angustifolia*). Koeficienty klasifikační funkce (pro data se všemi jedinci, bez *crossvalidation*) jsou uvedeny v tabulce 5.6. Když bylo použito pouze 13 průkazných znaků, bylo klasifikováno správně celkem 91,0% jedinců (89,3% jedinců subsp. *jacea* a 92,7% jedinců subsp. *angustifolia*).

Statistická analýza většího množství dat je tedy schopná ve studovaném materiálu rozlišit dvě hlavní skupiny, odpovídající *C. jacea* subsp. *jacea*, resp. *C. jacea* subsp. *angustifolia*. Toto rozlišení není úplné, asi 10% jedinců nebylo klasifikováno správně. Zároveň se ukazuje, že žádný ze studovaných znaků není možné použít k rozlišení těchto taxonů sám o sobě. Vždy je nutné používat více znaků najednou. Přehled o variabilitě všech znaků je uveden na obrázku 5.6 a v tabulce 5.7. Tyto výsledky navíc pocházejí z analýzy, ve které byly studovány pouze víceméně typické populace. V přírodě se ale také vyskytují populace, které stojí morfologicky mezi oběma poddruhy a není možné je jednoznačně zařadit k jednomu nebo druhému. Ještě výrazněji je nevyhraněnost obou poddruhů vidět na výsledcích PCA analýzy všech studovaných jedinců (obr. 5.4). Mezi oběma poddruhy existuje téměř plynulý přechod, není zde žádná zřetelná mezera, která by umožnila oba poddruhy jednoznačně oddělit, a jedinci z „přechodných“ populací leží

roztroušeně na „styku“ variability obou poddruhů. Při praktickém určování je tedy nutné počítat s tím, že poměrně velkou část rostlin nebude možné správně určit (v uvedené analýze to bylo 8 populací z 30 i v případě, že byla brána v úvahu vždy variabilita celé populace). Ještě horší situace je bude při určování herbářového materiálu, kdy je většinou z celé populace k dispozici jen jedna nebo několik málo rostlin, takže variabilitu celé populace nelze brát v úvahu. Vzhled rostlin v herbářích také může být ovlivněn nestandardními podmínkami prostředí, které většinou nebudou na schedě zaznamenány. V neposlední řadě je nutno mít na paměti, že zastoupení jednotlivých morfotypů v herbářích může být poněkud zkreslené tím, že nejde o zcela náhodný výběr rostlin z populací. Většinou má sběratel subjektivní představu, jak „má“ sbíraný taxon vypadat a pak se snaží sbírat „typické“ rostliny a nebo naopak rostliny nápadně odchylné („kuriozity“). Tento subjektivní výběr pak může zkreslit zejména obraz rozšíření jednotlivých taxonů.

Tabulka 5.7 Hodnoty nejdůležitějších znaků z morfometrických analýz *Centaurea jacea* agg. (j – *Centaurea jacea* subsp. *jacea*, a – *C. jacea* subsp. *angustifolia*) a několika dalších znaků uváděných tradičně jako důležité v určovacích klíčích. Do výpočtu byly zahrnuty pouze „typické“ populace. Popis jednotlivých znaků viz tab. 5.3.

Znak	Taxon	Průměr	s.d.	Min	5%	25%	Medián	75%	95%	Max
VVC	j	0,30	0,11	0,05	0,15	0,22	0,29	0,37	0,57	0,68
	a	0,41	0,14	0,10	0,20	0,31	0,40	0,50	0,67	0,95
VU	j	39,45	7,47	20	30	35	40	45	50	70
	a	44,50	7,14	25	35	40	45	50	55	65
VDV	j	0,80	0,23	0,30	0,45	0,64	0,80	0,93	1,14	1,68
	a	0,68	0,23	0,14	0,35	0,52	0,65	0,81	1,06	1,91
VT	j	0,34								
	a	0,18								
VB	j	0,24								
	a	0,68								
VL	j	6,10	1,96	2	4	5	6	7	12	17
	a	8,26	2,43	2	5	7	8	10	13	17
OS	j	0,13								
	a	0,42								
OH	j	0,28								
	a	0,66								
LS	j	1,46	0,63	0,3	0,6	0,9	1,3	1,8	2,6	3,5
	a	0,86	0,41	0,3	0,4	0,6	0,8	1,0	1,6	3,1
LDS	j	6,52	3,05	2,50	3,39	4,29	5,42	8,44	14,13	18,00
	a	10,17	3,79	3,67	5,00	7,65	9,85	12,10	17,00	32,00
LVS	j	0,53	0,19	0,2	0,3	0,4	0,5	0,7	0,9	1,5
	a	0,34	0,11	0,2	0,2	0,3	0,3	0,4	0,6	0,8
LVDS	j	5,26	1,86	2,15	3,12	4,00	4,92	6,00	10,33	12,29
	a	7,48	2,05	2,13	4,75	6,00	7,20	8,57	11,33	16,33
LI	j	0,94								
	a	1,00								
UV	j	1,47	0,12	1,1	1,3	1,4	1,5	1,5	1,6	1,8
	a	1,35	0,12	1,0	1,1	1,3	1,3	1,4	1,5	1,6
US	j	1,37	0,15	0,9	1,1	1,3	1,4	1,5	1,6	1,8
	a	1,16	0,16	0,8	0,9	1,0	1,2	1,3	1,4	1,5
UVS	j	1,08	0,10	0,89	1,00	1,00	1,07	1,13	1,27	1,44
	a	1,17	0,14	0,93	1,00	1,07	1,17	1,30	1,40	1,63
ZS	j	5,30	0,88	3,1	3,9	4,7	5,3	5,9	6,6	7,6
	a	4,91	0,78	2,8	3,7	4,4	4,9	5,4	6,3	7,1
ZB	j	0,00								
	a	0,01								
ZNO	j	0,75								
	a	0,52								



Obr. 5.6 Hodnoty nejdůležitějších kvantitativních znaků z morfometrických analýz *Centaurea jacea* agg. (j – *Centaurea jacea* subsp. *jacea*, a – *C. jacea* subsp. *angustifolia*) a několika dalších znaků uváděných tradičně jako důležité v určovacích klíčích. Do výpočtu byly zahrnuty pouze „typické“ populace. Popis jednotlivých znaků viz tab. ulku 5.3.

Morfometrická analýza také ukázala, že většinu tradičně uváděných znaků lze skutečně pro rozlišení subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia* použít. Potvrdily se rozdíly ve větvení, odění listů a lodyh, tvaru listů (a to jak na hlavní lodyze, tak zejména na větvích), bohatosti olistění větví a tvaru a velikosti úborů. Zároveň se jako použitelné ukázaly i některé další znaky, které se v literatuře obvykle neuvádí, například větvení větví (výrazně častější u subsp. *angustifolia* než u subsp. *jacea*), délka větví (zejména v porovnání s délkou větvené části hlavní lodyhy; delší u subsp. *angustifolia*) a úhel, který svírají boční větve a hlavní lodyha (ostřejší u subsp. *jacea*). Část z těchto znaků ale odlišuje oba poddruhy pouze při analýze rozsáhlejšího materiálu, kdy oba poddruhy mají vůči sobě zřetelně posunuté hodnoty průměrné hodnoty, resp. mediány (viz obr. 5.6), ale zároveň jsou tyto znaky málo použitelné pro určování jednotlivých rostlin a sestavování klíčů, protože rozmezí jejich variability se výrazně překrývají (viz tab. 5.7).

Naopak některé tradičně uváděné znaky se v morfometrické analýze mezi oběma poddruhy nelišily a nelze je pro jejich určování použít, zejména jde ztlustnutí větví pod úborem (vyskytuje se u obou poddruhů, i když je uváděno jako význačný znak subsp. *jacea*), barvu přívěsků (u obou poddruhů je většinou střed přívěsku tmavší než okraj, i když u subsp. *angustifolia* je obvykle udáván opak) a délku listů ve srovnání s internodií (někdy se uvádí, že subsp. *jacea* má internodia delší než listy a subsp. *jacea* naopak, tento rozdíl je ale způsoben spíše kosením, kdy rostliny vyrostlé po pokosení mají často dlouhá internodia a široké listy a jsou tak určovány jako subsp. *jacea*, u nekosených rostlin jsou ale listy téměř vždy delší než internodia). Pokud jde o hodnoty jednotlivých znaků uváděné v literatuře, morfometrická analýza ukázala, že průměrné hodnoty jsou správné, ale většinou je zřetelně podceněno rozmezí variability.

Výsledky morfometrické analýzy lze shrnout tak, že se podařilo rozlišit dvě skupiny populací odpovídající dvěma tradičně uváděným taxonům *C. jacea* subsp. *jacea* a *C. j.* subsp. *angustifolia*. Kromě nich existují i populace přechodného charakteru (někdy označované jako *C. jacea* subsp. *jungens*). Tuto strukturu variability lze vysvětlovat dvěma způsoby. Podle tradičního pojetí představují subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia* nezávislé samostatné taxony, které se ale v současnosti intenzivně kříží a hybridizace a introgrese mezi nimi rozdíly stírá. Lze si přestavit, že tyto dva taxony mohly vzniknout v geografické izolaci a teprve po změnách krajiny člověkem (odlesnění) se dostaly do kontaktu a vzhledem k neexistenci účinné reprodukční bariéry (na jejíž vznik nebyl při geografické izolaci žádný selekční tlak) se začaly křížit. Výsledkem takového procesu může být stav, který pozorujeme dnes, tedy existence zcela plynulého přechodu mezi dvěma extrémními typy.

Vzhledem k určité korelaci mezi morfologií rostlin a nadmořskou výškou (tj. klimatem) zjištěnou RDA analýzou je ovšem nutné uvážit alternativní možnost, že subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia* nejsou dva samostatné taxony, ale že jde pouze o extrémní variability jednoho polymorfního taxonu. Na základě současných znalostí nelze tuto možnost zcela vyloučit, byť je skupina tradičně pojímána jinak. Její potvrzení či vyvrácení bude nutné v budoucnu provést pokusy přímo testující vliv klimatu na morfologii rostlin *C. jacea* (např. přesazení rostlin z nížiny do vyšších poloh a naopak). Zejména však bude potřeba porovnat genetickou variabilitu nížinných a podhorských populací jako zástupců jednoho a druhého poddruhu v různých oblastech střední Evropy za pomoci nějakého dostatečně citlivého

markeru. Nabízí se metoda AFLP, která bylo v rámci *C. jacea* okrajově použita a studované populace z různých částí Evropy se poměrně výrazně lišily (BASSIN et al. 2004). Pokud se ukáže, že populace rostlin z podobných klimatických podmínek (podhorské vs. nížinné) i ze vzdálených oblastí jsou si podobnější než rostliny z různých podmínek v rámci jedné oblasti, svědčilo by to spíše pro koncepci dvou taxonů, opak by spíše ukazoval na jeden polymorfní taxon a opakovaný vznik podobných morfotypů v podobných podmínkách prostředí.

5.4.2 Morfologická plasticita

Rostliny z okruhu *C. jacea* agg. jsou velmi plastické ve vztahu k podmínkám prostředí. Prostředím jsou ovlivněny zejména znaky na vegetativních částech rostlin (větvení lodyhy, velikost a tvar listů), ale poněkud plastické jsou i některé další znaky (tvar přívěsků vnějších zákrovních listenů). Zdá se, že vliv na morfologii rostlin obou poddruhů mají vliv nejméně tři faktory: kosení, vlhkost a světelné poměry stanoviště (viz tabulku 5.8). V závislosti na roční době se možná také poněkud mění tvar přívěsků zákrovních listenů – rostliny sbírané na konci vegetační sezóny mívají často vnější přívěsky dělené více než rostliny sbírané na začátku sezóny. Kromě toho je možný ještě vliv celkového klimatu, jak bylo popsáno výše.

Všechny tyto poznatky vychází pouze z mých zkušeností z terénu a bylo by dobré je v budoucnu ověřit exaktními postupy. Nabízí se dva metodické přístupy: a) dokumentace variability populací v určitém malém klimaticky homogenním území rostoucích v nejrůznějších podmínkách prostředí a následně analýza vztahu morfologie rostlin a prostředí a b) přesazovací pokusy, při kterých bude sledována reakce klonů z jednotlivých mateřských rostlin na různé podmínky prostředí, do kterých budou vysazeny.

Tabulka 5.8 Vliv některých podmínek prostředí na morfologii rostlin *Centaurea jacea*

Kosení	Nekosené plochy, resp. rostliny vyrostlé před pokosením	Rostliny vyrostlé po pokosení
	Užší a většinou i menší listy Bohatě olistěné lodyhy, lodyžní listy delší než internodia Báze listů většinou klínovitá, méně často zaokrouhlená Větve odstávají různých úhlech Větve četné, dlouhé nebo krátké, poměrně hustě olistěné Úbory menší, vejcovité nebo kulovité, přívěsky zákrovních listenů světle nebo tmavě hnědé	Širší a větší listy Řidce olistěné lodyhy, lodyžní listy často kratší než internodia, která jsou velmi prodloužená Báze listů často zaokrouhlená, méně často klínovitá Větve často vzpřímené, v ostrém úhlu odstávající Větvi poměrně málo, jsou poměrně dlouhé, řidce olistěné Úbory o něco větší než u nekosených rostlin, spíše kulovité, přívěsky zákrovních listenů někdy poněkud tmavší
Vlhkost	Suchá stanoviště (někdy v kombinaci s osluněním a mělkou půdou) Rostliny s výrazným šedivým oděním Spíše úzké listy Spíše kratší větve	Čerstvá a vlhčí stanoviště (obvykle v kombinaci s hlubší půdou) Rostliny s méně výrazným šedivým oděním nebo bez něj Obvykle poněkud širší listy Spíše delší větve
Oslunění	Plně osluněná stanoviště Rostliny bohatě větvené, větve delší Spíše užší listy Šedivé odění někdy přítomno	Zastíněná stanoviště (okraje lesů apod.) Rostliny chudě větvené, větve kratší Spíše širší listy Šedivé odění většinou chybí

5.4.3 *Jacea tomentosa*

Toto jméno bylo uvedeno J. Dostálem jako *Jacea tomentosa* (HAYEK) DOSTÁL v jeho Nové Květeně ČSSR (DOSTÁL 1989), resp. ve Velkom kluči na určovanie vyšších rastlín (DOSTÁL et ČERVENKA 1992). Jméno *Jacea tomentosa* se neobjevuje nikde jinde (ani v dřívějších Dostálových pracích), a to ani v kombinaci do jiného ranku nebo do rodu *Centaurea*. Morfologicky má být *Jacea tomentosa* údajně podobná *C. jacea* subsp. *angustifolia*, ale listy mají být hustě bělovlnaté (odtud jméno), větve mají být krátké (podobně jako u *C. jacea* subsp. *jacea*), úbory malé se zákrovem jen 8–10 mm v průměru, přívěsky zákrovních listenů mají být bledě hnědé až bělavé. Jako typická stanoviště jsou udávána slaniska jižního Slovenska.

Do morfometrických analýz v rámci méj disertace byly zařazeny tři populace ze slanisek Podunajské nížiny. Ve výsledcích morfometrických analýz tyto populace nevytvářejí žádnou výraznou skupinu a jsou rozptýleny mezi ostatní nížinné populace sbírané mimo slaniska. Zároveň žádná ze slaniskových populací neodpovídala přesně popisu *J. tomentosa*, i když obsahovaly jednotlivé rostliny víceméně odpovídající. Lze tedy říci, že v materiálu pro morfometrickou analýzu nebyl údajný taxon *J. tomentosa* identifikován. Podobně to platí pro studovaný herbářový materiál. Ani v herbářích jsem našel téměř žádné rostliny „typické“ *J. tomentosa* z jihoslovenských slanisek a naopak se takové rostliny občas objevují i na jiných lokalitách mimo slaniska, zřejmě v populacích normální *C. jacea* subsp. *angustifolia*. Lze tedy říci, že údajný taxon *Jacea tomentosa* na Slovensku neroste a vzhledem k tomu, že odjinud nebyl nikdy udáván, pravděpodobně vůbec neexistuje. Jeho morfologické vymezení v citovaných Dostálových pracích je asi založeno na netypických jedincích *C. jacea* subsp. *angustifolia* (těžko říct přesně, protože se vůbec nepodařilo najít žádný materiál, na kterém by mohl být popis *Jacea tomentosa* založen, ve studovaných herbářích není žádný materiál z jihoslovenských slanisek, který by byl J. Dostálem označený jako *Jacea tomentosa*).

Jméno *Jacea tomentosa* (HAYEK) DOSTÁL je navíc samo o sobě zcela nejasné z hlediska svého vzniku. Jednoznačně je neplatně publikované, protože ani jedna z Dostálových prací, kde se objevuje, nesplňuje podmínky platného Kódu botanické nomenklatury (MCNEILL et al. 2007) pro publikaci nových jmen, resp. kombinací (pro nová jména např. chybí latinský popis nebo diagnóza nebo odkaz na dřívější latinský popis nebo diagnózu podle čl. 36.1, pro nové kombinace chybí plné a přímé odkazy na basionym podle čl. 33.4). Hlavně se ale nepodařilo identifikovat údajný basionym. Hayek zřejmě nikdy nepoužil epiteton „tomentosa“ pro žádný taxon chrp ze slanisek (viz též KLIMENT 1999). Dostálově *Jacea tomentosa* nicméně u Hayeka celkem odpovídá *C. pannonica* var. *salina* HAYEK, 1901, popsaná z okolí minerálních pramenů u Budapešti („bei den Bittersalzquellen nächst Ofen“; Ofen je německý název pro město Buda, jednu z částí dnešní Budapešti). Sám Hayek ve své monografii chrp Rakousko-Uherka (HAYEK 1901a) ale považoval tyto rostliny za pouhou stanovištní modifikaci *C. jacea* subsp. *angustifolia* (= *C. pannonica* v jeho pojetí), což kromě zmínky v textu vyjadřuje i nízký rank variety, který použil, přestože jinak používal ve své monografii velmi úzké druhové pojetí.

Lze tedy shrnout, že taxon odpovídající *Jacea tomentosa* zřejmě vůbec neexistuje, a pokud snad ano (na maďarských slaniscích), zřejmě neodpovídá vysokému ranku druhu nebo poddruhu. Jméno samotné jednoznačně není platně publikované.

5.4.4 *Centaurea weldeniana*

Tento taxon je rozšířen ve Středomoří od Řecka přes Albánii, země bývalé Jugoslávie po Itálii (DOSTÁL 1976; databáze Euro+Med Plant Base <http://www.emplantbase.org/>). Přesto udává J. Dostál ve svých posledních pracích (DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992) z jižního Slovenska (Burda, Cerová vrchovina) také „formy podobné *Jacea weldeniana* (REICHENB.) DOST.“ Pravděpodobně (a vyplývá to i z citovaných Dostálových textů) jde ale pouze o netypické rostliny na okrajích variability *C. jacea* a nikoliv o zástupce jiného taxonu. V materiálu zahrnutém do morfometrických analýz v rámci této disertační práce jim nejvíce asi odpovídá populace *kur* z okraje Cerové vrchoviny.

Překvapivě ale byla *C. weldeniana* ve střední Evropě nalezena jinde, a to nedaleko obce Gießhübl nedaleko Vídně¹⁶. Rostliny se nápadně liší od všech populací *C. jacea* agg. rostoucích v okolí v několika znacích (viz obrázek 5.7):

- ♦ přívěsky zákrovních listenů větší než u *C. jacea*, okolo 6–7 mm široké
- ♦ přívěsky světle okrově zbarvené a mírně průsvitné (jakoby skleněné) (u *C. jacea* jsou hnědé a neprůsvitné)
- ♦ rostliny s nápadně tenkými, ale přitom dlouhými větvemi (*C. jacea* jinak větvená, větve většinou silnější)
- ♦ listy na lodyze velmi úzké a lodyha i listy hustě olistěné (u *C. jacea* listy širší, a to i subsp. *angustifolia*, a lodyha a větve méně hustě olistěné)
- ♦ rostliny velmi hustě šedoplstnaté (u *C. jacea*, a to ani u subsp. *angustifolia*, není odění obvykle tak husté a na celé rostlině)
- ♦ rostliny fenologicky pozdní, rozkvétající asi 2–3 týdny později než okolní populace *C. jacea*

Nejpravděpodobnější determinace těchto rostlin podle tradičně udávaných znaků (zejména DOSTÁL 1976) je právě *C. weldeniana*. Ta na této lokalitě potom jistě není původní a jde asi o příklad ojedinělého zavlečení druhu do střední Evropy.

Zajímavé je, že tyto rostliny zřejmě přetrvávají na lokalitě (resp. v blízkém okolí dnešní lokality) už více než 120 let. Poprvé je zde našel asi M. F. Müllner v roce 1886, který udává lokalitu „auf einer wiese zwischen Perchtolsdorf und Giesshübel“ (MÜLLNER 1888). Tato lokalizace odpovídá poloze lokality Tirolerhof a také popis rostlin celkem odpovídá rostlinám nalezeným v roce 2005. Müllnerovo určení jako *C. gaudinii* BOISS. et REUT. (= *C. bracteata* v dnešním pojetí) je ale nesprávné, protože *C. bracteata*



Obr. 5.7 Herbářová položka *C. weldeniana* od obce Gießhübl a detail zákrovu (legit: Petr Koutecký, 22.7.2005; herbář CBFS)

¹⁶ Přesná lokalizace: Rakousko, Dolní Rakousko (Niederösterreich), Vídeňský les (Wienerwald) – Gießhübl: suchá louka mezi zahradou a vinicí na SV okraji části obce Gießhübl jménem Tirolerhof, asi 1,4 km SV od kostela v centru obce; asi 330 m n. m.; lat. +48,1083°, long. +016,2470°; legit: Petr Koutecký, 22.7.2005, CBFS a herb. Koutecký.

má větší zákrovy a přívěsky a není tak výrazně šedivě chlupatá. Nález cituje také BECK (1893) a HAYEK (1901a). Hayek dokonce tyto rostliny popsal jako nový druh *Centaurea argyrolepis* HAYEK, přičemž se ale domníval, že se zřejmě jedná o zavlečené rostliny původem z východní Evropy.

Centaurea weldeniana se na lokalitě u Vídně možná kříží s okolními populacemi *C. jacea*, protože v okolí lokality se vyskytují rostliny připomínající *C. jacea*, ale s poněkud většími přívěsky zákrovních listenů. Vzhledem k velké variabilitě *C. jacea* je ale těžké říct s jistotou, že jde ve všech případech o křížence, bylo by nutné studovat je výrazně podrobněji než mi umožnily dvě krátké návštěvy této oblasti.

5.4.5 *Centaurea bracteata*

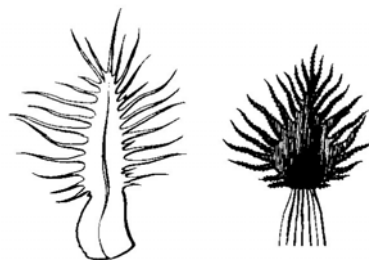
Tento taxon je původní v jižních Alpách a přilehlých balkánských pohořích, vyskytuje se v (jižním) Rakousku, Slovinsku, Chorvatsku, Itálii, Švýcarsku a Francii, mimo Evropu je udáván i ze severní Afriky od Tuniska po Maroko (DOSTÁL 1976, MEUSEL et JÄGER 1992, databáze Euro+Med PlantBase <http://www.emplantbase.org/>). Ve Velkém Klučí (DOSTÁL et ČERVENKA 1992) jej ale udává J. Dostál také z Třeboňska (jako zavlečený). V pozdější¹⁷ Nové Květeně (DOSTÁL 1989) je tento nález citován v ranku variety jako *Jacea pratensis* var. *pseudobracteata* DOSTÁL, tedy pouze jako netypické rostliny *C. jacea*. Bohužel se nepodařilo nalézt herbářové doklady k tomuto údaji, který je tak nutné považovat za pochybný. Možná jde pouze o chybně udanou lokalitu, protože v herbáři PRC je několik položek sbíraných J. Rohlenou v roce 1930 v Praze-Zlíchově, které jsou uloženy v obálce nadepsané J. Dostálem jako „var. *pseudobracteata*“. Jde o poměrně výrazně šedivě chlupaté rostliny s velkými a světlými přívěsky zákrovních listenů. Je možné, že se skutečně jedná o zavlečené rostliny některého z jihoevropských zástupců *C. jacea* agg. (a možná skutečně přímo *C. bracteata*), pro definitivní určení by bylo ale nutné prostudovat srovnávací materiál z jižní Evropy. Také ale může jít o netypické rostliny *C. jacea* na hranici rozmezí její variability.

¹⁷ Rukopis Velkého Klučí vznikl dříve než rukopis Nové Květeny, ale vydán byl až o tři roky později.

6. *Centaurea subjacea*

6.1 Úvod

Taxon *Centaurea subjacea* (BECK) HAYEK je obvykle zařazován do skupiny *Centaurea jacea* agg., podobně jako *C. macroptilon* a *C. oxylepis* (viz kapitolu 5.1). V ranku druhu nebo poddruhu je uváděn ve většině současných střeoevropských flór a určovacích klíčů (z novějších DOSTÁL 1976, DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992, MEUSEL et JÄGER 1992, ROTHMALER 1994, KUBÁT et al. 2002, FISCHER et al. 2005). Jedinou výjimkou je revidované vydání Hegiho *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* (WAGENITZ 1987), kde je *C. subjacea* v komentářích k původnímu textu zařazena pod *C. jacea* jako pravděpodobně jeden z jejích kříženců¹⁸. V tomto pojetí pak pokračují i novější německé flóry (LANGE 1996, OCHSMANN 1998, JÄGER et WERNER 2005). *Centaurea subjacea* má podle literatury připomínat *C. jacea*, od které se má odlišovat zejména pravidelně hřebenitě trásnitými přívěsky středních zákrovních listenů, které jsou široce vejčité a jejichž koncová tráseň (špička přívěsku) není delší než postranní trásně (viz obr. 6.1). *Centaurea subjacea* je udávána z Česka, Slovenska, Polska, Německa, Maďarska a Rakouska (DOSTÁL 1976), v mapě MEUSEL et JÄGER (1992) je zakreslen i výskyt v Itálii, z Itálie (s poznámkou o pravděpodobném hybridním původu) tento taxon zmiňuje i PIGNATTI (1982), databázi Euro+Med Plant Base (<http://www.emplantbase.org/>) je uveden výskyt také ve Slovinsku a Bosně a Hercegovině.



Obr. 6.1 Vnější (vlevo) a vnitřní (vpravo) zákrovní listen *Centaurea subjacea* podle publikace DOSTÁL et ČERVENKA (1992).

Při revizi rodu *Centaurea* pro Květenu ČR nebyl tento taxon v terénu překvapivě nalezen. Stejně tak následné studium herbářů ukázalo, že *C. subjacea* v Česku neroste a nikdy nerostla. Herbářové doklady určené (svými sběrateli nebo při revizích J. Dostálem) jako *C. subjacea* buď patřily k jiným taxonům nebo, mnohem častěji, šlo o nejrůznější křížence mezi *C. jacea* a ostatními druhy sekce.

Pro zodpovězení otázky, co je *Centaurea subjacea* ve skutečnosti, je proto potřeba zaměřit se na rostliny z oblasti, odkud byla popsána, a revidovat původní popis a zejména typový materiál tohoto taxonu.

6.2 Herbářový materiál z Rakouska

Taxon *Centaurea subjacea* je popsán z Dolního Rakouska, většina lokalit uvedených v protologu (viz kap. 6.4, str. 46) leží u jeho jižní hranice se Štýrskem. Studium herbářového materiálu z této oblasti (zejména část Beckova herbáře uložená v herbáři PRC a materiál rodu *Centaurea* v herbáři W) ukázalo, že situace v Rakousku je zhruba podoná situaci v Česku a na Slovensku. Vyskytují se zde nejméně čtyři taxony z trásnitými přívěsky zákrovních listenů jednoznačně identifikovatelné jako *C. elatior*, *C. macroptilon*, *C. nigrescens* s. str. (= *C. nigrescens* subsp. *nigrescens*) a *C. carniolica* (= *C. nigrescens* subsp. *vochinensis*). Více na východ

¹⁸ Str. 1409, celý text poznámky zní: „Wahrscheinlich gehen viele der Pflanzen mit regelmäßig gefransten äußeren Anhängseln (»var. semipectinata«, »var. pectinata«, »subsp. subjacea (Beck) Hyland.«) auf Bastardierungen mit anderen Arten der Sektion zurück.“

v oblasti Vídeňského lesa a v Burgenlandu a vzácně i ve Štýrsku se vyskytuje ještě *C. stenolepis*. Dále zde roste *C. jacea* (v obou poddruzích) a její kříženci s ostatními taxony sekce *Jacea* a na jediné lokalitě také *C. weldeniana* (viz kapitolu 5.4.4). Ani odtud ale nebyly ve studovaném herbářovém materiálu doloženy rostliny, které by odpovídaly taxonu *C. subjacea* tak, jak je tradičně popisován.

6.3 Historie *Centaurea subjacea* v literatuře

Rostliny *C. jacea* s nějakým způsobem trásnitými přívěsky zákrovních listenů jsou popisovány v literatuře již velmi dlouho, obvykle s epitety jako „lacera“, „pectinata“, „fimbriata“ apod. (např. *C. jacea* γ *lacera* W. D. J. KOCH, 1844; *C. jacea* δ *crispofimbriata* W. D. J. KOCH, 1844, *C. jacea* β *pectinata* NEILR., 1846). Často se také objevuje jméno *Centaurea decipiens* THUILL., 1799 a kombinace na něm založené, jako *C. jacea* subsp. *decipiens* (THUILL.) ČELAK., 1871 (buď je přímo použito nebo je v synonymice). Toto jméno je časté i na herbářových schedách českých i slovenských sběratelů konce 19. a začátku 20. století¹⁹. Přesné určení, k jakým rostlinám uvedená jména patří, je prakticky nemožné bez studia typového materiálu, ale podle popisů a dostupných vyobrazení (např. REICHENBACH 1853) se zdá, že se všechna mohou vztahovat ke křížencům mezi *C. jacea* a dalšími taxony sekce.

Taxon *Centaurea subjacea* byl poprvé popsán G. Beckem ve Flora von Niederösterreich (BECK 1893) jako *C. decipiens* THUILL. f. *subjacea* BECK. Již samotné použití jména *C. decipiens* trochu naznačuje, jaké rostliny spadají do taxonu f. *subjacea* později považovaného za samostatný druh. Jak je uvedeno výše, jméno *C. decipiens* THUILL. se ve střední Evropě používalo zejména pro označení nejrůznějších kříženců. V rámci druhu *C. decipiens* rozlišoval Beck dvě formy, odpovídající dvěma jím rozlišovaným vnitrodruhovým taxonům *C. jacea*, pouze s trásnitými přívěsky zákrovních listenů namísto celokrajných, jaké má *C. jacea*²⁰: (1) f. *typica* odpovídající *C. jacea* a *angustifolia* a (2) f. *subjacea* odpovídající *C. jacea* β *genuina*. K f. *subjacea* uvádí jako synonymum *C. jacea* var. *pectinata* NEILR. a s otazníkem také *C. schmidtiana* TAUSCH²¹.

Do ranku druhu nakombinoval *C. subjacea* A. von Hayek ve své monografii chrp Rakousko-Uherska (HAYEK 1901a), který v tomto díle používal velmi úzké pojetí druhu a vnitrodruhové taxony používal jen zřídka. Později (HAYEK 1918) použil širší pojetí, kdy uvedl jednotlivé taxony z *C. jacea* agg. jako poddruhy široce pojatého druhu *C. jacea*, každý s mnoha varietami a formami (*C. subjacea* je zde klasifikována jako *C. jacea* subsp. *eujacea* var. *pectinata* NEILR.). Toto složité pojetí se ovšem neujalo. Jako samostatný poddruh široce pojatého druhu *C. jacea* uvedl

¹⁹ *Centaurea decipiens* THUILL. je občas považována za samostatný taxon z okruhu *C. jacea* agg. rostoucí v západní Evropě (např. DOSTÁL 1976). Je zjevné, že v západní Evropě rostou i taxony, které ve střední Evropě chybějí (hlavně ze skupiny *C. nigra* agg.), takže v tuto chvíli nejsem schopný taxony popsané ze západní Evropy jakkoliv hodnotit. Bylo by nutné prostudovat variabilitu zástupců sekce v tomto území. Nelze tedy ani vyloučit, že *C. decipiens* skutečně jako samostatný taxon v západní Evropě existuje. Ve střední Evropě ale určitě nic takového neroste a použití tohoto jména střeoevropskými autory je jednoznačně založeno na mylné interpretaci popisu *C. decipiens*.

²⁰ Poslední věta popisů obou forem je vždy: „Eine *C. jacea* α [resp. β] mit kämmig fransigen Anhängseln der Hülle.“

²¹ *Centaurea schmidtiana* TAUSCH, Flora 12, suppl.: 44, 1829, je zcela nejasné jméno pro některý taxon chrp ze sekce *Jacea*. Jméno samo upadlo v zapomnění a v literatuře se téměř neobjevuje, a to ani v synonymice (chybí i ve velmi důkladné Hayekově monografii, HAYEK 1901a). Podle původního popisu jde zřejmě o nějakou chrpu s trásnitými přívěsky zákrovních listenů nebo o jejího křížence s *C. jacea*, popsanou podle položky v herbáři F. W. Schmidta, která byla bez lokalizace, takže geografický původ *C. schmidtiana* je neznámý a asi nezjistitelný. Typovou položku se zatím nepodařilo najít.

taxon *C. subjacea* poprvé HYLANDER (1945). Toto pojetí je použito ve většině středoevropských flór a určovacích klíčů.

Celý původní popis *C. decipiens* f. *subjacea* BECK zní takto (str. 1263, přeloženo z německého originálu): „Listy nedělené; spodní eliptické, zúžené v řapík, horní podlouhlé až podlouhle kopinaté, často více než 1 cm široké. Přívěsky zákrovních listenů hnědé, řidčeji černé, spodní světlejší nebo stejně zbarvené. *Centaurea jacea* β s hřebenitě třásnitými přívěsky.“²² K tomu je potřeba přidat ještě popis druhu *C. decipiens* THUILL. z Beckovy Flóry (str. 1263): „Přívěsky zákrovních listenů se překrývající, zcela zakrývající zelené části listenů, na středních listenech 5–7 mm široké, hnědé až černé. Úbory 20–25 mm dlouhé [myslí se pravděpodobně zákrov + květy, protože žádný taxon ze sekce *Jacea* nemá tak velký zákrov sám o sobě a šířka plně rozkvetlých úborů je výrazně větší, minimálně dvojnásobná, kromě toho v popisu se mluví o délce]. Zákrov téměř kulovitý. Květy červenopurpurové (vzácně bílé). Okrajové paprskující květy (tak jako u všech chrp) tu a tam chybějí. Nažky dobře vyvinuté, 3 mm dlouhé, bez chmýru.“²³ Tyto údaje spolu s poněkud rozšířeným latinsky psaným popisem v Hayekově monografii (HAYEK 1901a) byly zřejmě základem pro pozdější autory.

Na základě tohoto popisu by se skutečně mohlo zdát, že Beck popisoval rostliny s pravidelně třásnitými přívěsky zákrovních listenů, tak jak je u *C. subjacea* v literatuře tradičně uváděno. To je ovšem omyl způsobený zřejmě přehlédnutím dalších podstatných údajů v Beckově Flóře. Tato Flóra je totiž psána jako dichotomický klíč, a zcela zásadní informace o tvaru přívěsků zákrovních listenů je skryta v jeho bodě 8 (str. 1260), tedy zhruba v polovině cesty klíčem při určování chrp ze sekce *Jacea*. Tento bod zní následovně:

8a. Přívěsky nejvíce vnějších listenů hřebenitě třásnité, na další listenech méně třásnité, na středních listenech velké, okrouhlé, tu a tam radiálně rozdělené, pouze na špičce jemně třásnité, na vnitřních a nevnitřnějších listenech nedělené, pouze na okraji zoubkaté²⁴ 12

8b. Přívěsky vnějších listenů hřebenitě třásnité, na dalších listenech postupně bohatěji třásnité s delšími třásněmi, jen na nevnitřnějších nejdelších listenech nedělené²⁵ 9

Odkaz v bodě 8a) přitom vede ke dvěma křížencům s *C. jacea* jako s jedním z rodičů (již tehdy Beckem takto rozlišovaných) a právě *C. decipiens*, zatímco odkaz v bodě 8b) vede k *C. stoebe* a *C. nigrescens* a dalším dvěma křížencům s delšími třásněmi, popsáním jako nehybridní druhy (*C. michaelii* BECK a *C. muellneri* BECK, viz kap. 9 a 12). Podle tohoto bodu klíče tedy odpovídá vzhled *C. decipiens* v Beckově pojetí zcela jednoznačně křížencům mezi *C. jacea* a dalšími taxony sekce s nepravidelně

²² Blätter ungetheilt; die unteren elliptisch in den Steil verschmälert, die oberen länglich bis länglich lanzettlich, oft über 1 cm breit. Anhängsel der Hülle braun, seltener schwarz, die unteren heller oder gleichfärblich. Eine *C. jacea* β mit kämmig fransigen Anhängseln der Hülle.

²³ Anhängseln der Hüllschuppen sich gegenseitig und die Nagel vollkommen deckend, an den mittleren Schuppen 5–7 mm breit, braun bis schwarz. Köpfchen 20–25 mm lang. Hülle fast kugelig. Blumen rothpurpurn (selten weiß). Äußere strahlende Blumen (wie bei allen Centaureen) hin und wieder fehlend. Früchte gut entwickelt, 3 mm lang, kelchlos.

²⁴ Anhängsel der äußersten Schuppen kämmig fransig, jene der folgenden weniger fransig, an der mittleren Schuppen groß, rundlich, hin und wieder radiär gespalten, nur mehr an der Spitze feinfransig, an der inneren und innersten Schuppen ungetheilt, nur am Rande gezähnt.

²⁵ Anhängsel der äußeren Schuppen kämmig fransig, an der folgenden Schuppen allmählich reicher und länger fransig, nur an den innersten längsten Schuppen ungetheilt.

třásnitými přívěsky, zatímco taxony s přívěsky pravidelně třásnitými (jak je *C. subjacea* tradičně popisována) spadají do antiteze uvedeného bodu klíče.

Je zřetelné, že mezi původním popisem *C. subjacea* a pozdějšími údaji jsou významné rozdíly. Rostliny popisované G. Beckem vypadaly jinak než jak je *C. subjacea* popisována v současnosti a zároveň nelze v Beckově flóře najít žádný taxon, který by současným popisům *C. subjacea* odpovídal. To dobře souhlasí se zkušenostmi z terénů i z herbářů a naznačuje to, že *C. subjacea* jako samostatný taxon možná neexistuje.

6.4 Typifikace *Centaurea subjacea*

Přesto že studium protologu jména *C. decipiens* f. *subjacea* Beck dosti zřetelně naznačuje, že se zřejmě nejedná o samostatný nehybridní taxon, nýbrž o křížence, bylo nutné pro potvrzení této domněnky prostudovat originální materiál.

Ve své Flora von Niederösterreich udává BECK (1893) celkem 9 lokalit *C. decipiens* f. *subjacea*: „um Gloggnitz, am Semmering, bei Annaberg, Wienerbrüchl [dnes Wienerbruck], Josefsberg, Mariazell, Oberndorf nächst Scheibbs, um Seitenstetten, bei Goyß [dnes Jois].“ Z nich čtyři (3.–6. v pořadí) jsou možná převzaty od A. Neilreicha (Flora von Nieder-Oesterreich, NEILREICH 1859), kde jsou uvedeny stejné názvy ve stejném pořadí. Všechny tyto lokality leží na jižním okraji Dolního Rakouska při hranici se Štýrskem, kromě poslední (Jois), která leží na úpatí pohoří Leithagebirge severně od Neziderského jezera v rakouské spolkové zemi Burgenland.

Je pravděpodobné, že nejméně k pěti „novým“ (a možná i ke všem devíti) lokalitám existovaly herbářové doklady. Beckův herbář je uložen z větší části v herbáři University Karlovy v Praze (PRC), menší část je v herbáři Naturhistorisches Museum ve Vídni (W). Kromě svých vlastních sběrů čerpal Beck své údaje také z herbářů dalších rakouských botaniků té doby, jejichž sběry jsou dnes převážně uloženy také v herbáři W. Při hledání typů *C. decipiens* f. *subjacea* jsem se proto zaměřil na uvedené dvě herbářové sbírky.

V PRC nebyla nalezena žádná položka, která by s jistotou spadalo do originálního materiálu *C. decipiens* f. *subjacea*. Zároveň se ale ukázalo, že pražská část Beckova herbáře obsahuje zejména jeho pozdější sběry, takže originální materiál k taxonům chrp popsáných v jeho Flora von Niederösterreich je převážně uložen ve Vídni. V herbáři W jsem pak našel tři položky, která jsou nepochybně syntypy *C. decipiens* f. *subjacea*: W 10665 (viz obrázek 6.2), W 22502, W 1994-04712. Všechny pocházejí z jediného sběru („*Centaurea pratensis* Thuill., Semmering, in der Nähe d. Hôtels, 25.7.1886 leg. L. Keller“). Syntypy z ostatních lokalit, jejichž existenci lze předpokládat, jsem však nenašel ani zde.

Ze tří zmíněných položek může být vybrán lektotyp jména *Centaurea decipiens* f. *subjacea* BECK, protože je celkem jisté, že patří do originálního materiálu tohoto taxonu: byly sbírány na lokalitě udávané v protologu (Semmering, lázně u hranic Dolního Rakouska a Štýrska, asi 70 km JJV od Vídně) dostatečně dlouho před jeho vydáním, některé pochází z herbářové sbírky M. F. Müllnera, o které je známo, že byla jedním z hlavních zdrojů pro Beckovu flóru (v úvodu k celé flóře mu Beck jmenovitě děkuje za poskytnutí materiálu) a pochází od sběratele, jehož materiál autor při sestavování protologu prokazatelně studoval (jméno L. Kellera lze nalézt např. u údaje *C. ×extranea* od města Gloggnitz). Rostliny na všech třech



Obr. 6.2 Navrhovaný lektotyp jména *Centaurea decipiens* f. *subjacea* Beck, položka W10665 – celá položka a detail štítku se zákrovními listeny, jednoho zákrovu, Beckova revizního štítku a schedy.

položkách jsou si dosti podobné a dobře odpovídají protologu. Jako lektotyp navrhuji položku W 10665, protože je jediná, která byla přímo G. Beckem označena jako *C. decipiens* f. *subjacea* Beck (revizní lístek, viz obr. 6.2). Na této položce jsou dvě navzájem velmi podobné rostliny, vzhledem k velké podobnosti dokonce může jít o dvě lodyhy z jediného trsu nebo dokonce o dvě větve jedné statné rostliny (podle celkové velikosti a opadaných spodních listů je ale poslední možnost nepravděpodobná, spíše jde o dvě samostatné lodyhy utržené těsně nad zemí).

Určení rostlin na typových herbářových položkách je obtížné. Jednoznačně jde o křížence, kdy jeden z rodičů pochází jistě ze skupiny *C. jacea* agg. s okrouhlými přívěsky zákrovních listenů, zatímco druhým rodičem byl některý z druhů s trásnitými přívěsky. Právě takoví kříženci mají typický tvar přívěsků s nepravidelně trásnitým okrajem (trásně nepravidelně srůstají do skupin, viz obr. 6.2 nebo v dalších kapitolách např. obr. 9.1). Navíc se zdá, že spíše než o křížence první filiální generace jde o produkt zpětné hybridizace s rodičem z okruhu *C. jacea* agg., protože jeho znaky silně převažují (např. poměrně úzké listy a zejména poměrně široké a málo trásnité přívěsky).

Ze skupiny *C. jacea* agg. se v této části Rakouska vyskytuje pouze *C. jacea* L. (a vzhledem k nadmořské výšce lokality Semmering okolo 900 m asi pouze její subsp. *jacea*), která je tedy zřejmě jedním z rodičů *C. subjacea*. Ostatní taxony skupiny jsou rozšířeny buď jen v jižní části země (*C. bracteata*, FISCHER et al. 2005) nebo jsou jen vzácně zavlečené (*C. weldeniana*, viz kapitolu 5.4.4).

Z taxonů s třásnitými přívěsky připadají v úvahu *C. nigrescens* (se dvěma poddruhy), *C. elatior* a *C. macroptilon*. *Centaurea nigrescens* je jako rodičovský taxon nejméně pravděpodobná, protože má velmi charakteristický tvar přívěsků zákrovních listenů, který na studovaných položkách není. *Centaurea nigrescens* má přívěsky velmi malé (do 3 mm dl. i široké a to včetně třásní) a černé a tyto vlastnosti se do značné míry zachovávají i u jejich kříženců, zatímco rostliny na položkách *C. subjacea* mají přívěsky poměrně velké a hnědé. Zbylé dva taxony (*C. elatior* a *C. macroptilon*) mohou oba s *C. jacea* vytvořit křížence podobné *C. subjacea*. V tomto případě je třeba vzít v úvahu počty chromozómů – *C. jacea* je ve střední Evropě tetraploidní (WAGENITZ 1987, DOSTÁL 1989, DOBEŠ et VITEK 2000, a moje vlastní nepublikované údaje), *C. macroptilon* je rovněž tetraploidní (DOSTÁL 1976, 1989), zatímco *C. elatior* je diploidní (WAGENITZ 1987, DOSTÁL 1976, 1989, DOBEŠ et VITEK 2000, KOUTECKÝ 2003). V celé sekci *Jacea* platí, že taxony se stejným počtem chromozómů se kříží snadno a kříženci jsou plodní a mohou se zpětně křížit s rodiči, zatímco taxony lišící se počtem chromozómů se kříží pouze vzácně (kapitola 3.3). Jako druhý rodič *C. subjacea* je tedy pravděpodobnější *C. macroptilon*, ale ani účast *C. elatior* není možné na základě chromozómových počtů zcela vyloučit, protože i ona může vzácně křížence a dokonce i jejich zpětné křížence s *C. jacea* vytvářet (viz kapitolu 11). Nicméně i morfologické znaky ukazují, že se na vzniku *C. subjacea* podílel spíše druh *C. macroptilon* (velikost úborů, šířka a konzistence listů, odění) než *C. elatior*. S velkou pravděpodobností tak *C. subjacea* představuje ve skutečnosti křížence *C. jacea* × *C. macroptilon*.

Co se nomenklatury týče, nemělo by určení *C. subjacea* (BECK) HAYEK, 1901 jako křížence *C. jacea* × *C. macroptilon* mít žádný výrazný dopad. Pro tohoto křížence bylo publikováno také jméno *C. ×preissmannii* HAYEK, 1901. Třetím jménem vztahujícím se k tomuto kříženci je *C. ×stiriaca* HAYEK, 1901, jméno původně vytvořené pro křížence *C. jacea* × *C. subjacea*. Všechna tři jména byla publikována najednou ve stejném díle, tj. v Hayekově monografii chrp Rakouska-Uherska (HAYEK 1901a) a žádné z nich tedy nemá před ostatními prioritu. V tomto případě je nejjednodušší dále používat jméno *C. ×preissmannii*, které se ve smyslu *C. jacea* × *C. macroptilon* používá v současnosti, a zbylá dvě jména považovat za jeho synonyma.

7. *Centaurea phrygia* agg.

7.1 Úvod

Okruh chrp parukářek (*Centaurea phrygia* agg.) je ve střední Evropě v rámci sekce *Jacea* druhově nejbohatší a také asi nejkomplikovanější. Charakteristickým znakem celé skupiny je tvar přívěsků zákrovních listenů. Ty jsou poměrně úzké, v obrysu vejčité až kopinaté, pravidelně hřebenitě dělené, s nedělenou částí vejčitou, kopinatou nebo až čárkovitou. Horní část přívěsku je šídlovitá nebo nitovitá a vyrůstají na ní („zpeřeně“) jemné boční trásně. Přívěsky jsou alespoň na špičce, u některých taxonů však už v polovině délky obloukovitě nazpět od zákrovu výrazně ohnuté, takže vytvářejí okolo zákrovu „obal“ nebo „paruku“, viz obr. 7.1 (odtud české označení chrpy parukářky). Dalším znakem je chmýr nažek: mají ho vyvinuty všechny taxony a je obvykle na poměry v sekci *Jacea* dosti dlouhý (i přes 1 mm). Podobně znaky má i alpsko-karpatská vysokohorská skupina *C. uniflora* agg., která se ale liší nevětvenou lodyhou s jediným úborem (lodyhy *C. phrygia* agg. bývají alespoň v horní části větvené a nesou více úborů) i ekologickými nároky (různé taxony *C. phrygia* agg. rostou od nížin do hora, ale v horách, s jedinou výjimkou, vždy pod hranicí lesa, zatímco skupina *C. uniflora* agg. je vázána na alpínské bezlesí nad hranicí lesa).



Obr. 7.1 Úbory *Centaurea stenolepis*, jednoho ze zástupců *C. phrygia* agg.

Skupina *Centaurea phrygia* agg. zahrnuje ve střední Evropě podle literatury 5 až 6 taxonů. Jejich příbuzenské vztahy jsou vesměs neznámé, což se projevuje velmi neustálenou hierarchií taxonů: v části starší literatury jsou, pokud jsou vůbec rozlišovány, uváděny všechny jako poddruhy široce pojatého druhu *C. phrygia* L. (viz např. HEGI 1929, DOSTÁL 1948–1950), někdy jsou některé uváděny jako poddruhy *C. phrygia* a některé jako samostatné druhy (DOSTÁL 1976, 1982, 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992) a někdy jsou všechny taxony považovány za samostatné druhy (WAGENITZ 1987, ADLER et al. 1994, OBERDORFER 1994, OCHSMANN 1998, FISCHER et al. 2005, JÄGER et WERNER 2005, práce ruských autorů, např. ČEREPANOV 1963 a DOBROČAEVA 1965 a také větší část staré literatury, kde bylo rozlišováno větší množství úzce vymezených druhů, např. HAYEK 1901a, b, WAGNER 1910, PRODAN 1930).

Hlavním problémem ve skupině *C. phrygia* agg. je velká morfologická podobnost jednotlivých taxonů spojená s nedostatkem vhodných určovacích znaků a velkou vnitropopulační variabilitou. I skupina *Centaurea phrygia* agg. tvoří polyploidní komplex, podobně jako ostatní druhové skupiny v rámci sekce *Jacea*. Ve skupině *C. phrygia* agg. má většina taxonů diploidní počet chromozómů ($2n = 22$), ale vyskytují se i tetraploidní taxony ($2n = 44$) a u některých taxonů jsou udávány

oba chromozómové počty (např. *C. phrygia* L. s. str., DOSTÁL 1989); u některých taxonů je počet chromozómů neznámý (např. *C. nigriceps* DOBROČEZ.). Významným zdrojem taxonomických potíží je hybridizace, jednak s *C. jacea* agg. a jednak zřejmě také introgresivní hybridizace uvnitř *C. phrygia* agg. a také s druhem *C. oxylepis*. Problémem je i interpretace některých jmen, která si různí autoři vykládali v různém smyslu (pro různé taxony), což znesnadňuje přebírání jakýchkoliv údajů z literatury (jak o rozšíření, tak o morfologické variabilitě jednotlivých taxonů).

Část problémů uvnitř *C. phrygia* agg. jsem studoval v rámci svojí diplomové práce (KOUTECKÝ 2003). Tato disertační práce na ni přímo navazuje a mimo jiné se snaží zodpovědět na některé otázky v diplomové práci nedořešené. Proto jsem se kromě rozlišení taxonů (jako to bylo v případě *C. jacea* agg.) věnoval i několika specifitějším otázkám. V následujícím přehledu jsou po jednotlivých taxonech udávaných ze střední Evropy (ve shodě s většinou současné literatury v úzkém pojetí druhů) popsány hlavní taxonomické problémy ve skupině *C. phrygia* agg.

7.1.1 *Centaurea phrygia* L.

Centrum rozšíření tohoto taxonu leží v severní polovině evropské části Ruska. Odtud přesahuje do jižní poloviny Finska a několika lokalitami do jižního Švédska a dokonce až na pobřeží středního Norska (WENDELBO 1957, MOSSBERG et STENBERG 2003), i když výskyt ve Švédsku a Norsku je někdy považován za nepůvodní (databáze Euro+Med Plant Base <http://www.emplantbase.org/>). Dále je tento druh rozšířen přes Pobaltí a Bělorusko do Polska a do východní poloviny Německa. Nejvýchodnější izolovaný výskyt mapují MEUSEL et JÄGER (1992) zhruba severně od města Würzburg v severozápadním cípu Bavorska a v jižním Dánsku, může jít ale o omyly, např. podrobný atlas rozšíření rostlin Bavorska (SCHÖNFELDER et BRESINSKY 1990) výskyt *C. phrygia* neuvádí. Z Německa a Polska přesahuje druh do severních Čech a na severní Moravu. Zastoupen je také v celých Karpatech.

Většina střeoevropských flór udává u *C. phrygia* pouze diploidní počet chromozómů, $2n = 22$ (LÖVE et LÖVE 1961, DOSTÁL 1976, WAGENITZ 1987, DOSTÁL et ČERVENKA 1992, OBERDORFER 1994). DOSTÁL (1989) uvádí vedle diploidního počtu i tetraploidní, $2n = 44$. Oba cytotypy byly skutečně nalezeny i na území Česka (KOUTECKÝ 2003). Zajímavé je, že cytotypy jeví v Česku poměrně ostrou geografickou vazbu: diploidní cytotyp byl zjištěn v Krušných horách a v okolí Vidnavy, zatímco tetraploidní cytotyp je vázán na lokality v Karpatech nebo jejich blízkosti (Moravskoslezské Beskydy, Hrubý Jeseník). Dále se vyskytuje na Slovensku (Velká Fatra, ze Slovenska je publikován i jeden další údaj z Chočských vrchů, MÁJOVSKÝ et MURÍN 1987). To navozuje představu jako by diploidní cytotyp byl vázán na nižší polohy rovinaté severní části střední Evropy a Běloruska a Ruska (diploidní počty chromozómů odtud udávají PULKINA 1988, SEMERENKO 1989, LAVRENKO et al. 1990), zatímco tetraploidní cytotyp jako by byl vázán na Karpaty. Spolu s drobnými morfologickými rozdíly by tento fakt opravňoval oddělit oba cytotypy do samostatných taxonů. Nejprve je však nutné získat více údajů o počtech chromozómů, zejména z Karpat, odkud téměř chybějí.

Situace v Karpatech je problematická i z hlediska rozšíření. Zatímco většina literatury (HAYEK 1901a, WAGNER 1910, PRODAN 1930, PRODAN et NÝARADY 1964, DOBROČAEVA 1965, DOSTÁL 1948-1950, 1976, MEUSEL et JÄGER 1992) uvádí *C. phrygia* z Karpat jako víceméně hojný druh, J. Dostál ve svých posledních flórách

(DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992) udává tento druh jako ve slovenských Karpatech vzácný, vyskytující se jen v Beskydech, Chočských vrších a Západních Tatrách a většinu slovenských rostlin z *C. phrygia* agg. uvádí jako *C. elatior*.

Situaci okolo karpatských populací značně komplikuje výskyt netypických populací nesoucích znaky *C. oxylepis*. Na území České republiky bylo zjištěno, že jednotlivé populace vytvářejí v podstatě plynulý přechod od jednoho druhu ke druhému (KOUTECKÝ 2003). Jako vysvětlení byla navržena hypotéza, že jde o důsledek introgresivní hybridizace (oba druhy mají stejný počet chromozómů, takže lze očekávat snadnou křížitelnost).

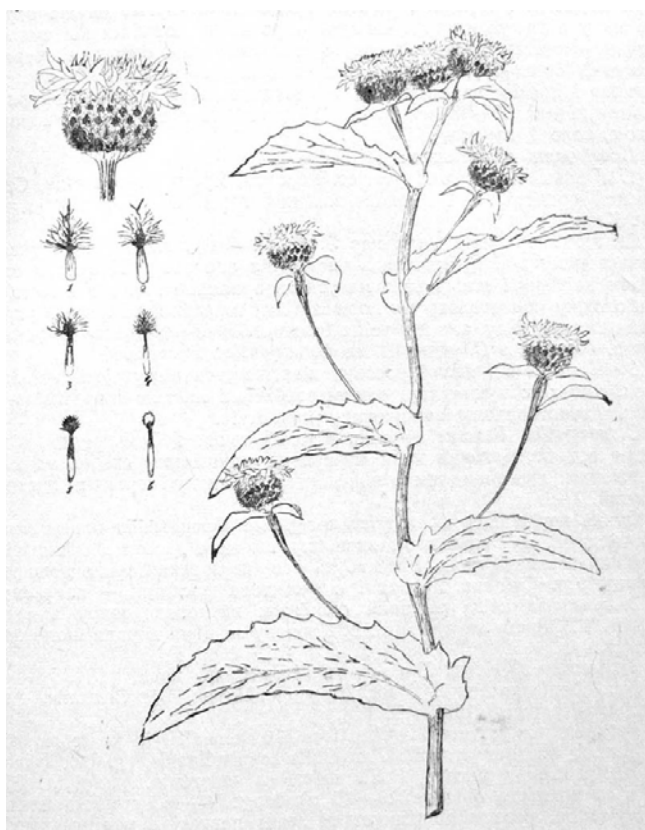
7.1.2 *Centaurea melanocalathia* CZAKÓ

Tento taxon se má od typické *Centaurea phrygia* podle literatury (např. DOSTÁL 1976, 1989) odlišovat tmavším zbarvením přívěsků zákrovních listenů (*C. melanocalathia* celé výrazně černé, *C. phrygia* černohnědé) a jejich tvarem (u *C. melanocalathia* nedělená část široce až okrouhle vejčitá, náhle zúžená v krátkou šídlovitou špičku, která je téměř přímá, zatímco u *C. phrygia* nedělená část užší, vejčitá až široce kopinatá a postupně zúžená v delší nazpět silně ohnutou šídlovitou špičku). Většina literatury citované výše u *C. phrygia* s. str. uvádí *C. melanocalathia* (v ranku druhu nebo poddruhu) jako druhý karpatský taxon ze skupiny *C. phrygia* agg., vázaný zejména na vyšší polohy, ve kterých nahrazuje *C. phrygia* s. str. Jedinou výjimkou je HAYEK (1901a), který oba taxony nerozlišuje, i když jinak v citované práci uvádí některé velmi úzce pojaté druhy. DOSTÁL (1989) a DOSTÁL et ČERVENKA (1992) uvádí výskyt tohoto poddruhu na Slovensku pouze v Belianských Tatrách, Pieninách a Bukovských vrších a udává tetraploidní počet chromozómů ($2n = 44$).

Centaurea melanocalathia je taxon velmi problematický. V terénu se mi během zpracovávání diplomové práce (ta byla zaměřena na území ČR, ale samozřejmě jsem si chrp, byť ne zcela systematicky, všiml i při četných prázdninových cestách na Slovensko) nepodařilo objevit populaci, která by mu odpovídala. Uvedenému popisu odpovídají některé herbářové doklady, ale vesměs jde o jednotlivé sběry z oblastí, ze kterých je hojně doložen druh *C. phrygia* s. str. Navíc udávané znaky *C. melanocalathia* s výjimkou krátké rovné apikální části dobře odpovídají i některým českým populacím, určeným všemi autory bez nejmenších pochyb jako *C. phrygia* s. str. Není tedy ani jasné, zda vůbec, případně, na jaké taxonomické úrovni má smysl taxon *C. melanocalathia* rozlišovat.

7.1.3 *Centaurea nigriceps* DOBROČZ.

Tento taxon byl popsán z podhůří masívu Čorné hory, což je nejvyšší část ukrajinských Karpat (DOBROČAJEVA 1946). Podle původního popisu se má *C. nigriceps* vyznačovat zejména přívěsky zákrovních listenů černými, s dlouhými postranními trásněmi a velmi krátkou nitovitou koncovou částí, která není delší než rozšířená spodní část ani než postranní trásně. Celkově jsou přívěsky v původním popisu přirovnávány spíše k zástupcům skupiny *C. nigra* agg. než *C. phrygia* agg., ale na rozdíl od *C. nigra* agg. má mít *C. nigriceps* vyvinuté paprskující květy (tento údaj je ale nesprávný, některé taxony z okruhu *C. nigra* agg. mají paprskující květy také). Další uváděné znaky *C. nigriceps* jsou tvar listů, které mají být přisedlé poloobjímavou bází („s oušky“), a tvar zákrovů (kulovité, zatímco u ostatních ukrajinských taxonů *C. phrygia* agg. mají být více



Obr. 7.2 Obrázek *C. nigriceps* doprovázející popis tohoto taxonu (DOBROČAJEVA 1946).

nebo méně protažené). Přiložený obrázek (který zřejmě zobrazuje typovou herbářovou položku) tomuto popisu víceméně odpovídá, pouze tvar nejdelších přívěsků je docela podobný *C. phrygia* s. str., zejména koncová část není tak výrazně krátká, jak se píše v popisu (viz obr. 7.2).

Taxon *C. nigriceps* byl popsán na základě jediné herbářové položky, která by měla být uložena v herbáři KW. DOBROČAJEVA (1946) cituje tuto položku takto "Pravýj bereg r. Pruta, ct. Vorochta, Jaremčanskogo r-na, Stanislavkoj oblasti. U podnožija vysokoj gory. 24. VII. 1940 g. Leg. Z. F. Katina". Dále cituje sdělení sběratelky této položky, podle kterého se tato rostlina v udané oblasti vyskytuje hojně.

Výskyt *C. nigriceps* z jediné lokality Vorochta uvádí i ČEREPANOV (1963) a DOBROČAJEVA (1965); DOSTÁL

(1976) ve Flora Europaea uvádí potom poněkud širší údaj Ukrajinské Karpaty. Výskyt v Karpatech v okolí obce Vorochta je uveden i ve zpracování chrp v nejnovějším ukrajinském klíči (DOBROČAJEVA 1999). Podle těchto pozdějších prací má být *C. nigriceps* taxon blízký *C. phrygia* a *C. melanocalathia*, od které se liší tvarem listů a přívěsků středních zákrovních listenů, přičemž někdy popis v těchto pracích neodpovídá zcela původnímu popisu (např. DOSTÁL 1976: nedělená část široce až okrouhle vejčitá, zúžená do víceméně přímé špičky u *C. melanocalathia*, nedělená část okrouhlá, zúžená do nazpět ohnuté špičky u *C. nigriceps*). Někteří autoři (např. DUBOVÍK 1990) považují *C. melanocalathia* a *C. nigriceps* za jeden taxon, který je rozšířený v celých východních Karpatech. Rostliny stejné jako na Ukrajině a víceméně odpovídající popisu *C. nigriceps* zasahují i na východní Slovensko (Bukovské vrchy), takže je nezbytné se taxonem *C. nigriceps* zabývat.

7.1.4 *Centaurea elatior* (GAUD.) HAYEK

Tento taxon je obvykle uváděn pod jménem *C. pseudophrygia* C.A.MEYER. Areál *C. elatior* zahrnuje zejména hory střední Evropy: vyskytuje se v Itálii, Švýcarsku, Rakousku, Slovinsku, Maďarsku, Česku, Polsku (jen při jižní hranici) a Německu. Na jihovýchod od souvislého areálu je několik izolovaných lokalit v Bosně a Hercegovině, na sever dosahuje přes Dánsko až do jižního Norska (DOSTÁL 1976, MEUSEL et JÄGER 1992). Dále je udáván výskyt v Karpatech, který bude podrobněji rozebrán v následujícím odstavci. Výskyt *C. pseudophrygia* je udáván také z lesostepní části Ukrajiny a v jižním Rusku (ČEREPANOV 1963, DOBROČAJEVA 1965, 1999, DOSTÁL 1976, MEUSEL et JÄGER 1992), ale zřejmě patří k jinému než střeoevropskému taxonu (viz níže). Adventivní výskyt je znám ze Švédska,

přechodně byl tento taxon zavlečen během 2. světové války i do Finska (SAARISALO-TAUBERT 1966).

Výskyt v Karpatech je uváděn ze Slovenska (WAGNER 1910, DOSTÁL 1948–1950, DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992), z Polska (ZAJĄC et ZAJĄC 2001) a z Rumunska (WAGNER 1910, PRODAN 1930, PRODAN et NÝARADY 1964), souvisle v celých Karpatech je druh mapován v díle MEUSEL et JÄGER (1992). Z Maďarska uvádí SOÓ (1970) výskyty na západě země (jasně související s nedalekými Alpami), z pohoří Bakony (Bakoňský les) ve středním Maďarsku a z několika severomaďarských pohoří. Na druhou stranu HAYEK (1901a) ve své důkladné monografii chrp Rakousko-Uherka tento druh z Karpat neuvádí (ačkoliv studoval i materiál z Karpat, jejichž většina ležela v tehdejších Uhrách), výskyt v Karpatech není ani v mapce, kterou publikoval WENDELBO (1957). Stejně tak chybí údaje z Ukrajiny – ČEREPANOV (1963) i DOBROČAEVA (1965, 1999) sice *C. pseudophrygia*, do kterého je obvykle *C. elatior* zahrnován, z Ukrajiny uvádí, ale pouze z lesostepní části a nikoliv z Karpat a podle údajů o rozšíření jde téměř jistě o jihoruský taxon *C. pseudophrygia* s. str. (viz níže). Zatímco v případě lokalit v jižních Karpatech a snad i v Maďarsku lze uvažovat o vazbě na Alpy a výskyt *C. elatior* tam nelze vyloučit, v případě Slovenska a navazujícího Polska je situace zřejmě jiná. Jak jsem zjistil při studiu této skupiny chrp v České republice pro svoji diplomovou práci (KOUTECKÝ 2003), v karpatské části Moravy se přes četné údaje ve floristické literatuře *C. elatior* nevyskytuje. Zřejmě totéž platí pro udávaný navazující výskyt v Polsku. Ze Slovenska udává DOSTÁL (1948-1950) výskyt pouze ve Velké Fatře a Tatrách, zatímco ve zbytku Slovenska se má vyskytovat *C. phrygia* s. str. V pozdějších svých květenách (DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992) uvádí ale J. Dostál naprosto opačné údaje, tj. hojnou *C. elatior* a vzácnou *C. phrygia* s. str. vázanou pouze na Beskydy, Chočské vrchy a Západní Tatry. Údajný výskyt v Karpatech proto kvůli těmto rozporům vyžaduje důkladnou revizi, nelze vyloučit, že jde o omyl a že druh zde nikdy nerostl.

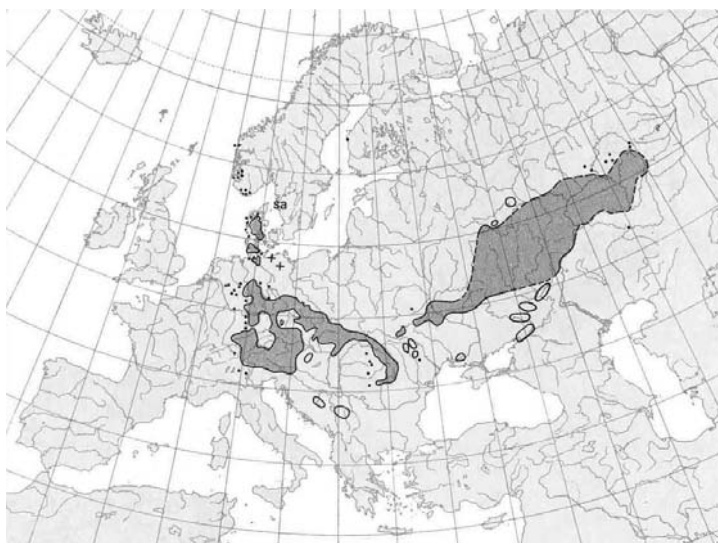
U druhu *Centaurea elatior* je uváděn vždy jen diploidní počet chromozómů ($2n = 22$) s jedinou výjimkou: OBERDORFER (1994) uvádí v závorce (tedy jako vzácný údaj) rovněž tetraploidní počet ($2n = 44$). V takovém souborném díle samozřejmě nejsou uvedeny konkrétní zdroj nebo lokalita tohoto údaje.

Jak již bylo uvedeno výše, je taxon *C. elatior* většinou ztotožňován s taxonem *C. pseudophrygia* z východní poloviny Evropy (Ruska, Ukrajina). Mezi středoevropskými a východoevropskými rostlinami ale zřejmě existují určité rozdíly a je pravděpodobné, že jde ve skutečnosti o samostatné taxony. Skupina je velmi komplikovaná i z hlediska nomenklatury (viz kapitulu 7.4.6.3). Vzhledem k tomu, že vyřešení nomenklatorických problémů vyžaduje další studium, používám v následujícím textu obě jména *C. pseudophrygia* a *C. elatior* ve víceméně tradičním smyslu (což je jedna z možností, jak řešení nomenklatorických otázek může dopadnout, bohužel ale ne možnost jediná).

Popis *C. pseudophrygia* uvedený ve Flóře SSSR (ČEREPANOV 1963) a založený pravděpodobně na východoevropských rostlinách uvádí některé morfologické hodnoty, které se liší od hodnot zjištěných ve střední Evropě. Jde zejména o tvar úborů, pro které je uváděna výška 15–20 mm a šířka (8–)10–15 mm, což znamená, že úbory jsou vejcovité, výrazně delší (vyšší) než široké. U středoevropských rostlin jsou ale úbory nejčastěji kulovité a při stejné délce širší, (14–)15–20(–22) mm vysoké

a (10–)13–20(–22) mm široké. Také DOSTÁL (1976) ve Flora Europaea popisuje rozdíly v šířce zákrovů (12–15 mm u východoevropských rostlin oproti 18–20 mm u středoevropských) a v šířce přívěsků zákrovních listenů (uvádí, že jsou užší u východoevropských rostlin než u středoevropských) a píše, že východo- a středoevropské rostliny mohou být rozlišovány jako samostatné variety (nízký rank variety ale nejspíše vyplývá z použitého širokého druhu *C. phrygia* s mnoha poddruhy, dva taxony v rámci jednoho poddruhu subsp. *pseudophrygia* pak musí nutně být nejvýše variety). Dostál také důsledně ve svých pozdějších pracích (např. DOSTÁL 1982, 1989) pro středoevropské rostliny používal jméno *C. elatior* a nikoliv *C. pseudophrygia*.

Kromě morfologických rozdílů je potřeba vzít v úvahu velmi neobvyklý tvar areálu *C. pseudophrygia* s. l. (viz obr. 7.3) Ten zahrnuje dvě arely (středo- a východoevropskou). Zejména



Obr. 7.3 Rozšíření *Centaurea pseudophrygia* s. l. (včetně *C. elatior*) podle MEUSEL et JÄGER (1992). Vymapovaný výskyt v Karpatech je možná omyl a druh zde možná neroste vůbec nebo je velmi vzácný.

pokud se potvrdí absence druhu v Karpatech (viz výše), byly by tyto arely odděleny asi 800 km širokým hiátem. Takové hiáty lze jistě nalézt i u jiných druhů rostlin, např. mnohé druhy arкто- alpské rozšířené v severní Evropě a v Alpách (příp. i Karpatech) a chybějící v nižších pohořích střední Evropy nebo naopak druhy silně kontinentální se souvislým výskytem ve východní Evropě a Asii a několika reliktními lokalitami ve střední Evropě (*Ligularia sibirica*). Oba tyto typy jsou ale od *C. pseudophrygia* s. l. zásadně odlišné. V případě arкто- alpských druhů jde o glaciální relikty, které ve střední a jižní Evropě jinde než ve vysokých horách růst nemohou a proto v rozsáhlém plochém prostoru severně od Alp a Karpat chybí. Podobně silně kontinentální druhy jsou vesměs relikty ze stepí konce glaciálu nebo začátku holocénu, které se nemohly udržet v převážně lesnaté krajině střední Evropy a přežily proto jen v plošně spíše malých oblastech s trvalým výskytem bezlesí. Těžko by se ale hledal příklad druhu, který je jako *C. pseudophrygia* s. l. široce rozšířený ve východní Evropě (a to v její lesní a lesostepní zóně, okrajově i ve stepích, BOHN et al. 2000-2003), potom chybí (včetně panonské oblasti a oblasti Litvy a východního Polska, kudy východoevropské druhy do střední Evropy obvykle pronikají) a pak je opět široce rozšířený ve střední a západní Evropě, a to zejména v horách.

Rozšíření *C. pseudophrygia* s. l. vypadá ještě více neobvykle, pokud vezmeme v úvahu klimatické podmínky. Východoevropská část areálu spadá do poměrně suché a kontinentální oblasti a docela odpovídá nárokům druhů, které se u nás tradičně označují jako subpontické (např. *Melica transsilvanica* nebo *Trifolium montanum*). Tyto druhy mají i ve střední Evropě poměrně široké rozšíření, které se ale od středoevropského rozšíření *C. pseudophrygia* s. l. výrazně liší. Za prvé bývá

souvislé (bez mnohasetkilometrového hiátu) a za druhé tyto subpontické druhy ve střední Evropě obsazují jiná stanoviště – rostou hlavně v nižších a teplejších (a kontinentálnějších) oblastech, zatímco *C. pseudophrygia* s. l. zde roste zejména v horách, tedy v oblastech spíše vlhkých a chladných, zatímco nížinám s kontinentálnějším klimatem se spíše vyhýbá. V Dánsku a Norsku pak zasahuje i dokonce do oblasti silně oceanické. Zdá se tedy, že kromě morfologických rozdílů také udávaný charakter rozšíření a fyto geografické a ekologické souvislosti naznačují, že je zřejmě oprávněné odlišovat stredo-evropské a východo-evropské rostliny *C. pseudophrygia* s. l. jako samostatné taxony *C. elatior* a *C. pseudophrygia* s. str. Pro definitivní potvrzení nebo vyvrácení této hypotézy bude ale v budoucnu nutné provést důkladnou morfometrickou a v ideálním případě i genetickou studii.

7.1.5 *Centaurea stenolepis* A. KERNER

Centrum areálu tohoto taxonu leží v jihovýchodní Evropě (Balkán), odkud přesahuje do SZ Anatólie (WAGENITZ 1975, DOSTÁL 1976, MEUSEL et JÄGER 1992). Západní hranice rozšíření prochází Itálií a Rakouskem, severní Bavorskem (podrobné údaje viz GRAU 1980, SCHUWERK et al. 1990, SCHÖNFELDER et BRESINSKY 1990), Českem, Slovenskem a Ukrajinou. MEUSEL et JÄGER (1992) uvádí i několik lokalit z jižního Polska a z Ukrajiny severně od Karpat. Tyto údaje jsou ale pravděpodobně mylné, protože např. novější Atlas rozšíření rostlin Polska (ZAJĄC et ZAJĄC 2001) tento druh vůbec neuvádí.

V celé střední Evropě je udáván pouze jediný taxon, a to *Centaurea stenolepis* subsp. *stenolepis*, další poddruhy (3-5) jsou rozlišovány na Balkáně (DOSTÁL 1976). Na Balkáně je druh zřejmě variabilní i v počtu chromozómů – obvykle je pro *C. stenolepis* uváděn pouze diploidní počet chromozómů ($2n=22$), ale BANCHEVA et GREILHUBER (2006) uvádí z Bulharska i tetraploidní počet chromozómů ($2n=44$; v tomto případě může jít o některý z balkánských poddruhů, i když v citované práci to uvedeno není).

7.1.6 *Centaurea indurata* JANKA

Rozšíření této rostliny je podle literatury omezeno na jihovýchodní Evropu, od Slovenska přes Ukrajinu, Maďarsko do Rumunska a Bulharska (DOSTÁL 1976). Na severní hranici rozšíření na Slovensku je udáván z Cerové vrchoviny (bez konkrétní lokality), Zemplínských vrchů (lokality Černochovska Hedľaja, možná omyl, viz kapitolu 7.4.5.5) a Východoslovenské nížiny (Zámecký vrch u Kráľovského Chlmce) (DOSTÁL 1989). SOÓ (1970) udává *C. indurata* také z přilehlého severního Maďarska z pohoří Börzsöny, Mátra, Bükk a Sátorhegy.

7.1.7 Další otázky

Kromě výše uvedených nejasností ve vymezení jednotlivých taxonů a jejich rozšíření se při studiu skupiny *C. phrygia* agg. objevují další, obecnější otázky. Jde především o roli hybridizace, spojenou ještě s výskytem různých ploidních úrovní. Výsledky méj diplomové práce (KOUTECKÝ 2003) naznačují, že hybridizace (resp. introgrese) hraje v morfologické skupině významnou roli. Kromě typických populací jednotlivých taxonů lze hojně nalézt i populace „přechodného“ charakteru, kombinující morfologické znaky více taxonů ze skupiny *C. phrygia* agg. Je pravděpodobné, že tyto populace vznikly hybridizací.

Dále je skupina *C. phrygia* agg. ze všech střeoevropských druhových skupin chrp ze sekce *Jacea* nejrozmanitější co se týče areálů jednotlivých taxonů. Zahrnuje v sobě taxony jak relativně teplomilné, tak horské a taxony spíše kontinentální i spíše oceanické. Rozšíření jednotlivých taxonů je velmi různé, některé se zdají mít centrum rozšíření na Balkáně a v Karpatech, jiné v Alpách a jiné ve východní nebo severovýchodní Evropě. Celá skupina je tak zajímavým objektem pro studium fylogenetických vztahů mezi jednotlivými taxony a s tím spojených otázek ohledně přežívání těchto taxonů nebo jejich předků v glaciálech a následných migrací a diferenciací geograficky izolovaných populací. Fylogeneze celé skupiny a vlastně celé sekce *Jacea* je ale zatím zcela neznámá.

Řešení těchto velmi zajímavých problémů ale značně přesahuje možnosti této disertační práce. Cílem bylo proto provést zejména základní taxonomickou revizi, která v budoucnu poslouží jako základ pro řešení obecnějších otázek. Z nich některé otázky spojené s hybridizací jsou v této disertaci již rozpracovány (byť ne kompletně zodpovězeny, viz kapitoly 10 a 11), evoluční historie celé skupiny na své zpracování zatím čeká.

7.2 Cíle práce

Hlavním cílem byla revize skupiny *C. phrygia* agg. ve střední Evropě na základě porovnání karyologické a morfologické variability jednotlivých taxonů/populací a propojení znalostí o nich. Byly proto zahrnuty populace z různých částí střední Evropy tak, aby bylo pokryto co nejširší spektrum udávaných taxonů a všechny hlavní geografické oblasti. Zároveň byl do studie pro porovnání zahrnut i materiál ze vzdálenějších oblastí (2 populace *C. phrygia* s. str. ze severozápadního Ruska a 1 populace *C. carpatica* z Rumunska). Ve vybraných případech byla věnována pozornost i nomenklatuře, jejíž vyjasnění je podle mého názoru nedílnou součástí taxonomického studia.

Hlavní otázky byly následující:

- (a) Které taxony lze ve studovaném materiálu rozlišit a podle jakých morfologických znaků?
- (b) Jaká je jejich karyologická variabilita? Je zde soulad mezi morfologií a počty chromozómů u jednotlivých populací?
- (c) Jak dobře lze pro určování použít znaky udávané v literatuře?
- (d) Souhlasí v literatuře udávané morfologické údaje se skutečností?
- (e) Jaké je rozšíření jednotlivých taxonů? Tato otázka byla řešena zejména pro území Česka a Slovenska v souvislosti s prací na Květeně ČR, resp. Určovacím klučí papradorastov a semenných rastlín Slovenska.
- (f) Jaká jsou správná jména pro rozlišené taxony?

7.3 Metodika

Pro morfologickou analýzu bylo sesbíráno 78 populačních vzorků z území Česka, Slovenska, Ukrajiny, dvě populace byly sesbírány při botanické exkurzi do Ruska a dvě populace v Rumunsku (lokalizace všech populací viz přílohu 2). Byly zahrnuty populace předběžně určené jako *C. phrygia* s. str., *C. elatior*, *C. stenolepis* a *C. indurata*, dále několik populací z vysokých slovenských hor předběžně určené jako dosti netypická *C. elatior* a několik populací, které podle některých znaků zřetelně patří do *C. phrygia* agg., ale celkově nejbliže mají k druhu *C. oxylepis*. Tento

druh není obvykle do *C. phrygia* agg. zahrnován (někteří autoři jej řadí dokonce do *C. jacea* agg. až jako poddruh *C. jacea*; viz kapitulu 8.1), ale do jisté míry s touto skupinou sdílí tvar přívěsků zákrovních listenů (trásnitě a obloukovitě od zákrovu vyhnuté). Pro srovnání s těmito netypickými populacemi bylo studováno také několik typických populací *C. oxylepis*.

Během práce se ukázalo, že slovenské horské populace určené předběžně jako *C. elatior* zřejmě patří k taxonu *C. carpatica*, který z této oblasti nikdy nebyl udáván. Proto bylo vhodné pro srovnání přidat ještě alespoň jednu populaci z území, kde se tento taxon vyskytuje v typické podobě. Vybráno bylo pohoří Rodna v Rumunsku, odkud byl tento taxon popsán. Bohužel při návštěvě v srpnu 2005 se mi nepodařilo žádnou populaci *C. carpatica* nalézt, ačkoliv byly navštíveny 3 lokality, odkud byl tento taxon v minulosti dokladován. Naštěstí bylo ale možné zahrnout do analýzy sběry maďarského botanika J. Wagnera uložené v herbáři BP, který sbíral „ve velkém“ a potřebný „populační vzorek“ nasbíral již téměř před sto lety. Bylo vybráno 21 herbářových položek sbíraných J. Wagnerem v srpnu 1913 na vrchu Crăciunel v pohoří Rodna (*locus classicus* taxonu *C. carpatica*), na kterých mohly být změřeny téměř všechny znaky kromě VC a poměrů založených na tomto znaku. Tyto rostliny pak byly zařazeny do analýz jako další (79.) populace. Jsem si vědom toho, že nejde o náhodný populační vzorek (nejspíše byly vybírány jen typické rostliny a také zásadu sběru jediné lodyhy z jednoho trsu asi nebyla dodržována) a že hodnoty některých znaků (zejména UV, US) mohou být poněkud ovlivněny vylisováním rostlin, ale potenciální výhody zařazení tohoto materiálu do analýz značně převažují mírné riziko zkreslení výsledků.

Na každé rostlině byly změřeno 13 kvantitativních znaků, zaznamenáno 9 binárních znaků a bylo spočítáno 5 poměrů (viz tabulku 7.1 na následující straně). Byly zahrnuty všechny znaky udávané v literatuře jako důležité pro určování studované skupiny a dále několik znaků, které se zdály jako potenciálně použitelné na základě mých vlastních terénních zkušeností. Znaky, jejichž hodnoty by mohly být ovlivněny vylisováním, byly změřeny přímo na čerstvém materiálu (např. rozměry zákrovů, apod.), rostliny pak byly vylisovány a další znaky byly měřeny na herbářovém materiálu. Postup zpracování morfometrických dat odpovídal postupu popsanému v obecné metodice (kapitola 4.1).

Ve stejných populacích byly studovány také počty chromozómů, buď pomocí klasického počítání pod mikroskopem nebo pomocí průtokové cytometrie. Obě metody jsou popsány v obecné metodice (kapitoly 4.2 a 4.3). Počty studovaných jedinců jsou uvedeny v tabulce s výsledky (tab. 7.2).

Rozšíření jednotlivých taxonů bylo stanoveno na základě revize herbářových položek, jak je uvedeno v obecné metodice (kapitola 4.4). Stejně tak pro řešení nomenklatorických otázek byly studovány herbáře a hledán typový materiál jednotlivých taxonů (v případě *C. phrygia* agg. šlo zejména o herbář BP, v menší míře W).

Tabulka 7.1 Znaký pro morfometrickou analýzu *C. phrygia* agg.

Znak	Popis
<i>Kvantitativní znaky</i>	
VN	délka nevětvené části lodyhy (od země po nejnižší kvetoucí větev) (cm)
VV	délka větvené části lodyhy (od nejnižší kvetoucí větve po terminální úbor) (cm)
VC	celková délka lodyhy (cm) (VV+VC)
LD	délka čepele středního lodyžního listu (cm)
LS	šířka čepele středního lodyžního listu (včetně zubů na okraji, pokud se vyskytnou)
UV	výška zákrovu terminálního úboru (cm)
US	šířka zákrovu terminálního úboru (cm)
ZD	délka nejdelšího přívěsku středních zákrovních listenů terminálního úboru (mm)
ZS	šířka (nedělené části) nejdelšího přívěsku středních zákrovních listenů terminálního úboru (mm)
ZP	počet bočních trnů na jedné straně nejdelšího přívěsku středního zákrovního listu
ND	délka nažky bez chmýru (mm; počítáno jako průměr ze tří náhodě zvolených nažek)
NS	šířka nažky (mm; počítáno jako průměr ze tří náhodě zvolených nažek)
NC	délka chmýru nažky (mm; počítáno jako průměr ze tří náhodě zvolených nažek) – u nestejně vyvinutého chmýru se měří nejdelší paprsky
<i>Poměry</i>	
VVC	podíl délky větvené části lodyhy na celkové délce (VV / VC)
LDS	podíl délky a šířky středního lodyžního listu (LD / LS)
UVS	podíl výšky a délky zákrovu terminálního úboru (UV / US)
ZDS	podíl délky a šířky nejdelšího přívěsku středních zákrovních listenů (ZD / ZS)
NDS	podíl délky a šířky nažky (ND / NS)
<i>Binární znaky</i>	
LO	tvary okraje středních lodyžních listů (0 – celokrajný nebo drobně zubatý; 1 – hrubě zubatý až laločnatý)
LBK	tvary báze horních lodyžních listů: klínovitá (0 – přítomná; 1 – nepřítomná)
LBO	tvary báze horních lodyžních listů: poloobjímavá (0 – přítomná; 1 – nepřítomná)
LBS	tvary báze horních lodyžních listů: široká, uťatá (0 – přítomná; 1 – nepřítomná) – tento znak byl z analýz vyřazen, protože zcela závisí na hodnotách předešlých dvou, které jsou tímto nezávislé
LV	plynulé zmenšování listů směrem k vrcholu lodyhy (0 – nepřítomné, tj. horní listy jsou jen o málo menší než střední, zřetelně odlišné od listů na bočních větvích; 1 – přítomné, horní listy jsou výrazně menší než střední, podobně velké jako listy na bočních větvích)
UT	tvary zákrovu terminálního úboru (0 – kulovitý; 1 – válcovitý nebo vejcovitý, zřetelně vyšší než široký)
UP	shluky úborů na koncích větví (0 – nepřítomné, úbory jednotlivé; 1 – úbory nahloučené ve skupinkách po 2–3)
ZH	tvary přívěsků vnitřních zákrovních listenů (0 – okrouhlé nebo široce vejčité; 1 – podlouhlé až eliptické)
ZHD	viditelnost přívěsků vnitřních zákrovních listenů při pohledu na úbor z boku (0 – viditelné, zřetelně vyčnívající nad přívěsky středních zákrovních listenů; 1 – skryté za přívěsky středních zákrovních listenů; tvar přívěsků středních zákrovních listenů dosti závisí na vlhkosti, znak je nutno hodnotit za sucha)

7.4 Výsledky a diskuse

7.4.1 Karyologická analýza

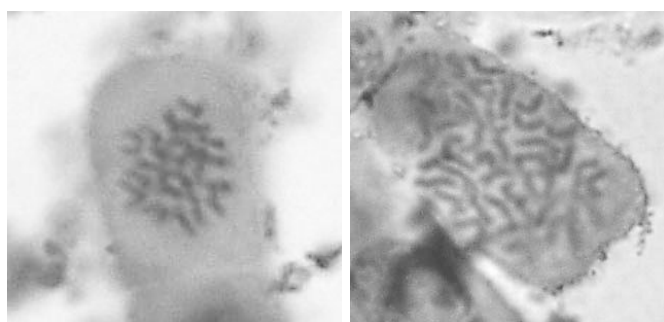
Byly analyzovány rostliny z celkem 78 populací, stejných, jako byly studovány morfometrickou analýzou (79. studovaná „populace“, Wagnerovy sběry *C. carpatica* z roku 1913 samozřejmě zkoumána být nemohla). Výsledky jsou uvedeny v tabulce 7.2. Nebyla nalezena žádná smíšená populace, všechny populace byly v počtu chromozómů/ploidní úrovni homogenní (buď pouze diploidní nebo pouze tetraploidní), kromě občasného výskytu ojedinělých triploidních rostlin v diploidních populacích.

Triploidní rostliny byly zjištěny pouze ve třech případech. Pravděpodobně triploidní byl jeden vzorek z populace *czle*. Bohužel však neobsahoval dobře vyvinutou metafázi a i v nejlépe vyvinutých buňkách se chromozomy překrývaly,

Tabulka 7.2 Ploidie jednotlivých populací *C. phrygia* agg.

Uváděna je zkratka populace; oblast, ze které populace pochází (plné lokality viz přílohu 2); ploidie ($2n = 2x = 22$, $2n = 3x = 33$ nebo $2n = 4x = 44$); počet studovaných rostlin (počítání / průtoková cytometrie). Populace jsou rozděleny do jednotlivých taxonů tak, jak byly klasifikovány na základě morfometrických analýz

Popul.	Oblast	Ploidie	Počty rostlin	Popul.	Oblast	Ploidie	Počty rostlin
<i>Centaurea elatior</i>				<i>Centaurea phrygia</i>			
bol	Krušné hory	2x	3/15	brt	Nízke Tatry	2x; 3x	7/0
cerm	Podkrkonoší	2x	3/0	buk	Bukovské vrchy	2x	3/0
czle	Šumava	2x;±3x	8/0	burk	Ukrajina, Čivčinské h.	2x	3/1
hvl	Šumava	2x	3/10	cerv	Vidnavsko	2x	3/0
kash	Šumava	2x; 3x	5/5	dem	Nízke Tatry	4x	3/5
koz	Šumava	2x	3/0	jas	Ukrajina, Svidovec	2x	3/0
ole1	Orlické podhůří	2x	3/12	kar	Hrubý Jeseník	4x	3/0
ole2	Orlické hory	2x	6/0	kot	Jizerské hory	2x	3/0
pris	Předšumaví	2x	3/10	kro	Jizerské hory	2x	3/0
pros	Železné hory	2x	3/8	laz	Ukrajina, Čornohora	2x	3/2
sok	Novohradské podhůří	2x	3/0	lipo	Liptovská kotlina	4x	3/0
stgh	Šumava	2x	3/3	nej	Krušné hory	2x	3/1
přechodné mezi <i>C. elatior</i> a <i>C. stenolepis</i>				přechodné mezi <i>C. phrygia</i> a <i>C. oxylepis</i>			
babl	České Středohoří	2x	3/0	nis1	Rusko, Leningrad. obl.	2x	3/0
babu	Podkrkonoší	2x	3/9	nis2	Rusko, Leningrad. obl.	2x	3/0
deb	Podkrkonoší	2x	3/0	nsed	Bukovské vrchy	2x	3/0
rte	Železné hory	2x	3/12	sbo	Rumunsko, Rodna	2x	3/0
rus	Železné hory	2x	3/5	stcv	Vidnavsko	2x	3/0
vit	Českomor. vrchovina	2x	3/0	svis	Nízke Tatry	4x	5/0
<i>Centaurea stenolepis</i>				<i>Centaurea phrygia</i>			
bor	Slovenský kras	2x	3/0	syb	Ukrajina, Čivčinské h.	2x	3/2
dom	střední Čechy	2x	3/0	vav	Rumunsko, Rodna	2x	3/0
dub	Dolnomoravský úval	2x	3/12	velf	Velká Fatra	4x	3/0
krip	Slovenský kras	2x	3/2	ver1	Nízke Tatry	4x	3/3
les	Bílé Karpaty	2x	3/0	ver2	Nízke Tatry	4x	3/0
lip	Bílé Karpaty	2x	3/0	vis	Moravskoslez. Beskydy	4x	3/0
mil	Mikulovská pahorkat.	2x	3/10	vor	Ukrajina, Čornohora	2x	3/0
prel	Bílé Karpaty	2x	3/2	zel	Ukrajina, Čivčinské h.	2x	3/0
sit1	Štiavnické vrchy	2x	5/0	přechodné mezi <i>C. phrygia</i> a <i>C. oxylepis</i>			
sit2	Štiavnické vrchy	2x	5/0	cic	Strážovské vrchy	4x	3/0
vol	Bílé Karpaty	2x	3/0	dlom	Moravskoslez. Beskydy	4x	3/0
<i>Centaurea indurata</i>				<i>Centaurea phrygia</i>			
krch	Východoslov. nížina	2x	3/5	kozl	Podbeskydská pahork.	4x	3/5
<i>Centaurea oxylepis</i>				<i>Centaurea phrygia</i>			
best	Železnohorské podhůří	4x	3/0	mio	Moravskoslez. Beskydy	4x	3/3
cas	Orlické podhůří	4x	3/0	ostr	Ostravská pánev	4x	3/0
hrab	Nízký Jeseník	4x	3/0	rad	Nízký Jeseník	4x	3/0
opat	Strážovské vrchy	4x	3/0	stud	Ostravská pánev	4x	3/0
rim	Ipeľsko-rimav. brázda	4x	3/0	tich	Podbeskydská pahork.	4x	3/0
val1	Nízký Jeseník	4x	3/0	vrs	Biele Karpaty	4x	3/0
val3	Nízký Jeseník	4x	3/10	zat	Nízký Jeseník	4x	3/0
voz	Štiavnické vrchy	4x	3/0	<i>Centaurea carpatica</i>			
				krh	Nízke Tatry	4x	5/3
				kriz	Velká Fatra	4x	3/0
				rep	Velká Fatra	4x	3/0
				such	Velká Fatra	4x	3/5



Obr. 7.4 Somatická metafáze *C. stenolepis* z populace *sit1* ($2n = 22$; vlevo) a *C. phrygia* s. str. z populace *ver1* ($2n = 44$; vpravo).

takže nebylo možné jejich počet přesně stanovit. S jistotou bylo možné se dopočítat k číslu 30–31. Je samozřejmě také možné, že se podařilo zachytit aneuploidní počet chromozómů, i když dosud nebyl u *Centaurea* sect. *Jacea* udáván. Dále byla zachycena jedna triploidní rostlina v populaci *kash* a jedna v populaci *brt*.

Dvě populace s triploidními rostlinami (*czle*, *kash*) patří k taxonu *C. elatior*, který je diploidní. Triploidní rostliny mohou vznikat buď díky výskytu neredukovaných gamet nebo díky hybridizaci s nějakým tetraploidním taxonem, v tomto případě by to byla pravděpodobně *C. jacea*. V jedné z těchto populací (*czle*) byly nalezeny i dospělé rostliny, které nesly znaky uvedené hybridizace, takže v tomto případě mohlo triploidní semeno možná vzniknout touto cestou. V druhé populaci ale žádní kříženci nebyli a tak je zřejmě pravděpodobnější vznik triploida díky neredukovaným gametám. Podobně to samozřejmě mohlo být i v populaci *czle*. Populace *brt* je diploidní cytotyp *C. phrygia* s. str. z Nízkých Tater, který je tam dosti vzácný. V okolí je naopak hojný tetraploidní cytotyp *C. phrygia* s. str., takže je pravděpodobné, že může docházet k opylování diploidní populace tetraploidním pylem a následné hybridizaci. Na druhou stranu, populace je dosti izolovaná (malá luční enkláva obklopená lesem), takže přísun pylu z okolí asi nebude velký. A ani v tomto případě samozřejmě nelze vyloučit účast neredukovaných gamet.

7.4.2 Morfometrická analýza

Celkem bylo studováno 79 populačních vzorků. Nejprve byly spočítány základní popisné statistiky pro jednotlivé populace a taxony (tak, jak byly určeny podle dostupných určovacích klíčů) a otestována normalita rozdělení pro jednotlivé znaky. Hodnoty znaků VV, VVC, LDS, ZS a ZP byly logaritmicky transformovány. Ani po této úpravě nemá ale většina znaků normální rozdělení. Naštěstí jsou použité metody statistických analýz proti tomuto narušení předpokladů poměrně robustní, s výjimkou testů signifikance. K testování statistické významnosti jednotlivých znaků byly proto používány Monte Carlo permutační testy, které normální rozdělení dat nevyžadují.

Před výpočtem průměrných hodnot pro jednotlivé populace je zvykem vyřazovat z dat netypické jedince (*outliers*). Ti bývají detekováni na základě výsledků PCA uvnitř jednotlivých populací (jako v případě *C. jacea* agg., kapitola 5). V případě *C. phrygia* agg. tento postup nebyl použit. Ukázalo se totiž, že v některých populacích pravděpodobně hybridního původu jsou tito „*outliers*“ jedinci s významnějším zastoupením znaků jednoho z předpokládaných rodičů, zatímco u zbytku populace převažují spíše znaky druhého z předpokládaných rodičů (resp. znaky prvního rodiče se neprojevují tak výrazně). Výskyt těchto „*outliers*“ je pak významným znakem celé populace a není možné je z výpočtu vynechat.

Matice korelačních koeficientů mezi jednotlivými znaky je uvedena v tabulce 7.3 (na straně 62). Spočteny byly jak parametrické (Pearsonovy) tak neparametrické (Spearmanovy) korelační koeficienty, ale rozdíl mezi nimi je jen malý. Některé ze znaků jsou výrazně korelované a proto byly některé z nich z dalších analýz vyloučeny. Znaky VV, VC a VVC popisují výšku lodyhy a její větvení. Celková výška rostlin VC je ovšem silně ovlivněna stanovištními podmínkami, takže tento znak sám o sobě nemá smysl. Důležitý může být ale podíl větvené části lodyhy VVC na celkové délce. Tento znak ale silně koreluje s délkou větvené části VV, která se zdá být uvnitř jednotlivých taxonů i populací stabilnější než poměr VVC. Proto byl

nakonec do výpočtů zahrnut jen znak VV a znaky VVC a VC byly vynechány. Znaky LD, LS, LDS popisují tvar listů. Celková velikost listů (LD, LS) ale u *C. phrygia* agg. poměrně silně závisí na stanovišti (zastínění, kosení apod.), proto byl v analýzách ponechán pouze poměr (LDS) charakterizující tvar listů, který je víceméně stálý. Ze dvou znaků popisujících tvar zákrovu (UVS, UT) byl v analýzách ponechán kvantitativní znak UVS, zatímco binární UT byl vypuštěn. Poměrné znaky ZDS a NDS jsou poměrně silně korelovány s původními rozměry (hlavně ZS, resp. ND), které byly v analýzách ponechány a poměry byly vypuštěny (v případě přívěsků ani nemají nějak rozumně interpretovatelný význam jako „tvar přívěsku“).

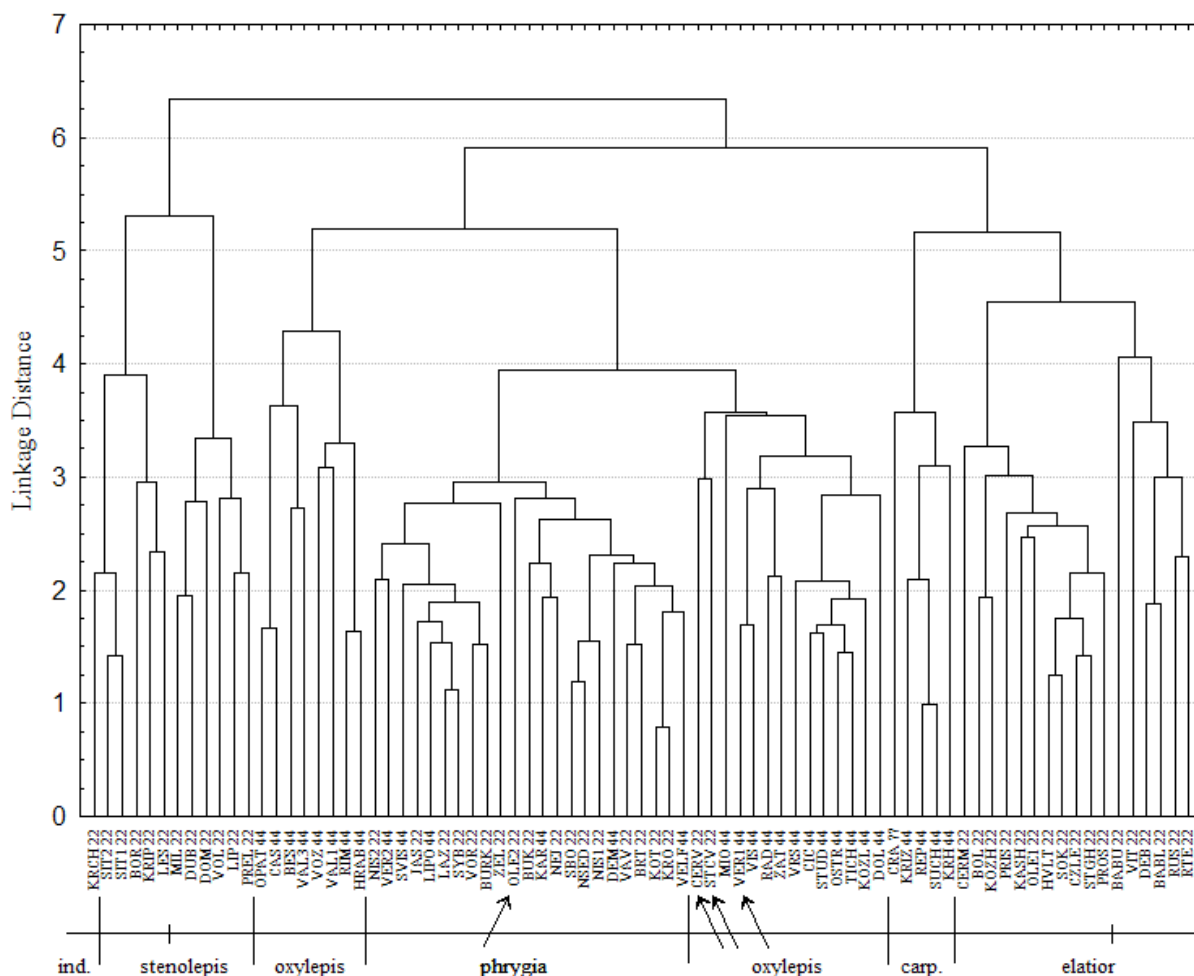
Shluková analýza rozděluje studované populace do 8 výrazných shluků, které se opakují nezávisle na použitém shlukovacím algoritmu nebo na tom, jestli bylo nebo nebylo v analýze počítáno s nažkami. Pouze několik populací je zařazováno v různých analýzách nestejně a někdy se poněkud mění vztahy mezi hlavními shluky, které jsou ale víceméně pořád dobře rozlišitelné. Jako příklad je na obrázku 7.5 uveden výsledek metody UPGMA. Zcela nalevo diagramu jsou dva shluky, které lze podle tradičně udávaných znaků určit jako *Centaurea stenolepis* a k nim je přiřazena i jediná studovaná populace *C. indurata*. Jeden z nich (levý) zahrnuje kromě *C. indurata* populace *C. stenolepis* ze spíše mezofilních luk ve středních polohách Karpat (630–860 m n. m.), druhý zahrnuje populace ze (sub)xerofilních luk v nižších polohách (Bílé Karpaty) a populace z teplomilných doubrav v nížinách. Další velký shluk zahrnuje typické populace *C. oxylepis*. Následuje velký shluk populací *C. phrygia*, do kterého je zařazena i jedna populace původně určená jako *C. elatior* (*ole2*). K tomuto shluku je blízký shluk populací *C. oxylepis*, které ale nesou některé znaky *C. phrygia* s. str. Tím lze vysvětlit i přiřazení tří populací určených jako *C. phrygia* s. str. (*cerv*, *stcv*, *ver1*) do tohoto shluku. Vnitřní struktura dvou shluků *C. phrygia* s. str. + netypická *C. oxylepis* je také nejvíce nestálá mezi jednotlivými shlukovacími algoritmy, což ukazuje, že jednotlivé skupiny populací nejsou nějak výrazně vyhraněné. Dále v diagramu následuje výrazný a vždy se objevující shluk tetraploidních karpatských populací klasifikovaný jako *C. carpatica* a pak dva shluky určené jako *C. elatior* – vlevo typické populace, vpravo netypické populace nesoucí znaky *C. stenolepis*.

Podstatným výsledkem je i soulad chromozómových počtů a morfologické podobnosti populací. Všechny hlavní shluky jsou zcela homogenní v počtu chromozómů, kromě shluku *C. phrygia*, ve kterém jsou diploidi a tetraploidi promíšeni (a dvou diploidních populací přiřazených na „okraj“ tetraploidního shluku netypické *C. oxylepis*). Tento výsledek přesně odpovídá literárním údajům o počtu chromozómů u jednotlivých taxonů.

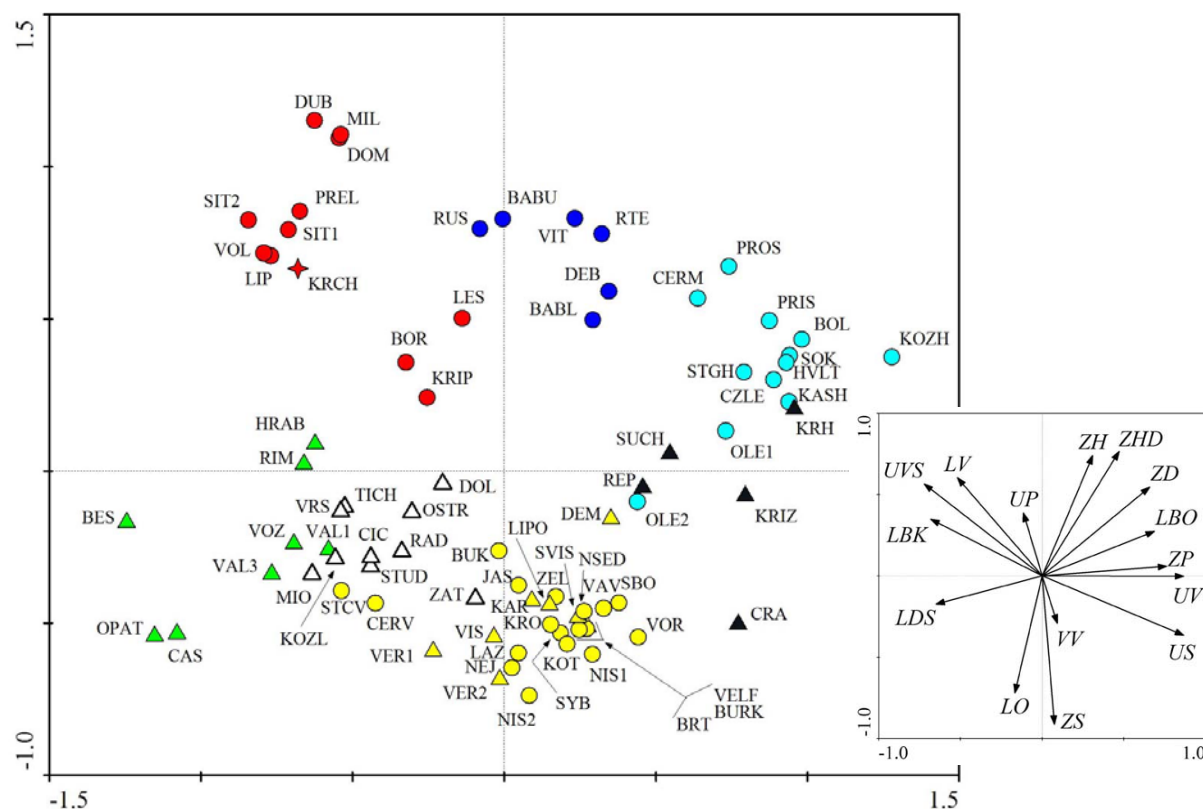
Nevýhodou shlukové analýzy je, že „musí“ vytvořit nějaké skupiny i v případě, že variabilita mezi objekty vytváří víceméně kontinuum. Na tuto možnost ukazuje určení některých populací jako „netypické, nesoucí znaky jiného taxonu“. Proto byly vztahy mezi populacemi studovány ještě pomocí PCA. Výsledek PCA analýzy populací je na obrázku 7.6. Dobře vidět je pozice netypických populací *C. oxylepis* a *C. elatior*, které jsou skutečně posunuty k jiným taxonům (*C. phrygia* s. str., resp. *C. stenolepis*). Také pozice „nesprávně“ (*ole2*, *ver1*, *stcv*, *cerv*) klasifikovaných populací ze shlukové analýzy je dobře interpretovatelná – leží na okraji variability „svých“ taxonů, takže jejich „nesprávná“ klasifikace je asi dána spíše metodou shlukování. Populace *ole2* je od zbytku *C. elatior* výrazně posunutá

Tab. 7.3 Spearmanovy korelační koeficienty mezi znaky (do výpočtu zahrnuti všichni jedinci *C. phrygia* agg.). Koeficienty vyšší než 0,5 jsou uvedeny tučně, skupiny korelovaných znaků jsou zvýrazněny rámečky.

	VV	VC	VVC	LD	LS	LDS	LO	LBK	LBO	LV	UV	US	UVS	UT	UP	ZD	ZS	ZDS	ZP	ZH	ZHD	ND	NS	NDS	NC
VV	*	0,40	0,84	0,29	0,26	-0,08	0,09	-0,16	0,14	-0,24	0,08	0,14	-0,14	-0,13	0,33	-0,07	0,09	-0,11	0,05	0,00	-0,08	0,04	0,07	-0,05	-0,03
VC	0,40	*	-0,11	0,52	0,37	0,00	-0,01	-0,04	0,03	0,11	0,13	0,13	-0,09	-0,07	0,28	0,05	-0,21	0,17	0,12	0,06	-0,06	-0,01	-0,02	-0,02	0,03
VVC	0,84	-0,11	*	0,02	0,06	-0,07	0,10	-0,15	0,14	-0,30	-0,01	0,06	-0,08	-0,09	0,20	-0,11	0,21	-0,22	-0,02	-0,07	-0,12	0,04	0,10	-0,06	-0,08
LD	0,29	0,52	0,02	*	0,77	-0,08	-0,03	-0,09	0,15	0,01	0,31	0,28	-0,17	-0,13	0,20	0,29	-0,18	0,27	0,20	0,19	0,21	0,12	0,07	0,03	0,16
LS	0,26	0,37	0,06	0,77	*	-0,66	-0,07	-0,24	0,27	-0,06	0,40	0,38	-0,25	-0,21	0,17	0,33	-0,19	0,29	0,21	0,23	0,27	0,20	0,04	0,13	0,28
LDS	-0,08	0,00	-0,07	-0,08	-0,66	*	0,08	0,31	-0,23	0,11	-0,28	-0,30	0,22	0,21	-0,02	-0,20	0,10	-0,16	-0,09	-0,13	-0,18	-0,15	0,01	-0,15	-0,23
LO	0,09	-0,01	0,10	-0,03	-0,07	0,08	*	-0,01	-0,09	-0,05	-0,01	0,07	-0,11	-0,11	-0,02	-0,17	0,27	-0,28	-0,01	-0,10	-0,19	-0,02	0,02	-0,04	-0,03
LBK	-0,16	-0,04	-0,15	-0,09	-0,24	0,31	-0,01	*	-0,20	0,26	-0,20	-0,31	0,28	0,27	-0,01	-0,07	-0,16	0,10	-0,18	-0,01	0,02	-0,13	-0,05	-0,08	-0,14
LBO	0,14	0,03	0,14	0,15	0,27	-0,23	-0,09	-0,20	*	-0,12	0,20	0,23	-0,15	-0,17	0,09	0,28	-0,08	0,17	0,23	0,17	0,29	0,14	0,08	0,08	0,23
LV	-0,24	0,11	-0,30	0,01	-0,06	0,11	-0,05	0,26	-0,12	*	-0,20	-0,32	0,30	0,27	0,05	-0,02	-0,33	0,26	-0,16	0,10	0,07	-0,17	-0,09	-0,08	-0,07
UV	0,08	0,13	-0,01	0,31	0,40	-0,28	-0,01	-0,20	0,20	-0,20	*	0,75	-0,34	-0,35	-0,03	0,46	0,07	0,14	0,38	0,13	0,22	0,42	0,14	0,29	0,40
US	0,14	0,13	0,06	0,28	0,38	-0,30	0,07	-0,31	0,23	-0,32	0,75	*	-0,85	-0,75	-0,10	0,27	0,32	-0,14	0,43	0,02	0,09	0,47	0,19	0,28	0,42
UVS	-0,14	-0,09	-0,08	-0,17	-0,25	0,22	-0,11	0,28	-0,15	0,30	-0,34	-0,85	*	0,81	0,13	-0,03	-0,40	0,30	-0,32	0,07	0,04	-0,34	-0,15	-0,18	-0,28
UT	-0,13	-0,07	-0,09	-0,13	-0,21	0,21	-0,11	0,27	-0,17	0,27	-0,35	-0,75	0,81	*	0,12	-0,04	-0,38	0,29	-0,28	0,08	0,04	-0,31	-0,16	-0,15	-0,30
UP	0,33	0,28	0,20	0,20	0,17	-0,02	-0,02	-0,01	0,09	0,05	-0,03	-0,10	0,13	0,12	*	0,04	-0,18	0,16	-0,04	0,13	0,05	-0,15	-0,11	-0,05	-0,08
ZD	-0,07	0,05	-0,11	0,29	0,33	-0,20	-0,17	-0,07	0,28	-0,02	0,46	0,27	-0,03	-0,04	0,04	*	-0,33	0,70	0,40	0,26	0,62	0,25	-0,02	0,27	0,26
ZS	0,09	-0,21	0,21	-0,18	-0,19	0,10	0,27	-0,16	-0,08	-0,33	0,07	0,32	-0,40	-0,38	-0,18	-0,33	*	-0,90	0,17	-0,33	-0,44	0,14	0,22	-0,05	-0,07
ZDS	-0,11	0,17	-0,22	0,27	0,29	-0,16	-0,28	0,10	0,17	0,26	0,14	-0,14	0,30	0,29	0,16	0,70	-0,90	*	0,05	0,37	0,60	-0,01	-0,18	0,15	0,16
ZP	0,05	0,12	-0,02	0,20	0,21	-0,09	-0,01	-0,18	0,23	-0,16	0,38	0,43	-0,32	-0,28	-0,04	0,40	0,17	0,05	*	0,06	0,28	0,23	0,06	0,18	0,28
ZH	0,00	0,12	-0,07	0,19	0,23	-0,13	-0,10	-0,01	0,17	0,10	0,13	0,02	0,07	0,08	0,13	0,26	-0,33	0,37	0,06	*	0,32	0,01	-0,11	0,11	0,10
ZHD	-0,08	0,06	-0,12	0,21	0,27	-0,18	-0,19	0,02	0,29	0,07	0,22	0,09	0,04	0,04	0,05	0,62	-0,44	0,60	0,28	0,32	*	0,16	-0,09	0,24	0,25
ND	0,04	-0,01	0,04	0,12	0,20	-0,15	-0,02	-0,13	0,14	-0,17	0,42	0,47	-0,34	-0,31	-0,15	0,25	0,14	-0,01	0,23	0,01	0,16	*	0,32	0,63	0,41
NS	0,07	-0,02	0,10	0,07	0,04	0,01	0,02	-0,05	0,08	-0,09	0,14	0,19	-0,15	-0,16	-0,11	-0,02	0,22	-0,18	0,06	-0,11	-0,09	0,32	*	-0,45	0,07
NDS	-0,05	-0,02	-0,06	0,03	0,13	-0,15	-0,04	-0,08	0,08	-0,08	0,29	0,28	-0,18	-0,15	-0,05	0,27	-0,05	0,15	0,18	0,11	0,24	0,63	-0,45	*	0,31
NC	-0,03	0,03	-0,08	0,16	0,28	-0,23	-0,03	-0,14	0,23	-0,07	0,40	0,42	-0,28	-0,30	-0,08	0,26	-0,07	0,16	0,28	0,10	0,25	0,41	0,07	0,31	*



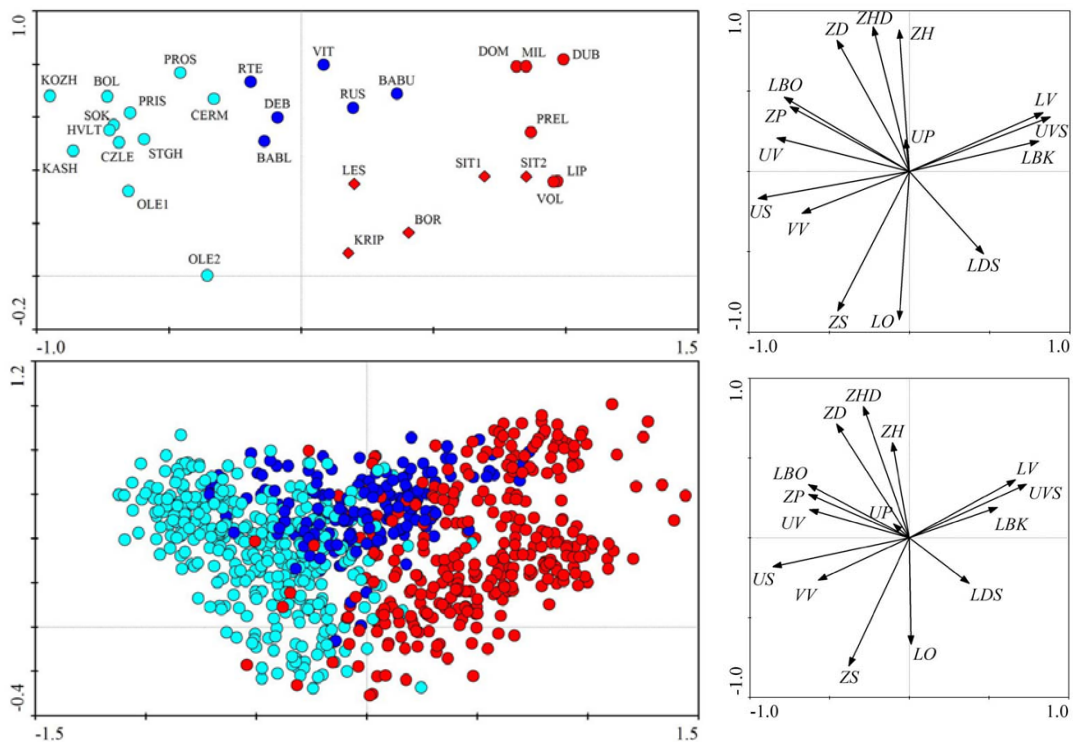
Obr. 7.5 Shluková analýza populací *C. phrygia* agg. (metoda UPGMA, jako míra nepodobnosti použita Euklidovská vzdálenost). Nebyly analyzovány znaky na nážkách, což umožnilo zahrnout všechny populace. Pod diagramem je naznačeno určení jednotlivých shluků na základě tradičně udávaných znaků., „nesprávně“ zařazené populace jsou označeny šipkou. Zkratka ind. znamená *C. indurata*, zkratka carp. *C. carpatica*. Za zkratkou je u každé populace uveden počet chromozómů, pouze u populace *cra* není znám.



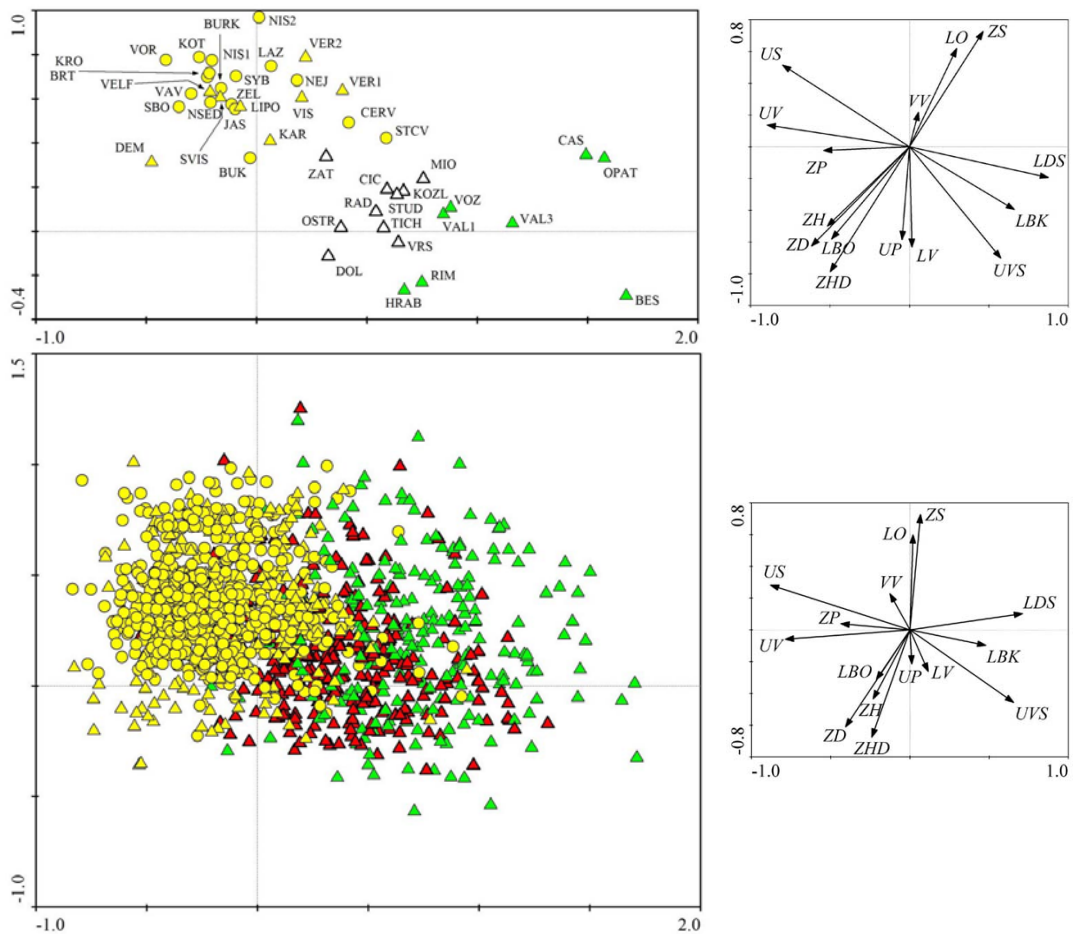
Obr. 7.6 PCA populací *C. phrygia* agg. Nebyly použity znaky na nažkách, což umožnilo všechny populace. Diploidní populace jsou označeny kroužkem (jedna hvězdičkou), tetraploidní trojúhelníkem. Barevně jsou odlišeny jednotlivé taxony podle předběžného určení a shlukových analýz: *C. stenolepis* (červená), *C. indurata* (červená hvězdička), *C. elatior* (typická – světle modrá, se znaky *C. stenolepis* – tmavě modrá), *C. carpatica* (černá), *C. oxylepis* (typická – zelená, se znaky *C. phrygia* – bílá), *C. phrygia* (žlutá). Zobrazeny jsou první dvě ordinační osy, které vysvětlují 33,6% a 27,0% variability dat. Podle třetí osy, která vysvětluje 11,4% variability, se odděluje *C. carpatica* od *C. elatior* a „mezofilní populace“ *C. stenolepis* (bor, les, krip, sit1, sit2) a *C. indurata* od zbytku *C. stenolepis*. S třetí osou jsou korelovány zejména znaky VV a UP.

k *C. phrygia* s. str. Proto bylo znovu revidováno její určení a lze říct, že jde o podobný případ jako výše dvě zmíněné skupiny netypických populací („netypické, nesoucí znaky jiného taxonu“). Populace *stcv* a *cerv* jsou směrem od *C. phrygia* s. str. značně posunuty k *C. oxylepis*, ale v tomto případě mluví pro jejich klasifikaci jako *C. phrygia* s. str. kromě tradičního určování také počty chromozómů (obě populace jsou diploidní, zatímco *C. oxylepis* je jinak výhradně tetraploidní) a přítomnost chmýru na nažkách, který *C. oxylepis*. Zařazení znaků na nažkách také způsobí, že tyto populace se výrazně přiblíží ke shluku ostatních populací *C. phrygia*. Oddělení třetí skupiny „netypických“ populací – populací *C. stenolepis* z mezofilních luk – není na tomto diagramu vidět, ale odděluje se od zbytku populací *C. stenolepis* podle třetí ordinační osy. Od typických populací se liší zejména výrazně větvenější lodyhou.

Celková analýza se 79 populacemi je ovšem poměrně komplikovaná. Hlavní gradient variability přes všechny taxony může překrýt dílčí gradienty týkající se dvojic taxonů a netypických populací. Proto byly provedeny další dvě analýzy, do kterých byly zahrnuty pouze populace *C. elatior*, *C. stenolepis* a populace ležící mezi nimi (obr. 7.7), resp. *C. oxylepis*, *C. phrygia* a populace ležící mezi nimi (obr. 7.8). Výsledky jsou ale celkem podobné hlavní analýze a také výsledky na úrovni populací i na úrovni jedinců jsou podobné. Téměř stejně vyjdou také analýzy, ve kterých jsou započítány i znaky na nažkách. V prvním případě leží



Obr. 7.7 PCA populací (nahore) a jedinců (dole) *C. elatior* (světle modrá), *C. stenolepis* (červená) a populací nesoucích znaky obou (tmavě modrá). Nebyly použity znaky na nážkách. Zobrazeny jsou první dvě ordinační osy, které vysvětlují 41,3% a 32,4%, resp. 29,2% a 22,1% variability.



Obr. 7.8 PCA populací (nahore) a jedinců (dole) *C. phrygia* s. str. (žlutá), *C. oxylepis* (zelená) a populací nesoucích znaky obou (bílá/červená). Nebyly použity znaky na nážkách. Zobrazeny jsou vždy první dvě ordinační osy, které vysvětlují 37,0% a 25,9%, resp. 23,1% a 16,2% variability.

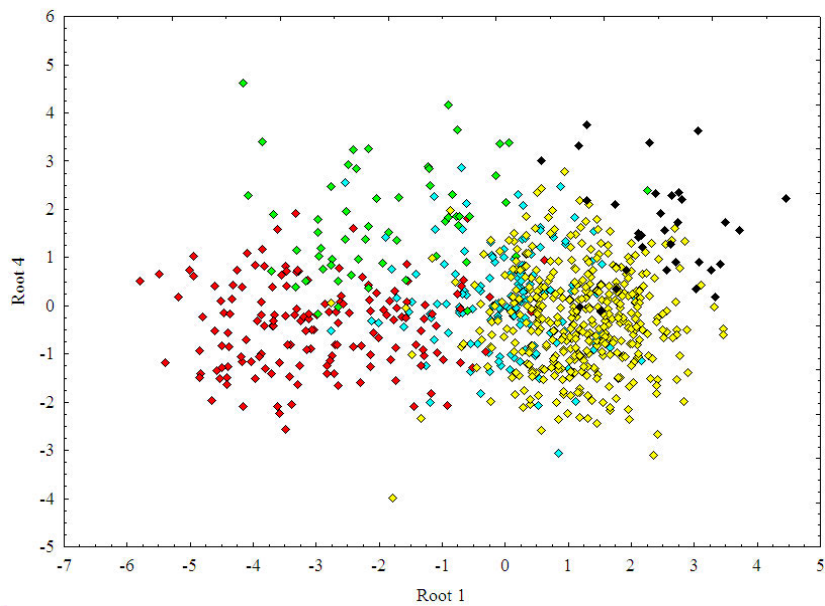
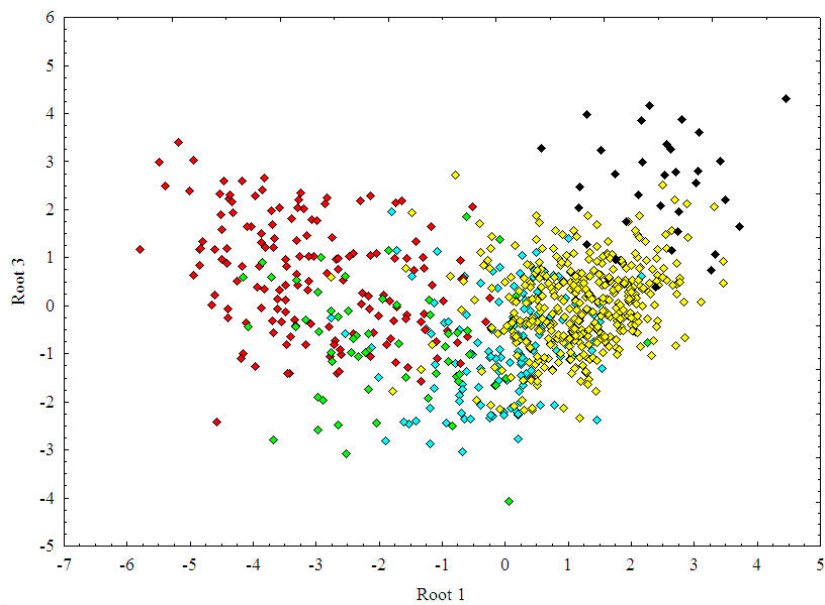
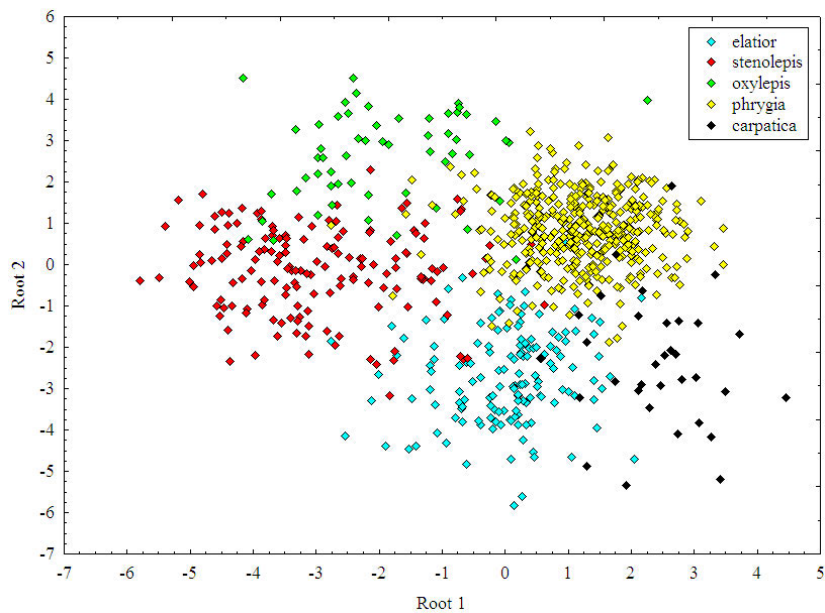
netypické populace skoro přesně „na půl cesty“ mezi *C. elatior* a *C. stenolepis*, ve druhém případě jsou netypické populace v průměru o něco bližší *C. oxylepis* než *C. phrygia* s. str.

Vzhledem k tomu, že netypické (přechodné) populace kombinují morfologické znaky dvou druhů, je logické předpokládat, že by mohlo jít o jejich křížence. Tuto hypotézu podporují i chromozómové počty a charakter rozšíření přechodných populací. Přechodné populace (tj. kříženci) mají vždy stejný počet chromozómů jako jejich možní rodiče, což je základní předpoklad pro snadné křížení v sekci *Jacea* (viz kapitolu 3.3): *C. stenolepis* a *C. elatior* jsou diploidní, stejně jako populace přechodné mezi nimi; *C. oxylepis* a přechodné populace mezi *C. oxylepis* a *C. phrygia* s. str. jsou tetraploidní a tetraploidní cytotyp má i *C. phrygia* s. str. Co se rozšíření týče, přechodné rostliny se vyskytují víceméně na styku areálů možných rodičů a v „mezilehlých“ ekologických podmínkách (více viz kapitolu 10).

Je pravděpodobné, že podobný případ je i populace *ole2*, v menší míře i *ole1*. Leží morfologicky mezi *C. elatior* a *C. phrygia*. Rostou opět na styku areálů možných rodičů a shoduje s nimi i v počtu chromozómů a jako netypická v rámci *C. elatior* vyšla populace *ole1* i při analýze izozymů (viz kapitolu 10). Na druhou stranu, tyto dvě geograficky blízké populace jsou ojedinelé, žádné podobné v jiných oblastech, kde se areály *C. elatior* a *C. phrygia* stýkají, nebyly nalezeny a podobné rostliny se nevyskytují ani v herbářiích. Nelze proto vyloučit, že jde pouze o „čisté“ populace *C. elatior* na okraji variability tohoto taxonu.

Rozdělení populací do skupin jak vyplývá se shlukových analýz a PCA docela dobře odpovídá tradičně uváděným taxonům, do kterých byly populace předběžně určeny (*C. elatior*, *C. stenolepis*, *C. indurata*, *C. phrygia*, *C. oxylepis*). Překvapivé je pouze určení některých slovenských horských populací jako *C. carpatica*. Taxon *Centaurea carpatica* je v literatuře tradičně považován za endemit Rumunska, resp. Východních Karpat, ze Slovenska nikdy nebyl udáván a slovenské rostliny, které k němu zřejmě patří, byly určovány většinou jako *C. elatior*. *Centaurea elatior* je ale výhradně diploidní, zatímco všechny populace přiřazené k *C. carpatica* jsou tetraploidní. Navíc jsou zde i drobné morfologické rozdíly (delší a širší přívěsky zákrovních listenů a větší úbory u slovenských rostlin). Správnost určení slovenských tetraploidních populací jako *C. carpatica* a potvrzuje i jednoznačné přiřazení rostlin z Rumunska do stejné skupiny ve shlukové analýze i PCA.

Toto rozdělení studovaných rostlin do taxonů na základě dat o populačních průměrech bylo dále studováno pomocí diskriminačních analýz na úrovni jedinců s cílem zjistit, jak dobře jsou takto definované taxony oddělené a podle jakých znaků. Do diskriminačních analýz nebyl zahrnut taxon *C. indurata*, pro který nebyl k dispozici dostatek dat (byla studována jediná populace) a dále populace přechodného charakteru, které není možné s jistotou přiřadit k žádnému taxonu (včetně populace *ole2*). Analýza se všemi znaky je vysoce statisticky průkazná ($p = 0,001$). Význam jednotlivých znaků byl testován pomocí postupného výběru (*forward selection*) s využitím Monte Carlo permutačních testů. Ukázalo se, že na 5% hladině významnosti (a to i při použití Bonferoniho korekce) nemají průkazný vliv pouhé dva znaky – UV a NS. Jejich vypuštění z analýzy by výsledný model výrazněji nezjednodušilo (16 znaků namísto 18), proto bylo počítáno se všemi dostupnými znaky. Výsledek je na obrázku 7.9 a v tabulce 7.4.



Obr. 7.9 Kanonická diskriminační analýza 809 jedinců *C. phrygia* agg. Nebyli analyzováni jedinci z přechodných populací. Byly použity všechny znaky (včetně názek). Kanonický korelační koeficient pro první ordinační osu je 0,86, pro druhou 0,84, pro třetí 0,58 a pro čtvrtou 0,54.

Tab. 7.4 Kanonická diskriminační analýza jedinců *C. phrygia* agg – koeficienty diskriminační funkce. Analyzováno 809 jedinců (bez jedinců z přechodných populací), byly použity všechny znaky (včetně nažek).

Znak	Faktorové strukturní koeficienty				Standardizované koeficienty diskriminační funkce			
	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4	Osa 1	Osa 2	Osa 3	Osa 4
VV	0,074	0,053	-0,419	-0,093	-0,164	0,140	-0,305	-0,162
LDS	-0,136	0,175	0,090	0,559	-0,102	0,126	0,045	0,533
LO	0,088	0,175	-0,087	0,140	0,044	0,200	-0,104	0,076
LBK	-0,207	0,127	0,240	0,189	-0,086	0,098	0,160	0,131
LBO	0,053	-0,321	-0,343	0,171	-0,070	-0,247	-0,310	0,225
LV	-0,330	0,052	0,299	-0,160	-0,219	0,119	0,192	-0,229
UV	0,286	-0,296	0,109	-0,056	0,000	-0,089	-0,431	0,056
US	0,743	-0,242	-0,162	-0,113	0,471	0,092	0,665	-0,349
UVS	-0,669	0,052	0,344	0,077	-0,272	0,133	0,691	-0,083
UP	-0,203	-0,102	-0,148	0,029	-0,194	-0,187	-0,019	0,064
ZD	-0,012	-0,605	0,252	0,356	-0,035	-0,457	0,443	0,329
ZS	0,547	0,289	-0,078	0,481	0,395	0,282	0,288	0,584
ZP	0,189	-0,267	-0,423	0,218	-0,164	-0,237	-0,653	-0,070
ZH	-0,173	-0,169	-0,012	-0,089	-0,193	-0,147	-0,037	-0,047
ZHD	-0,095	-0,510	-0,065	0,318	-0,034	-0,342	-0,173	0,332
ND	0,358	-0,221	0,350	-0,024	0,232	0,002	0,364	-0,068
NS	0,150	0,023	0,037	0,073	0,005	0,061	-0,074	0,041
NC	0,246	-0,406	0,257	-0,280	0,123	-0,457	0,271	-0,171

Jednotlivé taxony vytváří v ordinačním prostoru prvních dvou os celkem dobře oddělené skupiny, i když se sousední skupiny poněkud překrývají. Podél první osy jsou odděleny zejména taxony s úzkými přívěsky zákrovních listenů (ZS) a válcovitými úbory (UVS) a celkově malými úbory (US) (*C. stenolepis*, *C. oxylepis*) od taxonů s širokými přívěsky a kulovitými a celkově většími úbory (*C. phrygia*, *C. carpatica*), intermediární pozici zaujímá *C. elatior*. Druhá osa odděluje taxony s dlouhými přívěsky (ZD), dlouhým chmýrem nažek (NC) a zakrytými přívěsky vnitřních zákrovních listenů (ZHD) (*C. elatior*, *C. carpatica*) od taxonů s krátkými přívěsky, krátkým chmýrem nažek a vyniklými přívěsky vnitřních zákrovních listenů (zejména *C. oxylepis*, *C. phrygia*). Třetí osa přispívá zejména k oddělení *C. stenolepis* od *C. oxylepis* a *C. carpatica* od *C. elatior* na základě větvení lodyhy (VV) a počtu postranních trásní na přívěscích zákrovních listenů (ZP), čtvrtá osa pak odděluje zejména *C. stenolepis* od *C. oxylepis* na základě tvaru listů (LDS) a šířky přívěsků (ZS). Druhé mocniny kanonických korelačních koeficientů jednotlivých os, které někdy bývají interpretovány jako množství variability kanonické diskriminační funkce vysvětlené rozdělením objektů do skupin podél dané osy, jsou pro první osu 0,744, pro druhou 0,707, pro třetí 0,332 a pro čtvrtou 0,288. Výsledky analýzy, kdy nebylo počítáno se znaky na nažkách, což umožnilo zahrnout více jedinců, jsou velmi podobné.

Při klasifikační diskriminační analýze, při které nebylo počítáno se znaky na nažkách a do které tak byli zahrnuti všichni jedinci kromě přechodných populací, bylo správně klasifikováno 88,7% jedinců. Přidání nažek zvyšuje počet správně klasifikovaných jedinců na 92,5 % (tabulka 7.5). U jednotlivých druhů bylo správně klasifikováno od 85,7% do 90,1%, resp. od 87,7% do 94,4% jedinců.

Počty správně klasifikovaných jedinců jsou ve srovnání s jinými morfometrickými analýzami poměrně nízké. Do jisté míry to může být způsobeno dosti nevyrovnaným počtem jedinců v jednotlivých skupinách. Z větší části je ale

Tabulka 7.5 Klasifikační diskriminační analýzy jedinců *C. phrygia* agg. Do výpočtu nebyli zahrnuti jedinci z přechodných populací a *C. indurata*, pro kterou nebylo dost dat. Byly provedeny dvě analýzy – bez znaků na nážkách (1780 jedinců) a se znaky na nážkách (809 jedinců), jejich výsledky jsou odděleny lomítkem. Taxony jsou označeny zkratkami: e – *C. elatior*, s – *C. stenolepis*, o – *C. oxylepis*, p – *C. phrygia* s. str., c – *C. carpatica*.

Taxon	Klasifikováno jako					% správně	N
	e	s	o	p	c		
e	288 / 139	9 / 4	0 / 0	21 / 6	11 / 0	87,5 / 93,3	329 / 149
%	87,5 / 93,3	2,7 / 2,7	0,0 / 0,0	6,4 / 4,0	3,3 / 0,0		
s	15 / 9	277 / 138	3 / 2	16 / 7	0 / 0	89,1 / 88,5	311 / 156
%	4,8 / 5,8	89,1 / 88,5	1,0 / 1,3	5,1 / 4,5	0,0 / 0,0		
o	2 / 0	17 / 4	204 / 50	15 / 3	0 / 0	85,7 / 87,7	238 / 57
%	0,8 / 0	7,1 / 7,0	85,7 / 87,7	6,3 / 5,3	0,0 / 0,0		
p	22 / 7	9 / 6	26 / 7	700 / 391	20 / 3	90,1 / 94,4	777 / 414
%	2,8 / 1,7	1,2 / 1,4	3,3 / 1,7	90,1 / 94,4	2,6 / 0,7		
c	6 / 0	0 / 0	0 / 0	10 / 3	109 / 30	87,2 / 90,9	125 / 33
%	4,8 / 0	0,0 / 0,0	0,0 / 0,0	8,0 / 9,1	87,2 / 90,9		
Celkem	333 / 155	312 / 152	233 / 59	762 / 410	140 / 33	88,7 / 92,5	1780 / 809
%	18,7 / 19,2	17,5 / 18,8	13,1 / 7,3	42,8 / 50,7	7,9 / 4,1		

tento výsledek zřejmě způsoben velkou podobností jednotlivých druhů a jejich velkou vnitrodruhovou variabilitou (viz tabulku 7.6 a obrázek 7.10 na str. 70–71). Kvůli tomu není možné je na základě použitých znaků lépe

rozlišit. Pro lepší rozlišení by bylo nutné hledat další znaky. Nabízí se barva a celkový tvar přívěsků. U těchto znaků ale prakticky není možné stanovit nějaké jasně definované „stavy znaků“, které by v budoucnu byl schopný stejně rozlišovat i někdo jiný než jejich autor. Proto nemá smysl tyto znaky zahrnovat do morfometrických analýz a stejně tak je nutné používat je nanejvýš jako „doplňkové“ v určovacích klíčích.

V některých případech jsou jednotlivé podobné taxony odlišeny také počtem chromozómů (z hůře odlišovaných taxonů např. tetraploidní *C. oxylepis* od diploidních populací *C. phrygia* s. str.). To sice ukazuje na oprávněnost rozlišování těchto taxonů, ale při určování v terénu nebo herbářích nepomůže. Zároveň není možné použít znaky jako jsou rozměry průduchů nebo pylových zrn, které bývají někdy s počtem chromozómů korelované – u skupiny *C. phrygia* agg. se tyto rozměry mezi jednotlivými ploidními úrovněmi statisticky průkazně liší, ale rozmezí variability obou skupin se výrazně překrývají, takže tyto znaky pro určení ploidní úrovně jednotlivých rostlin prakticky nelze použít (KOUTECKÝ 2003).

Uvedené výsledky byly přitom získány analýzou víceméně typických populací neovlivněných hybridizací, která je však v sekci *Jacea* velmi častá. V přírodě lze najít také hybridní populace (hlavně kříženci s *C. jacea* a zřejmě sem patří „přechodné populace“ zjištěné pomocí PCA a shlukových analýz), jejichž určování je velmi obtížné a jejichž výskyt podíl správných určení dále snižuje. Zejména u jednotlivých rostlin v herbářích je někdy určení nemožné. Ve výsledcích morfometrických analýz se tedy povedlo rozlišit celkem 5 taxonů: *C. phrygia* s. str., *C. elatior*, *C. stenolepis*, *C. oxylepis*, *C. carpatica*. Kromě typických taxonů byly nalezeny netypické („přechodné“) populace, které zřejmě obsahují křížence mezi jednotlivými taxony. Ty budou podrobně diskutovány v kapitole 10.

Další taxon, *C. indurata*, byl ve studovaném území nalezen, ale pouze na jediné lokalitě a proto nemohl být do morfometrických (zejména diskriminačních) analýz zařazen. Tato populace navíc není úplně typická, popisu druhu neodpovídá zejména chmýr nažek, což je v sekci *Jacea* významný znak. Průměrná délka chmýru je u třiceti studovaných rostlin populace *krch* 0,62 mm. To sice méně než je obvyklé

u jiných taxonů v *C. phrygia* agg. (okolo 1 mm), ale podle literatury má u *C. indurata* chmýr úplně chybět (viz původní popis, JANKA 1858; dále také HAYEK 1901a, WAGNER 1910) nebo má být „velmi krátký“ či „zakrnělý“ (DOSTÁL 1976, 1989). Není tedy úplně jasné, jestli se dnes pod jméno *C. indurata* (alespoň na Slovensku a v severním Maďarsku, kde se také vyskytují populace s chmýrem podobné populaci *krch*) nezahrnují jiné rostliny, než popisoval původně Janka (situace podobná *C. subjacea*, viz kapitolu 6.3, nebo *C. melanocalathia*, níže). Zároveň není úplně jasný vztah *C. indurata* k „mezofilním“ populacím *C. stenolepis*, do jejichž blízkosti jedinou studovanou populaci přiřazovala shluková analýza a PCA. Nelze zcela vyloučit ani možnost, byť dosud v literatuře nikdy neuvažovanou, že populace „slovenské“ *C. indurata* a „mezofilní“ *C. stenolepis* spolu tvoří jeden dosud nerozpoznaný taxon, odlišný jak od skutečné *C. indurata* (ve smyslu původního popisu) tak od typické teplomilné *C. stenolepis*. Pro vyřešení tohoto problému bude nutné posoudit variabilitu rostlin na rozsáhlejší materiálu z území hlavního rozšíření *C. indurata* a *C. stenolepis* (Maďarsko, Rumunsko, Bulharsko) a revidovat typový materiál *C. indurata*.

Dva taxony udávané v literatuře jsem ve studovaném území nenalezl vůbec. Jsou to *C. melanocalathia* a *C. nigriceps*. V územích, odkud jsou udávány (DOSTÁL 1976, DOSTÁL 1989) byl zjištěn pouze diploidní cytotyp *C. phrygia* s. str., a to jak při studiu v terénu, tak později při studiu herbářových položek. Je možné, že se zde vyskytují i jiné taxony, které jsou vzácné a nebyly proto zachyceny, ale stejně tak je možné, že oba taxony spadají plně do variability *C. phrygia* s. str. Je zřetelné, že pro definitivní určení identity taxonů *C. melanocalathia* a *C. nigriceps* je nutné prostudovat typový materiál (pro *C. melanocalathia* viz kapitola 7.4.6.2).

V případě *C. melanocalathia* je velmi pravděpodobné, že se údaje o jejím výskytu z poslední doby (ovšem nikoliv ve smyslu původního popisu) skutečně vztahují na diploidní *C. phrygia* s. str. Ze Slovenska udává J. Dostál (DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992) tři taxony: *Jacea phrygia* subsp. *phrygia* pouze v Beskydech (neuveďeno kterých), Chočských vrších a na vápencích Západních Tater, *Jacea phrygia* subsp. *melanocalathia* v Belianských Tatrách, Pieninách a Bukovských vrších a *Jacea phrygia* subsp. *elatior* v horách celého území. Morfologické znaky udávané pro *Jacea phrygia* subsp. *melanocalathia* dobře odpovídají diploidnímu cytotypu *C. phrygia* s. str., který je také ze všech uvedených územích doložený nebo jehož výskyt je tam velmi pravděpodobný vzhledem k výskytu v blízkém okolí.

V případě *C. nigriceps* považuji za pravděpodobné, že žádný takový taxon neexistuje. Především je nápadné, že tento taxon byl popsán na základě jediné herbářové položky. Zároveň jsem měl k dispozici poměrně bohatý materiál (včetně vlastních sběrů) z oblasti, odkud byl tento taxon popsán a kde by měl být podle původního popisu hojný, ale přesto jsem v něm nezjistil jsem v něm jiný taxon než diploidní *C. phrygia* s. str. Pokud tedy není *C. nigriceps* taxon extrémně vzácný (což by zcela odporovalo zkušenosti s ostatními zástupci sekce *Jacea* i údajům v protologu), je pravděpodobné, že jde pouze o netypickou *C. phrygia* s. str. – jednotlivé rostliny v populacích – nebo možná o jejího křížence s *C. jacea*, který může vypadat právě tak, jak je popisována *C. nigriceps*. Pro definitivní odpověď ale bude nutná revize typové herbářové položky a případně dalšího materiálu z oblasti ukrajinských Karpat.

Tabulka 7.6 Hodnoty vybraných znaků z morfometrických analýz *C. phrygia* agg. (c – *C. carpatica*, e – *C. elatior*, p – *C. phrygia* s. str., o – *C. oxylepis*, s – *C. stenolepis*, i – *C. indurata*). Do výpočtu nebyly zahrnuty přechodné populace, naopak byla pro úplnost přidána jediná studovaná populace *C. indurata*. Popis jednotlivých znaků je v tabulce 7.1. U binárních znaků je uvedena četnost stavu znaku „1“.

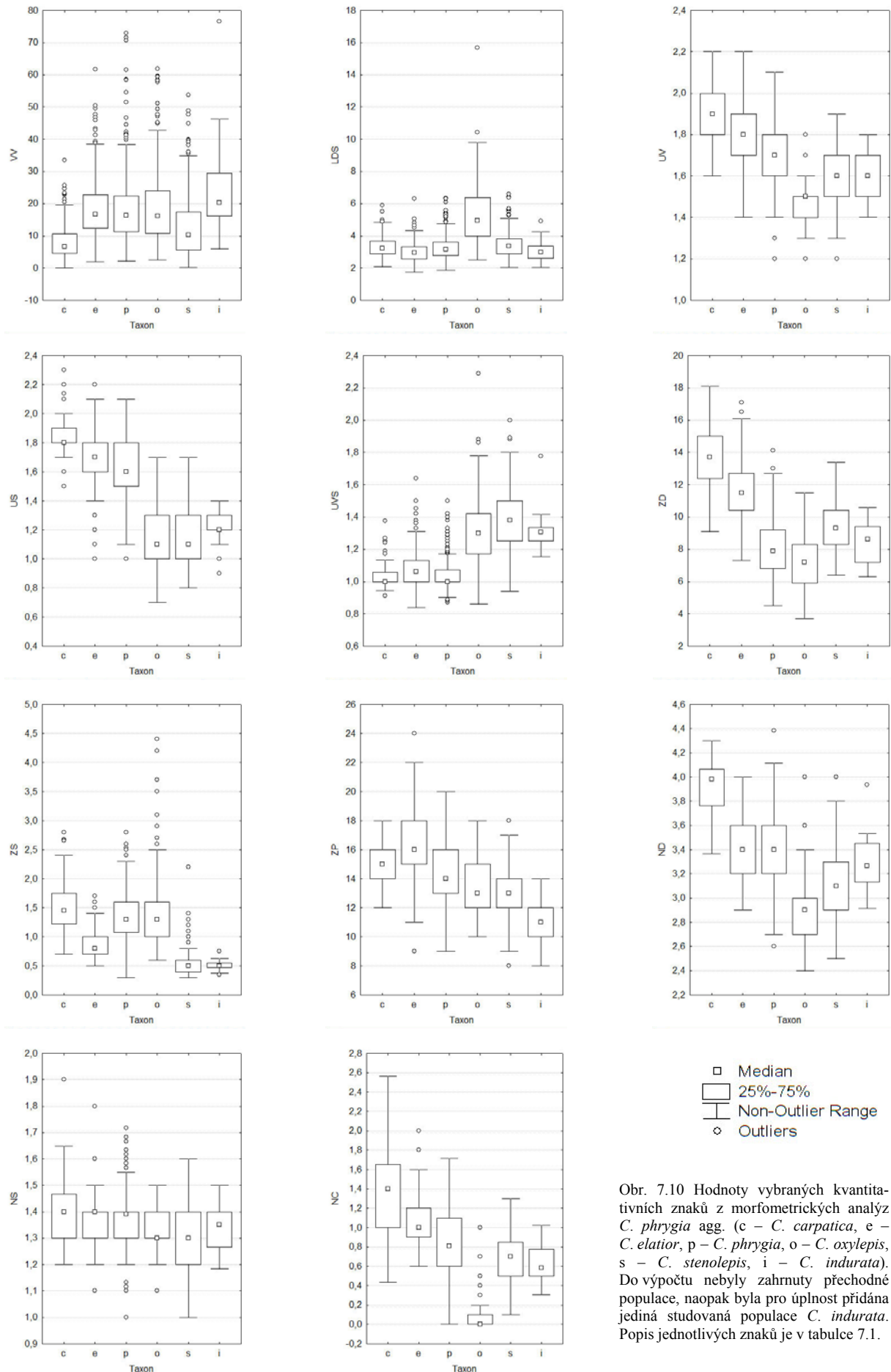
Kvantitativní znaky

Znak	Taxon	Pr.	s.d.	Min	5%	25%	Med.	75%	95%	Max
VV	c	8,40	5,74	0,0	2,3	4,5	6,7	10,6	21,3	33,4
	e	18,11	9,27	2,0	6,3	12,1	16,5	22,8	37,1	61,6
	p	17,78	9,24	2,1	6,3	11,3	16,3	22,4	34,6	73,0
	o	19,29	12,17	2,5	5,4	10,7	16,2	24,0	45,3	61,8
	s	12,52	9,51	0,3	1,8	5,6	10,3	17,3	30,7	53,7
	i	24,51	14,32	6,0	6,6	16,1	20,3	29,4	46,3	76,6
LDS	c	3,32	0,66	2,10	2,39	2,87	3,23	3,66	4,75	5,88
	e	2,94	0,56	1,74	2,14	2,54	2,91	3,25	3,85	6,31
	p	3,22	0,65	1,87	2,29	2,78	3,14	3,59	4,38	6,35
	o	5,36	1,81	2,48	3,18	3,97	4,96	6,38	9,00	15,67
	s	3,46	0,76	2,04	2,46	2,89	3,37	3,82	4,89	6,58
	i	3,03	0,61	2,04	2,32	2,60	2,99	3,35	4,25	4,90
UV	c	1,91	0,12	1,6	1,7	1,8	1,9	2,0	2,1	2,2
	e	1,79	0,14	1,4	1,5	1,7	1,8	1,9	2,0	2,2
	p	1,69	0,14	1,2	1,4	1,6	1,7	1,8	1,9	2,1
	o	1,46	0,14	1,2	1,2	1,4	1,5	1,5	1,7	1,8
	s	1,58	0,13	1,2	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,9
	i	1,60	0,11	1,4	1,4	1,5	1,6	1,7	1,8	1,8
US	c	1,84	0,15	1,5	1,6	1,8	1,8	1,9	2,0	2,3
	e	1,66	0,20	1,0	1,3	1,6	1,7	1,8	2,0	2,2
	p	1,63	0,17	1,0	1,3	1,5	1,6	1,8	1,9	2,1
	o	1,15	0,19	0,7	0,9	1,0	1,1	1,3	1,5	1,7
	s	1,15	0,18	0,8	0,9	1,0	1,1	1,3	1,5	1,7
	i	1,22	0,10	0,9	1,0	1,2	1,2	1,3	1,3	1,4
UVS	c	1,04	0,07	0,91	0,95	1,00	1,00	1,06	1,17	1,38
	e	1,09	0,12	0,84	0,95	1,00	1,06	1,13	1,33	1,64
	p	1,04	0,08	0,87	0,94	1,00	1,00	1,07	1,21	1,50
	o	1,30	0,21	0,86	1,00	1,17	1,30	1,42	1,67	2,29
	s	1,40	0,19	0,94	1,13	1,25	1,38	1,50	1,70	2,00
	i	1,32	0,11	1,15	1,23	1,25	1,31	1,33	1,42	1,78
ZD	c	13,61	1,89	9,1	10,3	12,4	13,7	15,0	16,9	18,1
	e	11,79	1,60	8,4	9,4	10,6	11,7	12,9	14,5	17,1
	p	8,05	1,66	4,5	5,6	6,8	7,9	9,2	11,0	14,1
	o	7,28	1,61	3,7	4,9	5,9	7,2	8,3	10,5	11,5
	s	9,42	1,46	6,4	7,2	8,3	9,3	10,4	12,0	13,4
	i	8,35	1,31	6,3	6,3	7,2	8,6	9,4	10,3	10,6
ZS	c	1,51	0,42	0,7	0,9	1,2	1,5	1,8	2,2	2,8
	e	0,85	0,22	0,5	0,6	0,7	0,8	1,0	1,2	1,7
	p	1,34	0,38	0,3	0,8	1,1	1,3	1,6	2,0	2,8
	o	1,39	0,58	0,6	0,8	1,0	1,3	1,6	2,6	4,4
	s	0,57	0,21	0,3	0,4	0,4	0,5	0,6	0,9	2,2
	i	0,51	0,08	0,4	0,4	0,5	0,5	0,6	0,6	0,8

Znak	Taxon	Pr.	s.d.	Min	5%	25%	Med.	75%	95%	Max
ZP	c	15,27	1,48	12	13	14	15	16	18	18
	e	16,39	1,94	11	14	15	16	18	20	24
	p	14,19	1,92	9	11	13	14	16	17	20
	o	13,60	1,74	10	11	12	13	15	16	18
	s	12,99	1,86	8	10	12	13	14	16	18
	i	11,23	1,50	8	9	10	11	12	14	14
ND	c	3,93	0,22	3,4	3,6	3,8	4,0	4,1	4,3	4,3
	e	3,41	0,25	2,9	3,0	3,3	3,4	3,6	3,9	4,0
	p	3,39	0,28	2,6	3,0	3,2	3,4	3,6	3,9	4,4
	o	2,91	0,28	2,4	2,5	2,7	2,9	3,0	3,4	4,0
	s	3,11	0,25	2,5	2,7	2,9	3,1	3,3	3,5	4,0
	i	3,29	0,22	2,9	2,9	3,1	3,3	3,5	3,5	3,9
NS	c	1,40	0,14	1,2	1,25	1,3	1,4	1,5	1,65	1,9
	e	1,34	0,12	1,1	1,2	1,3	1,3	1,4	1,5	1,8
	p	1,37	0,11	1,0	1,2	1,3	1,4	1,4	1,5	1,7
	o	1,33	0,11	1,1	1,2	1,3	1,3	1,4	1,5	1,5
	s	1,30	0,11	1,1	1,2	1,2	1,3	1,4	1,5	1,6
	i	1,34	0,09	1,2	1,2	1,3	1,4	1,4	1,5	1,5
NC	c	1,36	0,46	0,4	0,6	1,0	1,4	1,7	2,1	2,6
	e	1,07	0,24	0,6	0,7	0,9	1,0	1,2	1,4	2,0
	p	0,81	0,35	0,0	0,2	0,6	0,8	1,1	1,4	1,7
	o	0,11	0,20	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	0,5	1,0
	s	0,68	0,25	0,1	0,3	0,5	0,7	0,85	1,1	1,3
	i	0,62	0,19	0,3	0,4	0,5	0,6	0,8	0,9	1,0

Binární znaky

Znak	Taxon					
	c	e	p	o	s	i
LO	0,14	0,02	0,24	0,29	0,01	0,00
LBK	0,26	0,03	0,14	0,56	0,46	0,67
LBO	0,09	0,48	0,04	0,01	0,02	0,00
LV	0,01	0,01	0,04	0,18	0,52	0,37
UP	0,00	0,25	0,08	0,21	0,30	0,83
ZH	0,46	0,80	0,35	0,37	0,74	0,87
ZHD	0,51	0,77	0,03	0,04	0,37	0,00



Obr. 7.10 Hodnoty vybraných kvantitativních znaků z morfometrických analýz *C. phrygia* agg. (c – *C. carpatica*, e – *C. elatior*, p – *C. phrygia*, o – *C. oxylepis*, s – *C. stenolepis*, i – *C. indurata*). Do výpočtu nebyly zahrnuty přechodné populace, naopak byla pro úplnost přidána jediná studovaná populace *C. indurata*. Popis jednotlivých znaků je v tabulce 7.1.

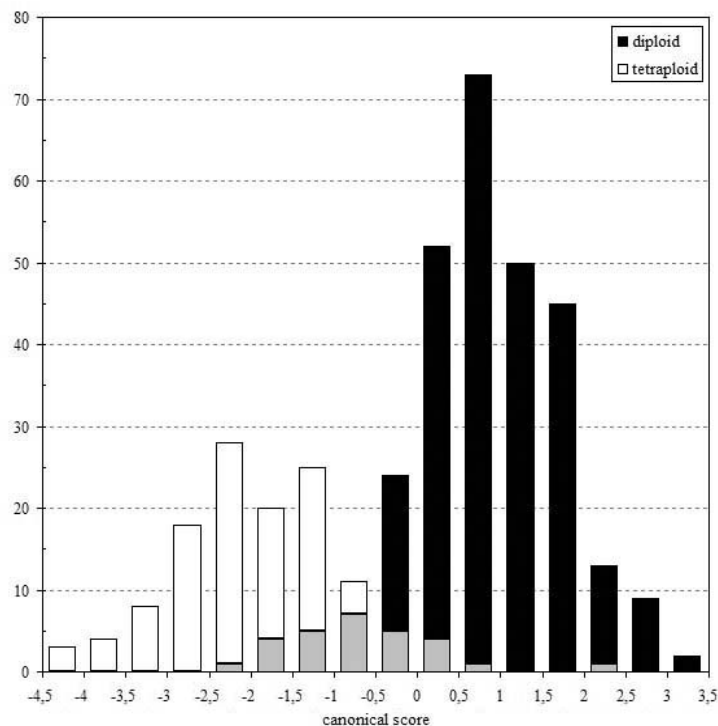
7.4.3 Cytotypy *Centaurea phrygia* s. str.

Centaurea phrygia s. str. je jediný taxon ze skupiny *C. phrygia* agg., který ve střední Evropě není homogenní v počtu chromozómů. Byly zjištěny dva cytotypy, diploidní a tetraploidní. Významné je, že jsou poměrně dobře geograficky oddělené. Tetraploidní cytotyp byl nalezen pouze v Západních Karpatech a v Hrubém Jeseníku, zatímco diploidní cytotyp roste ve Východních Karpatech a na lokalitách podél česko-polské hranice a podle literatury také asi v celém zbytku areálu druhu; v Západních Karpatech roste podle herbářů pouze v jejich severovýchodní části (např. Čergov) a velmi vzácně i v Nízkých Tatrách, odkud byla jedna populace potvrzena i karyologicky (populace *brt*). Zároveň je pravděpodobné, že jsou tyto dva cytotypy dobře oddělené i reprodukčně, podobně jako všechny taxony v sekci *Jacea* lišící se počtem chromozómů (viz kapitolu 3.3). Geografická izolace a karyologická odlišnost a s ní spojená pravděpodobná reprodukční izolace naznačují, že by mohlo být oprávněné odlišovat tyto cytotypy jako samostatné taxony, a to zejména pokud mezi nimi existují i morfologické rozdíly. Ty byly proto hledány pomocí dalších analýz.

Byla provedena diskriminační analýza, ve které byly populace *C. phrygia* agg. rozděleny do dvou skupin podle počtu chromozómů. Na úrovni populačních průměrů se oba cytotypy oddělily velice dobře a při klasifikační diskriminační analýze bylo správně klasifikováno 100% populací. Pro praktické určování (zejména v herbářích) je ale důležitější úroveň jedinců. Výsledek je na obrázku 7.11 a v tabulce 7.7. Oddělení obou cytotypů není úplné, jejich diskriminační skóre se překrývají. Druhá mocnina kanonického korelačního koeficientu, která bývá interpretována jako množství vysvětlené variability, je pro (jedinou) diskriminační osu 0,605. Průkazný vliv měly při postupném výběru znaky NC (délka chmýru), ZD (délka přívěsků středních zákrovních listenů), US (šířka úborů), ZH (tvar přívěsků vnitřních zákrovních listenů), ND (délka nažky), ZHD (viditelnost přívěsků vnitřních

Tabulka 7.7 Kanonická diskriminační analýza cytotypů *C. phrygia*. Koeficienty diskriminační funkce.

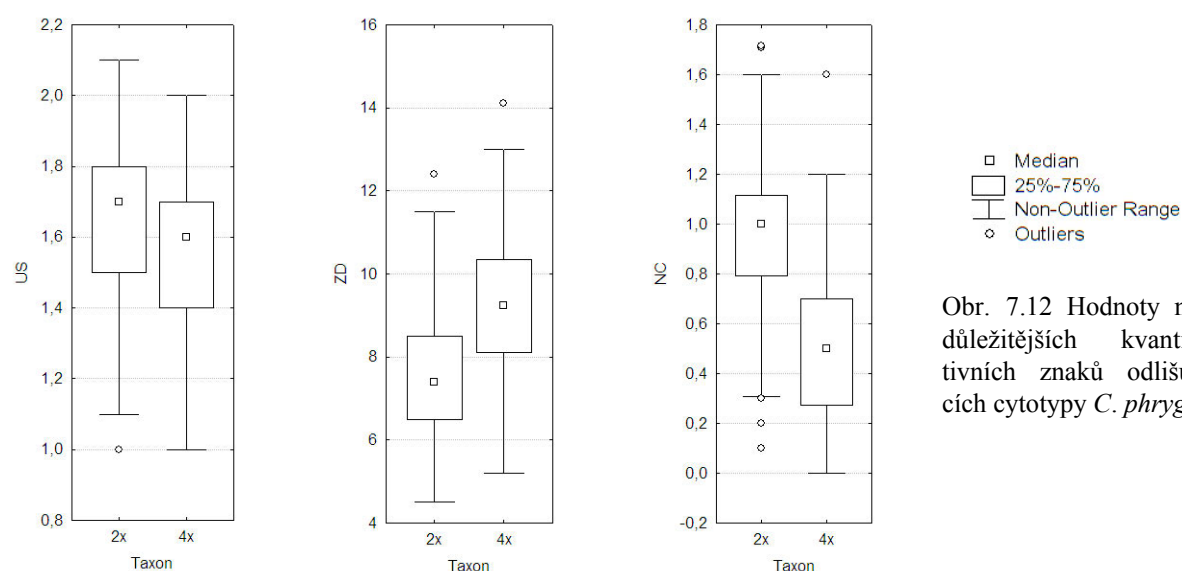
Znak	Faktorové strukturní koeficienty	Standardizované koeficienty diskriminační funkce
VV	0,070	0,087
LDS	-0,045	-0,024
LO	-0,033	-0,055
LBK	0,004	0,010
LBO	-0,010	-0,033
LV	0,021	0,050
UV	-0,005	-0,553
US	0,125	0,879
UVS	-0,175	0,360
UP	0,001	0,006
ZD	-0,486	-0,770
ZS	-0,029	-0,179
ZP	0,008	0,120
ZH	0,144	0,267
ZHD	-0,238	-0,200
ND	0,154	0,274
NS	0,042	-0,094
NC	0,632	0,690



Obr. 7.11 Kanonická diskriminační analýza cytotypů *C. phrygia*. Byly použity všechny znaky (včetně nažek) a analyzováno 414 jedinců. Kanonický korelační koeficient je 0,778.

Tabulka 7.8 Hodnoty nejdůležitějších znaků pro odlišení diploidního a tetraploidního cytotypu *C. phrygia*. Popis jednotlivých znaků viz tab. 7.1.

Znak	Cytotyp	Průměr	s.d.	Min	5%	25%	Medián	75%	95%	Max
US	2x	1,65	0,16	1,0	1,4	1,5	1,7	1,8	1,9	2,1
	4x	1,59	0,19	1,0	1,3	1,4	1,6	1,7	1,9	2,0
UVS	2x	1,03	0,07	0,88	0,94	1,00	1,00	1,06	1,18	1,42
	4x	1,06	0,10	0,87	0,94	1,00	1,06	1,12	1,27	1,50
ZD	2x	7,50	1,38	4,5	5,4	6,5	7,4	8,5	10,0	12,4
	4x	9,28	1,57	5,2	6,7	8,1	9,25	10,35	11,9	14,1
ZS	2x	1,33	0,38	0,3	0,8	1,0	1,3	1,6	2,0	2,6
	4x	1,38	0,39	0,3	0,9	1,1	1,3	1,6	2,1	2,8
ZP	2x	14,18	1,99	9	11	13	14	16	17	20
	4x	14,23	1,75	10	12	13	14	15	17	18
ZH	2x	0,41								
	4x	0,23								
ZHD	2x	0,01								
	4x	0,09								
ND	2x	3,43	0,26	2,6	3,0	3,3	3,4	3,6	3,9	4,1
	4x	3,32	0,31	2,6	2,8	3,1	3,3	3,5	3,8	4,4
NC	2x	0,96	0,27	0,1	0,55	0,8	1,0	1,1	1,40	1,7
	4x	0,49	0,30	0,0	0,1	0,3	0,5	0,7	1,0	1,6



Obr. 7.12 Hodnoty nejdůležitějších kvantitativních znaků odlišujících cytotypy *C. phrygia*.

zákrovních listenů) a ZS (šířka přívěsků středních zákrovních listenů). Pokud je počítána analýza bez znaků na nažkách, je překryv skupin o něco větší (kanonický korelační koeficient 0,627, jeho druhá mocnina 0,393), průkazný vliv mají opět znaky ZD, US, ZH, ZHD, ZS a navíc ZP (počet postranních trásní na přívěscích zákrovních listenů). Kromě zde analyzovaných znaků se diploidi od tetraploidů často liší také celkovým tvarem nedělené části přívěsků (vejčitý vs. trojúhelníkovitý) a barvou přívěsků (černá vs. černá, tmavě hnědá nebo až hnědá) a mohutností obalu („paruky“) zákrovu vytvářeného ohnutými špičkami přívěsků (u tetraploidů je většinou mohutnější). Hodnoty nejdůležitějších znaků jsou uvedeny v tabulce 7.8 a na obrázku 7.12.

Zvláštní komentář si zaslouží znaky na nažkách – délka nažky a zejména délka chmýru. Chmýr a v menší míře i délka nažky je v případě *C. phrygia* u tetraploidů kratší než u diploidů. Je možné, že jde o důsledek introgrese jiných tetraploidních taxonů, které nemají chmýr a mají o něco kratší nažky (*C. jacea*, *C. oxylepis*)

Tabulka 7.9 Klasifikační diskriminační analýza cytotypů *C. phrygia* s. str. (414 jedinců, všechny znaky). Koeficienty klasifikační funkce.

Znak	diploidní	tetraploidní
VV	3,29	4,40
LDS	-6,26	-7,00
LO	20,21	19,86
LBK	-22,18	-22,10
LBO	-11,11	-11,51
LV	-52,92	-52,22
UV	-5666,43	-5677,72
US	5955,75	5971,05
UVS	8755,32	8768,16
UP	-8,31	-8,26
ZD	-4,75	-6,21
ZS	-122,97	-126,57
ZP	531,36	536,78
ZH	17,45	18,93
ZHD	-40,61	-43,42
ND	2,98	5,65
NS	241,72	239,33
NC	-16,78	-10,17
Konstanta	-5066,11	-5090,67

Tabulka 7.10 Výsledky klasifikační diskriminační analýzy cytotypů *C. phrygia*. Byly provedeny dvě analýzy – bez znaků na naškách (777 jedinců) a se znaky na naškách (414 jedinců), jejich výsledky jsou odděleny lomítkem.

Cytotyp	Klasifikováno jako		% správně	N
	2x	4x		
2x	437 / 263	100 / 23	81,4 / 92,0	537 / 286
%	81,4 / 92,0	18,6 / 8,0		
4x	55 / 14	185 / 114	77,1 / 89,1	240 / 128
%	22,9 / 10,9	77,1 / 89,1		
Celkem	492 / 277	285 / 137	80,1 / 91,1	777 / 414
%	63,3 / 66,9	36,7 / 33,1		

do populací tetraploidní *C. phrygia* s. str. Analogická situace je v literatuře popsána pro populace *Centaurea nigra* subsp. *nemoralis* z Británie, kdy typické rostliny chmýr mají a jeho absence je považována za projev introgrese *C. jacea* (MARSDEN-JONES et TURRILL 1954).

Při klasifikační diskriminační analýze se správně oddělilo 91,1%, resp. 80,1% jedinců (analýza s naškami, resp. bez našek), viz tabulky

7.9 a 7.10. Úspěšnost klasifikace diploidů je vyšší než úspěšnost klasifikace tetraploidů. I když jsou celkově tato čísla asi poněkud podhodnocená, zejména v případě méně početných tetraploidů, kvůli nevyrovnanému počtu pozorování v obou skupinách, výsledky dobře souhlasí s poměry pozorovanými v terénu: v populacích tetraploidního cytotypu se jedinci morfologicky nerozlišitelní od typických diploidů vyskytují výrazně častěji než naopak (diploidi nerozeznatelní od typických tetraploidů).

Výsledky morfometrických analýz ukazují, že oba cytotypy lze na základě morfologických znaků odlišit. V případě populačních průměrů je odlišení úplné, v případě jednotlivých rostlin existuje určité procento neurčitelných jedinců. Zejména v tetraploidních populacích se pravidelně vyskytují jednotlivé rostliny nerozeznatelné od diploidních rostlin (ač populace jako celek jednoznačně rozeznatelné jsou). Spolu s karyologickou odlišností a s ní související reprodukční izolací a vyhraněným areálům obou cytotypů to ukazuje na oprávněnost odlišovat oba cytotypy jako samostatné taxony. Ty pak budou v počtu chromozómů homogenní podobně jako ostatní středoevropské taxony *C. phrygia* agg. Vzhledem k velké morfologické podobnosti obou cytotypů se jeví jako nejvhodnější kategorie poddruhu – rozdíly mezi diploidy a tetraploidy *C. phrygia* s. str. jsou výrazně menší než rozdíly mezi jinými taxony z okruhu *C. phrygia* agg., které jsou v přijaté taxonomické koncepci považovány za samostatné druhy.

V minulosti nebyly takto vymezené taxony rozeznávány. Bylo proto nutné najít pro ně vhodná jména a pokud by neexistovala, vytvořit nová. Diploidi zřejmě odpovídají nominálnímu poddruhu *C. phrygia* subsp. *phrygia*, pro tetraploidy je navrženo nové jméno *C. phrygia* subsp. *erdneri* (J. WAGNER) KOUTECKÝ, založené na *C. erdneri* J. WAGNER; detaily jsou uvedeny v kapitole o nomenklatuře (7.4.6.2).

7.4.4 Srovnání zjištěných morfologických údajů s literaturou

Morfometrická analýza ukázala, že většina hodnot znaků tradičně uváděných v literatuře souhlasí se skutečností. Ve většině případů, zejména u kvantitativních znaků, je ale obvykle uváděno užší rozmezí variability než je skutečné.

Největší rozpory se týkají rozměrů zákrovů. U většiny druhů jsou v literatuře uváděny rozměry na horním okraji rozpětí variability. V reálných populacích lze běžně nalézt i hodnoty menší. Zejména to platí pro šířku zákrovů. Největší rozdíly proti skutečnosti se objevují u *C. oxylepis* – tradičně udávané rozměry jsou délka 1,6–1,7 cm a šířka 1,3–1,4 cm, zatímco rozpětí hodnot zjištěné morfometrickou analýzou českých a slovenských populací je pro délku 1,4–1,8 cm a pro šířku 0,9–1,5 cm. Opačný poměr byl zjištěn jen u *C. indurata* – v obvykle je udávána šířka zákrovů 0,8–1 cm, ale mnou studovaná populace z lokality u Královského Chlmce měla rozměry 1,0–1,3 cm. O ostatních druhů jsou rozdíly oproti skutečnosti menší.

Dalším znakem, který je uváděn nepřesně, je počet postranních trásní. Tento znak je v klíčích používán pro odlišení *C. stenolepis* a *C. indurata* od ostatních taxonů *C. phrygia* agg. Pro oba druhy je udáván počet trásní 8–12, ale při morfometrické analýze byly nalezeny vyšší hodnoty: 10–16 pro *C. stenolepis* a 9–14 pro *C. indurata*. Tyto hodnoty jsou sice v průměru nižší než u ostatních taxonů *C. phrygia* agg., ale jejich spolehlivé odlišení již neumožňují, je zde významný překryv. Tradičně uváděný nižší počet mohl vzniknout tak, že nebyly předchozími autory důsledně studovány nejdelší přívěsky zákrovních listenů – kratší přívěsky samozřejmě mají i v průměru nižší počet postranních trásní.

Poslední významný rozpor se týká délky chmýru u *C. indurata*, jak již bylo uvedeno (kapitola 7.4.2, str. 69). U tohoto taxonu je uváděna buď nepřítomnost chmýru nebo chmýr velmi krátký až zakrnělý, zatímco u studované populace byl chmýr vždy pravidelně vyvinutý, byť o něco kratší než u ostatních taxonů z okruhu *C. phrygia* agg. Délka chmýru u studované populace *C. indurata* je 0,35–1 mm a podobně to platí i pro jednotlivé herbářové z jiných lokalit v severním Maďarsku a na Ukrajině, které jsem měl možnost studovat.

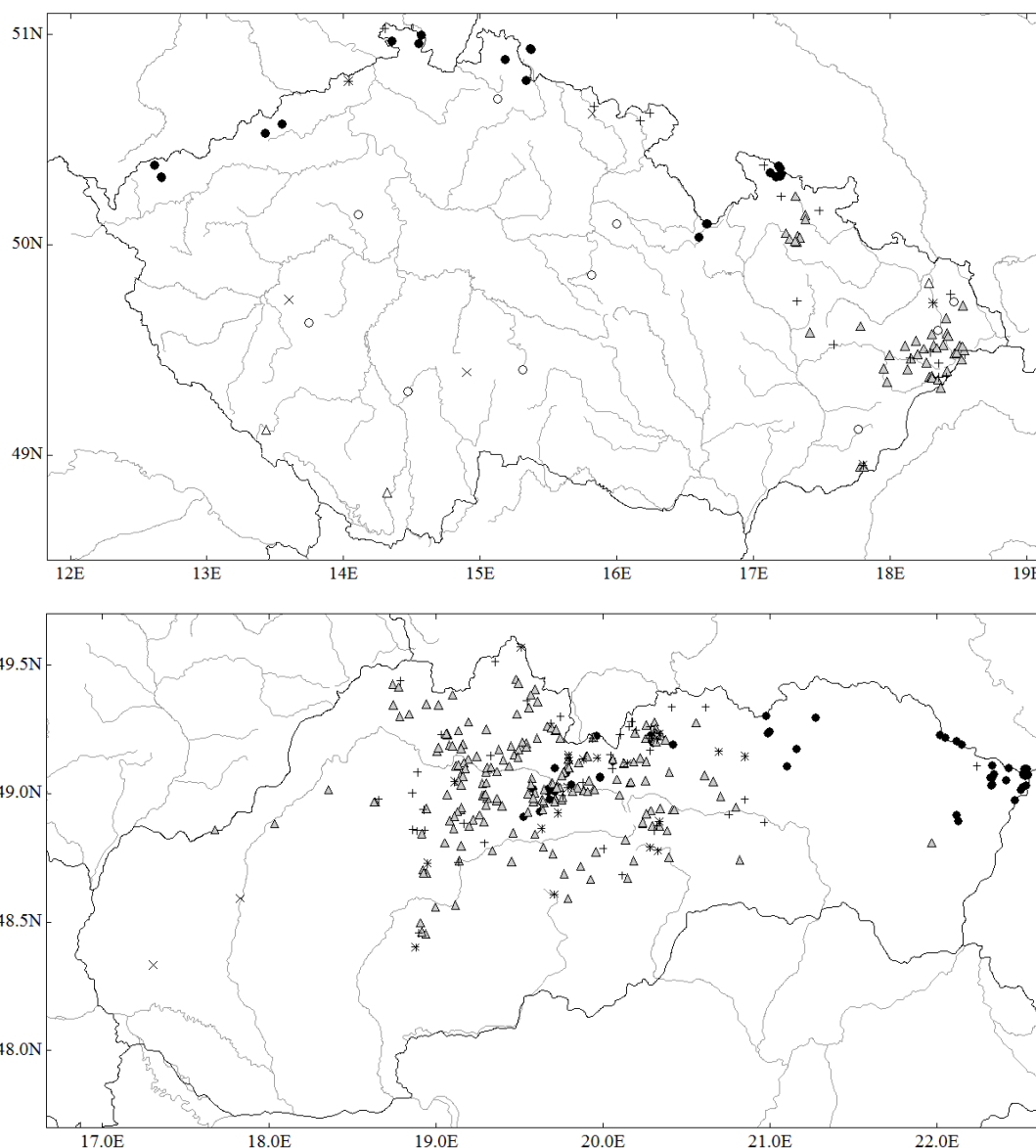
Poněkud problematické jsou i údaje o délce přívěsků. Tradičně je v literatuře uváděna délka koncové části („špičky“, „koncové brvy“) přívěsků. Tento rozměr ale nelze přesně měřit, protože zejména u taxonů s úzkými přívěsky (*C. indurata*, *C. stenolepis*, do jisté míry i *C. elatior*) nelze jednoznačně rozhodnout, kde končí spodní rozšířená část přívěsku a kde začíná jeho koncová část („špička“). Proto byla při morfometrické analýze měřena délka celého přívěsku. Kvůli tomu nejsou údaje z mojí morfometrické analýzy a z literatury zcela srovnatelné, ale lze říct, že v celku souhlasí – pořadí druhů podle délky „koncové části“ se shoduje s pořadím na základě délky celého přívěsku (nejdelší u *C. carpatica* a *C. elatior*, nejkratší u *C. oxylepis*, diploidní *C. phrygia* s. str. a *C. indurata*).

7.4.5 Rozšíření jednotlivých taxonů ve studovaném území

Mapy rozšíření jsou založeny v na revidovaných herbářových položkách, jen výjimečně byly zahrnuty věrohodné literární údaje (viz metodiku, kapitola 4.6). Seznam revidovaných herbářových položek je uveden v Příloze 3.

7.4.5.1 *Centaurea phrygia* s. str.

Tento taxon se rozpadá na dva poddruhy s různým geografickým rozšířením. Diploidní poddruh subsp. *phrygia* má centrum rozšíření v nížinách a pahorkatinách SV Evropy (Rusko, Bělorusko, Polsko, viz kapitolu 7.1). Tomu odpovídá i zjištěné rozšíření v Česku i na Slovensku (viz obrázek 7.13). V Česku leží většina lokalit považovaných za původní na severní hranici státu v přímé návaznosti na rozšíření v Polsku. Dále je tento poddruh původní asi ještě v Krušných horách, kam si lze migraci z lokalit na severní hranici snadno přestavit. Ostatní lokality v Čechách jsou asi nepůvodní. Na Slovensku se subsp. *phrygia* vyskytuje nejhojněji v Bukovských vrších, které jsou součástí Východních Karpat, a navazuje tak na hojný výskyt ve Východních Karpatech na Ukrajině i v Rumunsku. V oblasti Západních Karpat se subsp. *phrygia* vyskytuje zejména v jejich východní a severovýchodní části (Levočské



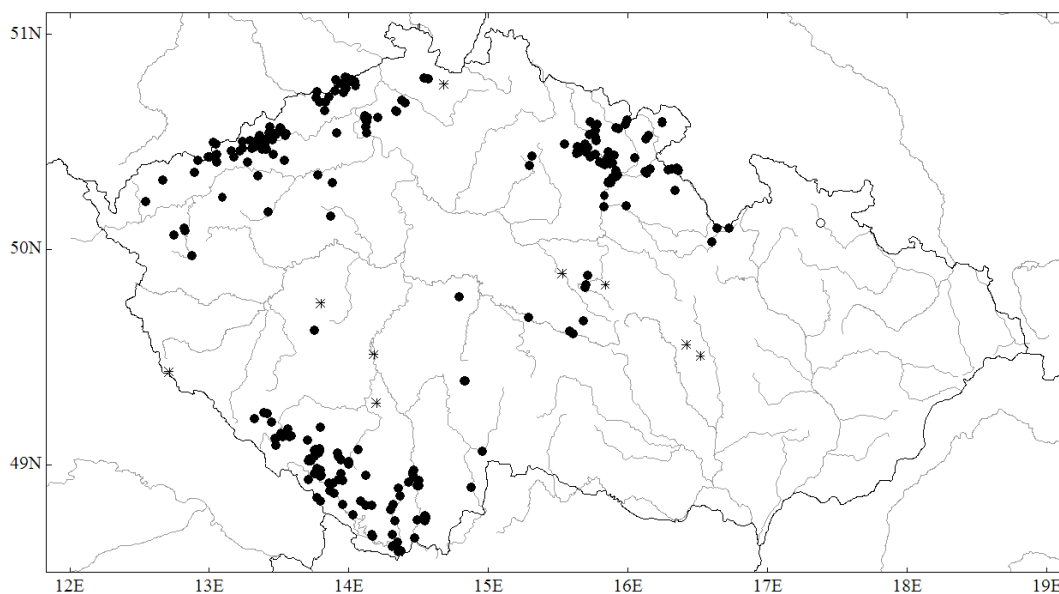
Obr. 7.13 Mapa rozšíření *Centaurea phrygia* v Česku (nahore) a na Slovensku (dole). Plné kroužky: pravděpodobně původní výskyty subsp. *phrygia*; prázdné kroužky: pravděpodobně nepůvodní výskyty subsp. *phrygia*; plné trojúhelníky: pravděpodobně původní výskyty subsp. *erdneri*; prázdné trojúhelníky: pravděpodobně nepůvodní výskyty subsp. *erdneri*; hvězdičky: rostliny nezařaditelné k poddruhu; křížky: lokality křížence *C. jacea* × *C. phrygia*; znak ×: pravděpodobně nepůvodní lokality křížence *C. jacea* × *C. phrygia*.

vrchy, Čergov, Vihorlat) a pouze vzácně zasahuje do centrální části (Podtatranské kotliny, Nízke Tatry, jeden doklad ze Západních Tater). Naopak tetraploidní subsp. *erdneri* je vázána na Západní Karpaty, a to zejména na jejich centrální část. Mimo Západní Karpaty existuje na Slovensku jeden doklad z Vihorlatu (může jít o zavlečení, ale také nemusí) a dva doklady o výskytu křížence s *C. jacea* (u Piešťan a u obce Modra na úpatí Malých Karpat; obojí pravděpodobně zavlečení). V Česku má subsp. *erdneri* jistě původní v moravské části Západních Karpat (Moravskoslezské Beskydy, Javorníky) a mimo Karpaty ještě v Hrubém Jeseníku, dále je doložena z Moravské brány a severních Bílých Karpat (v obou případech může jít i o extrémně vyvinuté jedince *C. oxylepis* × *C. phrygia*) a na dvou jistě nepůvodních lokalitách v jižních Čechách.

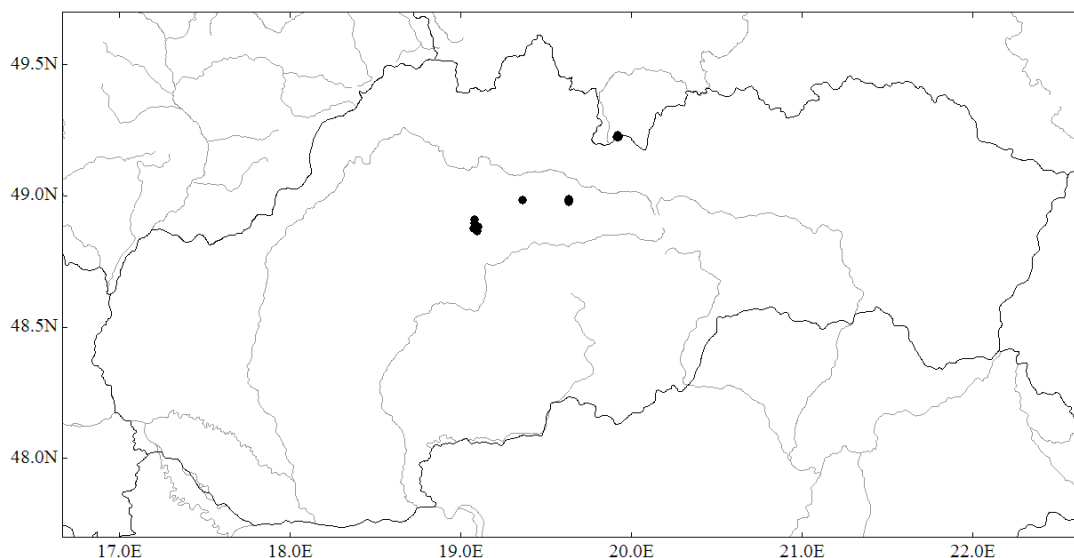
7.4.5.2 *Centaurea elatior*

Tento taxon byl ve studovaném území zjištěn pouze v Česku (a v Rakousku), přestože je udáván i z celých Karpat včetně Slovenska. Ukázalo se že v Karpatech se buď nevyskytuje vůbec nebo je omezen pouze na rumunské Jižní Karpaty (některé herbářové doklady z této oblasti, které jsem měl možnost studovat v herbářích BP a W, by mohly patřit k tomuto taxonu, ale neviděl jsem žádný obdobný materiál ze Západních ani Východních Karpat, ani v herbářích ani v terénu).

V Česku je druh *C. elatior* vázán zejména na pohraniční pohoří (Šumava, Krušné hory a Krkonoše, resp. Podkrkonoší), a to spíše na jejich nižší části nebo podhůří a ne na nejvyšší polohy (nápadné je to zejména v případě Krkonoš, kde druh chybí, i když v Podkrkonoší má řadu lokalit). Jinde se vyskytuje vzácně na jednotlivých lokalitách, viz obrázek 7.14. Zde uváděné lokality jsou většinou převzaty k diplomové práci (KOUTECKÝ 2003) a jsou tam i podrobněji komentovány. Jediný rozdíl je v absenci lokalit rostlin přechodných mezi *C. elatior* a *C. stenolepis*, které byly v citované diplomové práci zahrnuty pod *C. elatior*, a lokalit v Bílých Karpatech, které jsou podle současných znalostí řazeny k *C. stenolepis* (v roce 2003 byly považovány za přechodné *C. elatior* × *C. stenolepis*).



Obr. 7.14 Mapa rozšíření *Centaurea elatior* v Česku. Plné kroužky: zřejmě původní výskuty doložené herbářovou položkou, prázdný kroužek: jedna nepravděpodobná „lokalita“ vzniklá zřejmě záměnou schedy v herbářích; hvězdičky: vybrané věrohodné literární údaje.



Obr. 7.15 Mapa rozšíření *Centaurea carpatica* na Slovensku.

7.4.5.3 *Centaurea carpatica*

Centaurea carpatica je ze všech studovaných taxonů jediný, který je vázaný na lokality nad horní hranicí lesa. Zároveň se zdá, že má tendenci vyskytovat se zejména na vápnatých horninách (na Slovensku výhradně vápence, na lokalitách v Rumunsku a na Ukrajině i jiné usazené horniny, ale zřejmě vždy alespoň trochu vápnaté). To obojí určuje jeho výskyt jako rozptýlený na jednotlivých víceméně izolovaných lokalitách s vhodnými podmínkami. Na Slovensku to jsou Velká Fatra (na více místech na hlavním hřebeni), Západné Tatry (vápencové Červené vrchy) a Nízke Tatry (na dvou různých místech, Salatín a Krakova hoľa); překvapivě nebyl druh nikdy nalezen v Belianských Tatrách, viz obrázek 7.15.

V souvislosti s výskytem na Slovensku je pozoruhodné, že druh nebyl nikdy v minulosti rozpoznán, přestože jeho tamější výskyt nebyl dřívějším botanikům neznámý. To dokazují herbářové položky v hlavních českých i slovenských herbářích, druh se navíc minimálně v případě hlavního hřebene Velké Fatry vyskytuje na místě poměrně snadno přístupném, botanicky i turisticky velmi atraktivním, jistě mnohokrát navštěvovaném a je tam celkem hojný. Přitom se slovenské rostliny ve svých znacích celkem dobře shodují se znaky udávanými v literatuře (např. HAYEK 1901a) pro *C. carpatica*. Položky slovenské *C. carpatica* byly svými sběrateli buď ponechány bez určení nebo určeny jen přibližně (např. určení „*Centaurea phrygia*“ je většinou třeba chápat jako *C. phrygia* agg.) a nebo určeny jako *C. phrygia* s. str. (obvykle pod dříve obvyklým synonymem *C. phrygia* subsp. *austriaca*) nebo jako *C. elatior* (= *C. pseudophrygia*). Zdá se tedy, že tento případ ukazuje především na sílu tradice – o druhu *C. carpatica* bylo mnohokrát napsáno, že roste pouze ve Východních Karpatech, což, spolu s celkovou obtížností určování chrp, na dlouhou dobu asi znemožnilo jeho rozpoznání jinde.

Jedinou výjimkou je sběr F. Schustlera z roku 1920 z Velké Fatry („in pratis alpinis ad latera montis "Križna" in montibus "Velká Vatra"“) uložený v PR, který je na schedě označen jako *Centaurea vatrana*. Toto jméno zřejmě nikdy nebylo publikováno, ale lze spekulovat, že Schustler jej vytvořil, protože rozeznal odlišnost jím sbíraných rostlin z Velké Fatry od ostatních slovenských chrp parukářek.

7.4.5.4 *Centaurea stenolepis*

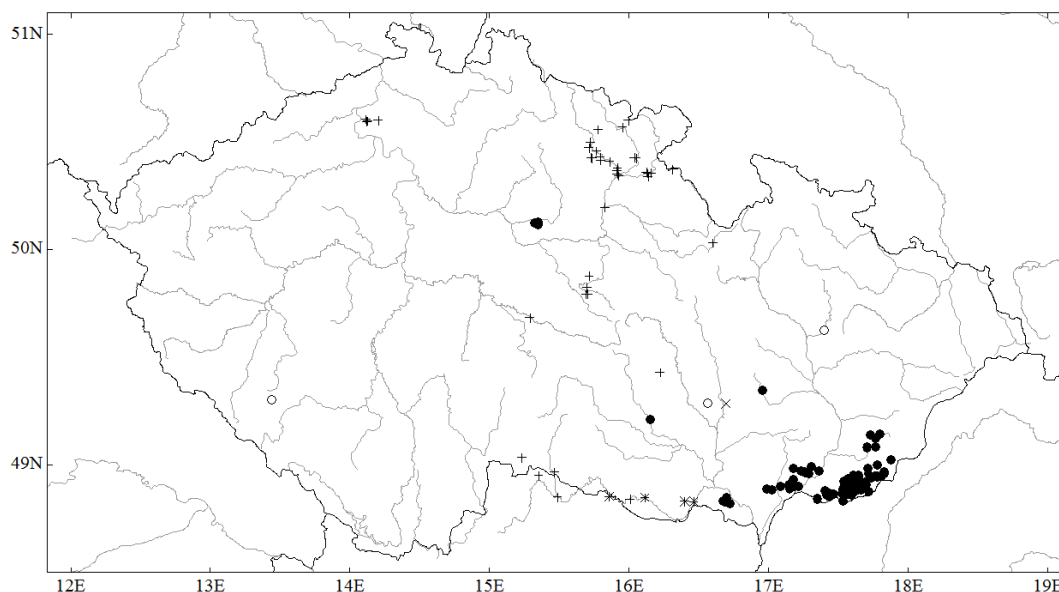
Chrupa úzkoperá je jedním ze dvou teplomilných stredo-evropských taxonů chrp parukářek. Jde o submediteránní druh, který je rozšířen od Balkánu směrem k severozápadu po předhůřích Alp a Karpat, ale vyhýbá se centru panonské nížiny.

V Česku je tento taxon nejhojnější na jižní Moravě (viz obrázek 7.16), kde se i v současnosti vyskytuje nejméně ve třech oblastech: Milovický les u Mikulova (na spraších), oblast písčin v lese Důbrava mezi Hodonínem a Bzencem a sousední les Kapánsko (zde už v pahorkatině na spraši) a v Bílých Karpatech a navazujících Zlínských vrších. Historické doklady pocházejí také z úvalu Dyje až po Znojmo a jeden údaj od Náměšti nad Oslavou (což je lokalita od ostatních odlehlá, ale ne nepravděpodobná, nelze však vyloučit i zavlečení). Dále je na Moravě druh z roku 1946 doložen z okraje Dražanské vrchoviny (lokalita Ferdinandsko), což je oblast v současnosti nedostupná a neznámá (vojenský prostor) a je možné, že tento výskyt existuje dodnes. Dále byl druh doložen z obce Česká severně od Brna, ale v tomto případě šlo téměř jistě o zavlečení (výskyt na ruderálním stanovišti a zároveň nikde jinde v okolí). Poslední doklad z Moravy je z údolí Bystřice u obce Hlubočky severovýchodně od Olomouce, což je lokalita velmi odlehlá, již v poměrně chladném území a charakteru rozšíření druhu spíše neodpovídající, takže i v tomto případě jde pravděpodobně buď o zavlečení nebo o záměnu v herbářích (to je ale málo pravděpodobné, protože dokladové položky jsou dvě, i když uchovávané v jedné složce v jednom herbáři). Z Čech je druh *C. stenolepis* opakovaně doložen z malého území jihozápadně od Chlumce nad Cidlinou (okolí obcí Žiželice a Dománovice). Roste tam dodnes, ale jediná v současnosti známá česká populace je velmi malá (plocha asi 50 m² na okraji dubového lesíka v těsném sousedství intenzivně obhospodařovaného pole, roste zde 30–40 jedinců, z nichž kvete asi polovina). Dále byl druh jednou doložen od Kolinec u Klatov, v tomto případě jde pravděpodobně o zavlečení (dokladové položky jsou dvě, takže záměna v herbářích je málo pravděpodobná).

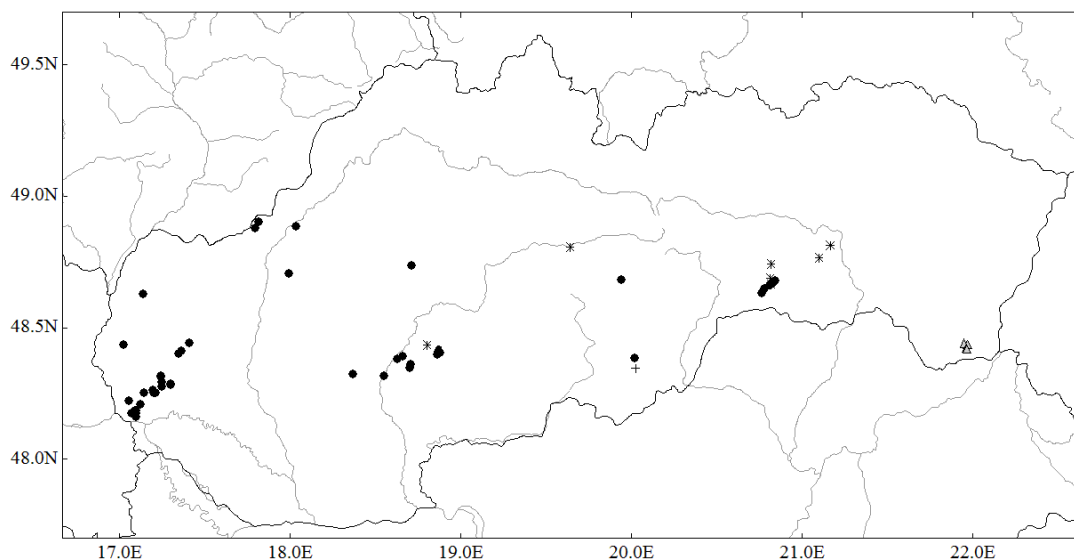
Kromě *C. stenolepis* se v Česku vyskytují i rostliny (kříženci) kombinující znaky *C. stenolepis* a *C. elatior*, které někdy mohou být druhu *C. stenolepis* velmi podobné a některé tak bývaly určovány. Právě na takových rostlinách jsou asi založeny literární údaje o výskytu *C. stenolepis* v Českém středohoří.

Na Slovensku je rozšíření *C. stenolepis* vázáno na jižní obvod Karpat, v nížinách se vyskytuje vzácně (jen písiky v Záhorské nížině). Množství dokladů je z úpatí Malých Karpat a ze Štiavnických vrchů, vícekrát byl druh doložen i ze Slovenského krasu, kde roste ale pouze v malé oblasti mezi obcemi Bôrka a Hačava. Z ostatních území existují pouze jednotlivé doklady (Záhorská nížina, Bílé Karpaty – návaznost na hojný výskyt na moravské straně, Povážský Inovec, okolí Trenčína, Vtáčnik, okolí Rimavské Soboty, okolí Tisovce). Z toho pouze položky ze Záhorské nížiny, Malých Karpat a část položek ze Štiavnických vrchů odpovídají typické *C. stenolepis*, zbytek dokladů jsou rostliny z vyšších „mezofilnějších“ poloh, které jsou morfologicky trochu odlišné (viz obr. 7.17).

Dále byly ze Slovenska (ze Štiavnických vrchů, od Brezna a několik z východní části Slovenského rudohoří) dokladovány rostliny, které patří do *C. phrygia* agg., ale není možné s jistotou zařadit k žádnému taxonu v této skupině. Poměrně nejbližší mají k *C. stenolepis* a je možné, že jde o velmi netypické zástupce tohoto taxonu na okraji jeho variability. Pokud by skutečně



Obr. 7.16 Mapa rozšíření *Centaurea stenolepis* přechodných rostlin *C. elatior* × *C. stenolepis* v Česku. Plné kroužky: zřejmě původní lokality *C. stenolepis* doložené herbářovou položkou; prázdné kroužky: doložené zřejmě nepůvodní lokality *C. stenolepis*; hvězdičky: vybrané věrohodné literární údaje *C. stenolepis*; křížky: doložené zřejmě původní lokality *C. elatior* × *C. stenolepis*; znak ×: doložený zřejmě nepůvodní výskyt *C. elatior* × *C. stenolepis*.



Obr. 7.17 Mapa rozšíření *Centaurea stenolepis* a *C. indurata* na Slovensku. Plné kroužky: doložené lokality *C. stenolepis*; křížek: doložená lokalita *C. jacea* × *C. stenolepis*; hvězdičky: lokality rostlin určitelných pouze jako *C. phrygia* agg., které mohou být netypická *C. stenolepis*; trojúhelníky: doložené lokality *C. indurata*.

šlo o *C. stenolepis*, mohlo by to být způsobeno výskytem na okraji ekologické tolerance tohoto taxonu, protože všechny lokality těchto netypických rostlin totiž leží výše (jsou chladnější a vlhčí) než ostatní lokality *C. stenolepis*. Určitou podobnost mají tyto rostliny i k taxonu *C. indurata*, který je obecně nedostatečně známý (na Slovensku jediná lokalita). Nelze však zcela vyloučit ani možnost, že tyto netypické rostliny patří k nějakému jinému (zatím nerozpoznanému?) taxonu nebo že jde o křížence, morfologicky leží „mezi“ *C. stenolepis* a *C. phrygia*. Pro definitivní vyřešení této problematiky bude třeba jednak prostudovat větší množství materiálu z celých Karpat a zřejmě použít kromě morfometrické analýzy i některou z tzv. molekulárních metod.

7.4.5.5 *Centaurea indurata*

Tento taxon je známý ze studovaného území jedině z andezitových vrchů u města Královský Chlmec na jihovýchodním Slovensku (viz obrázek 7.17). V první polovině 20. století byl mnohokrát dokladován (včetně několika exsikátových sbírek) z lesa Erös (Ereš) severozápadně od města. Na tomto místě v současnosti neroste (místo původní teplomilné doubravy je zde ruderalizovaná akátina), ale stále roste asi 2 km odtud na svahu Velkého kopce východně od města.

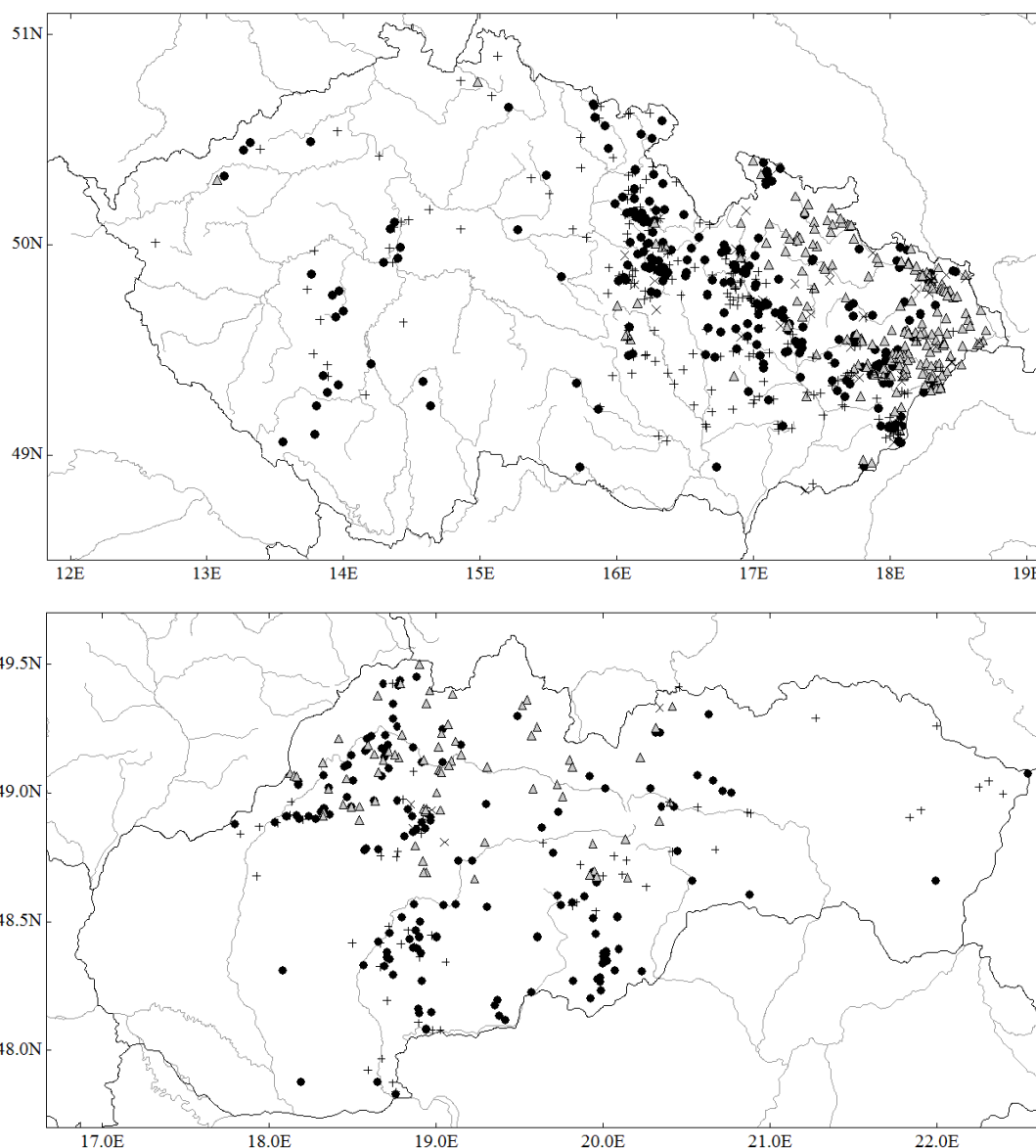
Kromě okolí Královského Chlmce uvádí DOSTÁL (1989) a DOSTÁL et ČERVENKA (1992) výskyt v Cerové vrchovině a v Zemplínských vrších. Nepodařilo se však najít herbářové doklady a tyto výskyty je proto nutné považovat za nepotvrzené. V obou územích je ale výskyt možný, navazoval by na údaje z Maďarska, odkud SOÓ (1976) uvádí výskyt v pohořích Sátor-hegy, Bükk, Mátra a Börzsöny. V případě lokality ze Zemplínských vrchů je možné, že jde o omyl a že druh zde nikdy nerostl. Je udávána lokalita „Černochovska Hedálja“. Snad může jít o obec Černochovo, ale „lokalita“ Hedálja asi neexistuje. Jde sice o maďarskou jazykovou oblast a lokalizaci pomocí nějakého maďarského místního názvu lze očekávat, slovo „Hedálja“ ale nabízí i jiné vysvětlení. Domnívám se, že „Hedálja“ může být zkomoleninou maďarského hegy alja, v překladu úpatí kopce/kopců – pokud jde o přepis lokality z literatury nebo ze schedy nějaké herbářové položky (kterou se mi však nepodařilo najít), šlo by zřejmě o úpatí vrchů okolo Černochova, ne o konkrétní lokalitu s tímto názvem. Bohužel, vzhledem ke známé nespolehlivosti údajů v Dostálově Nové Květeně ČSSR, je ale také možné, že ani lokalizace k obci Černochovo nemusí být správná.

7.4.5.6 *Centaurea oxylepis*

Tento taxon má poměrně malý areál zahrnující severní polovinu Česka a Slovensko a navazující oblasti Polska (DOSTÁL 1976, MEUSEL et JÄGER 1992), vyskytuje se i v severním Maďarsku v pohořích Aggteleki Karszt, Bükk, Mátra, Karancs, Cserhát, v údolí řeky Tarna, jednotlivé lokality jsou uváděny i jižněji (SOÓ 1976). Podobné rostliny se vyskytují i v Rumunsku a jejich vztah k *C. oxylepis* a *C. macroptilon* (podobný taxon z východního předhůří Alp) je nejasný, někdy jsou také považovány za *C. oxylepis* (CIOCARLAN 2000; databáze Euro+Med Plant base, <http://www.emplantbase.org/>).

V Česku je *C. oxylepis* nejhojnější ve východních Čechách a na střední Moravě, roztroušeně se vyskytuje i na severní Moravě a jižní Moravě, pruh lokalit existuje ze středních do jižních Čech, vzácná je v severních a západních Čechách. Nejčastější je na úpatí pohoří a v pahorkatinách, v rozsáhlých rovinách v nížinách (Polabí, jižní Morava) je vzácnější. Na celé severní Moravě (zejména chladnější oblasti – Nížký Jeseník, Oderské vrchy a Podbeskydská pahorkatina a Beskydy) se vyskytují populace, které stojí morfologicky mezi *C. oxylepis* a *C. phrygia* subsp. *erdneri* a jde asi o jejich křížence.

Na Slovensku je situace podobná. Druh *C. oxylepis* je rozšířený v celé severní polovině Slovenska, přes Štiavnické vrchy a Slovenské rudohoří dosahuje až na jižní hranici a do severního Maďarska. Druh je vázán na nižší polohy hor a pahorkatin a téměř se vyhýbá velkým plochým nížinám (Podunajská a Východoslovenská). Podobně jako na Moravě i v celých vyšších Západních Karpatech se vyskytují populace přechodné mezi *C. oxylepis* a *C. phrygia* (obr. 7.18).



Obrázek 7.18 Mapa rozšíření *Centaurea oxylepis* a jejích kříženců v Česku (nahore) a na Slovensku (dole). Plné kroužky: doložené lokality *C. oxylepis*; křížky: doložené lokality *C. jacea* × *C. oxylepis*; trojúhelníky: doložené lokality *C. oxylepis* × *C. phrygia*; znak ×: doložené lokality *C. jacea* × *C. oxylepis* × *C. phrygia*.

Stejně jako v případě ostatních taxonů je pravděpodobné, že i *C. oxylepis* může být zavlékána mimo oblast původního rozšíření. Charakter lokalit i rozšíření ale neumožňuje původní a pravděpodobně nepůvodní lokality spolehlivě rozlišit. Jisté nepůvodní jsou pouze výskyty *C. oxylepis* × *C. phrygia* v západních Čechách (podle textu na schedě zřejmě pozůstatek pěstování) i severních Čechách (1 exemplář na nádraží), možná nepůvodní (i když to ze sched nelze vyčíst) jsou tři odlehlé lokality ve Slovenských nížinách.

7.4.6 Nomenklatura taxonů *C. phrygia* agg.

Taxonomická složitost je téměř vždy provázána komplikovanou nomenklaturou. V případě chrp ze sekce *Jacea* je významným zdrojem nomenklatorických komplikací, kromě taxonomických problémů, i charakter rozšíření jednotlivých taxonů, který způsobuje, že jednotliví autoři se nesetkávali se všemi taxony jednotlivých druhových skupin (více viz kapitolu 3.4). To vedlo k rozdílné

interpretaci některých jmen jednotlivými autory (použití jednoho jména pro různé taxony z různých geografických oblastí) nebo naopak k několika nezávislým popsání jednoho taxonu pod různými jmény. V následujících odstavcích jsou nejvýznamnější nomenklatorické problémy v *C. phrygia* agg. podrobněji rozebrány. Zároveň je v kapitole 7.4.6.2 navrženo jméno pro tetraploidní cytotyp *C. phrygia* L.

7.4.6.1 Význam jména *Centaurea phrygia* L.

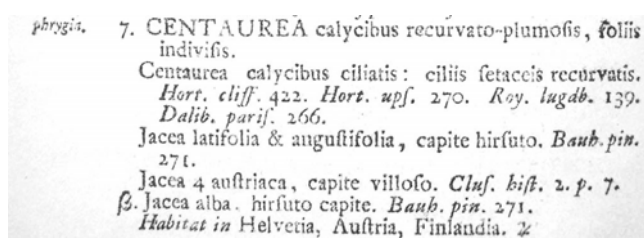
Druh *Centaurea phrygia* L. je popsán v Linného *Species plantarum* (LINNAEUS 1753) takto: „*Centaurea calycibus recurvato-plumosis, foliis indivisis.*“ Citována jsou také některá starší díla (viz obrázek 7.19) V charakteristice rozšíření je uvedeno: „Habitat in Helvetia, Austria, Finlandia“. Linného stručný popis jednoznačně zahrnuje vedle *C. phrygia* L. s. str. (rostoucí ze tří uvedených zemí jen ve Finsku) také *C. elatior*, *C. stenolepis* i zřejmě i *C. nervosa* ze skupiny dnes známé jako *C. uniflora* agg. To je příčinou pozdějších nejasností.

Zmíněné tři taxony *Centaurea* odlišil WILLDENOW (1803) pod jmény *C. phrygia* L., *C. nervosa* WILLD. a *C. austriaca* WILLD. Jméno *Centaurea phrygia* L. ovšem použil pro ve střední Evropě nejhojnější taxon dnes označovaný jako

C. elatior (GAUD.) HAYEK, zatímco pro severské rostliny, tj. *C. phrygia* L. v dnešním smyslu, použil jméno *C. austriaca* WILLD. Willdenowovo pojetí pak používala v ranku druhu nebo poddruhu většina středoevropských autorů až do konce 19. století, popř. popisovali *C. phrygia* s. str. v dnešním smyslu dalšími jmény, jako např. *C. phrygia* subsp. *brevipennis* ČELAKOVSKÝ, 1871. V ranku poddruhu (*C. phrygia* subsp. *austriaca*) se Willdenovo jméno používalo i dále [např. až DOSTÁL (1948-1950), v rodě *Jacea* DOSTÁL (1958)]. Hlavním důvodem pro toto pojetí byla zřejmě vzácnost *C. phrygia* s. str. ve střední Evropě, zatímco *C. elatior* je zde poměrně hojná. Willdenow a další středoevropští autoři (včetně českých, zejména ČELAKOVSKÝ 1871, 1872) tak interpretovali Linného jméno ve smyslu rostlin, které dobře znali, tato interpretace podpořena i Linného údaji o rozšíření, ve Švýcarsku a Rakousku (a to i v tehdejší slova smyslu) roste skutečně především *C. elatior*.

Zcela odlišné pojetí volili východoevropští autoři, kteří znali především „pravou“ *C. phrygia*, tu, která roste i ve Finsku a Rusku (např. RUPRECHT 1845, MEYER 1848). Středoevropská *C. elatior* v tomto území neroste. Pro středoevropské rostliny dnešní *C. elatior* nebo jí podobné rostliny z jižního Ruska začali používat jméno *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT, 1845 (více viz kap. 7.4.6.3). Toto jméno se časem začalo používat pro středoevropské rostliny a od konce 19. století jsou tyto začaly být označovány téměř výhradně jako *C. pseudophrygia* a kombinacemi na tomto jméně založenými. Právě toto pojetí, kdy je jméno *C. phrygia* L. ponecháno pro severský taxon, je dnes bezvýhradně akceptováno.

Další interpretaci jmen *C. phrygia* L. a *C. austriaca* WILLD. lze nalézt u H. G. L. Reichenbacha, který použil jméno *C. phrygia* L. ve smyslu *C. nervosa* WILLD., 1803 a jméno *C. austriaca* WILLD. ve smyslu dnešní *C. elatior* (= *C. phrygia* L. podle většiny autorů té doby) (REICHENBACH 1826, 1832).



Obr. 7.19 Protolog jména *Centaurea phrygia* L. v prvním vydání *Species plantarum* (LINNAEUS 1753).

7.4.6.2 Cytotypy *Centaurea phrygia* L. a související jména (*C. erdneri*, *C. melanocalathia* a jména publikovaná S. Genersichem)

Na základě morfometrických a karyologických analýz a analýzy rozšíření navrhuji rozlišovat cytotypy *C. phrygia* jako samostatné taxony na úrovni poddruhů. Je proto nutné najít pro ně vhodná jména.

Jméno *C. phrygia* L. nebylo dosud typifikováno. Obecně jsou ale v současnosti za typickou *C. phrygia* považovány rostliny rozšířené v severní Evropě. Typifikaci jména by tedy bylo dobré provést v tomto smyslu a severoevropské rostliny a středoevropské diploidní rostliny, které jsou s nimi identické, označovat jako *C. phrygia* L. subsp. *phrygia*. Stanovení typu zůstává jako otevřený úkol do budoucna, nejprve bude nutné dohledat a posoudit dochovaný originální materiál.

Pro tetraploidní poddruh je nutné najít nějaké použitelné jméno nebo vytvořit nové. Pokud jde o starší jména, mělo by jít o jména rostlin vytvořené na základě rostlin ze Západních Karpat, kde se jediné (spolu s částí Východních Sudet) tetraploidie vyskytují.

Dvě nová jména publikoval z této oblasti S. Genersich v poměrně málo známém díle *Florae Scepusiensis Elenchus* (GENERSICH 1798): *C. gensichii* GENERS. a *C. carpatica* GENERS. Obě se ale zřejmě vztahují na taxon nebo taxony z rodu *Cyanus* a nemohou tak být použita pro tetraploidní *C. phrygia*. Jméno *Centaurea carpatica* GENERS. se asi vztahuje na taxon uváděný dnes jako *Cyanus triumfettii* subsp. *axillaris* (ČELAK.) GREUTER. Druhé Genersichovo jméno je dosti nejasné, ale může vztahovat k *Cyanus montanus* subsp. *mollis* (WALDST. et KIT.) SOJÁK (k oběma jménům více viz kapitolu 7.4.6.4). Pro definitivní určení, k jakým taxonům tato jména patří, bude ovšem nutné pokusit se najít originální materiál, snad uložený v herbáři W (SLAVÍK 1978).

Další jméno chrp z oblasti Západních Karpat je *C. melanocalathia* BORBÁS ex CZAKÓ, které uvedl ve svém maďarsky psaném článku CZAKÓ (1888a; německá verze CZAKÓ 1888b)²⁶. Celá diagnóza taxonu a údaj o rozšíření zní takto: „Společně s posledně jmenovanou [tj. *C. phrygia* L.], ale mnohem vzácnější. V celku se jí podobá, pouze zákrovní listeny se více překrývají, jejich přívěsky jsou kratší a nejsou nazpět ohnuté, pouze jejich třásně jsou delší a jsou načernale zbarvené stejně jako přívěsky samotné (ne světle hnědé, jako jsou přívěsky přecházejícího druhu), proto má celý zákrov černou barvu. Báze zákrovu, větve a listy méně pavučinaté. Chmýr 4-5krát kratší než nažka.²⁷“ Dále jsou uváděny rozdíly oproti podobným taxonům,

²⁶ Někdy je uveřejnění jména citováno jako „Borbás 1889 Oesterr. Bot. Z. 39: 285“. To je ale omyl. Jednak je tato publikace pozdější než oba články K. Czako z roku 1888 a jednak tento příspěvek ani není míněn jako publikace jména *C. melanocalathia* a nepsal ho Borbás. Jde pouze o přehled nových druhů a lokalit publikovaných v roce 1888 z Rakousko-Uherska, část o Uhrách editoval H. Braun a mimo jiné je zde výtah z článku CZAKÓ (1888b), ve kterém je uvedeno zmiňované jméno *C. melanocalathia*.

CZAKÓ (1888a, b) ve svém článku připsal jméno Borbásovi. Diagnóza druhu ale Borbásovi připsána není a je pravděpodobné, že ji psal Czako sám podle jím nalezených rostlin. V tomto případě je podle nomenklatorických pravidel za autora jména považován Czako a nikoliv Borbás (čl. 46.4 Kódu).

²⁷ Az előbbivel, de itt jóval ritkább. Különbén nagyjából hasonlít hozzá, scakhogy fészekpikkelyei jobban takarják egymást, függelékeik rövidebbek s nem görbülnek hátra, rojtjaik azonban hosszabbak mint amazéi s mint maguk a függelékek is, melyek a rojtokkal együtt feketések, (nem világos barnák, mint amannak a függelékei) miért is ennek az egézn fészke feketés. A fészek alja, a szár az ágakkal, és a levelek, kissé pókhálósak. A bóbíta a kaszatónal 4–5-szörte rövidebb.

V německé verzi: Standort mit der letztgenannten gemein, doch viel seltener. Im Ganzen genommen gleicht sie zwar jener, nur dass die Hüllblätter des Blütenkörbchens einander etwas besser decken, die Anhängsel derselben kürzer und nicht zurückgebogen sind; allein die Franzen sind länger und erscheinen, sowie die Anhängsel selbst,

a to oproti *C. pratensis* (větší úbory a přítomnost chmýru) a *C. nigra* (přítomnost paprskujících květů). Dále pak Czako uvádí, že je ještě třeba srovnat jeho rostlinu s Borbásovou [tj. Borbásem sebranou] chrpou z Marmaroše²⁸, se kterou ji jen po paměti srovnává a jejíž jméno používá. Uvedenému popisu docela dobře odpovídá buď *Centaurea phrygia* subsp. *phrygia* (v tom smyslu, který používám v rámci své disertace) a nebo kříženci *C. phrygia* a *C. jacea*. Některé znaky (např. krátký chmýr nažek, obvyklá hodnota je 3× kratší než nažka) a výskyt společně s *C. phrygia* ukazují spíše na křížence, ale podle popisu samotného nelze rozhodnout.

Jméno *C. melanocalathia* používali pozdější autoři k označení rostlin podobných *C. phrygia*, lišících se tmavějšími přívěsky. HAYEK (1901a) toto jméno uvádí v synonymice *C. phrygia* L. a neuvádí *C. melanocalathia* jako samostatný taxon, pouze v závěru poznámek k tomuto druhu píše (v překladu): „*C. phrygia* L. vykazuje ve stavbě úborů určité rozdíly, jelikož přívěsky zákrovních listenů jsou tu širší, tu o něco užší a listeny [myšleny jejich zelené části] proto tu zcela, tu jen částečně zakrývající. Exempláře s tmavě černými zákrovy, zakrytými listeny a poněkud kratšími přívěsky tvoří *C. melanocalathia* Borb.²⁹“ WAGNER (1910) už uvádí *C. melanocalathia* jako samostatný druh odlišný od *C. phrygia* tmavšími, kratšími a širšími přívěsky zákrovních listenů, toto pojetí se udrželo až do současnosti (z významnějších děl např. DOMIN et al. 1928, PRODAN 1930, PRODAN et NYÁRÁDY 1964, DOSTÁL 1976, 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992). Výskyt je udáván kromě Slovenska také z Ukrajiny (zejména Podkarpatská Rus z doby, kdy byla součástí Uher a později Československa) a Rumunska. Bohužel se zdá, že většina těchto údajů ve skutečnosti patří k diploidní *C. phrygia* (tedy *C. phrygia* subsp. *phrygia* v pojetí přijatém v mojí disertační práci), zatímco údaje o výskytu *C. phrygia* (resp. *C. phrygia* subsp. *phrygia*) u výše citovaných autorů zřejmě alespoň částečně odpovídají tetraploidní *C. phrygia*.

Sběry K. Czako jsou v současnosti uloženy v herbáři BP. Podařilo se mi zde nalézt jednu herbářovou položku, kterou lze celkem s jistotou považovat za originální materiál jména *C. melanocalathia* BORBÁS a lze ji použít jako lektotyp. Jde o položku BP 182623 (viz obr. 7.20), kterou sebral K. Czako v roce 1888 u obce Dolný Smokovec (maďarsky Alsó-Tátrafüred, německy Unterschmecks) na úpatí Vysokých Tater na Slovensku.³⁰ Položka celkem dobře odpovídá popisu *C. melanocalathia*. Rostlina na položce je však s jistotou kříženec mezi *C. jacea* a některým taxonem s trásnitými přívěsky zákrovních listenů, téměř jistě *C. phrygia*. Na účast *C. jacea* ukazují poměrně úzké listy s výraznými bočními laloky

schwärzlich gefärbt, (nicht lichtbraun, wie die Anhängsel der vorhergehenden Spezies,) weshalb das ganze Blütenkörbchen hier eine schwarzbraune Farbe hat.

²⁸ Tehdejší uherská župa Maramaros zahrnovala kromě dnešního pohoří Maramures v Rumunsku i východní polovinu pozdější Podkarpatské Rusi (dnes Ukrajina) a i jako název pohoří se toto označení vztahovalo i na část dnešních ukrajinských Karpat.

²⁹ *C. phrygia* L. zeigt im Bau des Anthodiums insofern Verschiedenheiten, als die Anhängsel der Hüllschuppen bald breiter, bald etwas schmaler sind und die Nägel daher bald ganz, bald nur theilweise verdecken. Exemplare mit tief schwarzen Köpfchen, die Nägel vollkommen verdeckenden und etwas kürzeren Anhängsel bilden die *C. melanocalathia* Borb.

³⁰ Působí neobvykle, že by článek s popisem druhu vyšel ještě ve stejném roce, kdy byla sbírána položka, podle které byl druh zřejmě popsán. V případě *C. melanocalathia* je to však možné. V citovaném článku sice žádné konkrétní časové údaje nejsou, ale z formulace úvodního odstavce se zdá, že článek – vyšlý zřejmě někdy koncem roku – skutečně popisuje nálezy z léta téhož roku.



Obr. 7.20 Navrhovaný lektotyp *Centaurea melanocalathia* CZAKÓ – herbářová položka BP 182623. Celá položka, detail dvou úborů a schedy.

a trásně přívěsků nepravidelně srostlé do skupin, na účast *C. phrygia* potom trásnitý okraj přívěsků a jejich celkový tvar a černohnědá barva.

Jméno *Centaurea melanocalathia* proto nelze použít pro tetraploidní rostliny *C. phrygia*. Typifikace jména *C. melanocalathia* CZAKÓ, 1888 ve smyslu křížence *C. jacea* × *C. phrygia* má ale jiný důsledek pro nomenklaturu. Jde o nejstarší jméno pro tohoto křížence a mělo by podle pravidel používáno namísto dosud obvykle uváděného jména *C. ×austriacoides* WOL., 1892.

Posledním jménem, které v případě *C. elatior* připadá v úvahu, je *Centaurea erdneri* J. WAGNER. Ve své monografii chrp Uher (WAGNER 1910) tímto jménem označoval J. Wagner rostliny, které považoval za intermediární formy (nikoliv přímo za křížence³¹) mezi *C. pseudophrygia* (= dnes *C. elatior*) a *C. austriaca* (= dnes *C. phrygia* s. str.).

Wagnerova taxonomická koncepce rodu *Centaurea* (nejen v sekci *Jacea*, ale i v jiných problematických skupinách, jako je okruh *Colymbada scabiosa*) zahrnovala poměrně úzce vymezené druhy a zároveň velké množství kříženců a přechodných forem. S trochou nadsázky lze říct, že J. Wagner a jeho následovníci

³¹ Rozlišování mezi intermediárními formami („Zwischenformen“) a kříženci se v rodě *Centaurea* koncem 19. a začátkem 20. století objevuje u více autorů. Lze chápat tak, že intermediární formy mají být v tomto případě rostliny, které stojí morfologicky mezi nějakými dvěma taxony, ale nejsou jejich přímí kříženci, tj. existují víceméně nezávisle na těchto taxonech. Ve většině případů šlo asi o morfologicky netypické rostliny, nerozpoznané jiné taxony nebo produkty introgrese. Naopak u kříženců, morfologicky rovněž intermediárních, se předpokládá přímá účast rodičovských taxonů na jejich vzniku. V citovaném díle J. Wagnera je rozdíl vyjádřený i různým zápisem: např. „*C. austriaca* – *C. pseudophrygia*“ pro přechodnou formu, „*C. austriaca* × *C. jacea*“ pro křížence, v některých nejasných případech se dokonce objevuje kombinace obojího, např. „*C. indurata* × *C. pseudophrygia*“.

(zejména I. Prodan a E. G. Nyárády) popsali v sekci *Jacea* křížence „každého druhu s každým“. Mnozí z údajných kříženců zahrnují spíše morfologicky netypické rostliny, které „nepasovaly“ do poměrně úzce vymezených druhů. Karpatské rostliny *C. phrygia* a jejich poměrně hojné křížence s *C. jacea* zařazoval WAGNER (1910) podle jím herbářového materiálu, který jsem měl možnost studovat, nejméně do pěti taxonů. Tyto taxony vytvářejí v podstatě plynulou řadu v tvaru a barvě přívěsků zákrovních listenů, od černých, širokých, krátkých a ven nevyhnutých po hnědé, úzké, dlouhé a ven vyhnuté: *C. nigra*, *C. melanocalathia*, *C. austriaca*, *C. erdneri* a *C. pseudophrygia*. Později (WAGNER 1939) rozpoznal nesprávné určení *C. nigra*, což je západoevropský taxon a rostliny z úpatí Tater původně takto určené byly ve skutečnosti kříženci mezi *C. phrygia* agg. a *C. jacea*. Dále WAGNER (1910) popisuje křížence s *C. jacea* a *C. pannonica* (= *C. jacea* subsp. *angustifolia* v dnešním pojetí) pro každý z taxonů *C. melanocalathia*, *C. austriaca* a *C. pseudophrygia*. Na základě revize herbářového materiálu (Wagnerovy sběry nebo Wagnerem revidované položky jsou kromě herbáře BP zastoupeny i v PR, PRC, BRA a dalších herbářích) lze říci, že velká část Wagnerových určení byla z dnešního pohledu chybná. *Centaurea melanocalathia* ve Wagnerově pojetí zahrnuje zejména křížence mezi *C. phrygia* s. str. a *C. jacea* a část materiálu diploidní *C. phrygia*. Jménem *C. austriaca* označoval J. Wagner hlavně diploidní *C. phrygia*, částečně také tetraploidní *C. phrygia* a dále určitý podíl rostlin z jižního Maďarska a Rumunska, které v současnosti nejsem schopný zhodnotit (z části asi *C. indurata*, ale zřejmě i další taxony). Podobně to platí pro *C. erdneri*, ve které ale výrazně převažuje tetraploidní *C. phrygia*. Jako *C. pseudophrygia* určoval J. Wagner hlavně jedince tetraploidní *C. phrygia* s extrémně dlouhými přívěsky, dále *C. elatior* ze západní Maďarska a lokalit v bývalé Jugoslávii, rostliny z jižních Karpat velmi podobné *C. elatior* (možná skutečně *C. elatior*, je třeba je ještě studovat) a zřejmě i *C. carpatica* (údaje z pohoří Maramureš) a některé rostliny podobné *C. indurata* z Rumunska. Zdá se tedy, že jméno *C. erdneri* J. Wagner je možné pro tetraploidní *C. phrygia* použít. I když do tohoto taxonu Wagner zahrnoval i rostliny jiných taxonů, tvoří tetraploidní *C. phrygia* většinu jeho náplně. Poměrně dobře odpovídá i to, že Wagner tyto rostliny považoval za přechodné formy mezi *C. austriaca* (dnes *C. phrygia* subsp. *phrygia*) a *C. pseudophrygia* (dnes *C. elatior*) – tato charakteristika je totiž poměrně přesná. Tetraploidní *C. phrygia* skutečně morfologicky (zejména tvarem přívěsků zákrovních listenů) leží jakoby „mezi“ těmito taxony. Tetraploidní *C. phrygia* poměrně dobře odpovídá i Wagnerova maďarsky³² psaná diagnóza *C. erdneri*: „Od *C. austriaca* se liší tím, že pouze okrouhlé přívěsky nejhornější řady zákrovních listenů vyčnívají nad obal tvořený delšími, jemnějšími [nebo měkčími] a většinou světlejšími přívěsky vnějších zákrovních listenů. Od *C. pseudophrygia* se odchyluje tím, že přívěsky vnějších a středních zákrovních

³² Wagnerova monografie chrp (WAGNER 1910) je psána maďarsky, pouze u nových druhů a kříženců jsou uvedeny také latinské popisy. *Centaurea erdneri* však není uvedena jako kříženec, ale jako intermediární forma, proto jsou jen maďarsky uvedeny rozdíly k „sousedním“ druhům a ne latinský popis. Jinak je ale s *C. erdneri* evidentně zacházeno jako se samostatným křížencem – je číslován v rámci průběžného číslování, je uveden v seznamu kříženců u jednotlivých druhů v klíči, je uváděn odkaz na jméno E. Erdnera, podle kterého je pojmenován (což Wagner důsledně dělal u všech nových taxonů pojmenovaných po nějaké osobě) a Wagner používal toto jméno samostatně na schedách a revizních lístcích.

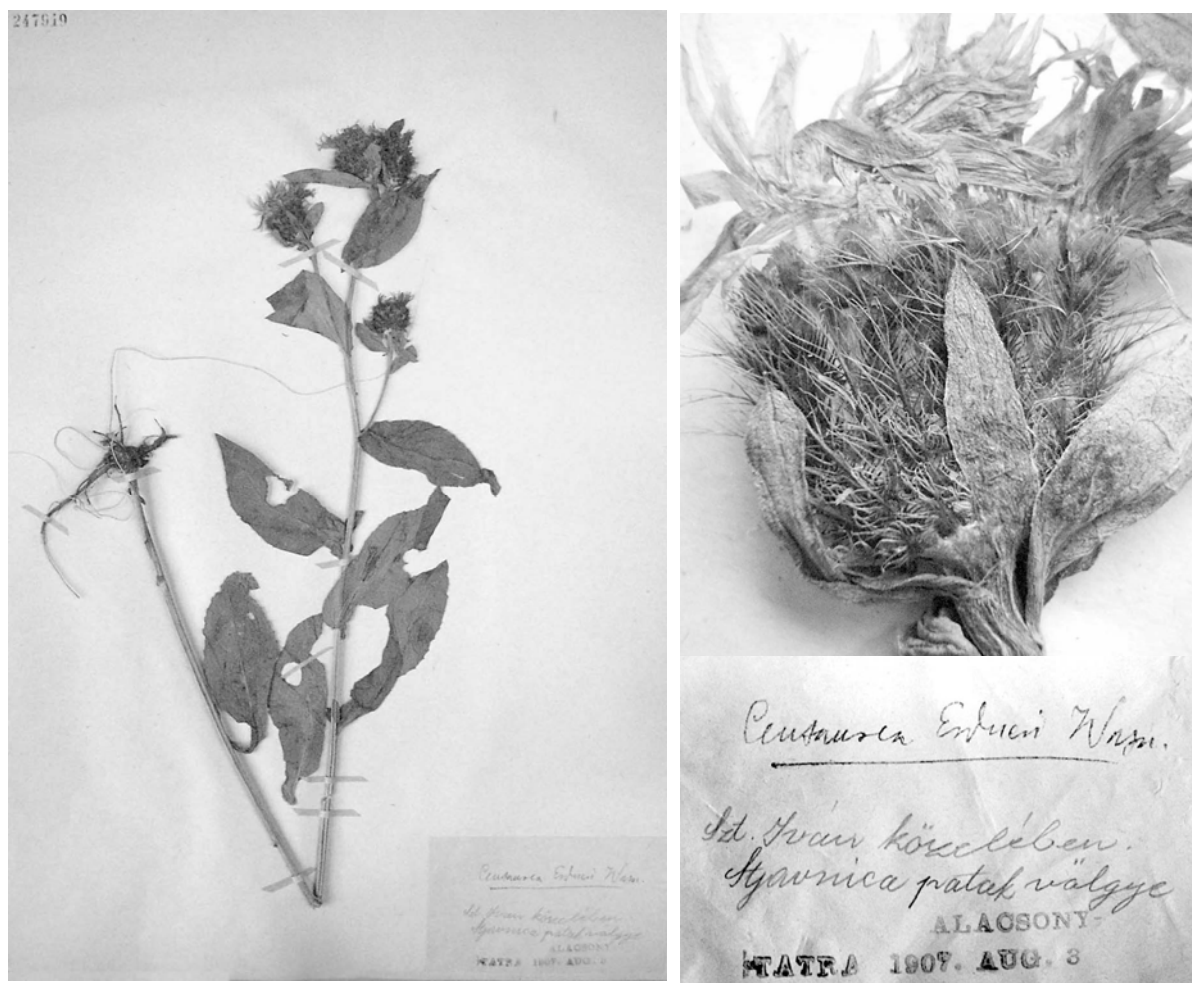
Tabulka 7.11 Syntypy jména *C. erdneri* J. WAGNER uložené v herbáři BP. Uvedeno je vždy číslo položky v tomto herbáři, lokalita tak, jak je napsána na schedě, sběratel, datum sběru a interpretace lokality (dnešní názvy obcí apod.). Položky jsou rozděleny podle taxonů, které rozeznávám na základě této disertační práce.

Číslo	Lokalita	Sběratel	Datum	Poznámka k lokalitě
<i>Centaurea phrygia</i> subsp. <i>erdneri</i> (tetraploidní)				
189865	Com. Liptó: Pribylina. In finibus arvorum	Kupčok	12.8.1909	Liptovská kotlina: Pribylina
247911	Liptó-Pribylina	Kupčok	12.8.1909	Liptovská kotlina: Pribylina
247917	Tátralomnitz közeleben Tárpatak felé	Nyárady	15.9.1907	Vysoké Tatry: Tatranská Lomnica
247919	Szt. Iván közeleben. Styavnica patak völgye. Alacsony-Tátra	Nyárady	3.8.1907	Nízke Tatry: Jánska dolina J od obce Liptovský Ján
247922	Felkaivölgy. Fengörrerdöva	Nyárady	4.9.1907	?, nepodařilo se rozluštit. Zřejmě se ale vztahuje k obci Velká (Felka, dnes část Popradu), resp. k údolí Velického potoka (völgy znamená maďarsky údolí, Felkaivölgy pak tedy „údolí Velké“)
247923	Liptó-Pribylina	Kupčok	12.8.1909	Liptovská kotlina: Pribylina
247925	Kamenicza alja. Liptovvyvárnal	Nyárady	4.8.1907	Nějaká lokalita u Liptovského Hrádku, pravděpodobně na úpatí Nízkých Tater („úpatí Kamenice“)
247927	Styavnica patak völgye Alacsony-Tátra	Nyárady	3.8.1907	Nízke Tatry: Jánska dolina J od obce Liptovský Ján
247928	Feher víz menten. Tátraháza	Nyárady	7.9.1907	Podtatranská kotlina: Podél Kežmarské Biele vody u obce Mlynčeky
247936	Podbanszka közeleben	Nyárady	30.7.1907	Vysoké Tatry: Podbanské
<i>Centaurea phrygia</i> subsp. <i>phrygia</i> (diploidní)				
247921	Borszék	Pálfy	08.1904	Rumunsko: obec Valea Vinului na J úpatí pohoří Rodna
<i>Centaurea phrygia</i> agg. – pravděpodobně netypická <i>C. phrygia</i> subsp. <i>erdneri</i>, ale nelze vyloučit ani že se jedná o velmi netypickou <i>C. stenolepis</i> z nějaké relativně mezofilní lokality (v rámci výskytu tohoto druhu)				
189803	Hung. bor. Com. Abauj-Torna. In montibus supra pagum Štós	Thaisz	16.8.1909	Slovenské Rudohorie, Volovské vrchy: obec Štós
<i>Centaurea stenolepis</i> – netypické rostliny s extrémně širokými přívěsky zákrovních listenů				
189844	Hung. bor. Com. Abauj-Torna. In monte Szarvashegy, supra pagum Falucska	Thaisz	15.9.1905	Slovenský kras: Jelení vrch nad obcí Hačava
247918	In silvis circa Áj (com. Abauj)	Lengyel	5.8.1905	Slovenský kras: obec Háj
<i>Centaurea phrygia</i> agg. – některý z balkánských taxonů, při současném stavu znalostí blíže neurčitelný				
247915	Vidra	Wagner	07.1903	Rumunsko: pohoří Bihor: obec Vidra

listenů jsou kratší, přívěsky vnitřních zákrovních listenů jsou viditelné a spodní části trásnitých přívěsků jsou o něco širší.“³³

V herbáři BP jsem našel 15 herbářových položek, které s jistotou patří do původního materiálu jména *C. erdneri* J. WAGNER a jde tedy o syntypy tohoto jména (viz tab. 7.11). Zároveň je zřejmé, že zřejmě existovaly (nebo i jinde existují) i další syntypy, jednak doklady k dalším lokalitám uvedeným v protologu, které se mi nepodařilo v BP najít, a jednak duplikáty uvedených položek v dalších herbářích (z uvedených sběratelů nejméně J. Wagner, S. Kupčok a E. G. Nyárady obvykle sbírali větší množství rostlin, někdy i desítky z jedné lokality).

³³ A *C. austriaca*-tól abban különbözik, hogy csak a legfelső pikkelysor kerekded hártýái látszanak ki a külső pikkelyfüggelékektől alkotott, aránylag hosszabb, finomabb és többnyire szökébb hajzatból. A *C. pseudophrygia*-tól eltér abban, hogy a külső és középső pikkelyfüggelékei rövidebbek, a tipusnál fedett belső hártýák itt jól szembetűnőek, vége a tollas függelék alapja kissé kiszélesedő.



Obr. 7.21 Navrhovaný lektotyp jména *Centaurea erdneri* J. WAGNER, herbářová položka BP 247919 – celá položka a detail jednoho zákrovu a schedy

I na těchto položkách je vidět, že Wagner pod uvedené jméno zahrnoval různé taxony, ale zejména tetraploidní *C. phrygia*. Je tedy podle všeho zcela oprávněné typifikovat jméno *C. erdneri* J. WAGNER v tomto smyslu. Z uvedených 15 herbářových položek je jako lektotyp jména nejvhodnější položka BP 247919 (viz obr. 7.21). Na této položce je jedna dobře zachovalá rostlina, která bezpochyby patří k tetraploidní *C. phrygia*. Zároveň dobře odpovídá diagnóze druhu, je sebrána na lokalitě a sběratelem uváděným v protologu (E. G. Nyárady; jméno není na schedě uvedeno, ale rukopis i provedení schedy se shodují s jinými Nyáradyho sběry z té doby). Určení na schedě „*Centaurea erdneri* Wagn.“ je podle rukopisu jednoznačně psáno přímo J. Wagnerem, takže je jisté, že autor ten tuto položku viděl. Podle protologu měl Wagner k dispozici Nyáradyho sběry z Liptova ve svém soukromém herbáři, který byl později uložen v BP (STAFLEU et COWAN 1998). Tomu odpovídá i číslování položek v herbáři BP – i další Nyáradyho sběry *C. erdneri* jsou dnes v BP uloženy pod podobnými čísly (jdou skoro za sebou), takže je pravděpodobné, že se do herbáře dostaly všechny najednou jako součást jedné kolekce.

Výsledky morfometrických analýz ukazují, že nejvhodnější je odlišovat diploidní a tetraploidní populace *C. phrygia* s. str. jako samostatné poddruhy. Jméno *C. erdneri* J. WAGNER však bylo publikováno pouze v úrovni druhu a nikdy nebylo

do úrovně druhu nakombinováno, takže příslušnou kombinaci, tj. *Centaurea phrygia* subsp. *erdneri* (J. WAGNER) KOUTECKÝ, bude nutné validně publikovat.

Jinou možností by bylo popsat tento taxon znovu pod novým jménem, protože v ranku poddruhu není žádné platně publikované jméno (resp. epiteton) k dispozici. Myslím si ale, že než přidávat další nové jméno do již tak rozsáhlého souboru jmen v sekci *Jacea*, je vhodnější využít již existujícího jména, které se pro daný taxon hodí a které zároveň téměř nebylo používáno, takže jeho použití nezpůsobí žádné zmatky při srovnání se starší literaturou.

7.4.6.3 *Centaurea pseudophrygia* a *C. elatior*

Pro ve střední Evropě nejrozšířenější rostliny z okruhu *C. phrygia* agg. se obvykle používají jména *C. pseudophrygia* C. A. MEYER (správná citace autora je ale C. A. MEYER ex RUPRECHT; viz níže) a *C. elatior* (GAUDIN) HAYEK, přičemž druhé je obvykle považováno za synonymum prvního. Je však možné, že tato jména se vztahují na dva samostatné (byť morfologicky podobné) taxony a pak je oprávněné používat obě – první pro východoevropský taxon, druhé pro středoevropský (viz kapitolu 7.1.4).

Jméno *C. elatior* (GAUDIN) HAYEK, 1901 založené na *C. phrygia* [var.] a *elatior* GAUDIN, 1829 navrhnul HAYEK (1901a, b) jako náhradu jména *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT, 1845 se zdůvodněním, že Gaudinovo jméno je starší. Podle současných nomenklatorických pravidel však nemá žádné jméno prioritu mimo svůj rank (čl. 11.2 Kódu) a pro tuto změnu tedy není žádný důvod. Pokud se ale středoevropské a východoevropské rostliny *C. pseudophrygia* s. l. považují za odlišné taxony, zůstává jméno *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT (tak, jak je tradičně vykládáno) pro východoevropské rostliny a jméno *C. elatior* (GAUDIN) HAYEK se pro středoevropské může použít (čl. 52.3 Kódu).

Samotné jméno *Centaurea pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT je ale problematické a zdá se, že může již tak složitou nomenklaturu chrp parukářek ještě více zkomplikovat. Obvykle je citováno jako „*Centaurea pseudophrygia* C. A. MEYER in RUPRECHT Beit. Pflanzenk. Russ. Reich. 4: 82, 1842“, někdy je udáván rok 1845. Ruprechtova práce ve čtvrtém svazku Beitrage zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches skutečně existuje, jmenuje se „In historiam stirpium florum Petropolitanae diatribae“ a vyšla roku 1845. Nicméně žádný popis *C. pseudophrygia* v ní není a jméno „*Centaurea pseudophrygia* C. A. MEYER“ je zde na straně 82 pouze zmíněno v textu o *C. phrygia* L., jako by už existovalo dříve. Vzhledem k tomu, že jde zřejmě o první uveřejnění jména a že role C. A. Meyera při jeho vzniku je zcela nejasná, mělo by asi správně být uváděno jako *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT. Někdy se jako místo publikace jména *C. pseudophrygia* uvádí pozdější článek C. A. Meyera (MEYER 1848). To ale není správné, článek pouze odkazuje na starší práci Ruprechtovu (RUPRECHT 1845) a žádný popis druhu v něm rovněž není.

Ve zmiňované práci RUPRECHT (1845) se jméno *C. pseudophrygia* objevuje v textu o *C. phrygia* v diskusi o významu jména *C. phrygia* L. Jméno *C. pseudophrygia* je zde myšleno jako označení pro středoevropské rostliny, které jako *C. phrygia* označovali Willdenow a W. D. J. Koch, ale které jsou odlišné od severoevropské *C. phrygia* (tj. *C. phrygia* L. s. str. v dnešním pojetí). Je otázka, jestli je jméno *C. pseudophrygia* v uvedené práci publikováno platně. Pro posouzení tohoto problému bude nutné důkladnější studium a přesný překlad celého textu

psaného poměrně květnatou a těžko srozumitelnou latinou. Pokud je jméno *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT, 1845 platně publikované, je evidentně zamýšlené ve smyslu *C. phrygia* WILLD., 1803, non L. a bylo by asi nutné vybrat jeho typ z materiálu, který měl k dispozici Willdenow. Pak by toto jméno příslušelo středoevropským rostlinám označovaným také jako *C. elatior*, zatímco pro podobné jihoruské rostliny tradičně považované za *C. pseudophrygia* by bylo třeba najít jméno jiné. V případě, že jméno *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT, 1845 platně publikováno nebylo, bylo by třeba najít nějakou mladší práci, kde byly poprvé splněny všechny podmínky pro platnou publikaci. Pravděpodobně by šlo o práci jiných ruských autorů a jméno by se pak asi vztahovalo na rostliny z jižní poloviny Ruska, jak se tradičně uvádí. Tomu by odpovídal i údaj, bohužel asi ne správný, který je uvedený ve Flóře SSSR (ČEREPANOV 1963) a občas později citovaný. Uvádí se, že taxon *C. pseudophrygia* byl popsán z okolí města Saratov a typ je uložen v Leningradě (dnešním Petrohradě, herbář LE). Vzhledem k tomu, že i Flóra SSSR uvádí jako místo publikace jména *C. pseudophrygia* práci RUPRECHT (1845), není ale vůbec jasné, z čeho údaj o typu pochází, v citované Ruprechtově práci nic takového není.

7.4.6.4 *Centaurea carpatica*

Centaurea carpatica (PORCIUS) PORCIUS byla popsána z rumunského pohoří Rodna nejprve pod jménem *Centaurea plumosa* [var.] β *carpatica* PORCIUS. Pod jménem *C. plumosa* rozuměl PORCIUS (1878) taxon dnes nazývaný *C. nervosa* WILLD., kterému se *C. carpatica* poněkud podobá zubatými a širokými listy, mohutnými úbory a také výskytem nad hranicí lesa (většina taxonů sekce *Jacea* roste spíše na druhotných loukách v nižších polohách). Později (PORCIUS 1885) uvedl taxon na druhové úrovni³⁴ a toto pojetí je všeobecně akceptováno.

Pro nomenklaturu taxonu *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS, 1885 je ale důležité jméno *Centaurea carpatica* GENERS., 1798. Toto jméno je totiž podle všeho platně publikované a je starší než jméno *C. carpatica* (PORCIUS) PORCIUS, které je jeho mladším homonymem a je proto ve smyslu Kódu botanické nomenklatury (MCNEILL et al. 2007) neoprávněné (čl. 53.1) a nemělo by být používáno.

Samuel Genersich uvedl ve svém díle *Florae Scepusiensis Elenchus* (GENERSICH 1798) dvě nová jména v rodě *Centaurea*: *C. carpatica* GENERS. a *C. gensichii* GENERS. Toto dílo je ale málo známé, takže bylo větší částí pozdějších autorů opomenuto a obě jména, přestože mohou mít pro nomenklaturu chrp velký význam, upadla v zapomnění. GENERSICH (1798) uvádí v rodě *Centaurea* na straně 65 následující druhy (číslo před jménem je průběžné číslování druhů v celém díle): 816. *Centaurea cyanus*, 817. *C. jacea*, 818. *C. phrygia*, 819. *C. scabiosa*, 820. *C. nigra*, 821. *C. paniculata*, 822. *C. montana*, 823. *C. gensichii*, 824. *C. carpatica*. Ke každému druhu uvádí stručně rozšíření ve studované oblasti. Závěr celého díla (strany 75 a 76) tvoří kapitola s popisy nebo diagnózami nových

³⁴ Jméno *C. carpatica* (PORCIUS) PORCIUS, 1885 lze považovat za kombinaci založenou na *C. plumosa* β *carpatica* PORCIUS, 1878, ačkoliv v publikaci, kde bylo uveřejněno (PORCIUS 1885), není na tento basionym žádný přímý odkaz. Jde však o dodatky (Additamenta et corrigenda ad Enumerationem ...) k dřívějšímu dílu, takže je zřetelné, že publikace na sebe navazují a lze předpokládat, že použitím stejného epitetu i naprosto stejné diagnózy se autor odkazuje na dříve publikované jméno. Protože je ke jménu *C. carpatica* (PORCIUS) PORCIUS, 1885 přidána i krátká diagnóza, byly by splněny podmínky i pro uveřejnění nového jména, jak v tomto případě vyžaduje článek 33.3 Kódu, a kombinace je tedy považována za platně uveřejněnou.

druhů („Characteres plantarum specierum novarum“). Zde na str. 76 jsou uvedeny diagnózy obou nových druhů v rodě *Centaurea*. Diagnóza *Centaurea carpatica* GENERS. je uvedena jako první z nich a zní v překladu v současné morfologické terminologii takto: „824. *Centaurea*: přívěsky zákrovních listenů třásnité, listy kopinaté, lodyžní listy plstnaté, krátce sbíhavé po lodyze; (nejvíce se podobá *Centaurea montana*, které má ale přívěsky zákrovních listenů zubaté, na vrcholu suchomázdřité; ona [*C. carpatica*] má přívěsky s dlouhými třásněmi)“³⁵. Z této diagnózy je jasné, že jméno *C. carpatica* GENERS. se vztahuje na některý taxon chrp z rodu *Cyanus*, kam je dnes řazen v diagnóze zmíněný druh *Centaurea montana* L. [tj. *Cyanus montanus* (L.) HILL], kterému má být *C. carpatica* GENERS. podobná. WAGNER (1910) zařadil *C. carpatica* GENERS. do synonymiky druhu *Centaurea axillaris* WILLD. (tj. *Cyanus triumfettii* subsp. *axillaris*) a je pravděpodobné, že toto přiřazení může být správné – tento taxon v oblasti zpracovávané Genersichem skutečně roste, nebyl Genersichem uveden pod jiným jménem a odpovídají mu morfologické údaje uvedené u *C. carpatica* GENERS. (zejména dlouhé třásně přívěsků ve srovnání s *C. montanus*) i udané rozšíření „na výslunných místech na vrcholech Karpat“ („in apricis sumorum jugum Carpathi“). Pro úplnou jistotu ale bude nezbytné pokusit se najít typová materiál tohoto jména, který je možná uložen ve Vídni v herbáři W (SLAVÍK 1978).

Druhé Genersichovo jméno, *Centaurea genersichii* GENERS., je mnohem méně jasné. Diagnóza tohoto taxonu je velmi stručná (nejstručnější ze všech nových druhů, které GENERSICH 1798 uvádí): „823. *Centaurea*: přívěsky zákrovních listenů zubaté, listy čárkovitě kopinaté, drsné, lodyhy jednoduché“³⁶. Je zařazena až za diagnózu *Centaurea carpatica* GENERS., přestože v hlavní části je pořadí druhů opačné. Je proto možné, že byla myšlena jako „rostlina podobná předešlé, ale odlišná v následujících znacích:...“. Rozšíření je udáno: „na výslunných místech Karpat roztroušené“ („in apricis Carpathi, alibique passim“). Přiřazení jména *C. carpatica* k nějakému dnešnímu taxonu pouze na základě uvedené diagnózy je prakticky nemožné, ale nelze vyloučit, že jde o *Cyanus montanus* subsp. *mollis* (odpovídají tomu udané zubaté přívěsky zákrovních listenů i nevětvené, tj. jednoúborné lodyhy). V tomto případě je ale revize typu jména zcela nezbytná.

Obě Genersichova jména mohou mít velký vliv na nomenklaturu několika taxonů chrp. Jak již bylo řečeno, jde zejména o *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS, 1885 – toto jméno je mladším homonymem jména *Centaurea carpatica* GENERS., 1798 a je tak podle současných nomenklatorických pravidel neoprávněně (čl. 53.1 Kódu). Bohužel je to zároveň jméno, které je pro daný taxon všeobecně akceptováno. Naopak jméno, které by ho podle pravidel mělo nahradit – *Centaurea rodnensis* SIMONK., 1886³⁷ – nebylo od své publikace v žádném významnějším díle použito a upadlo v zapomenutí. Jméno *Centaurea carpatica* GENERS. pravděpodobně patří k taxonu známému v současnosti jako *Cyanus triumfettii* (ALL.) Á. LÖVE et D. LÖVE subsp. *axillaris*. Zdá se, že v případě tohoto taxonu by nemělo mít na

³⁵ 824. *Centaurea*: calycum squamis ciliatis, foliis lanceolatis, cauleque tomentosus subdecurrentibus; (magnam habet similitudinem cum *Centaurea montana*, sed in hac squamae calycinae sunt serratae, apice sphacelatae; in illa squamae longis ciliis instructae)

³⁶ 823. *Centaurea*: calycis squamis serratis, foliis lineari-lanceolatis asperis, caule simplicis.

³⁷ SIMONKAI (1886) použil v hlavním textu svého Enumeratia také jméno *C. carpatica* PORCIUS (str. 348). Teprve v dodatcích (str. 620) uvedl nové jméno *Centaurea rodnensis* jako náhradu za *C. carpatica* PORCIUS právě proto, že existuje starší jméno *C. carpatica* GENERS.

nomenklaturu žádný vliv, protože je mladší než druhové jméno *Centaurea triumfettii* ALL., 1773 a zřejmě by nemělo vliv ani pokud by byl tento poddruh považován za samostatný druh (zdá se, že v tomto případě by mělo být správné jméno založené na *Jacea graminifolia* LAM., 1779; viz databázi Euro+Med Plant base, <http://www.emplantbase.org/>).

Naopak jméno *Centaurea gensersichii* GENERS., 1798 by problémy způsobit mohlo, pokud jde skutečně o taxon známý dnes jako *Cyanus montanus* subsp. *mollis* (WALDST. et KIT.) SOJÁK. Pokud je totiž skupiny *Cyanus montanus* agg. pojata jako soubor samostatných druhů (a nikoliv poddruhů druhu *C. montanus*), bylo by jméno *Centaurea gensersichii* GENERS. nejstarší v ranku druhu a jeho epiteton by mělo být používáno pro kombinace i v jiných rodech, tedy i v rodě *Cyanus* (čl. 11.4 Kódu). Takové kombinace ovšem nikdy nebyly publikovány.

Za těchto okolností se zdá, že nejlepším řešením pro stabilitu nomenklatury by byla konzervace jména *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS, 1885 a zamítnutí obou výše Genersichových jmen, *Centaurea carpatica* GENERS., 1798 a *Centaurea gensersichii* GENERS., 1798 (podle čl. 14 a 56 Kódu).

7.4.6.5 *Centaurea pratensis* a *C. decipiens* ve smyslu střeoevropských autorů

Taxon dnes nazývaný *C. oxylepis* (WIMM. et GRAB.) HAYEK byl českými botaniky tradičně označován jako *C. pratensis* THUILL. nebo *C. jacea* subsp. *pratensis* (THUILL.) ČELAK. a toto jméno bylo občas (např. na herbářových schedách) používáno až do poloviny 20. století souběžně s jménem *C. oxylepis*. Použití jména *C. pratensis* THUILL. pro *C. oxylepis* je dalším příkladem mylné interpretace jména a jeho značně rozšířeného používání pro jiný taxon, než ke kterému patří. Taxon *C. pratensis* THUILL. byl popsán z Francie (THUILLIER 1799), kde *C. oxylepis* neroste, a ve skutečnosti jde o nějaké rostliny ze skupiny *C. nigra* agg. nebo snad o křížence mezi *C. nigra* a *C. jacea*. Pro určitou podobnost (zejména víceméně trojúhelníkovitý tvar a třásnitost okraje přívěsků středních zákrovních listenů) si ale jméno *C. pratensis* vyložili střeoevropští botanici, kteří rostliny z Francie pravděpodobně neznali, ve smyslu střeoevropské *C. oxylepis* a mylně ho takto používali.

Stejným případem je pak použití jména *C. decipiens* THUILL., 1799 ve střední Evropě pro křížence mezi *C. oxylepis* a *C. jacea*. I v tomto případě jde o taxon popsáný z Francie, který asi patří do okruhu *C. nigra* agg. nebo ke křížencům mezi *C. nigra* agg. a *C. jacea* agg. a nemá se střeoevropskými rostlinami nic společného.

Podobně to platí také pro v Rakousku a Maďarsku rozšířenou *C. macroptilon* a její křížence s *C. jacea* – jde o rostliny velmi podobně *C. oxylepis* a jejím křížencům s *C. jacea* i zde se lze setkat s podobně nesprávným použitím jmen *C. pratensis* THUILL. a *C. decipiens* THUILL.

8. Ostatní taxony sekce *Jacea*

V této kapitole jsou stručně nastíněny hlavní taxonomické problémy v ostatních druhových skupinách v rámci sekce *Jacea* ve střední Evropě kromě *Centaurea jacea* agg. a *C. phrygia* agg. U některých taxonů je uvedeno i rozšíření v části střední Evropy studované v této disertaci. Jde o taxony, které se zde vyskytují pouze okrajově, buď vzácně na hranicích svých areálů nebo jako zavlekané. Pro vyřešení jejich problematiky bude proto nutné prostudovat materiál z hlavní části jejich areálu a věnovat se i dalším taxonům tam rostoucím, se kterými jsou zaměňované, se kterými se kříží, apod. To je ovšem časově náročný úkol, který nebylo možné stihnout během několika let zpracovávání disertační práce. Cílem této kapitoly a do jisté míry i následující kapitoly o křížencích je proto zejména shrnout v současnosti známé problémy, případně podat první velmi předběžné výsledky jejich studia.

8.1 *Centaurea macroptilon* a *C. oxylepis*

Centaurea macroptilon BORBÁS tvoří spolu s *C. oxylepis* (WIMM. et GRAB.) HAYEK dvojici podobných taxonů, které stojí morfologicky jakoby mezi *C. jacea* agg. a *C. phrygia* agg. (obr. 8.1). Někdy jsou dokonce *C. macroptilon* a *C. oxylepis* považovány za poddruhy jednoho druhu a uváděny pod jmény *C. macroptilon* subsp. *macroptilon* a *C. macroptilon* subsp. *oxylepis* (např. DOSTÁL 1976, SOÓ 1970; v rodě *Jacea* analogicky DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992). Jak již bylo diskutováno v kapitole 5.1, někteří jiní autoři je oba řadí jako poddruhy k *Centaurea jacea* L. Rozlišovací znaky mezi *Centaurea macroptilon* a *C. oxylepis* se týkají velikosti zákrovů a přívěsků zákrovních listenů (DOSTÁL 1976, 1989). *Centaurea macroptilon* má mít zákrovy menší, o rozměrech 15×12 mm, a přívěsky pouze do 5 mm dlouhé a poměrně úzké, takže nezakrývají pod sebou ležící zelené části zákrovních listenů vnitřních řad. Naproti tomu *C. oxylepis* má mít zákrovy větší, o rozměrech 16–17×12–14 mm, a přívěsky zákrovních listenů 6–8 mm dlouhé, zcela zakrývající zákrovní listeny ležící pod nimi. Oba taxony by měly být rozruzněny i geograficky, podle některých údajů se jejich areály vůbec nepřekrývají (starší monografie jako HAYEK 1901a, 1918, WAGNER 1910, z novějších mapy MEUSEL et JÄGER 1992 a flóra Maďarska, SOÓ 1970). Taxon *Centaurea macroptilon* s. str. byl popsán ze SZ části někdejší uherské župy Vás (dnes v Rakousku, okolí měst Pinkafeld, Oberwart a Lockenhaus) (BORBÁS 1887). Podle současné literatury (viz výše, dále ještě databáze Euro+Med PlantBase <http://www.emplantbase.org/>) má být vázán na východní Alpy a část Balkánu a přilehlá území (západní Maďarsko, jih a jihovýchod Rakouska, východ Itálie, Slovinsko, západní Chorvatsko, Bosna a Hercegovina, Černá Hora). Naproti tomu taxon *C. oxylepis*, který byl popsán bez konkrétní lokality z polského Slezska (WIMMER & GRABOWSKI 1829), se vyskytuje



Obr. 8.1 *Centaurea oxylepis*

v Česku s centrem v severovýchodní části, v Karpatech na Slovensku a v navazující části Polska a v severním Maďarsku (viz kapitolu 7.4.5.6), udáván je i výskyt z Rumunska, i když v tomto případě není jasné, jestli jde skutečně o tento taxon.

Poněkud odlišné rozšíření obou taxonů uvádí DOSTÁL (1989), resp. DOSTÁL et ČERVENKA (1992): taxon *Centaurea oxylepis* by se v Karpatech měl vyskytovat pouze v severozápadní části na Moravě a severozápadním Slovensku a taxon *C. macroptilon* by měl dosahovat od jihu až na jižní a východní Slovensko na jižní úpatí Karpat. Tyto údaje jsou však zřejmě mylné. Jsou v rozporu jak s výše citovanou literaturou a zároveň i s mými vlastními pozorováními. Populace morfologicky shodné s *C. oxylepis* v Dostálově pojetí dosahují jistě mnohem více na jih (např. do Štiavnických vrchů a Cerové vrchoviny) i na východ (víceméně souvisle až po Levočské vrchy a východní Slovenské Rudohoří, jednotlivé výskyty až na nejvýchodnějším Slovensku v Bukovských vrších).

Na nejj jižnějším Slovensku (např. Cerová vrchovina, okolí Kováčovských kopců, podle herbářových dokladů i na mnoha dalších místech v Ipeľsko-Rimavské brázdě) rostou vedle víceméně typické *C. oxylepis* také populace, které se znakově blíží *C. macroptilon*, tak jak je popisována v literatuře. Mají kratší a užší přívěsky zákrovních listenů než je u *C. oxylepis* obvyklé, ale asi jde pouze o populace *C. oxylepis* na hranici její variability. Rostliny tohoto vzhledu lze totiž nalézt i v jiných oblastech, kde roste pouze *C. oxylepis*, obvykle ale pouze jako jednotlivé exempláře v populacích považovaných za typickou *C. oxylepis* (tj. s delšími a širšími přívěsky). Zastoupení rostlin s drobnými přívěsky roste podle mých zkušeností na suchých lokalitách a také s průměrnou teplotou oblasti, v teplejších oblastech jsou takové rostliny častější, příkladem je jižní a střední Morava. To dobře odpovídá situaci na jižním Slovensku (suchá a teplá oblast). Vzhled podobný udávanému vzhledu *C. macroptilon* tak může být do určité míry dán podmínkami prostředí.

Příklad jihoslovenských a jihomoravských rostlin ukazuje, že samotné oddělování obou taxonů je problematické a vyžaduje další studium – je založeno na jediném kvantitativním znaku, kterým je velikost přívěsků (resp. dvou znacích – délka a šířka – které jsou ale do určité míry korelované) a také lze očekávat, že analogicky ostatním taxonům jsou rozměry udávané v literatuře nepřesné a s podceněným rozsahem variability (např. viz kapitolu 7.4.4). Bylo by proto vhodné získat morfometrické údaje z několika populací z oblasti, kde se má podle literatury vyskytovat pouze *C. macroptilon* a porovnat tyto populace s již známými populacemi *C. oxylepis* z Karpat, severovýchodní Moravy a východních Čech. Nelze zatím ani vyloučit možnost, že udávané morfologické rozdíly ve skutečnosti neexistují a že se jedná o taxon jediný.

Stejně tak nezodpovězenou zůstává otázka původu *C. oxylepis* a *C. macroptilon*. Morfologicky stojí oba taxony jakoby mezi okruhy *C. jacea* agg. a *C. phrygia* agg. a vzhledem ke známé časté hybridizaci v sekci *Jacea* se logicky nabízí hypotéza o jejich hybridním původu. Zcela jinou hypotézu nabízí ARÈNES (1957), který uvažoval o příbuznosti *C. oxylepis* a skupiny *C. nigra* agg., což je spíše méně pravděpodobné, ale nelze to zcela vyloučit – tvar přívěsků skutečně připomíná některé „úzkopřívěskové“ taxony z okruhu *C. nigra* agg. Pro řešení těchto problémů se bude v budoucnu nutné zabývat genetickou variabilitou populací obou taxonů a pokusit se odhalit fylogenetické vztahy taxonů v rámci sekce *Jacea* pomocí některé z tzv. molekulárních metod.

8.2 *Centaurea nigrescens* agg.

Příbuzenský okruh *Centaurea nigrescens* agg. zahrnuje chrpy s přívěsky zákrovních listenů malými, do 5 mm dlouhými, nezakrývajícími pod nimi ležící zelené části zákrovních listenů vnitřních řad, v obryse trojúhelníkovitými nebo kosočtverečnými s velmi krátkými bočními trásněmi (obr. 8.2). Barva přívěsků bývá černá, méně často tmavě hnědá. Centrum rozšíření tohoto okruhu leží v jižní Evropě.



Obr. 8.2 Zákrov *Centaurea nigrescens* s. str. (foceno z herbářové položky, před vylišováním je zákrov kulovitý nebo krátce válcovitý, většinou stejně dlouhý nebo delší než široký).

Celkem je v rámci *C. nigrescens* agg. udáváno až sedm taxonů, hodnocených buď jako poddruhy jednoho široce pojatého druhu *C. nigrescens* WILLD. (většina literatury, z novější např. ADLER et al. 1994, ROTHMALER 1994, WAGENITZ 1987, FISCHER et al. 2005 a internetová databáze Euro+Med PlantBase <http://www.emplantbase.org/>) nebo jsou rozlišovány tři druhy, jeden s pěti poddruhy: *C. transalpina* SCHLEICHER ex DC., *C. carniolica* HOST a *Centaurea nigrescens* WILLD., v rámci kterého je rozlišováno 5 poddruhů (DOSTÁL 1976, PIGNATTI 1982, MEUSEL et JÄGER 1992). Do střední Evropy dosahují pouze tři z těchto sedmi taxonů, a to *C. nigrescens* s. str. (= *C. nigrescens* subsp. *nigrescens*), *C. transalpina* [= *C. n.* subsp. *transalpina* NYMAN] a *C. carniolica* (= *C. n.* subsp. *vochinensis* (RCHB.) NYMAN). Ostatní taxony z tohoto okruhu mají malé areály v jižní Evropě, dva z nich v Itálii v Apeninách, [*C. nigrescens* subsp. *neapolitana* (BOISS.) DOSTÁL a *C. n.* subsp. *pinnatifida* (FIORI) DOSTÁL], jeden v Itálii a Francii v jižních Alpách (*C. nigrescens* subsp. *ramosa* GUGLER) a jeden na hadcích u města Žepče v Bosně a Hercegovině [*C. nigrescens* subsp. *smolinensis* (HAYEK) DOSTÁL].

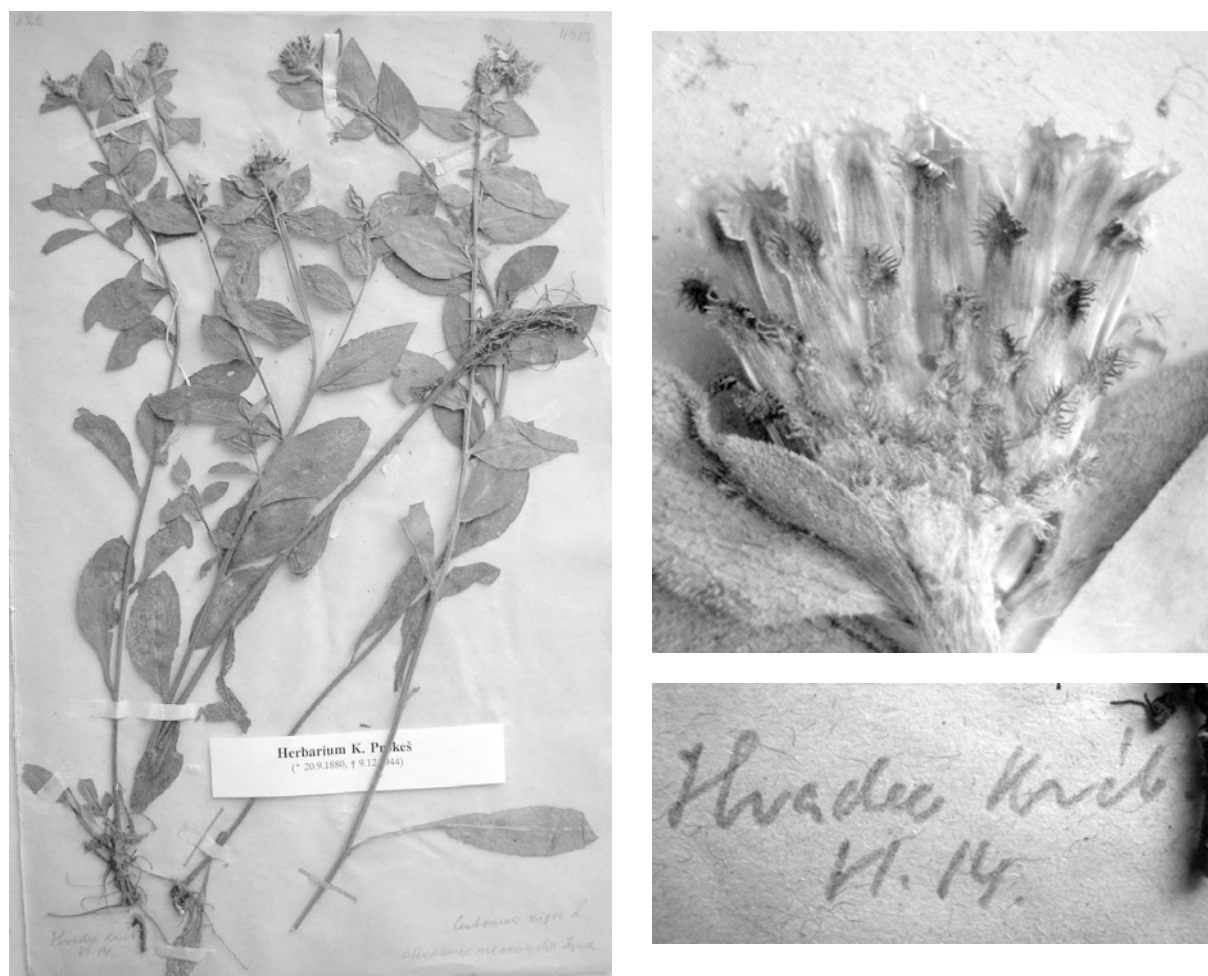
Okruh *Centaurea nigrescens* agg. obsahuje diploidní i tetraploidní taxony – většina literatury udává pouze tetraploidy, ale pro *C. carniolica* byl publikován i diploidní chromozómový počet (DOBES et VITEK 2000). U některých taxonů není ale chromozómový počet znám a celkově je údajů málo, takže není tedy úplně jasný vztah mezi morfologickou a karyologickou variabilitou. Celkově je nutná taxonomická revize této skupiny, zejména v jižní Evropě, kde se vyskytuje většina popsaných taxonů.

V následujících odstavcích jsou shrnuty údaje o rozšíření tří taxonů dosahujících do střední Evropy.

Centaurea nigrescens s. str. má hlavní rozšíření na východním okraji Alp s nejsevernějšími původními lokalitami v okolí Vídně (FISCHER et al. 2005, MEUSEL et JÄGER 1992). Je však zavlékána i severněji. Vyskytuje se v Česku i na Slovensku, MEUSEL et JÄGER (1992) udávají lokality také z Německa, jednu až na pobřeží Baltského moře. Zavlékání do Česka i na Slovensko lze hodnotit jako vzácné a většinou jen přechodné, ale jistě k němu dochází opakovaně. V minulosti doložených lokalit je okolo 30 (viz přílohu 3), z dalších je doložen pouze kříženec s *C. jacea*, ale je možné, že zde *C. nigrescens* s. str. rostla také (kříženec je však

zřejmě plodný a může proto být zavlékán i samostatně). Druh a jeho kříženci s *C. jacea* se vyskytují jak na sekundárních stanovištích (okraje cest, staré sady apod.), tak na polopřirozených lokalitách (např. sušší louky). Chrpy jsou vytrvalé a poměrně dlouhověké rostliny, takže lze předpokládat, že *C. nigrescens* s. str. může na vhodných lokalitách (zejména polopřirozená neruderální stanoviště) přetrvávat i delší dobu, podobně jako další zavlékáný taxon, *C. nigra*, viz níže. Dokonce se v sekundárním areálu může křížít s domácími druhy chrp, z Česka a Slovenska byli s jistotou prokázáni kříženci s *C. jacea*, *C. oxylepis* a trojný kříženec těchto tří druhů.

Centaurea carniolica má hlavní část areálu v jihovýchodních Alpách a jejich předhůří (Itálie, Rakousko – zde až k Vídni), zasahuje do Slovinska, Chorvatska a do západního a jižního Maďarska (MEUSEL et JÄGER 1992, FISCHER et al. 2005). SOÓ (1970) udává původní výskyty také v severomaďarských pohořích Sátorhegy a Bükk. Ojedinělý výskyt je udáván i z Rumunska (PRODAN et NYÁRÁDY 1964), podle novější rumunské literatury je ale tento údaj nedoložený herbářovou položkou a může jít o chybné určení (CIOCĂRLAN 2000). Z území Česka a Slovenska nebyl tento druh nikdy udáván. Zdá se ale, že byl v minulosti nejméně jednou zavlečen. V herbáři PRC jsou uloženy dvě položky (duplikáty jednoho sběru) od Hradce Králové, která patří k tomuto taxonu (obr. 8.3). Na obou položkách je stejná stručná lokalizace „Hradec Král.“ a datum „VI. 14“ (snad červen 1914), sběratel není uveden, ale snad by jím mohl být K. Prokeš, z jehož herbáře položky pocházejí. Rostliny na položkách jsou nápadné velmi širokými listy a zároveň velmi malými přívěšky zákrovních



Obr. 8.3 Položka *C. carniolica* od Hradce Králové v herbáři PRC (celá položka, detail úboru a lokalizace).

listenů, což jsou dva hlavní znaky *C. carniolica*. Někdy (např. Flora Europaea, DOSTÁL 1976) je jako znak udávána také poloobjímavá báze lodyžních listů, kterou rostliny na zmiňovaných položkách nemají. Tento znak ale asi není úplně spolehlivý – neplatí bez výjimek ani u jiných druhů, pro které je tradičně udáván (např. *C. elatior*) a zároveň může být variabilní v závislosti na podmínkách prostředí (zejména jestli jde o rostlinu první generace nebo rostlinu vyrostlou po pokosení). Vzhledem k tomu, že k zavlečení jiných taxonů ze sekce *Jacea* určitě dochází, je dosti pravděpodobné, že k zavlečení *C. carniolica* skutečně mohlo dojít a také že může být znovu nalezena někdy v budoucnu.

Třetí druh ze skupiny *C. nigrescens* agg. nalezený i v severní části střední Evropy je *Centaurea transalpina*. Původní areál má v jižních Alpách (Rakousko, Itálie, Švýcarsko, Francie), adventivní výskyty jsou udávány i z Německa, nejsevernější až v okolí Magdeburgu (MEUSEL et JÄGER 1992). I tento taxon, nápadný v rámci *C. nigrescens* agg. relativně velkými přívěsky zákrovních listenů, byl jednou zavlečen do Česka – téměř jistě mu odpovídá jedna položka od Orlíku nad Vltavou uložená v herbáři PRC (viz obr. 8.4). Na schedě je uvedena pouze lokalizace „Vorlík“ a razítko „Herbarium K. Domin“. Pravděpodobně se skutečně jedná o sběr K. Domina z konce 19. století (J. Hadinec, in verb.) – v této době okolí Orlíka nad Vltavou opakovaně navštívil a publikoval odtud floristické údaje (např. DOMIN 1902).



Obr. 8.4 Detail jednoho zákrovu z položky *Centaurea transalpina* sbírané K. Dominem u Orlíka nad Vltavou.

8.3 *Centaurea nigra* agg.

Skupina *Centaurea nigra* agg. má centrum rozšíření v západní Evropě. V pojetí Flora Europaea (DOSTÁL 1976) zahrnuje dva druhy, jeden s pěti a jeden se třemi poddruhy. Z těchto osmi taxonů pět roste pouze v jižní Francii a na Iberském poloostrově, tři jsou udávány i ze střední Evropy: (a) *C. debeauxii* subsp. *thuillieri* DOSTÁL, (b) *C. d.* subsp. *nemoralis* (JORDAN) DOSTÁL a (c) *C. nigra* L. subsp. *nigra*. Toto taxonomické pojetí je velmi netradiční, obvykle se tyto taxony označují jako (a) *C. pratensis* THUILL.³⁸ nebo *C. thuillieri* J. DUVIGN. et LAMBION, (b) *C. nigra* subsp. *nemoralis* (JORD.) GREMLI nebo *C. nemoralis* JORD. a (c) *C. nigra* L. subsp. *nigra* nebo *C. nigra* L. s. str. přičemž první se považuje za přechodné typy/křížence mezi *C. jacea* agg. a *C. nigra* agg.

Areál *C. nigra* agg. jako celku je výrazně atlantský. *C. nigra* agg. roste v severní části Iberského poloostrova (jižněji pouze lokální endemické taxony), ve Francii a Británii a na sever až do jihozápadního Norska, dále v Belgii a Holandsku, v západní části Německa a ve Švýcarsku, dále na východ zasahují ojedinělými lokalitami podél Baltského moře do Polska a přes Pobaltí až do jižního

³⁸ Toto jméno je podle současných pravidel neoprávněné, protože je mladším homonymem jména *C. pratensis* (LAM.) SALISB. Zejména ve starší literatuře je ale hojně používáno.

Finska, jednotlivé lokality jsou mapovány z Čech (Podkrušnohoří, Šluknovský výběžek), jihovýchodního Polska (zhruba okolí města Legnica) a Rakouska (1 lokalita v okolí Vídně) a Itálie (MEUSEL et JÄGER 1992). Výskyt v Norsku je ale zřejmě sekundární a pochází asi z několika nezávislých zavlečení z Německa v druhé polovině 18. století (JØRGENSEN 2001). Dále MEUSEL et JÄGER (1992) uvádějí výskyt *C. nigra* subsp. *aterrima* v Bosně. To je ale problematický taxon, který není uveden ve Flora Europaea. Byl popsán z jediné lokality (HAYEK 1901a) a podle obrázku v původní publikaci se zdá, že jde o nějakého křížence mezi *C. jacea* a některým dalším taxonem sekce (nemusí to ani být nic ze skupiny *C. nigra* agg. a nebo se může jednat o zavlečení).

Okruh *Centaurea nigra* agg. se vyznačuje poměrně velkými, víceméně kulovitými zákrovy s velkými hnědými až černými přívěsky zákrovních listenů, které jsou v obrysu vejčité nebo široce trojúhelníkovité nebo oválné a na okraji pravidelně hřebenitě hustě trásnitě s velmi dlouhými (až do 3 mm) trásněmi, na konci přívěsku stojí jednoduchá tráseň kratší než postranní trásně (obrázek 8.5). Na rozdíl od *C. phrygia* agg. jsou přívěsky přímé nebo vzácněji krátce obloukovitě nazpět od zákrovu ohnuté, ale nezúžené do nitovitého po bocích trásnitého výběžku. Dalším výrazným znakem některých taxonů ze skupiny *C. nigra* agg. je absence okrajových paprskujících květů.



Obr. 8.5 Úbor *Centaurea nigra* L. (herbářová položka, ve skutečnosti je zákrov kulovitý).

Jak již bylo zmíněno v kapitole 3.3, je v západní Evropě častá hybridizace mezi zástupci okruhů *Centaurea nigra* agg. a *C. jacea* agg. Ta vytváří obrovskou variabilitu v hlavních znacích (délka chmýru, tvar a barva přívěsků zákrovních listenů, přítomnost paprskujících květů). Ve snaze proměnlivé typy nějak pojmenovat popisovali někteří autoři v západní Evropě velké množství vesměs ne úplně jasných taxonů, např. VAN SOEST (1947) a ARÈNES (1957). Opačným extrémem je přístup (např. VANDERHOEVEN et al. 2002), kdy jsou zástupci *C. jacea* agg., *C. nigra* agg. a všichni kříženci shrnováni do jednoho velmi široce pojatého druhu *Centaurea jacea* L. s třemi poddruhy: (1) *Centaurea jacea* L. subsp. *jacea* zahrnujícího rostliny s celistvými přívěsky, nažkami bez chmýru a paprskujícími květy, (2) *C. jacea* subsp. *nigra* (L.) BONNIER et LAYENS pro rostliny s tmavými, hřebenitě dělenými, na špičce trochu nazpět ohnutými přívěsky, nažkami s výrazným chmýrem a bez paprskujících květů (3) *C. jacea* subsp. *pratensis* (W.D.J.KOCH) ČELAK.³⁹ pro různé přechodné typy.

³⁹ Takto je jméno uvedeno v citované publikaci VANDERHOEVEN et al. (2002). To je ale zřejmě nesprávné, ČELAKOVSKÝ (1871) jednoznačně odkazoval na jméno *Centaurea pratensis* THUILL., 1799. Toto jméno je samo o sobě problematické, používané v různých smyslech a navíc je podle Kódu botanické nomenklatury neoprávněné, protože existuje starší jméno *Centaurea pratensis* (LAM.) SALISB., 1796. Správná citace Čelakovského jména je *C. jacea* subsp. *pratensis* ČELAK., 1871.

Tabulka 8.1. Rozlišovací znaky mezi poddruhy *Centaurea nigra*.

subsp. <i>nigra</i>	subsp. <i>nemoralis</i>
listy kopinaté, na okraji zubaté až mělce laločnaté lodyhy pod úbory ztlustlé	listy úzce kopinaté, celokrajné nebo zubaté lodyhy pod úbory tenké, neztlustlé
zákrovy víceméně kulovité, 15-20 mm v Ø	zákrovy vejcovité, vyšší než široké, 10-14 mm v Ø
přívěsky zákrovních listenů zcela zakrývají zelené části listenů	přívěsky zákrovních listenů jen částečně zakrývají zelené části listenů
přívěsky tmavě hnědé až černé	přívěsky světle hnědé až hnědé
přívěsky na špičce od zákrovu krátce vyhnuté nedělená část přívěsků vejčitá	přívěsky víceméně přímé nedělená část přívěsků trojúhelníkovitá nebo kopinatá
boční třásně přívěsků stejně dlouhé jako je průměr nedělené části nebo jen o málo delší	boční třásně přívěsků výrazně (až 3x) delší než je průměr nedělené části
chmýr vyvinutý, asi 0,5 mm (–1mm) dlouhý	chmýr chybí nebo jen velmi krátký

Ze střední Evropy jsou ze skupiny *Centaurea nigra* agg. obvykle uváděny dva taxony, nejčastěji na úrovni poddruhu (WAGENITZ 1987, ROTHMALER 1994, LANGE 1996, OCHSMANN 1998): *C. nigra* L. subsp. *nigra* (= *C. nigra* L. s. str.) a *C. nigra* subsp. *nemoralis* (JORD.) GREMLI (= *C. nemoralis* JORD.). Zdá se, že na východní okraj areálu *C. nigra* agg. zasahuje pouze subsp. *nemoralis*, zatímco subsp. *nigra* je rozšířena pouze do západní poloviny Německa a dál na východ nezasahuje (WAGENITZ 1987); s tímto souhlasí i údaje podrobnější údaje pro některé části Německa, které uvádějí pouze subsp. *nemoralis*: LANGE (1996) pro Bádensko-Württembersko, SCHÖNFELDER et BRESINSKY (1990) pro Bavorsko. Rozlišovací znaky podle výše citované literatury shrnuje tabulka 8.1. Některé z těchto znaků ale úplně neodpovídají poměrům udávaným ze západní Evropy, například MARSDEN-JONES et TURRIL (1954) uvádějí, že chmýr je vyvinut i u subsp. *nemoralis* a jeho absence je projevem introgrese *Centaurea jacea*.

Poměrně často se ale vyskytují populace, ve kterých se uvedené znaky různým způsobem kombinují a nelze je jednoznačně přiřadit k některému z poddruhů. V některých územích takové populace převládají a rozlišování poddruhů je v podstatě nemožné (např. Británie, OCKENDON et al. 1969, ELKINGTON et MIDDLEFELL 1972).

U obou taxonů jsou udávány dva cytotypy, diploidní s 22 chromozómy a tetraploidní s 44 chromozómy (LÖVE et LÖVE 1961, GARDOU 1972, WAGENITZ 1987, HARDY et al. 2000a, VANDERHOEVEN et al. 2002; v posledních dvou pracích jsou údaje jen pro *C. nigra* agg. jako celek). Vztah mezi počtem chromozómů a morfologickou variabilitou ale v podstatě nikdy nebyl kriticky studován a není tedy jasné, jestli lze cytotypy morfologicky rozlišit (nepočítaje studie Belgických autorů, HARDY et al. 2000a, VANDERHOEVEN et al. 2002, ve kterých ale není rozlišováno mezi *C. jacea* *C. nigra* a proto jsou jejich morfologické údaje prakticky nepoužitelné).

V Česku, resp. bývalém Československu, je uváděn výskyt jak *Centaurea nigra* subsp. *nigra*, tak *C. n.* subsp. *nemoralis* (DOSTÁL 1976, 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992). Celkem je od poloviny 19. století doloženo asi 20 lokalit *C. nigra* (včetně lokalit, odkud byli doloženi pouze kříženci s *C. jacea*). Studium herbářového materiálu ukázalo, že udávané poddruhy *C. nigra* nelze u nás spolehlivě rozlišit. Doložené rostliny vykazují obvykle různou kombinaci znaků obou taxonů a nelze je jednoznačně přiřadit k jednomu nebo druhému (ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004). Situaci navíc komplikuje jednak hybridizace (introgrese) s *C. jacea*, která morfologii rostlin výrazně ovlivňuje, a jednak fakt, že rostliny *C. nigra* agg. z Česka jsou vesměs zavlečené neznámého geografického původu.

Původní výskyt *C. nigra* v Česku (pak by se mělo jednat asi o subsp. *nemoralis*) je možný pouze v oblastech s nejvýrazněji oceanickým klimatem (okolí Chebu a Karlových Varů a v severních Čechách Šluknovsko a Žitavská kotlina, ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004), i když i zde je původnost sporná – např. německé atlasy rozšíření mapují sousedící výskyty v Německu jako synantropní (BENKERT et al. 1996, HARDTKE et IHL 2000) a jako adventivní uvádí výskyt obou poddruhů *C. nigra* i databáze Euro+Med PlantBase (<http://www.emplantbase.org/>). Ostatní české lokality jsou jistě sekundární. *Centaurea nigra* je vytrvalá poměrně mohutná a tedy konkurenčně dosti silná rostlina, což jí asi umožňuje na lokalitách, na kterých se uchytí, přetrvávat dlouhou dobu.

Druh *C. nigra* byl kdysi uváděn i z Slovenska z úpatí Vysokých Tater (WAGNER 1910), ale sám autor tohoto údaje ho později (WAGNER 1939) označil za omyl, jednalo se o křížence mezi *C. jacea* a některým taxonem ze skupiny *C. phrygia* agg.

Z poslední doby (DOSTÁL 1989, DOSTÁL et ČERVENKA 1992) je z České republiky udáván jako řídce zavlékaný ještě jeden taxon ze skupiny *C. nigra* agg., a to *C. debeauxii* GR. et GODR. [pod jménem *Jacea nemoralis* subsp. *debeauxii* (GR. et GODR.) DOSTÁL]. Bohužel nejsou uvedeny konkrétní lokality, které by bylo možné ověřit, a nepodařilo se vypátrat ani herbářové doklady (ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004). Uvedený taxon je původní v jihozápadní Francii a severním Španělsku (DOSTÁL 1976), takže jeho zavlečení k nám je poměrně nepravděpodobné. To spolu s absencí konkrétních dokladů naznačuje, že může jít o omyl vzniklý chybným určením rostlin patřících k některému ze dvou poddruhů *C. nigra* nebo jejich kříženců s *C. jacea*, kteří jsou na lokalitách *C. nigra* dosti hojní.

Celá skupina *C. nigra* agg. vyžaduje taxonomickou revizi v centru svého západoevropského areálu, zejména zhodnocení morfologické variability založené na rozsáhleším souboru jedinců i populací z různých částí areálu. Důležité bude také prozkoumat vztah morfologické variability a počtu chromozómů (lze očekávat situaci analogickou *C. phrygia* agg. s určitou morfologickou diferenciací cytotypů) a roli hybridizace v pozorované morfologické variabilitě. Bez toho je téměř nemožné hodnotit naše rostliny, vesměs zavlékané neznámo odkud a tedy postrádající alespoň nějakou geografickou vazbu. Důležitá bude i revize nomenklatury, protože některá jména jsou používána různými autory ve velmi různém smyslu.

Dále bude nutné zabývat se ve skupině *C. nigra* agg. morfologickou plasticitou. Některé uváděné rozlišovací znaky mezi nejrozšířenějšími taxony *Centaurea nigra* subsp. *nigra* a subsp. *nemoralis* nápadně připomínají znaky používané tradičně pro odlišení *C. jacea* subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia* – šířka listů, tenké vs. ztlustlé větve, tvar úborů, barva přívěsků (viz kapitolu 5.4.2). Ve skupině *C. jacea* agg. je přitom zřetelné, že tyto znaky jsou do značné míry ovlivněny podmínkami prostředí (hlavně vlhkost, oslunění stanoviště a vliv kosení a podobných zásahů). Je pravděpodobné, že podobná situace je také ve skupině *C. nigra* agg. Určité „ekologické rozdíly“ mezi oběma taxony jsou v literatuře popsány, např. MARSDEN-JONES et TURRILL (1954) uvádí, že v Británii je subsp. *nigra* vázána na kyselé půdy a vyskytuje se i v chladnějších územích a kvete o něco dříve, zatímco subsp. *nemoralis* je nejčastější na vápnatých půdách a vyskytuje se zejména v teplejší jižní části země a kvete o něco později. Nelze vyloučit, že ve skutečnosti nejde o ekologickou diferenciaci, ale naopak o projev

morfologické plasticity (sušší a výhřevnějších půdy, které na vápnatých substrátech vznikají, způsobují, že rostliny mají užší listy, menší úbory, tenčí větve a kvetou později - stejné zákonitosti totiž platí pro *Centaurea jacea*, resp. její teplomilnou subsp. *angustifolia*). MARSDEN-JONES et TURRILL (1954) uvádí i fotografie herbářových položek, které vybrali jako lektotypy jmen *C. nigra* L. a *C. nemoralis* JORD. Zdá se, že i zde lze najít situaci analogickou skupině *C. jacea* agg. – lektotyp širokolisté a „velkoúborové“ *C. nigra* L. je jednoznačně rostlina vyrostlá po pokosení (velmi dlouhé a velmi řídce olistěné větve, dlouhá internodia na hlavní lodyze, hodně široké listy – přesně stejně vypadají po pokosení vyrostlé rostliny *C. jacea*), zatímco obě rostliny na vybraném lektotypu *C. nemoralis* jsou zřejmě rostliny nekosené (husté olistění lodyhy i větví, velmi úzké listy). Vzhledem k různému geografickému původu a udávaným rozdílům ve znacích na zákrovech je pravděpodobné, že skutečně jde o rostliny dvou různých taxonů, ale nápadný rozdíl ve vzhledu je vlivem kosení určitě posílen (opět analogicky *C. jacea* – jako subsp. *jacea* jsou českými botaniky tradičně určovány skoro všechny pokosené rostliny, a to i z teplých oblastí, kde by měla růst hlavně subsp. *angustifolia*, zatímco jako „typická“ subsp. *angustifolia* jsou určovány hlavně rostliny nepokosené).

9. Kříženci

Jak už bylo v práci mnohokrát zmíněno, je hybridizace v sekci *Jacea* velice častá, a to zejména mezi taxony se stejným počtem chromozómů. Tato kapitola přináší přehled všech kříženců zaznamenaných při studiu stredoevropských taxonů *C. sect. Jacea* a dále kříženců udávaných v literatuře nebo v území očekávaných, i když ve studovaném materiálu nezaznamenaných. U každého křížence je uveden jeho morfologický popis (resp. odlišnosti od rodičovských taxonů) a poznámky k rozšíření a nomenklatuře. Kříženci jsou řazeni abecedně podle jmen rodičovských taxonů, přičemž rodič v abecedě jako první je řazen na prvním místě.

Většina kříženců doložených ze střední Evropy má některý z taxonů *C. jacea* agg. jako jednoho z rodičů. To je způsobeno jednak širokým areálem *C. jacea* (setkává se s mnoha taxony), ale také snadnou poznatelností těchto kříženců. Celá skupina *C. jacea* agg. má specifický tvar přívěsků zákrovních listenů, značně odlišný od ostatních zástupců sekce *Jacea*. Přívěsky *C. jacea* agg. jsou okrouhlé a celokrajné, zatímco ostatní taxony sekce mají přívěsky na okraji pravidelně trásnité a často mnohem užší a jiného tvaru (vejčité nebo trojúhelníkovité nebo kopinaté nebo až čárkovité). Kříženci, kteří jsou u chrp intermediární mezi rodiči, pak mají přívěsky s nápadně nepravidelně trásnitým okrajem (trásně svými spodními částmi srůstají do skupin, zejména v spodní části přívěsku; viz obrázek 9.1).

V případě ve střední Evropě nejčastějšího druhu z *C. jacea* agg., *Centaurea jacea* L., se křížení zřetelně účastní oba její poddruhy, jak subsp. *jacea*, tak subsp. *angustifolia*. Obvykle ale není možné u jednotlivých rostlin rozlišit, který taxon z těchto dvou taxonů se křížení účastnil. Morfologické rozdíly mezi nimi jsou malé a navíc v případě poddruhů *C. jacea* existují i intermediární formy, které se křížení s dalšími taxony sekce také mohou účastnit. V případě kříženců jsou tyto malé rozdíly často překryty znaky druhého rodičovského druhu a vzhled kříženců ovlivňuje i morfologická plasticita. Vždy je tak nutné brát v úvahu charakter celé populace, což obvykle nelze v případě herbářových sběrů.

***Centaurea carniolica* × *C. jacea* (*C. ×pernhofferi* HAYEK)**

Tento kříženec je ze střední Evropy udáván jednou z Maďarska z okolí města Sajólád (severní Maďarsko, jihovýchodně od města Miskolc). Další lokality jsou udávány pouze z Balkánu (Slovinsko, Chorvatsko). Celkově bude tento kříženec asi vzácný, protože *C. jacea* je ve střední Evropě tetraploidní, zatímco *C. carniolica* je diploidní (DOBES et VITEK 2000) a taxony různých ploidií se v rámci *Centaurea sect. Jacea* kříží vzácně.



Obr. 9.1 Tvar přívěsku středního zákrovního listenu křížence mezi *Centaurea jacea* a *C. oxylepis* (kříženci *C. jacea* a ostatních taxonů vypadají podobně)

Centaurea carpatica* × *C. jacea

Tento kříženec je velice vzácný, přestože oba rodičovské druhy jsou tetraploidní a tudíž by se měly teoreticky snadno křížit. Rodičovské druhy se ale v přírodě setkávají jen vzácně kvůli značně odlišným ekologickým nárokům – *C. jacea* je rostlina nižších poloh, zatímco *C. carpatica* roste ve vysokých horách nad hranicí lesa. Během studia herbářového materiálu byly nalezeny pouze dvě položky z lokality *C. carpatica* v rumunském pohoří Rodna, které téměř jistě patří k tomuto kříženci. První z nich je:⁴⁰ „Transsilvania. Distr. Bistr. Năsăud. In monte Crăciunel supra balneas Valea Vinului. Alt. cca 900-1300 m solo schist.; 22.7.1923; Nyárády; BP“, určená původně jako *C. jacea* × *C. pseudophrygia*. Jde o položku z území, odkud byl druh *Centaurea carpatica* popsán. Sběr pochází z relativně nižší nadmořské výšky, ve které skutečně lze předpokládat setkávání obou rodičů. Rostlina na položce je velmi mohutná (podobně jako *C. carpatica*), má eliptické listy (jako *C. carpatica*) s 1–2 páry výrazných bočních laloků (jako *C. jacea*), zákrovy jsou kulovité a přívěsky středních zákrovních listenů jsou tvarově intermediární mezi rodiči: jsou hnědé (s tmavší bází), nedělená část má tvar rovnostranného trojúhelníku a vybíhá v poměrně dlouhou šídlovitou špičku ohnutou nazpět od zákrovu, boční trásně nepravidelně srůstají do skupin (viz obrázek 9.2). Druhá položka s křížencem *C. carpatica* × *C. jacea* je položka uložená v herbáři W



Obr. 9.2 Herbářová položka křížence *C. carpatica* × *C. jacea*

pod číslem 1925–5730. Jde o součást exsikátové sbírky Flora Romaniae exsiccata, číslo 492. Pod tímto číslem byla vydána *C. carpatica* ze stejné lokality jako v předešlém případě („Transsilvania, distr. Bistrița-Năsăud. In declivibus montis Crăciunel, supra balneas Valea Vinului. Alt. cca 1200–1300 m s. m. (Locus classicus); 22.8.1923; Nyárády“). Ostatní položky uvedeného exsikátu, které jsem měl možnost vidět, jsou skutečně *C. carpatica*, ale tato jedna je jistě kříženec – má poměrně úzké listy (užší než je u *C. carpatica* obvyklé, asi 4–5krát delší než široké) a přívěsky zákrovních listenů s charakteristicky srostlými bočními trásněmi. Kříženec byl v tamní populaci *C. carpatica* zřejmě vzácně zastoupen a při sběru velkého množství rostlin *C. carpatica* pro exsikát byl sebrán spolu s ní a následně přehlédnut.

⁴⁰ Údaje na schedě jsou v této kapitole citovány tak, jak je uvedeno v úvodu k Příloze 3.

O celkové vzácnosti křížence *C. carpatica* × *C. jacea* svědčí to, že byly ve všech studovaných herbářích nalezeny pouze uvedené dva doklady. Tento kříženec také nikdy nebyl popsán, a to ani maďarskými a rumunskými autory (Wagner, Prodan, Nyárády), kteří jinak popsali vzájemné křížence mezi většinou taxonů *Centaurea* sect. *Jacea*.

Centaurea carpatica* × *C. phrygia* subsp. *erdneri

Tento kříženec nebyl ve studovaném materiálu s jistotou identifikován a nebyl asi ani nikdy v minulosti udáván. Vzhledem k tomu, že oba taxony jsou tetraploidní, mohou se asi křížit. Rostou sice na odlišných stanovištích (horské bezlesí nad hranicí lesa, resp. druhotné louky v nižších polohách pod hranicí lesa), ale je možné, že na některých lokalitách se mohou setkat nebo růst nedaleko od sebe. Nejpravděpodobněji by to mohlo být na nejnižše položených lokalitách *C. carpatica* v blízkosti hranice lesa. Rostliny by zřejmě byly intermediární mezi rodiči, ale pravděpodobně by od nich byly těžko rozeznatelné. Snad by k tomuto kříženci by mohly patřit některé rostliny ze dvou studovaných populací *C. carpatica* (populace *krh* a *rep*), leží blízko hranice lesa a v jejichž blízkosti se *C. phrygia* subsp. *erdneri* vyskytuje. Jednotlivé rostliny v těchto populacích mají kratší a užší přívěsky než je u *C. carpatica* obvyklé a je možné, že jde o křížence, protože *C. phrygia* subsp. *erdneri* má přívěsky v průměru ještě kratší a užší. Vzhledem k variabilitě *C. carpatica* a značné morfologické podobnosti *C. carpatica* a *C. phrygia* subsp. *erdneri* ale nelze s jistotou rozhodnout, jestli se v tomto případě skutečně jedná o křížence nebo pouze o rostliny „čisté“ *C. carpatica* na okraji rozmezí variability tohoto taxonu.

***Centaurea elatior* × *C. jacea* (*Centaurea* × *similata* HAUSSKN.)**

Dosti vzácný kříženec podobný celkovým habitem *C. elatior*, ale s přívěsky středních zákrovních listenů s nepravidelně srostlými bočními trásněmi. Někdy jsou přívěsky také širší a trojúhelníkovité a jen krátce obloukovitě nazpět ohnuté, poněkud podobné přívěskům *C. oxylepis*. Ve studovaném materiálu byl zjištěn pouze třikrát, na Šumavě (několik jedinců v populaci *C. elatior* sbírané pro morfometrickou analýzu, označené *czle*, viz přílohu 2), v Krušných horách u města Jirkov (v sousedství lokality pro morfometrickou analýzu označené *bol*) a na rozhraní Krušných hor a Labských pískovců u obce Tisá. V Krušných horách na lokalitě *bol* dochází zřejmě i ke zpětnému křížení s *C. jacea*, viz kapitolu 11.

***Centaurea elatior* × *C. phrygia* s. str. (*Centaurea* × *erdneri* auct.)**

Za křížence těchto dvou druhů jsou někdy považovány rostliny *C. elatior* s relativně krátkými přívěsky středních zákrovních listenů. U těchto rostlin pak přívěsky vnitřních zákrovních listenů částečně nebo i zcela vyčnívají nad „paruku“ tvořenou přívěsky středních zákrovních listenů, což je podle literatury znak *C. phrygia* s. str. (u *C. elatior* by měly být zcela zakryté). Právě takové rostliny byly popsány jako přechodný typ *C. phrygia* subsp. *interdescens* GUGLER (*C. phrygia* s. str. i *C. elatior* byly tímto autorem pojímány na úrovni poddruhu *C. phrygia*). Ve skutečnosti ale nejde o křížence, ale o „čistou“ *C. elatior*, u které je uvedený znak zastoupen častěji, než se v literatuře uvádí. Rostliny s alespoň částečně vyčnívajícími přívěsky vnitřních zákrovních listenů se vyskytují ve většině populací *C. elatior*, v mých

morfometrických analýzách byly přívěsky vnitřních zárovních listenů hodnoceny jako vyniklé celkem u 23% studovaných jedinců tohoto druhu.

Dále byl údajný přechodný typ mezi *C. elatior* a *C. phrygia* popsán maďarským botanikem Jánosem Wagnerem pod jménem *Centaurea erdneri* J. WAGNER. O tomto jméně již bylo pojednáno v kapitole 7.4.6.2 – ve skutečnosti patří k tetraploidním rostlinám *C. phrygia*. Ty jsou sice morfologicky v jistém smyslu skutečně jakoby mezi *C. elatior* a diploidní *C. phrygia* subsp. *phrygia* (což je „typická“ *C. phrygia* autorů té doby), ale jde o zcela samostatný taxon, který téměř jistě nevznikl hybridizací uvedených dvou druhů. Tímto jménem byly někdy v minulosti označovány i další rostliny „netypického“ vzhledu, které se jejich sběratelům nedařilo určit, ale ani ony asi nejsou kříženci *C. elatior* a *C. phrygia*.

Přesto všechno tento kříženec možná existuje. Mohl by vznikat na místech, kde se stýkají areály obou taxonů, což jsou jednak severní hranice Česka (Krušné hory, možná Lužické hory a okolí, Orlické hory) a jednak zřejmě Jižní Karpaty (i když tam rostoucí rostliny vyžadují celkovou revizi). Z oblasti Krušných hor existují nejméně dva herbářové doklady rostlin, které jsou morfologicky intermediární mezi *C. elatior* a diploidní *C. phrygia* subsp. *phrygia* a které by mohly představovat jejich křížence (Nový Liboucheč: louka severně od osady, 1.9.1996, Ondráček, CHOM; Okraj obce Liboucheč, 13.7.1984, Uhlířová, BRNM). Na druhou stranu nelze vyloučit, že jde pouze o rostliny *C. elatior* na okraji rozmezí variability. Morfologické rozdíly mezi oběma druhy jsou tak malé, že spolehlivé rozlišení případných intermediárních kříženců od ne zcela typických rostlin rodičovských druhů je prakticky nemožné, zvláště pokud je k dispozici jediná rostlina na herbářové položce a ne celá populace. Navíc je pravděpodobné, že pokud opravdu ke křížení dochází, může docházet i ke zpětnému křížení a tvorbě hybridních rojů a introgresi s plynulým znakovým přechodem od jednoho rodiče ke druhému.

Další náznaky, že ke křížení těchto dvou druhů skutečně dochází, poskytuje materiál z Orlických hor. Populace *C. elatior* z této oblasti, které jsem studoval pomocí morfometrické analýzy (zejména *ole2*, v menší míře i *ole1*), nebyly zcela typické a v některých znacích se blížily *C. phrygia* s. str. (viz kapitolu 7.4.2). Populace *ole1* byla studována také pomocí izozymů a v zastoupení jednotlivých alel se od zbytku studovaných populací *C. elatior* dosti odlišovala (viz kapitolu 10). Je pravděpodobné, že tyto rozdíly jsou produktem hybridizace mezi *C. elatior* a *C. phrygia* s. str. Na české straně Orlických hor sice *C. phrygia* s. str. neroste, ale vyskytuje se na polské straně. Obě zmiňované „netypické“ populace *C. elatior* rostou v blízkosti státní hranice v místě, kde hlavní hřeben Orlických hor vytváří hluboké sedlo a kde si lze přestavit kontakt mezi populacemi na české a polské straně hřebene. Je tedy možné, že v této oblasti dochází k introgresi *C. phrygia* s. str. do *C. elatior* za vzniku celkově intermediárních populací, podobně jako asi vznikají populace přechodného charakteru v případě *C. elatior* a *C. stenolepis* nebo *C. oxylepis* a *C. phrygia* subsp. *erdneri* (podrobněji viz kapitolu 10).

***Centaurea elatior* × *C. stenolepis* (*Centaurea* × *castriferrei* BORBÁS et WAISB.)**

Jde o jeden z typů tzv. přechodných populací, které byly zjištěny při morfometrické analýze *C. phrygia* agg. Zřejmě jde o produkt někdejší hybridizace a introgrese, i když v současnosti se oba druhy na společném nebo blízkých lokalitách nevyskytují. Vyskytují se na kontaktech areálů obou druhů, a to v Čechách

na mnoha lokalitách po obvodu Polabí (zejména okraj Českého Středohoří, Podkrkonoší, Podhůří Orlických hor a Železné hory), na okraji Českomoravské vrchoviny (Dačicko a podél údolí Dyje až ke Znojmu, a to včetně Rakouska) a v Rakousku na východním úpatí Alp. Více viz kapitoly 7 a 10.

***Centaurea jacea* × *C. macroptilon* (*Centaurea* × *preissmannii* HAYEK)**

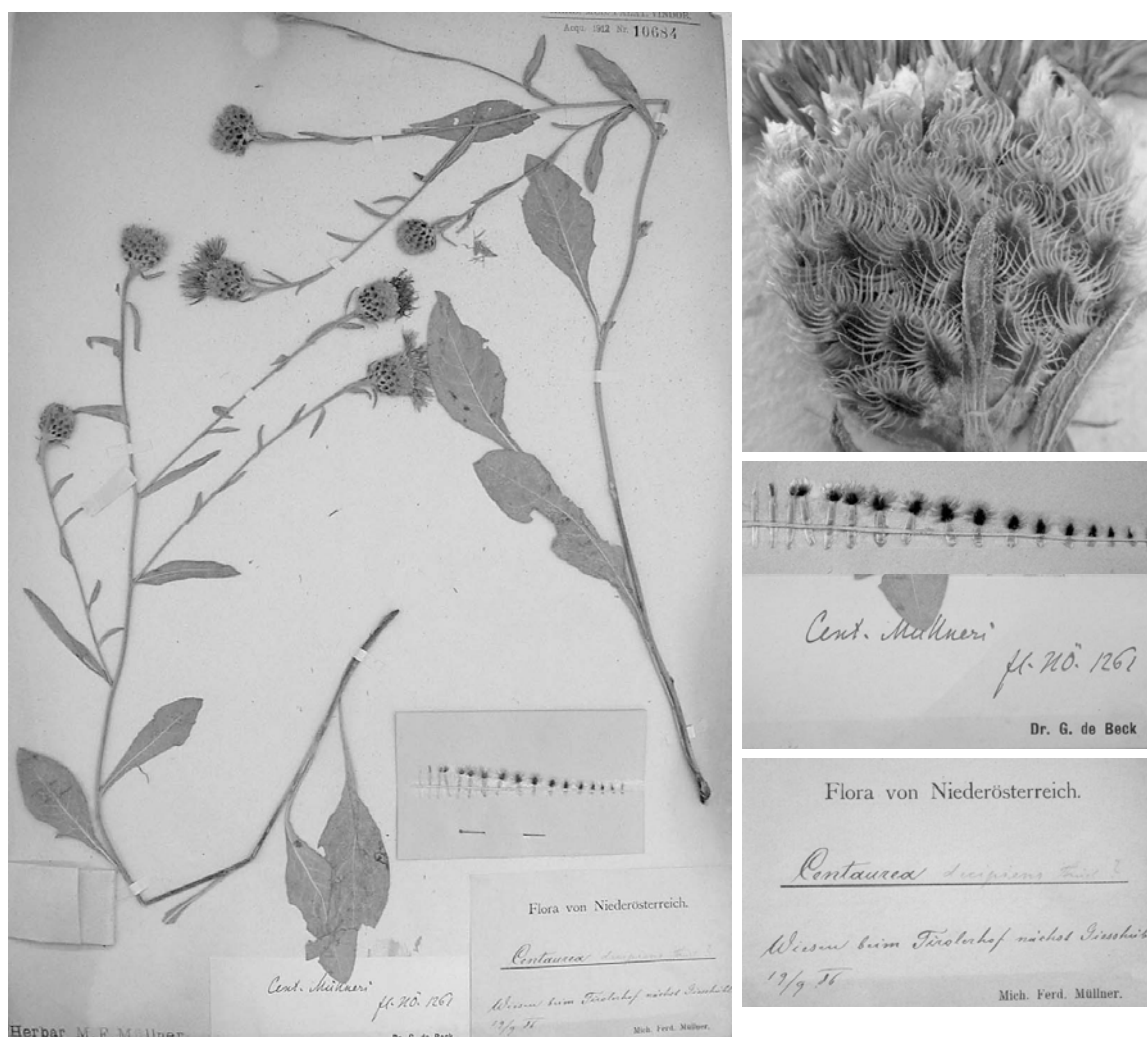
Hojný kříženec v oblasti výskytu *C. macroptilon*, poznatelný od obou rodičů podle intermediárního tvaru přívěsků (víceméně široce trojúhelníkovité s bočními trásněmi nepravidelně srostlými do skupin). Doložen je z mnoha lokalit v Maďarsku a Rakousku. Vzhledem k nedořešené problematice odlišení *C. macroptilon* a *C. oxylepis* nelze vyloučit, že se vyskytuje i severněji, zejména na jižním Slovensku (pokud se ukáže, že některé tamní populace z příbuzenského okruhu *C. macroptilon* patří k *C. macroptilon* s. str.).

***Centaurea jacea* × *C. nigra* (*Centaurea* × *muellneri* BECK)**

Kříženec *C. jacea* a *C. nigra* se v Česku pravidelně vyskytuje na společných lokalitách rodičů. V jiných částech areálu *C. nigra* to ale může být jinak, protože tento taxon zahrnuje dvě ploidní úrovně, přičemž tetraploidní rostliny se s *C. jacea* snadno kříží, zatímco diploidní se kříží vzácně. Kříženci se celkových vzhledem (vzrůst, šířka listů, velikost úborů) podobají spíše *C. nigra*, od které se liší zejména přívěsky zákrovních listenů: nejsou vyhnuté nebo jsou jen málo vyhnuté od zákrovu (u *C. nigra* jsou někdy zřetelně vyhnuté), hnědé, širší a jejich postranní trásně jsou nepravidelně srostlé. Typické rostliny z okruhu *C. nigra* (včetně subsp. *nemoralis*) mají také vyvinutý chmýr nažek, zatímco absence chmýru je projevem křížení s *C. jacea*, případně jinak málo pozorovatelné introgrese *C. jacea* do populací *C. nigra* agg. (MARS DEN-JONES et TURRILL 1954). Hybridizace s *C. jacea* také může být jednou z příčin pozorované variability *C. nigra* na východním okraji areálu v Česku – poměrně netypická světlá (hnědá) barva přívěsků i některé další znaky (např. relativně úzké listy) mohou být projevem introgrese *C. jacea*.

Kříženec *C. jacea* × *C. nigra* je tradičně uváděn pod jménem *C. ×gerstlaueri* ERDNER 1905. Toto jméno ale není správné, protože tento kříženec byl popsán již dříve G. Beckem pod jménem *C. ×muellneri* BECK, 1893 a toto jméno má prioritu. BECK (1893) popsal tyto rostliny jako samostatný druh (tj. nerozeznal jejich hybridní původ) na základě sběrů M. F. Müllnera z jediné lokality nedaleko Vídně („Im Wiesen beim Tirolerhof nächst Gießhübl“). V herbáři W se mi podařilo najít čtyři herbářové položky (duplikáty) sbírané M. F. Müllnerem na uvedené lokalitě 19.9.1886. Všechny čtyři byly G. Beckem revidovány (revizní štítek s nápisem „Cent. Müllneri Fl. NÖ 1262 Dr. G. de Beck“) a představují syntypy jména *C. ×muellneri* BECK (W 10862, 10863, 10864, 15131). Z těchto položek je možné vybrat lektotyp jména, nejvhodnější je položka W10864 se dvěma dobře zachovanými celými rostlinami (viz obrázek 9.3)

Uvedené položky *Centaurea ×muellneri* představují křížence *C. jacea* a *C. nigra*. Typické jsou zejména velmi dlouhé postranní trásně přívěsků zákrovních listenů a zároveň velmi krátké trásně koncové. Tento tvar se sice může objevit i u dalších kříženců s účastí *C. jacea* (zejména u zpětných kříženců *C. nigrescens*, *C. phrygia* a *C. oxylepis*), ale všichni tito kříženci mají výrazně menší přívěsky (průměr a délku přívěsků včetně postranních trásní a menší střední nedělenou část). *Centaurea nigra* není nikde v Rakousku původní, v nejnovějším klíči ke květeně



Obr. 9.3 Navrhovaný lektotyp jména *Centaurea* × *muellneri* BECK – celá položka W 10684 a detail jednoho zákrovu, štítku se zákrovními listeny, Beckova revizního štítku a schedy.

Rakouska není vůbec uvedena (FISCHER et al. 2005). Přesto se v Rakouska vzácně vyskytuje jako zavlékaná. V herbáři W se mi podařilo najít pět herbářových položek přímo z Vídně a okolí a několik dalších z jiných částí země. První doklad z okolí Vídně pochází z 1. poloviny 19. století („An Bergabhängen zwischen Gesträuchen um Wien“, leg. Putterlick), další pak z let 1911, 1931, 1937, 1966. Je tedy jasné, že se zde druh občas objevuje, první nález pochází z období dávno před popisem *C. xmuellneri*. Zároveň je známo, že pokud se chrpy na nějaké lokalitě úspěšně uchytí, mohou zde vydržet mnoho let (např. na jistě nepůvodní lokalitě *C. nigra* na Šumavě u železniční zastávky Hojsova Stráž-Brčálník se tento druh vyskytuje již nejméně 20 let). Z toho všeho vyplývá, že *C. nigra* se u Vídně mohla vyskytovat, byť vzácně, a že tedy původ *C. xmuellneri* jako křížence *C. jacea* a *C. nigra* není z geografických důvodů nemožný. Oba druhy mají ve střední Evropě tetraploidní cytotyp, takže jejich hybridizace na společné lokalitě po zavlečení *C. nigra* je vysoce pravděpodobná, jak ukazují také zkušenosti s populacemi *C. nigra* v západních Čechách.

***Centaurea jacea* × *C. nigrescens* (*Centaurea* × *extranea* BECK)**

Tento kříženec se běžně vyskytuje na společných lokalitách obou rodičů. V případě vzácných nepůvodních výskytů *C. nigrescens* v Česku nebo na Slovensku je výskyt *C. jacea* častý a kříženci asi vznikají na většině lokalit *C. nigrescens*. Oba taxony

jsou tetraploidní, takže by se měly křížit snadno. Kříženci jsou morfologicky dobře rozeznatelní – zachovávají si tmavou (černou nebo tmavě hnědou) barvu přívěsků i jejich malou velikost, ale jejich postranní trásně nepravidelně srůstají a koncová trásně je krátká (na rozdíl od kříženců *C. jacea* a *C. phrygia* agg. nebo *C. oxylepis*). Zřejmě dochází i ke zpětnému křížení s oběma rodiči a tvorbě hybridních rojů.

***Centaurea jacea* × *C. oxylepis* (*Centaurea* × *fleischeri* HAYEK)**

V Česku asi nejhojnější kříženec v rámci sekce *Jacea*. Hojný je i v dalších územích, kde roste *C. oxylepis* (Slovensko, jižní polovina Polska, západní Ukrajina). Oba rodičovské druhy jsou tetraploidní, kříženec proto snadno vzniká, je plodný a zpětně se kříží s rodiči za vzniku složitých hybridních rojů. Křížení je velmi intenzivní a to až do takové míry, že v územích, kde jeden z taxonů převažuje, je téměř nemožné najít „čistou“ (tj. hybridizací nezasazenou) populaci druhého taxonu – např. na celé severní Moravě je „čistá“ *C. jacea* velmi vzácná a vyskytují se zde pouze její kříženci a „čistá“ *C. oxylepis*; v případě výskytů „čisté“ *C. jacea* jde často asi o novodobé zavlečení. Morfologicky je *C. ×fleischeri* intermediární, zejména co se tvarů přívěsků zákrovních listenů týče – stejně jako v případě jiných kříženců s účastí *C. jacea* a nějakého taxonu s trásnitými přívěsky má *C. ×fleischeri* přívěsky víceméně široce trojúhelníkovité s bočními trásněmi nepravidelně srostlými do skupin.

Ve starší české botanické literatuře (asi do poloviny 20. století) a na herbářových schedách z té doby bývá tento kříženec často označován jménem *Centaurea decipiens* THUILL., resp. *C. jacea* subsp. *decipiens* (THUILL.) ČELAK. Tento taxon byl ale popsán z Francie (THUILLIER 1799), kde *C. oxylepis* a její kříženec *C. ×fleischeri* nerostou, a jedná se tedy jistě o nesprávné použití jména, které ve skutečnosti patří nějakému jinému taxonu nebo kříženci.

***Centaurea jacea* × *C. phrygia* (*Centaurea* × *melanocalathia* CZAKÓ)**

Častý kříženec v oblasti výskytu *C. phrygia*, zejména jejího tetraploidního poddruhu *C. ph.* subsp. *erdneri*. Druhý z rodičů, *C. jacea*, je ve střední Evropě rovněž tetraploidní, proto je křížení asi snadné a kříženci jsou plodní a může docházet ke zpětnému křížení. Vzácnější je tento kříženec jen ve vyšších horských polohách, kam již nezasahuje *C. jacea* (ale i zde se může objevit, buď po zavlečení *C. jacea* nebo jako důsledek postupné introgrese *C. jacea* do *C. phrygia*). Kříženci jsou intermediární ve tvaru listů (v průměru užší než u typické *C. phrygia*, často s několika postranními laloky, podobně jako listy *C. jacea*), tvaru a barvě přívěsků zákrovních listenů (vejčité, tmavě hnědé, s nepravidelně srůstajícími postranními trásněmi) a délce chmýru nažek (kratší než u nehybridních populací *C. phrygia*, někdy nepravidelně vyvinutý; *C. jacea* nemá chmýr vůbec).

V oblastech, kde se vyskytuje pouze diploidní poddruh *C. phrygia* subsp. *phrygia*, je kříženec *C. ×melanocalathia* velmi vzácný (rodiče se pak liší v počtu chromozómů a proto je křížení pravděpodobně velmi vzácné). Několik dokladů ale existuje i z takových oblastí.

Obvykle je kříženec *C. jacea* × *C. phrygia* označován jménem *Centaurea ×austriacoides* WOŁ., 1892. Při studiu skupiny *C. phrygia* agg. se ale ukázalo, že k tomuto kříženci přísluší jméno *C. ×melanocalathia* CZAKÓ, 1888 a toto jméno má prioritu (v minulosti bylo toto jméno bylo používáno pro jeden z taxonů *C. phrygia* agg., ale podle typové položky jednoznačně patří k uvedenému kříženci, více viz kapitolu 7.4.6.2).

***Centaurea jacea* × *C. stenolepis* (*Centaurea* × *spuria* A. KERN.)**

Vzácný kříženec, protože rodičovské druhy se liší počtem chromozómů. Morfologicky připomíná ostatní křížence mezi *C. jacea* agg. a *C. phrygia* agg. – víceméně si zachovává habitus *C. stenolepis*, ale přívěsky zákrovních listenů jsou trojúhelníkovité, pouze krátce od zákrovu vyhnuté a s postranými třásněmi nepravidelně srostlými do skupin. Existují i údaje o tom, že na jeho lokalitách lze najít víceméně plynulý přechod od jednoho rodičovského druhu ke druhému (HAYEK 1901a), což by svědčilo o zpětném křížení. Vzhledem k odlišnému počtu chromozómů mezi rodičovskými druhy je to ale málo pravděpodobné (i když ne nemožné, viz kapitolu 11) a tyto údaje by bylo nutné zrevidovat. Kříženec je celkově velmi vzácný. Při studiu populací *C. stenolepis* v rámci této disertace nebyl vůbec nalezen a při revizi herbářového materiálu z Česka a Slovenska byly zjištěny pouze jednotlivé sběry na lokalitách *C. stenolepis*. Žádné doklady pro existenci hybridních rojů nebyly nalezeny.

***Centaurea jacea* × *C. stoebe* (*Centaurea* × *beckiana* MÜLLNER)**

Kříženec mezi zástupci různých sekcí, sect. *Jacea* a sect. *Acrolophus*. Rodičovské druhy se liší základním chromozómovým číslem ($x = 11$, resp. $x = 9$), takže i když se u obou vyskytují ve střední Evropě shodné ploidní úrovně tetraploidů (u *C. jacea* tetraploidů, u *C. stoebe* tetraploidů i diploidů, ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004), je jejich kříženec sterilní – rostliny kvetou, ale vůbec se nevyvíjejí nažky (ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004). Morfologicky se podobá spíše *C. stoebe* (šedivé odění, dělené listy, charakter větvení lodyhy), odlišuje se ale méně početnými a širšími bočními úkrojky listů, poněkud většími úbory a nepravidelně srostlými třásněmi přívěsků zákrovních listenů.

Centaurea jacea* × *C. weldeniana

Některé rostliny v populacích *C. jacea* z okolí lokality *C. weldeniana* u Vídně by mohly patřit k tomuto kříženci – od typických zástupců *C. jacea* se poněkud odlišují většími přívěsky a jejich světlejším zbarvením, jakoby byly intermediární mezi uvedenými dvěma taxony. Oba taxony jsou ale velice podobné a není zde dost znaků, které by umožňovaly spolehlivě rozlišit případné křížence od rostlin na okraji variability jednoho z taxonů (zejména *C. jacea* je velmi variabilní). Jednoznačné potvrzení nebo vyvrácení domněnky o hybridizaci tak není možné bez podrobného studia (pravděpodobně s využitím kontrolovaných experimentů, příp. molekulárních metod).

Centaurea nigrescens* × *C. oxylepis

Tento kříženec je velmi vzácný. Původní areály obou druhů se nepřekrývají a kříženec tak může vznikat jedině po zavlečení jednoho z rodičů do oblasti výskytu druhého. Kříženec je morfologicky intermediární, ale jedině použitelné určovací znaky se týkají úborů a tvaru přívěsků zákrovních listenů, protože rodičovské druhy se neliší větvením lodyhy ani listy. Přívěsky tohoto křížence připomínají spíše *C. oxylepis*, jsou úzce trojúhelníkovité a hnědé, ale oproti *C. oxylepis* poměrně krátké a často širší (ne absolutně, ale v poměru délky a šířky) a s poněkud kratšími postranními třásněmi, což jsou všechno znaky *C. nigrescens*. Oba druhy jsou tetraploidní a lze tedy předpokládat, že se mohou křížit snadno. Podle studovaného materiálu se také zdá, že dochází ke zpětnému křížení a tvorbě hybridních rojů.

Rozdíly mezi oběma rodiči jsou ale tak malé a zároveň jejich variabilita je tak velká, že spolehlivé určení křížence je velmi obtížné. S jistotou je možné pouze při studiu většího souboru rostlin z jedné lokality, ve kterém jsou zastoupeny jak oba „čisté“ rodičovské druhy, tak kříženci s různým podílem jejich znaků. Určení jednotlivých rostlin, což je ovšem nejčastější případ při studiu herbářů, není možné, v podstatě je nelze odlišit od *C. oxylepis* s extrémně malými přívěsky (rostliny na hranici variability *C. oxylepis*). Kříženec *C. nigrescens* × *C. oxylepis* byl ve studovaném materiálu spolehlivě zjištěn na pěti lokalitách: starý sad u Skuhrova nad Bělou (studium populace přímo v terénu, Koutecký 2002), louky mezi Litovlí a Olomoucí (herbářový materiál F. A. Nováka z několika let okolo roku 1930), Olomouc-Lazce (sběry F. Čoky z roku 1905) a další sběry od Olomouce, pravděpodobně ze stejné lokality (např. Laus, 1908), Kroměříž (herbářový materiál H. Zavřela, 1930) a Čekyňský kopec mezi obcemi Čekyně a Popovice severně od Přerova (herbářový materiál V. Pospíšila, 1942).

Centaurea oxylepis* × *C. phrygia

Jeden z typů „přechodných“ populací (vedle *C. elatior* × *C. stenolepis*) zjištěných při morfometrické analýze *C. phrygia* agg., rozšířený na severovýchodní Moravě a v Západních Karpatech na Slovensku kromě severovýchodní části (od Levočských vrchů na východ). Tyto populace zřejmě vznikly opakovanou hybridizací/introgrací těchto druhů. Oba druhy se v některých územích (zejména severovýchodní Morava a severozápadní Slovensko a sever středního Slovenska) setkávají i v současnosti a zřejmě stále dochází k jejich křížení. Více viz kapitoly 7 a 10.

***Centaurea oxylepis* × *C. stoebe* (*Centaurea* × *kupcsokiana* J. WAGNER)**

Velmi vzácný kříženec mezi zástupci různých sekcí rodu *Centaurea*, podobně jako *C. ×beckiana* (*C. jacea* × *C. stoebe*) – tj. sect. *Jacea* a sect. *Acrolophus*. Pravděpodobně je kvůli různému základnímu chromozómovému číslu rodičovských taxonů sterilní, podobně jako *C. ×beckiana*. Kříženec je intermediární mezi rodiči. Rostliny jsou šedivě oděné s listy dělenými v úzké úkrojky (kterých je méně a jsou širší než u *C. stoebe*, ale zase jsou mnohem užší a delší než mívá *C. oxylepis*), jsou větvené podobně jako *C. stoebe*, ale celkově s menším počtem větví a mají o něco větší úbory než *C. stoebe*. Přívěsky zákrovních listenů připomínají zbarvením spíše *C. stoebe* (tmavě hnědý střed, světle hnědý až rezavý okraj), obvykle krátce sbíhají po okraji listenu, ale celkově jsou delší a užší (v poměru k délce) než je u *C. stoebe* obvyklé. Ve studovaném materiálu z Česka a Slovenska byl tento kříženec zjištěn na třech lokalitách – okolí Pukance ve Štiavnických vrších (sběry S. Kupčoka z roku 1910, podle kterých byl popsán), Žemberovce na jižním okraji Štiavnických vrchů (J. Dostál, 1966) a jeden nedostatečně lokalizovaný sběr pravděpodobně z okolí Prostějova (V. Spitzner, 1884). Několik dalších dokladů ze Slovenska existuje v materiálu *C. stoebe* (S. Španiel, ústní sdělení).

Centaurea jacea* × *C. nigrescens* × *C. oxylepis

Tento kříženec zřejmě vzniká na společných lokalitách všech tří druhů poměrně snadno, vzhledem k tomu, že všechny tři jsou tetraploidní. Byl identifikován v materiálu ze tří z pěti výše uvedených lokalit křížence *C. nigrescens* × *C. oxylepis* (Skuhrov nad Bělou, Olomouc, Litovel). Morfologicky připomíná křížence *C. nigrescens* × *C. oxylepis*, ale postranní trásně přívěsků zákrovních listenů

nepřavidelně srůstají. Podobně jako pro *C. nigrescens* × *C. oxylepis* platí i pro trojného křížence, že jej prakticky nelze určit z izolovaných sběrů a je nutné znát variabilitu celé populace se zastoupením rodičovských taxonů a různých přechodných forem.

Centaurea jacea* × *C. oxylepis* × *C. phrygia

K této hybridní kombinaci patří velmi pravděpodobně mnozí kříženci s účastí *C. jacea* ze severní Moravy a Slovenska z území, kde se vyskytují „přechodné populace“ mezi *C. oxylepis* a *C. phrygia*. Všechny tři taxony jsou tetraploidní a proto se zřejmě mohou snadno a opakovaně křížit, resp. může docházet ke křížení některého z kříženců dvou taxonů se třetím taxonem a vzniku tohoto vícenásobného křížence. Určení jednotlivých rostlin v herbářích (respektive jejich odlišení od *C. ×fleischeri* a *C. ×melanocalathia*) je prakticky nemožné, vždy je nutné brát v úvahu charakter celé populace.

Centaurea jacea* × *C. oxylepis* × *C. stoebe

Tento kříženec nebyl ve studovaném materiálu s jistotou nalezen, ale je pravděpodobné, že může vzácně vznikat křížením křížence *C. ×fleischeri* (tj. *Centaurea jacea* × *C. oxylepis*) a *C. stoebe*. Vzácně se totiž s *C. stoebe* kříží jak *C. jacea*, tak *C. oxylepis*, takže lze předpokládat, že se s *C. stoebe* může křížit i jejich kříženec *C. ×fleischeri*, který bývá plně plodný. Pokud jde o snadnost/nesnadnost vzniku, chromozómové počty, apod. lze očekávat, že není velký rozdíl, jestli se křížení s *C. stoebe* účastní *C. jacea*, *C. oxylepis* nebo jejich kříženec.

Hypotézu o možném vzniku takového trojného křížence by ale bylo možné potvrdit asi pouze kontrolovaným experimentálním křížením, protože pouze na základě morfologických znaků asi není možné od sebe odlišit trojného křížence od křížence *C. jacea* × *C. stoebe* (a v menší míře možná také *C. oxylepis* × *C. stoebe*).

Další udávání kříženci

Kromě výše uvedených kříženců jsou v literatuře uvedeni mnozí další kříženci, zejména z Balkánu. Celá sekce *Jacea* rodu *Centaurea* je na Balkáně složitá a nedostatečně taxonomicky prozkoumaná. Proto není zatím možné údajné křížence jakkoliv hodnotit – nelze vyloučit, že udávání kříženci opravdu existují, ale stejně tak je možné, že jde o mylná určení. Podobně to platí pro mnoho taxonů ze sekce *Jacea* popsaných z Balkánu.

Někteří z těchto údajných kříženců jsou kříženci mezi taxony rostoucími také ve střední Evropě. Teoreticky by zde tedy také mohli vznikat. Zatím však nikdy nebyli ze střední Evropy spolehlivě doloženi a jejich vznik je zde málo pravděpodobný, protože rodičovské taxony se zde neseťkávají na společných lokalitách nebo setkávají pouze výjimečně, například po zavlečení. Jde o křížence *C. carniolica* × *C. macroptilon* (*C. ×nemenyiana* J. WAGNER), *C. carniolica* × *C. nigrescens* (*C. ×javorkae* BUDAI et J. WAGNER) *C. carniolica* × *C. stenolepis* (*C. ×sciaphila* VUKOT.), *C. elatior* × *C. indurata* (*C. ×baumgarteniana* J. WAGNER; tyto druhy se zřejmě mohou setkávat v jižních Karpatech v Rumunsku, ale ve střední Evropě ne a kříženec zde tedy nemůže vzniknout), *C. indurata* × *C. phrygia* (*C. ×prodanii* J. WAGNER), *C. nigrescens* × *C. weldeniana* (*C. ×gugleri* J. WAGNER), *C. nigrescens* × *C. phrygia* (*C. ×austriaconigrescens* PORCIUS), *C. phrygia* × *C. stenolepis* (*C. ×devensis* J. WAGNER).

10. Introgrese v *Centaurea phrygia* agg.

10.1 Přejchodné populace

Během morfometrických analýz *C. phrygia* agg. (viz kapitolu 7.4.2) byly identifikovány tři typy „netypických“ neboli „přejchodných“ populací. Jde o populace, které na základě morfologických znaků nelze s jistotou přiřadit k žádnému z rozlišených taxonů a které v sobě spojují vždy znaky dvou taxonů, buď a) *Centaurea elatior* a *C. stenolepis* nebo b) *Centaurea oxylepis* a *C. phrygia* subsp. *erdneri* nebo c) *Centaurea elatior* a *C. phrygia* subsp. *phrygia*. Jednotlivé „přejchodné“ populace v každé této dvojici se od sebe poněkud liší, jakoby měly různé zastoupení znaků obou taxonů. Je pravděpodobné, že tato variabilita vznikla díky opakované hybridizaci. Kromě morfologických znaků to naznačují další skutečnosti:

- 1) Přejchodné populace přepokládaného hybridního původu a jejich předpokládané rodičovské taxony mají vždy stejnou ploidní úroveň, buď pouze diploidní (*Centaurea elatior* – *C. stenolepis* a *Centaurea elatior* – *C. phrygia* subsp. *phrygia*) nebo pouze tetraploidní (*Centaurea oxylepis* – *C. phrygia* subsp. *erdneri*). Nebyly zjištěny žádné „přejchodné“ populace mezi taxony, které se ploidní úrovní liší. Shoda v ploidní úrovni (resp. počtu chromozómů) je přitom v *Centaurea* sect. *Jacea* klíčovou podmínkou proto, aby mohla probíhat opakovaná hybridizace (viz kapitolu 3.3). Lze tedy usuzovat, že přechodné populace by mohly být hybridního původu, protože se vyskytují pouze přechody mezi taxony, které se zřejmě mohou snadno křížit, zatímco neexistují mezi taxony, které se nekříží (kdyby nebyly přechodné populace kříženci, pravděpodobně by se vyskytovaly i „mezi“ nekřížícími se taxony).

Pro úplnost je nutné uvést, že výše uvedený předpoklad o nekřížení taxonů různé ploidní úrovně neplatí zcela bez výjimek. Někdy se i takové taxony kříží a mohou do jisté míry vytvářet také zpětné křížence (viz kapitolu 11), takže čistě teoreticky by mohly vznikat i hybridní přechodné populace mezi taxony různé ploidie. Křížení taxonů různých ploidních úrovní je ale natolik vzácné, že není překvapivé, že žádné „přejchodné“ populace tohoto typu nebyly nalezeny.

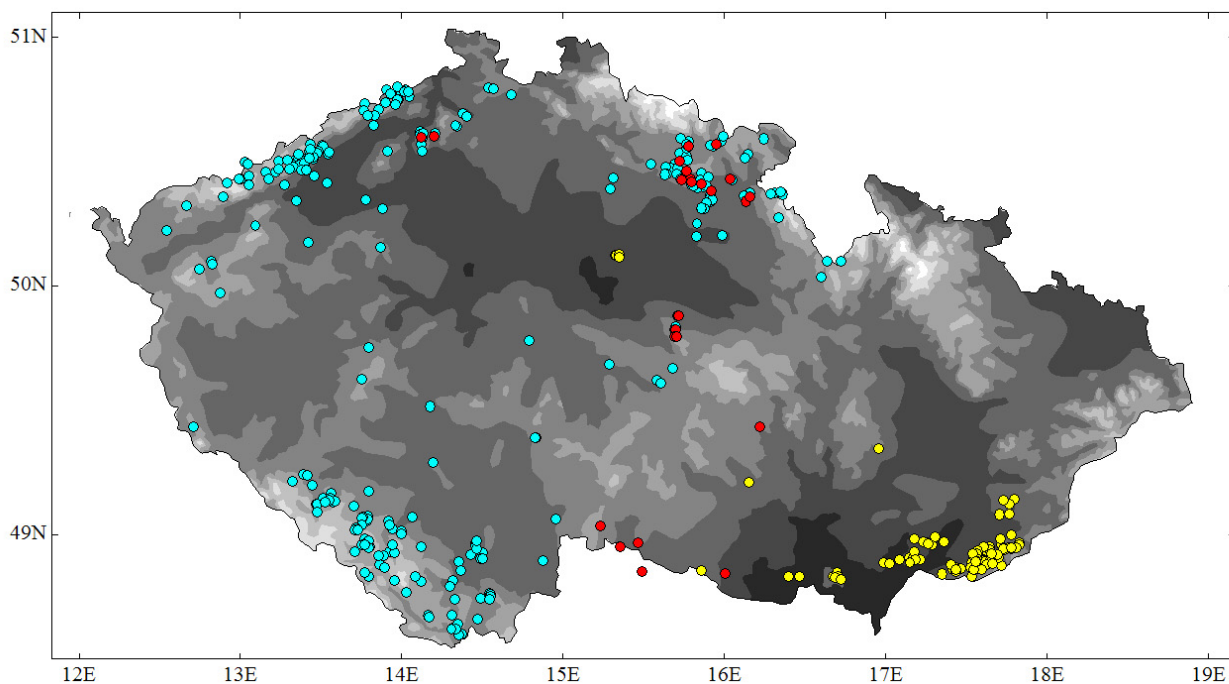
- 2) „Přejchodné“ populace se vyskytují víceméně na styku areálů taxonů, „mezi“ kterými morfologicky leží, což lze opět nejsnáze vysvětlit jejich hybridním původem. Navíc se objevují v různých geograficky izolovaných oblastech, kde k tomuto kontaktu areálů dohází. Nejvýrazněji je to vidět na rostlinách přechodných mezi *C. elatior* a *C. stenolepis*, které se vyskytují nejméně ve třech různých oblastech: a) vnější obvod Polabí, kde *C. stenolepis* roste v nížině, zatímco *C. elatior* v okolním podhůří, b) okraje Českomoravské vrchoviny, kde se stýká vzácný výskyt *C. elatior* v západní části Českomoravské vrchoviny a výskyt *C. stenolepis* na jižní Moravě a v Rakousku, c) oblast východního předhůří Alp ve východním Rakousku a nejzápadnějším Maďarsku, kde se stýká alpský výskyt *C. elatior* a výskyt *C. stenolepis* v panonské nížině. Podobně to platí pro přechodné populace mezi *C. oxylepis* a *C. phrygia* subsp. *erdneri*, které se vyskytují na severní Moravě a severozápadním Slovensku na styku výskytu *C. phrygia* subsp. *erdneri* v jednotlivých vyšších pohořích Karpat a Hrubém Jeseníku a výskytu *C. oxylepis* v nižších polohách na okrajích těchto pohoří a ve velkých říčních údolích a kotlinách mezi nimi. I třetí typ přechodných rostlin se vyskytuje na styku areálů předpokládaných rodičů – přechodné rostliny mezi

C. elatior a *C. phrygia* subsp. *phrygia* rostou na okraji Orlických hor mezi výskytem *C. elatior* v Orlických horách a Podkrkonoší a *C. phrygia* subsp. *phrygia* v Polsku, kde jsou v podhůří Orlických hor udávány oba taxony (ZAJAČ et ZAJAČ 2001).

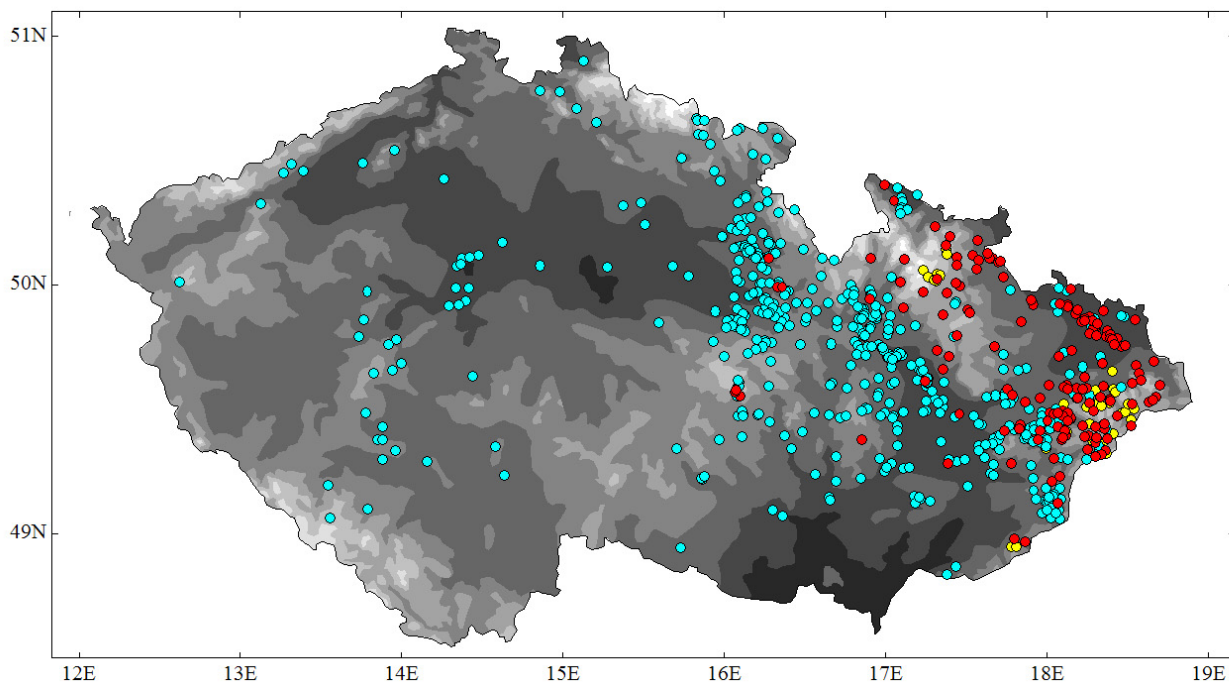
Přechodné populace nerostou přímo ve společnosti čistých populací předpokládaných rodičovských taxonů, ale v různě široké „kontaktní zóně“ mezi nimi. Stejně tak neexistují smíšené populace „čistých“ rostlin obou rodičovských taxonů a intermediárního morfotypu. Toto rozšíření je zřejmě způsobeno opakovanou hybridizací. Jak již bylo zmíněno v kapitole 3, je pravděpodobné, že jednotlivé taxony chrp vznikaly v prostorové izolaci, a proto nebyl žádný selekční tlak na vytvoření reprodukčních bariér. Pokud se již diferencované taxony později setkají v jednom území, dochází ke snadné hybridizaci. U chrp lze jako o příčině sekundárního kontaktu jednotlivých taxonů uvažovat o nepřímém vlivu člověka, kdy rozšíření a kontakt areálů mohlo umožnit odlesnění krajiny po nástupu zemědělství. Kříženci taxonů o stejném počtu chromozómů jsou u chrp ze sekce *Jacea* plodní srovnatelně s rodičovskými taxony a mohou se zřejmě křížit mezi sebou na vzájem i zpětně s rodiči. Díky tomu vznikají složité hybridní roje, ve kterých po určitém čase nelze najít jedince, kteří by byli hybridizací nezasažení. Postupně tak na poměrně velkých územích mohou převládnout populace kříženců s různým podílem rodičovských znaků, které existují již nezávisle na rodičích a mohou se samostatně šířit. Populace se zřetelnými stopami introgrese nějakého taxonu se mohou vyskytovat daleko od nejbližších výskytů „čistých“ populací tohoto taxonu.

Podobnou situaci jako u chrp a dokonce v podobných územích lze najít i u jiných, zcela nepříbuzných rodů, což ukazuje, že uvedený průběh hybridizace a introgrese je dobře možný a nejde o žádnou výjimečnou situaci vyskytující se pouze u chrp. Dobrým příkladem je rod *Knautia*, resp. skupina *K. arvensis* agg., kde rostliny *K. arvensis* s. str. ovlivněné introgresí *K. kitaibelii* (označované jako *K. ×posoniensis*) lze nalézt v Čechách daleko na západ od západní hranice karpatského areálu *K. kitaibelii* (ŠTĚPÁNEK 1997) – podobně jako to platí pro přechodných populací mezi *C. oxylepis* a *C. phrygia* subsp. *erdneri*. Jiným příkladem je rod *Melampyrum* v Rakousku, kde se u druhu označovaného jako *M. subalpinum* vyskytují v Alpách úzkolisté populace, zatímco na jejich okraji v oblasti Vídeňského lesa na kontaktu s areálem druhu *M. nemorosum* rostou širokolisté populace *M. subalpinum* pravděpodobně hybridního původu (ŠTECH 2006) – podobně se v této oblasti chovají *C. elatior* a *C. stenolepis* a přechodné populace mezi nimi.

- 3) Přechodné populace v *Centaurea* sect. *Jacea* stojí „mezi“ předpokládanými rodičovskými taxony nejen co se geografického rozšíření týče, ale také ekologickými nároky. V případě podhorské až horské *C. elatior* a teplomilné *C. stenolepis* rostoucí hlavně nížinách se přechodné populace vyskytují hlavně na rozhraní těchto nížin a sousedících pohoří (pro Česko, pro které jsem měl k dispozici podrobná data o rozšíření a průměrné roční teploty viz obr. 10.1). Podobně přechodné populace mezi spíše teplomilnou *C. oxylepis* a výrazně horskou *C. phrygia* subsp. *erdneri* rostou nejčastěji v územích nadmořskou výškou ležících mezi horskými výskyty *C. phrygia* subsp. *erdneri* a výskyty *C. oxylepis* na teplých úpatích hor a okrajích nížin (obr. 10.2). Třetí typ



Obr. 10.1 Rozšíření *Centaurea elatior* (modře), *C. stenolepis* (žlutě) a rostlin přechodných mezi nimi (červeně). V mapě je vyznačena průměrná roční teplota (čím tmavší pozadí, tím vyšší). Byla použita stejná data jako pro mapky rozšíření v kapitole 7 – především revidované herbářové sběry a vlastní pozorování, výjimečně i věrohodné literární údaje. Nebyly zahrnuty lokality, u kterých jde o druhotný výskyt nebo u kterých jsou o původnosti pochyby a dále nebyly použity ty literární údaje u *C. elatior*, u kterých nebylo možné vyloučit, že jde ve skutečnosti o přechodné populace.



Obr. 10.2 Rozšíření *Centaurea oxylepis* (modře), *C. phrygia* subsp. *erdneri* (žlutě) a rostlin přechodných mezi nimi (červeně). V mapě je průměrná roční teplota (čím tmavší pozadí, tím vyšší). Byla použita stejná data jako pro mapky rozšíření v kapitole 7 – především revidované herbářové sběry a vlastní pozorování, výjimečně i věrohodné literární údaje. Nebyly zahrnuty lokality, u kterých jde o druhotný výskyt nebo u kterých jsou o původnosti pochyby. Jsou naopak zahrnuty i lokality kříženců všech tří taxonů a *C. jacea* (lze předpokládat, že se na nich daný taxon vyskytuje/vyskytoval).

přechodných populací, *C. elatior* – *C. phrygia* subsp. *phrygia* byl zjištěn pouze na malém území na dvou blízkých lokalitách, takže o jeho ekologických nárocích (ve vztahu k předpokládaným rodičům) nelze nic bližšího říct.

Nadmořská výška jistě není faktorem, který přímo určuje rozšíření jednotlivých taxonů chrp. Velmi pravděpodobně pouze vyjadřuje komplexní gradient podmínek prostředí, které jsou s ní korelované. Může jít například o průměrné roční teploty, které jsou vyneseny v mapkách na obrázcích 10.1 a 10.2 („teplomilné“ vs. „chladnomilné“ taxony), ale i o další faktory – délka vegetační sezóny, množství srážek (a s ním související faktory jako letní vysychání půdy, výška sněhové podmínky, apod.) a nebo výskyt nejruznějších klimatických extrémů, které mohou rozšíření jednotlivých taxonů limitovat více než průměrné hodnoty (např. extrémní mrazy, občasný výskyt holomrazů, občas se vyskytující suché jaro nebo extrémně suché léto, apod.).

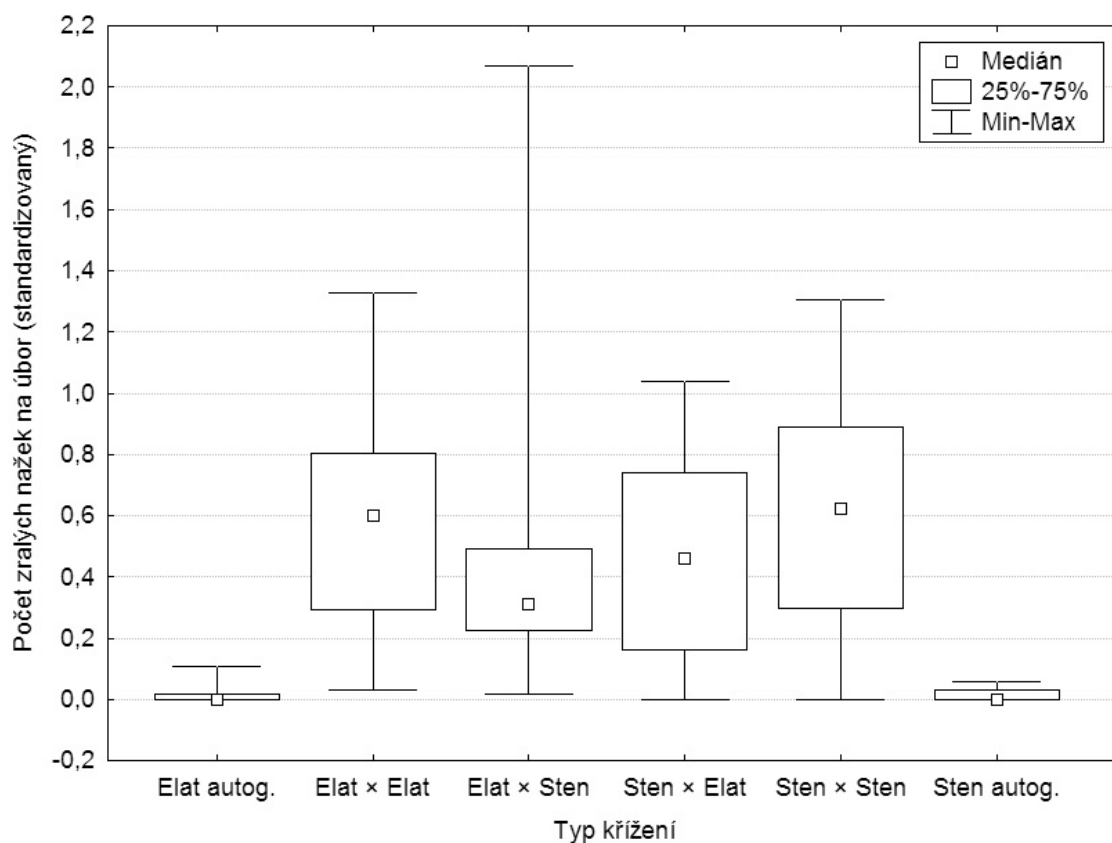
Výše uvedené tři náznaky (jakkoliv přesvědčivé) hybridní původ „přechodných populací“ přímo nepotvrzují. Pro potvrzení této hypotézy byl proto proveden hybridizační experiment a byla studována genetická podobnost vybraných populací, jako genetický marker byly zvoleny isozymy, které již byly v minulosti u chrp použity a byla tak známa vhodná metodika. Pro značnou časovou a finanční náročnost nebylo možné studovat všechny tři typy přechodných populací. Zaměřil jsem se tak zejména na vyhraněnější a interpretačně (zejména co se izozymů týče) jednodušší dvojici diploidních druhů *C. elatior* a *C. stenolepis* a populace přechodné mezi nimi.

10.2 Hybridizační experiment

Cílem hybridizačního experimentu bylo ověřit, zda se druhy *Centaurea elatior* a *C. stenolepis* mohou křížit, jak bylo předpokládáno na základě shody v ploidní úrovni (oba taxony jsou diploidní). Celkem bylo analyzováno 175 úborů⁴¹, souhrn výsledků je uveden v tabulce 10.1. Dalších 75 úborů (30 od *C. elatior* a 45 od *C. stenolepis*) bylo ponecháno pro spontánní opylování hmyzem. Úbory *C. elatior* jsou větší než úbory *C. stenolepis* a mají tedy v průměru více květů, čemuž dobře odpovídá i průměrný počet nažek při spontánním opylování – 64,8 u *C. elatior* a 33,7 u *C. stenolepis*. Těmito hodnotami byly děleny počty nažek zjištěné v opylovacím pokusu (podle mateřského druhu) a takto standardizované hodnoty byly analyzovány Kruskal-Wallisovým testem. Byly zjištěny průkazné rozdíly mezi jednotlivými skupinami ($H = 108,355$, $p = 0,001$). Následná mnohonásobná porovnání ukázala, že se průkazně liší pouze počty nažek při autogamii obou druhů od všech ostatních typů křížení, nelišily se hodnoty autogamie u jednotlivých druhů mezi sebou ani žádná dvojice hodnot jednotlivých typů opylování (viz obrázek 10.3).

Výsledkem pokusu je zjištění, že se tyto dva druhy mohou křížit – množství zralých nažek mezi křížením v rámci druhů a mezidruhovým křížením se nijak průkazně nelišilo. Orientačně byla zjišťována i klíčivost nažek, i když pouze

⁴¹ Toto číslo zahrnuje pouze výsledky křížení, při kterých se podařilo získat zdravé úbory nepoškozenými nažkami. Úbory chrp jsou napadány parazitickým hmyzem (zejména dvoukřídlí čeledi Tephritidae, viz např. STEFFAN-DEWENTER et al. 2001), jehož larvy vyžírají dozrávající nažky. Část pokusných úborů byla bohužel takto zničena a výsledky z nich nemohly být započítány. Do jisté míry může napadení úborů hmyzem také za nevyrovnaný počet jedinců v jednotlivých skupinách (i když ne zcela, záleželo také na tom, jaké rostliny na pokusném pozemku postupně vykvétaly).



Obr. 10.3 Výsledky opylovacího pokusu s *Centaurea elatior* a *C. stenolepis*. V jednotlivých skupinách je uváděn vždy mateřský druh (zdroj vajíček) jako první a otcovský druh (zdroj pylu) jako druhý. „Elat“ znamená *C. elatior*, „Sten“ *C. stenolepis*, „autog.“ autogamie.

na malém vzorku, který nelze statisticky vyhodnotit. U obou druhů i kříženců byla okolo 80%, takže ani zde zřejmě nejsou podstatné rozdíly. Zdá se tedy, že reprodukční bariéra mezi oběma druhy v umělých podmínkách neexistuje nebo je velmi slabá. V přírodě je

tvořená zřejmě pouze geografickou izolací. Výsledky tohoto pokusu se týkají pouze jedné generace, takže je možné, že by se nějaká bariéra v podobě snížené plodnosti mohla objevit v dalších filiálních generacích, ale nepředpokládám to. Celkově lze říct, že výsledky pokusu potvrzují, že se *C. elatior* a *C. stenolepis* mohou křížit a tedy že „přechodné populace“ mohou být kříženci obou druhů.

10.3 Analýza isozymů

Pro potvrzení hypotézy o hybridním původu „přechodných“ populací byla studována genetická podobnost vybraných populací, jako marker byly použity isozymy. Bylo analyzováno celkem 105 jedinců z jedenácti populací – pěti předběžně přiřazených k *C. elatior*, tří k *C. stenolepis* a tří přechodných mezi nimi. Během práce probíhající souběžně s morfometrickými analýzami se ukázalo, že jedna z populací původně řazených k *C. elatior* není úplně typická (populace *ole1*) a možná jde o jiný typ „přechodné“ populace – mezi *C. elatior* a *C. phrygia* subsp. *phrygia*.

Tabulka 10.1 Výsledky křížení *C. elatior* (Elat) a *C. stenolepis* (Sten). Uváděn je počet zralých nažek na jeden úbor a za lomítkem hodnota po standardizaci.

Typ křížení	N	Medián	Minimum	Maximum
Elat. autogamie	51	0 / 0,00	0 / 0,00	7 / 0,11
Elat. ♀ × Elat. ♂	41	39 / 0,61	2 / 0,03	86 / 1,33
Elat. ♀ × Sten. ♂	20	20 / 0,31	1 / 0,02	134 / 2,07
Sten. ♀ × Elat. ♂	22	21 / 0,62	0 / 0,00	44 / 1,31
Sten. ♀ × Sten. ♂	20	15,5 / 0,46	0 / 0,00	35 / 1,04
Sten. autogamie	21	0 / 0,00	0 / 0,00	2 / 0,06

Celkem bylo na malém množství vzorků otestováno 13 enzymových systémů, z nichž bylo k analýze použito šest, které umožňovaly alelickou interpretaci a byly alespoň v jednom lokusu variabilní: 6-PGDH, AAT, ADH, DIA, LAP, PGM.

U systému 6-PGDH byly rozlišeny dva lokusy, z nichž ale pouze jeden vykazoval polymorfismus s celkem šesti alelami (6pgdh-2). U systému AAT se u studovaných vzorků barvil jediný lokus s celkem pěti alelami (aat). U enzymového systému ADH byly variabilní oba zjištěné lokusy, jeden dostatečně variabilní s pěti alelami (adh-1), zatímco druhý (adh-2) byl téměř monomorfní s velmi vzácným výskytem (celková frekvence 0,019) jedné další alely. U systému DIA byl dobře hodnotitelný jeden lokus se čtyřmi alelami (dia-1), zatímco další jeden nebo dva (možná i více) lokusy se barvily slabě a neumožňovaly alelickou interpretaci. Podobně u systému LAP byl dobře hodnotitelný jeden lokus s devíti alelami (lap-1), zatímco druhý (lap-2) se barvil slabě a nebylo možné jej alelicky vyhodnotit a velmi obtížné by bylo i rozlišení jednotlivých fenotypů. U systému PGM se barvily zřejmě dva lokusy, z nichž jeden (pgm-1) byl čitelný, ale málo variabilní se dvěma alelami a druhý (pgm-2) byl překryt souběžně se barvicím systémem 6-PGDH a proto nečitelný. Ukázky gelů jsou na obrázku 10.4. Přehled zastoupení jednotlivých alel pro všechny studované populace je uveden v tabulce 10.2, Počty alel a Shanonův informační index (který je mírou polymorfismu daného lokusu, resp. mírou informace, které může daný lokus poskytnout) pro jednotlivé lokusy v rámci jednotlivých taxonů a v celém souboru dat jsou v tabulce 10.3.

Kvalitativní rozdíly mezi jednotlivými druhy – druhově specifické alely – nebyly u studovaných enzymatických systémů nalezeny, kromě několika vzácných alel, u nichž je ale výskyt omezený na určitý druh spíše výsledkem relativně malého počtu vzorků a náhody (alela byla pro svou vzácnost zachycena pouze u daného druhu, ale pravděpodobně se vyskytuje i jinde).

Také kvantitativní rozdíly mezi jednotlivými druhy jsou dosti slabé, což neumožňuje potvrdit nebo vyvrátit hypotézu o hybridním původu „přechodných“ populace na základě pouhých celkových frekvencí jednotlivých alel. Proto byla analyzována celková podobnost jednotlivých populací a taxonů – na základě frekvencí jednotlivých alel byla spočítána matice vzdáleností populací (Neiova genetická vzdálenost) a ta byla analyzována analýzou hlavních koordinát. Pro srovnání byla spočítána také analýza molekulární variance (AMOVA)

Při analýze molekulární variance byly analyzovány pouze nehybridní populace, což umožnilo studovat rozdíly mezi druhy. Hlavní výsledky jsou v tabulce 10.4. Největší variabilita je na úrovni jedinců uvnitř jednotlivých populací, což lze u rostliny téměř bez vegetativního rozmnožování a s téměř výhradně alogamickým pohlavním rozmnožováním očekávat. Průkazná variabilita je i mezi populacemi uvnitř druhů. Naopak rozdíly mezi druhy jsou velmi malé, odpovídající pouze necelým 4% variability a nejsou statisticky průkazné.

Výsledky analýzy hlavních koordinát jsou na obrázku 10.5. V analýze morfologických znaků se populace seřadily téměř do přímky s *C. elatior* a *C. stenolepis* na protilehlých okrajích a „přechodnými“ populacemi uprostřed, pouze populace *ole1* se poněkud odchyluje. Analýza genetických vzdáleností vychází poněkud jinak. Hlavní gradient podél první ordinační osy také vede od *C. elatior* na levé straně a ve středu grafu k *C. stenolepis* na pravé straně grafu. Dvě populace *C. elatior* jsou posunuty do blízkosti *C. stenolepis*. Zřejmě jde o výsledek celkové

Tabulka 10.2 Frekvence jednotlivých alel polymorfních lokusů u jednotlivých populací (zkratky viz Příloha 2), u jednotlivých taxonů a křížence (Elat – *Centaurea elatior*, Sten – *C. stenolepis*, Elat × Sten – „přechodné populace“) a v celém souboru. Při výpočtu frekvencí pro druh *C. elatior* nebyla uvažována populace *ole1*, která zřejmě představuje křížence mezi *C. elatior* a *C. phrygia* subsp. *phrygia*.

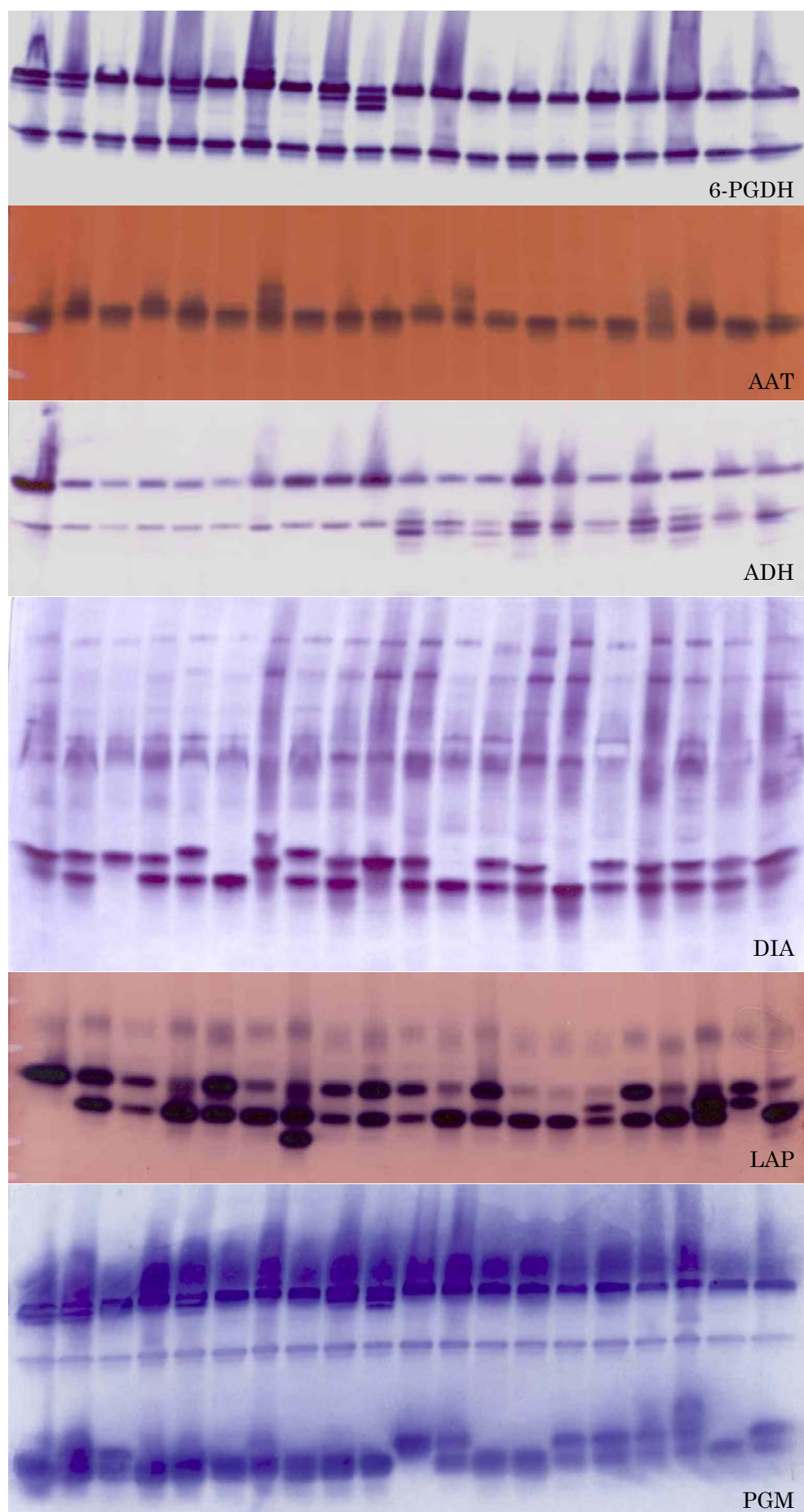
lokus	alela	populace										taxon			celkem	
		bol	hvl	pros	pris	ole1	rte	rus	babu	dub	mil	dom	Elat	Elat × Sten		Sten
aat	e	0,00	0,00	0,00	0,05	0,05	0,05	0,10	0,06	0,20	0,30	0,00	0,022	0,069	0,167	0,076
	d	0,13	0,30	0,50	0,30	0,35	0,35	0,55	0,22	0,65	0,15	0,25	0,315	0,379	0,350	0,343
	c	0,88	0,50	0,44	0,30	0,35	0,60	0,35	0,61	0,10	0,15	0,75	0,478	0,517	0,333	0,448
	b	0,00	0,20	0,06	0,35	0,25	0,00	0,00	0,11	0,00	0,40	0,00	0,185	0,034	0,133	0,129
	a	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,000	0,000	0,017	0,005
adh-1	e	0,00	0,00	0,25	0,40	0,70	0,45	0,50	0,22	0,60	0,45	0,70	0,283	0,397	0,583	0,400
	d	1,00	0,75	0,75	0,25	0,15	0,45	0,35	0,78	0,40	0,35	0,10	0,554	0,517	0,283	0,467
	c	0,00	0,20	0,00	0,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,109	0,000	0,000	0,048
	b	0,00	0,05	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,022	0,000	0,000	0,010
	a	0,00	0,00	0,00	0,00	0,15	0,10	0,15	0,00	0,00	0,20	0,20	0,033	0,086	0,133	0,076
6pgdh-2	f	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,011	0,000	0,000	0,005
	e	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,011	0,000	0,000	0,005
	d	0,94	0,85	0,69	0,85	0,95	0,75	1,00	0,72	0,85	1,00	1,00	0,859	0,828	0,950	0,876
	c	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,022	0,000	0,000	0,010
	b	0,00	0,05	0,25	0,05	0,05	0,20	0,00	0,17	0,15	0,00	0,00	0,076	0,121	0,050	0,081
	a	0,06	0,00	0,06	0,00	0,00	0,05	0,00	0,11	0,00	0,00	0,00	0,022	0,052	0,000	0,024
lap-1	i	0,06	0,00	0,25	0,00	0,15	0,40	0,25	0,00	0,10	0,10	0,55	0,087	0,224	0,250	0,171
	h	0,00	0,05	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,022	0,000	0,000	0,010
	g	0,00	0,20	0,06	0,40	0,00	0,00	0,15	0,00	0,20	0,20	0,00	0,141	0,052	0,133	0,114
	f	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,033	0,000	0,033	0,024
	e	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,000	0,000	0,017	0,005
	d	0,44	0,45	0,69	0,40	0,80	0,55	0,60	1,00	0,70	0,30	0,45	0,554	0,707	0,483	0,576
	c	0,19	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,25	0,00	0,054	0,000	0,083	0,048
	a	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,022	0,000	0,000	0,010
dia-1	d	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,022	0,000	0,000	0,010
	c	0,44	0,33	0,31	0,55	0,40	0,05	0,90	0,06	0,45	0,65	0,45	0,411	0,345	0,517	0,423
	b	0,00	0,22	0,00	0,00	0,00	0,20	0,10	0,00	0,15	0,05	0,10	0,044	0,103	0,100	0,077
	a	0,44	0,44	0,69	0,45	0,60	0,75	0,00	0,94	0,40	0,30	0,45	0,522	0,552	0,383	0,490
pgm-1	c	0,00	0,06	0,19	0,00	0,00	0,00	0,40	0,00	0,00	0,25	0,00	0,044	0,138	0,083	0,082
	b	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,000	0,034	0,067	0,029
	a	1,00	0,94	0,81	1,00	1,00	0,90	0,60	1,00	1,00	0,75	0,80	0,956	0,828	0,850	0,889

Tabulka 10.3 Počty alel a hodnoty Shanonova informačního indexu pro jednotlivé taxony a celý soubor dat (N_a – počet alel, I – Shanonův informační index; Elat – *C. elatior* bez populace *ole1*, Sten – *C. stenolepis*, Elat × Sten – „přechodné populace“)

Lokus	Elat		Elat × Sten		Sten		Celkem	
	N_a	I	N_a	I	N_a	I	N_a	I
lap-1	8	1,57	4	0,80	6	1,36	9	1,35
aat-1	4	1,06	4	1,01	5	1,37	5	1,21
adh-1	4	0,94	3	0,92	3	0,95	5	1,11
dia-1	4	0,98	3	0,93	3	0,94	4	0,96
6pgdh-2	6	0,68	3	0,57	2	0,20	6	0,50
pgm-1	2	0,22	3	0,55	3	0,53	3	0,41
průměr		0,91		0,80		0,89		0,92

Tabulka 10.4 Výsledky analýzy molekulární variance izozymových dat populací *C. elatior* a *C. stenolepis*

Úroveň	% variability	P
Mezi druhy	3,69	0,11
Mezi populacemi v rámci druhu	11,02	0,00001
Mezi jedinci v rámci populace	85,29	0,00001

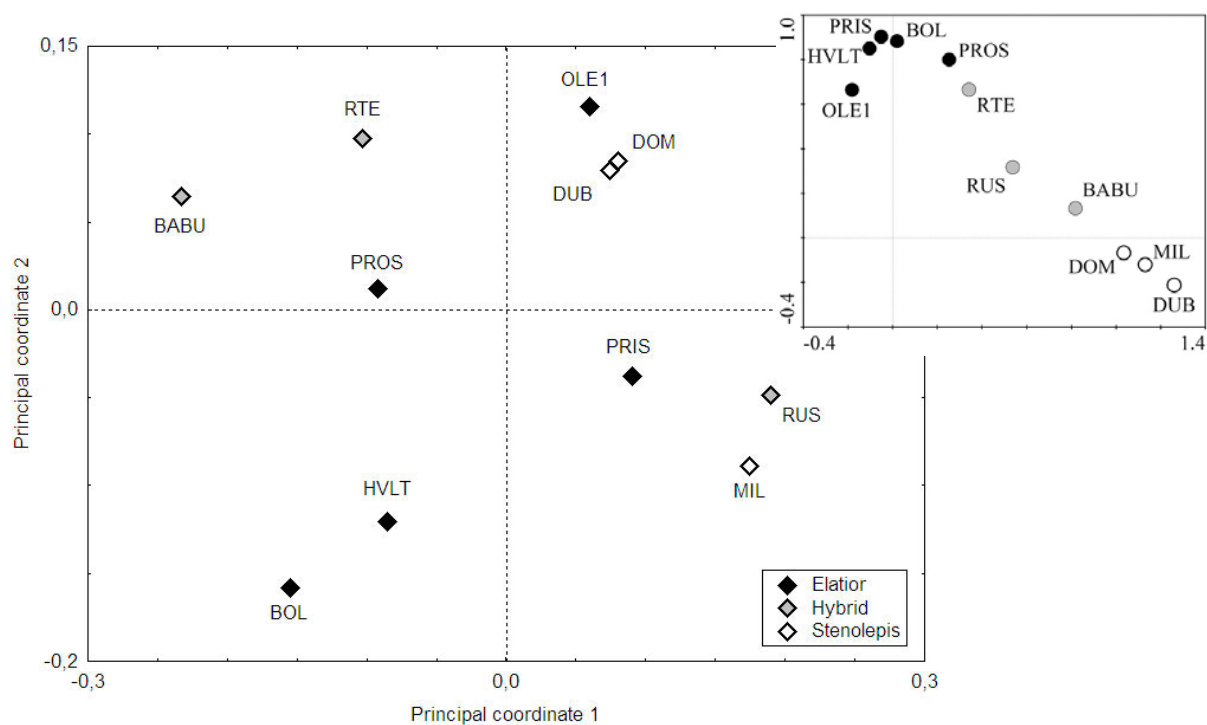


Obr. 10.4
Ukázky polyakryl-
amidových gelů
barvených na jed-
notlivé enzymové
systémy.

genetické podobnosti obou druhů (podobně jako byly v předchozích analýzách podobné *C. jacea* a *C. nigra*, JENSEN et al. 1987, HARDY et al. 2000). V případě populace *ole1* lze uvažovat i o introgresi druhu *C. phrygia* s. str., jehož genetická variabilita je zcela neznámá. Na introgresi ukazují kromě genetické zvláštnosti této populace (odlišnost od ostatních populací klasifikovaných morfologicky jako *C. elatior*) také výskyt na styku areálů obou druhů a jisté morfologické odlišnosti od typické *C. elatior*, které se ještě výrazněji objevují u geograficky blízké populace *ole2* (viz kapitolu 7). Pro populaci *pris* ale není podobné vysvětlení možné, teoreticky by bylo možné uvažovat o introgresi taxonu *C. jacea*, který se a stejné lokalitě také vyskytuje, ale pro takovou domněnku nejsou žádné další důvody, zejména pokud jde o morfologické znaky i poznatky o hybridizaci (viz kapitoly 3 a 11).

Poloha přechodných populací je ve výsledku analýzy hlavních koordinát také poměrně zajímavá. Populace *rus*, v morfologické analýze ležící přesně vprostřed gradientu, je posunuta silně k *C. stenolepis*. Naopak populace *babu*, která je morfologicky blízká *C. stenolepis*, je geneticky mnohem podobnější většině populací *C. elatior* (je dokonce od *C. stenolepis* vzdálenější). Populace *rte* je pak celkem podobná *C. elatior* podobně jako v analýze morfologických znaků. Tyto výsledky lze snad s jistou dávkou opatrnosti interpretovat tak, že podporují hypotézu o hybridizaci, konkrétně že ukazuje na výskyt genů *C. elatior* v populaci *babu*, přestože ta je mnohem morfologicky podobnější *C. stenolepis*, a také vyšší podíl genů *C. stenolepis* v populaci *rus* než by odpovídalo morfometrickým analýzám.

Bohužel není možné takovou interpretaci zcela jednoznačně přijmout. Rozdíly v izozymech mezi *C. elatior* a *C. stenolepis* jsou dosti malé (jak ukázala také AMOVA) a při malém počtu studovaných populací mohou být takové výsledky do jisté míry způsobeny náhodou. Pouze analýza většího množství populací



Obr. 10.5 Analýza hlavních koordinát genetických vzdáleností populací *Centaurea elatior*, *C. stenolepis* a jejich křížence („přechodné“ populace). První ordinační osa vysvětluje 55,5% variability, druhá 21,8%. Pro srovnání je na menším grafu vpravo nahoře vynesena analýza hlavních koordinát morfologických znaků stejných populací.

(a ideálně také většího množství jedinců z každé populace) by mohla ukázat, jestli jsou pozorované slabé rozdíly mezi druhy skutečné nebo jestli jen nebyla zachycena celá škála vnitrodruhové variability a blízkost obou druhů nebo dokonce překryv mezi nimi je ještě větší. Pokud by se naopak objevil výraznější rozdíl, bylo by zajímavé podrobně prostudovat populaci v uvedených výsledcích „netypickou“ populaci *pris*.

Pokud je z analýzy vyloučena populace *ole1*, u které je oprávněně předpokládat, že je ovlivněná introgresí druhu *C. phrygia* s. str., jsou výsledky analýzy hlavních koordinát velmi podobné. Populace *C. elatior* pak vytvářejí o něco kompaktnější skupinu, ale populace *pris* je stále silně posunutá k *C. stenolepis* a ani pozice přechodných populací se příliš nezmění.

Celkově tedy lze říci, že analýza izozymů hypotézu o hybridním původu určitě nepopírá, ale také jí neposkytuje žádnou výraznou podporu (slabou snad ano). Možným řešením by bylo zvětšit množství studovaných populací. Zdá se ale, že mnohem efektivnějším řešením této problematiky by bylo hledání úplně jiného genetického markeru, u kterého by byl větší rozdíl mezi studovanými druhy (některé z metod založená přímo na analýze DNA).

10.4 Nomenklatura kříženců

Na základě výsledků morfometrických analýz, rozšíření jednotlivých taxonů a do jisté míry i analýzy izozymů je možné říct, že „přechodné“ populace vznikly pravděpodobně hybridizací (resp. introgresí). Byly rozlišeny tři typy těchto kříženců: a) *Centaurea elatior* × *C. phrygia* subsp. *phrygia*, b) *C. elatior* × *C. stenolepis* a c) *C. oxylepis* × *C. phrygia* subsp. *erdneri*.

Kříženec *C. elatior* × *C. phrygia* je v literatuře občas uváděn pod jménem *C. ×erdneri* J. WAGNER. Jak již bylo uvedeno v kapitole 7.4.6, patří toto jméno ve skutečnosti tetraploidní *C. phrygia* a rostliny jím označované nebyly kříženci mezi *C. elatior* a *C. phrygia*. Podobně údajně přechodné typy mezi *C. elatior* a *C. phrygia* popsáné jako *C. phrygia* subsp. *interdescens* GUGLER, 1904 jsou ve skutečnosti zřejmě netypické rostliny *C. elatior*, protože jsou udávány z oblastí, kde *C. phrygia* neroste. Pro křížence *C. elatior* × *C. phrygia* tak zřejmě neexistuje žádné použitelné jméno ani v ranku druhu, resp. nothospecies ani poddruhu, resp. nothosubspecies.

Podobně zřejmě neexistuje žádné použitelné jméno pro křížence mezi *C. oxylepis* × *C. phrygia* (subsp. *erdneri*).

Pro třetí typ „přechodných“ rostlin, tj. *C. elatior* × *C. stenolepis*, byla v minulosti používána dvě jména – *C. ×castriferrei* BORBÁS et WAISB., 1897 a *C. ×cetia* (BECK) J. WAGNER, 1925. Zdá se, že obě skutečně patří k uvedenému kříženci.

Jméno *C. ×castriferrei* BORBÁS et WAISB. bylo publikováno v maďarsky psané encyklopedii maďarských žup (Magyarország Vármegyéi és Városai) v dílu o župě Vas v kapitole o rostlinstvu této župy (BORBÁS 1897⁴²). Nové jméno se objevuje na straně 506 v seznamu druhů a v poznámce pod čarou na téže straně jeho

⁴² V knize samotné je uveden rok vydání 1898, ale velmi pravděpodobně vyšla skutečně již roku 1897. Citují ji tak všichni tehdejší autoři včetně samotného Borbáse, (kteří skutečný rok vydání pravděpodobně znali). Autorem kapitoly, ve které je kříženec *C. ×castriferrei* popsán, je pouze V. Borbás. Přímou v textu je uvedeno „Borb. et Waisb.“ a toto připsání jména musí být v tomto případě dodrženo (čl. 46.2 Kódu).

maďarská a latinská diagnóza a označení, že jde o křížence. V moderní morfologické terminologii zní diagnóza v překladu takto: „*C. pseudophrygia* × *stenolepis*. Podobný *C. stenolepis*, liší se širšími úbory, rozprostřenějšími trásněmi [zřejmě má znamenat výraznější „obal“ neboli „paruku“ okolo zákrovu tvořený odstálými trásnitými konci přívěsků zákrovních listenů], přívěsky zákrovních listenů výrazně od zákrovu ohnutými, zakrývajícími zelené části zákrovních listenů.“ V latinské verzi je před „podobný *C. stenolepis*“ přidáno ještě „Zákrovu hustě nahloučené, listy na spodní straně šedivé“⁴³.

Herbáře V. Borbáse i A. Waisbeckera, ve kterých by měl být typový materiál jména *C. ×castriferrei*, jsou v současnosti uloženy v herbáři BP. Z území bývalé maďarské župy Vas (v současnosti částečně na území Rakouska) jsem zde našel několik sběrů obou těchto autorů, některé určené jako *C. ×castriferrei* a některé jako *C. pseudophrygia* nebo *C. elatior*. Jde buď o víceméně typickou *C. stenolepis* nebo o rostliny přechodného mezi *C. elatior* a *C. stenolepis*, typická *C. elatior* v tomto materiálu zastoupena není. Do typového materiálu jména *C. ×castriferrei* patří z těchto položek jistě položky BP 306939 a BP 306940 sbírané V. Borbásem v roce 1882 s lokalizací „in pratis ad Pinkafő“ a „in pratis ad Felső Ór“ (tj. obce Pinkafeld a Oberwart v současném Rakousku). Na obou těchto položkách, sběratelem neurčených, jsou rostliny přechodného typu. Do typového materiálu ale možná patří i další dvě položky, na kterých je ale víceméně typická *C. stenolepis*. Jde o položky BP 181218 a BP 181297 sbírané A. Waisbeckerem 10.9.1897 u města Köszeg („Köszegen erdő szelen“, tj. „na okraji lesa na Köszegu“). Obě jsou určeny jako *C. ×castriferrei* a lokalita u města Köszeg je později na Dörflerově exsikátu Herbarium normale č. 4158 citována jako *locus classicus*. Na druhou stranu pozdní datum sběru naznačuje, že tyto dvě položky mohly být sebrány až po publikaci jména a nemohly sloužit jako podklad při psaní diagnózy *C. ×castriferrei*, která musela vzniknout ještě o něco dříve než na podzim 1897 (nějakou dobu jistě trvala příprava rozsáhlé encyklopedie k tisku). V protologu navíc není uvedena žádná lokalita. Na schedách obou položek je dokonce protolog citován, ale to není rozhodující, definitivní schedy mohly být psány až dodatečně (např. při zpracovávání materiálu až v zimě po vegetační sezóně). Za těchto okolností je zřejmě nejvhodnější vybrat lektotyp jména *C. ×castriferrei* z Borbásových sběrů z roku 1882, lépe zachovaná a i diagnóze tohoto křížence nejlépe odpovídající je položka BP 306940.

Druhé jméno vztahující se na křížence *C. elatior* a *C. stenolepis* je *C. ×cetia* (BECK) J. WAGNER, 1925, založené na *C. stenolepis* f. *cetia* BECK, 1893. Od typických rostlin *C. stenolepis* se f. *cetia* podle původní diagnózy (BECK 1893) liší většími zákrovy (uváděná délka 27 mm se ale zřejmě vztahuje na zákrov + ze zákrovu vyčnívající květy), vejčité kulovitými zákrovy (u typických rostlin je uváděn zákrov vejčitý), delšími větvemi v květenství a ztrátou šedivého odění. Je uváděna jediná lokalita na svazích Vídeňského lesa mezi obcemi Perchtoldsdorf a Gießhübl⁴⁴.

⁴³ „*S. pseudophrygia* × *stenolepis*. Jobban hasonlít a *C. stenolepis*hez, de a virág fészke szélesebb. rontjai pedig egészen szétterpednek, az egész függelék hátrahajlik, a pikkelyeket elfödi. Andhodiis dense congestis, foliis subtus canercentibus, denticulatis *Centaureae stenolepi* similior differt anthodiis latioribus, fimbriis patentirrimis, appendicibus omnino reflexis, squamas occultantibus.“ V celém textu je několik tiskových chyb (na začátku *S.* místo *C.*, ve slovech *pseudophrygia* a *canescentibus* je *r* místo *s*, místo *Andhodiis* má být *Anthodiis*).

⁴⁴ Die zwischen Perchtoldsdorf a Gießhübl wachsende Pflanze zeichnet sich durch größere, bis 27 mm lange Köpfchen, eikugelige Hüllen, längere Äste des Blütenstandes, sowie durch das Zurücktreten der spinnwebigen Behaarung aus = f. *cetia*.

Dokladový materiál rodu *Centaurea* k této Beckově Flora von Niederösterreich je uložen převážně v herbáři W (malá část i v PRC). Byla nalezena jedna herbářová položka, která je může být bezpochyby použita jako lektotyp jména *C. stenolepis* f. *cetia* BECK: položka W 1912-10719 „Bei Perchtoldsdorf gegen Giesshübl, M. F. Müllner, 2.9.1891“. Rostlina byla původně určena jako *C. stenolepis*. K položce je přiložen Beckův revizní lístek s textem „f. *cetia* Fl. NÖ. 1258. dr. G. de Beck“. Na položce jsou části dvou rostlin (nebo možná vrchol lodyhy a boční větev téže rostliny), které odpovídají diagnóze f. *cetia* v tvaru a velikosti úborů a větvení lodyhy a do jisté míry i v odění, kdy horní strana listů je zelená, ale na spodní straně listů je šedivé odění zřetelné. Od typické *C. stenolepis* se rostliny na citované položce liší také poněkud širšími listy v poměru k délce. Jde skutečně o zástupce morfologicky přechodných rostlin, i když jsou celkově poměrně blízké *C. stenolepis*. Doklad o výskytu rostlin přechodných mezi *C. elatior* a *C. stenolepis* v oblasti Vídeňského lesa není ojedinělý, tyto rostliny jsou mnohokrát doloženy i jinými herbářovými sběry.

11. Hybridizace mezi ploidními úrovněmi

11.1 Kříženci mezi *Centaurea jacea* a *C. elatior* v Krušných horách

U západoevropských taxonů chrp ze skupin *Centaurea jacea* agg. a *C. nigra* agg. bylo experimentálně ověřeno, že taxony se stejným počtem chromozómů (stejná ploidní úroveň) se kříží snadno a jejich kříženci jsou vesměs fertillní, zatímco taxony s různým počtem chromozómů se kříží velmi vzácně a jejich kříženci jsou téměř sterilní (viz kapitolu 3.3). Zdá se, že to platí pro celou sekci *Jacea*. Pro stredoevropské taxony zatím podobně detailní experimentální studie chybí, ale uvedené zákonitosti dobře odpovídají počty kříženců doložených v herbářích i moje zkušenosti z terénu. Z území Česka a Slovenska existují v českých a slovenských herbářích stovky položek kříženců tetraploidní *C. jacea* s tetraploidními *C. phrygia* subsp. *erdneri* a *C. oxylepis* a naopak pouze jednotlivé doklady kříženců mezi tetraploidní *C. jacea* a diploidními taxony. V terénu se lze poměrně často setkat s hybridními roji a introgresí mezi taxony stejné ploidie (opět kříženci *C. jacea* s *C. oxylepis* nebo *C. phrygia* nebo tzv. přechodné populace v *C. phrygia* agg., viz kapitolu 10), zatímco kříženci mezi taxony různé ploidie jsou velmi vzácní a většinou jde o jednotlivé rostliny v celé populaci rodičovských taxonů.

Jedinou mně známou výjimkou je společná lokalita *C. elatior* a *C. jacea* u osady Jindřišská mezi obcemi Boleboř a Jirkov na svahu Krušných hor⁴⁵ (nedaleko byly sbírány populace obou taxonů s označením *bol* a *bol-j* pro morfometrickou analýzu). Na této lokalitě se vyskytuje ve smíšené populaci obou rodičů několik desítek kříženců. Kříženci jsou díky značné morfologické rozdílnosti rodičů snadno identifikovatelní, zejména podle tvaru přívěsků zákrovních listenů. *Centaurea elatior* má přívěsky po okrajích pravidelně třásnité, se střední nedělenou částí vejčitou až úzce kopinatou, širokou obvykle méně než 1,2 mm, přívěsky jsou na konci protažené v dlouhou šídlovitou po straně třásnitou a nazpět ohnutou špičku. Naopak přívěsky *C. jacea* jsou okrouhlé, nejméně 3 mm široké, víceméně celokrajné nebo nepravidelně drobně zoubkaté. Kříženci pak mají přívěsky buď okrouhlé, ale po kraje zřetelně nepravidelně drobně třásnité nebo mají přívěsky nedělenou část trojúhelníkovitou, dosti širokou (1–3 mm), po stranách jsou sice vyvinuty třásně, ale často ve spodní části nepravidelně srůstají do skupin, na konci přívěsku je někdy velmi krátká šídlovitá třásnitá špička. Dále se pak rodičovské druhy liší oděním (přítomnost dlouhých odstálých chlupů u *C. elatior* a jejich absence u *C. jacea*) a šířkou a tvarem listů (většinou 2–4× delší než široké a pouze drobně zoubkaté u *C. elatior*, většinou 3,5–10× delší než široké a často laločnaté u *C. jacea*). Kříženci se v těchto znacích blíží spíše *C. elatior*, ale často mají ve spodní polovině listů 1–2 páry postranních laloků, podobně jako *C. jacea*.

Kromě vysokého počtu hybridních rostlin je na této lokalitě neobvyklé také to, že zde pravděpodobně dochází ke zpětnému křížení kříženců s *C. jacea*. Kříženci jsou zřejmě fertillní. Vytváří nažky v počtu srovnatelném s rodičovskými taxony. Nažky kříženců vypadají stejně jako dobře vyvinuté zralé nažky rodičovských taxonů. Nelze samozřejmě vyloučit, že tyto nažky mohou mít sníženou klíčivost, ale je pravděpodobné, že alespoň část nažek klíčí. Zároveň má část kříženců většinu znaků

⁴⁵ Přesná lokalizace: Česko; 3. Podkrušnohorská pánev (u hranice s 25a. Krušnohorské podhůří vlastní) – Jirkov, osada Jindřišská: suchá stráž VSV orientace pod okrajem lesa, J od výrazné zatáčky silnice asi 0,9 km JV od kaple, 450 m n.m.; souřadnice(WGS84): lat. +50,5129; long. +013,4287.

„posunutých“ směrem k *C. jacea*. Vyskytují se zde dokonce rostliny, které mají přívěsky typické pro *C. jacea*, ale neobvykle široké listy úplně na horním okraji variability tohoto taxonu a někdy jsou na lodyze chlupaté delšími (přes 1 mm) odstálými chlupy, které se u typické *C. jacea* nevyskytují. Pravděpodobně jsou tyto rostlin potomky zpětného křížení. Teoreticky (podle obecných předpokladů a analogických studií v západní Evropě, viz kapitolu 3.3) by ale k takovému zpětnému křížení nemělo docházet. Zaměřil jsem se proto na tuto populaci s cílem zjistit, zda zde opravdu ke zpětnému křížení dochází a pokud ano, jakým způsobem. Zároveň jsem pro srovnání prováděl kontrolovaný hybridizační experiment se stejnými rodičovskými druhy.

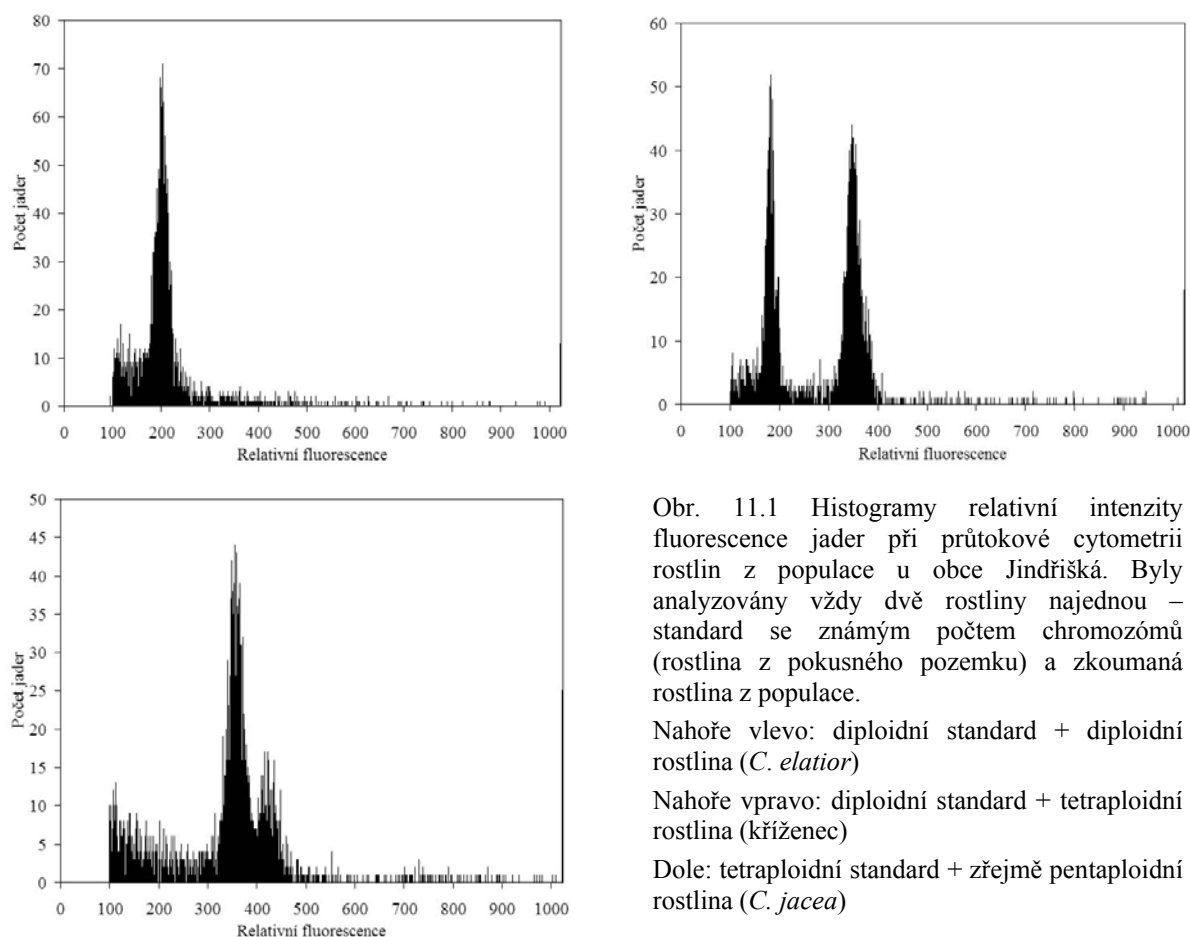
11.2 Ploidní úrovně ve studované smíšené populaci

Pomocí průtokové cytometrie bylo studováno zastoupení jednotlivých ploidních úrovní v populaci u osady Jindřišská obsahující křížence mezi *C. elatior* a *C. jacea*. Celkem bylo studováno 15 rostlin *C. elatior*, 15 rostlin *C. jacea* a 12 kříženců.

Všechny rostliny *C. elatior* byly ve shodě s předpoklady diploidní. Všechny rostliny *C. jacea* byly rovněž podle předpokladů tetraploidní, s výjimkou jedné, která byla možná pentaploidní (tento výsledek není úplně jasný, některé odebrané vzorky byly v dosti špatném stavu, konkrétně u této rostliny bylo možno odebrat pouze úplné zbytky listů, lokalita totiž byla těsně před odběrem spasena a rozdupána kravami). Všichni kříženci byli překvapivě tetraploidní a nikoliv triploidní, jak bylo očekáváno. Ukázky příslušných histogramů jsou na obrázku 11.1. Tento výsledek znamená, že křížení se zřejmě účastnily neredukované gamety diploidního rodiče (jiným důvodem nelze tetraploidního křížence při křížení diploidů a tetraploidů a zároveň absenci triploidů dostat). Naopak nebyl nalezen žádný triploidní kříženec, který by vznikl spojením normálních (tj. redukovaných) gamet.

To, že jsou kříženci tetraploidní, by mohlo vysvětlovat pozorování, že asi dochází ke zpětnému křížení s *C. jacea*. Jak kříženec, tak *C. jacea* jsou tetraploidní, a tak je možné, že se mohou snadno křížit, jak je v sekci *Jacea* u taxonů stejné ploidní úrovně obvyklé. Tetraploidní kříženec první filiální generace by zároveň neměl mít narušenou meiózu kvůli různému původu chromozómů, protože zřejmě obsahuje po dvou chromozómových sadách od každého rodiče, což by mělo umožňovat pravidelné párování chromozómů a tvorbu gamet. Vzhledem k různému původu chromozómů je ale možné, že v dalších generaci se mohou nepravidelnosti objevit a že rostliny druhé filiální generace mohou být sterilní nebo mít podstatně sníženou plodnost. Výskyt rostlin znakově velmi posunutých k *C. jacea* to ale spíše nenaznačuje (v podstatě lze v populaci najít plynulý morfologický přechod od přesně intermediárních kříženců až k *C. jacea*).

Otázkou je, jestli na lokalitě k mezidruhové hybridizace *C. elatior* a *C. jacea* dochází opakovaně. Lze jednoznačně říci, že jednotliví kříženci zcela jistě nejsou vegetativně vzniklé klony, protože jsou na lokalitě vzdáleny i desítky metrů a chrpy se přitom mohou vegetativně šířit pouze na malé vzdálenosti řádu maximálně několika desítek centimetrů (vytvářejí krátké podzemní výběžky, takže staré rostliny vytváří rozsáhlé řídké trsy, které se možná mohou rozpadnout a výsledek vypadá jako dva samostatné menší trsy; výjimečně bylo na pokusném pozemku pozorováno zakořenění z nodů lodyhy z předchozího roku, která na podzim zůstala ležet na zemi a zcela neodumřela). Kvůli uvažované možnosti zpětného křížení



Obr. 11.1 Histogramy relativní intenzity fluorescence jader při průtokové cytometrii rostlin z populace u obce Jindřišká. Byly analyzovány vždy dvě rostliny najednou – standard se známým počtem chromozómů (rostlina z pokusného pozemku) a zkoumaná rostlina z populace.

Nahoře vlevo: diploidní standard + diploidní rostlina (*C. elatior*)

Nahoře vpravo: diploidní standard + tetraploidní rostlina (kříželec)

Dole: tetraploidní standard + zřejmě pentaploidní rostlina (*C. jacea*)

ale není jasné, kolik hybridních rostlin na lokalitě jsou kříženci první filiální generace, kolikrát na lokalitě k mezidruhové hybridizaci došlo a kolik kříženců jsou potomci zpětného křížení. Nelze vyloučit, že ke zkřížení *C. elatior* a *C. jacea* došlo pouze jednou a že všichni kříženci na lokalitě jsou potomky této jediné události (například z několika semen z jedné mateřské rostliny) a nebo zpětní kříženci jednoho původního křížence a *C. jacea*. Pravděpodobnější je ale možnost opakovaného vzniku kříženců mezi *C. jacea* a *C. elatior* – ukazuje na to výskyt přesně intermediárních rostlin, tedy jakoby rostlin první filiální generace, dosti daleko od sebe (zkušenosti z pokusného pozemku ukazují, že ani nažky se obvykle nešíří dále než několik málo metrů od mateřské rostliny, byť v jednotlivých případech asi mohou).

Velmi zajímavý by byl výskyt pentaploidní rostliny. Pokud bude v budoucnu potvrzen (vzorek byl velmi špatný a analýzu bude nutné zopakovat), svědčil by o účasti neredukovaných gamet u tetraploida, což v minulosti nebylo u sekce *Jacea* nikdy s jistotou zaznamenáno. Výskyt vyšších ploidních úrovní než tetraploidní je u sekce *Jacea* rovněž výjimečný – je znám pouze jediný údaj o výskytu hexaploida, který byl údajně nalezen pomocí průtokové cytometrie v populaci tetraploidů v Belgii (HARDY et al. 2000a). Jak taková rostlina vznikla není nejasné, asi nejpravděpodobnější vysvětlení (vzhledem k úplné absenci triploidů na lokalitě) by mohlo být spojení redukované a neredukované gamety tetraploida.

11.3 Hybridizační experiment

Cílem hybridizačního experimentu bylo získat data o četnosti kříženců pro srovnání s údaji z terénu. Bylo analyzováno celkem 208 úborů⁴⁶ a dalších 74 úborů (30 od *C. elatior*, 44 od *C. jacea*) bylo ponecháno pro spontánní opylování. Úbory *C. elatior* jsou větší než úbory *C. jacea* a mají tedy v průměru více květů, čemuž dobře odpovídá i průměrný počet nažek při spontánním opylování – 64,8 u *C. elatior* a 45,2 u *C. jacea*. Těmito hodnotami byly proto děleny počty nažek zjištěné v opylovacím pokusu (podle mateřského druhu; viz metodiku, kapitola 4.4) a takto standardizované hodnoty byly analyzovány Kruskal-Wallisovým testem (neparametrická obdoba analýzy variance).

Výsledky jsou shrnuty v tabulce 11.1 a na obrázku 11.2. Bylo zjištěno, že existují statisticky průkazné rozdíly mezi jednotlivými skupinami ($H = 122,4$, $p = 0,001$). Následná mnohonásobná porovnání ukázala, že v datech existují tři

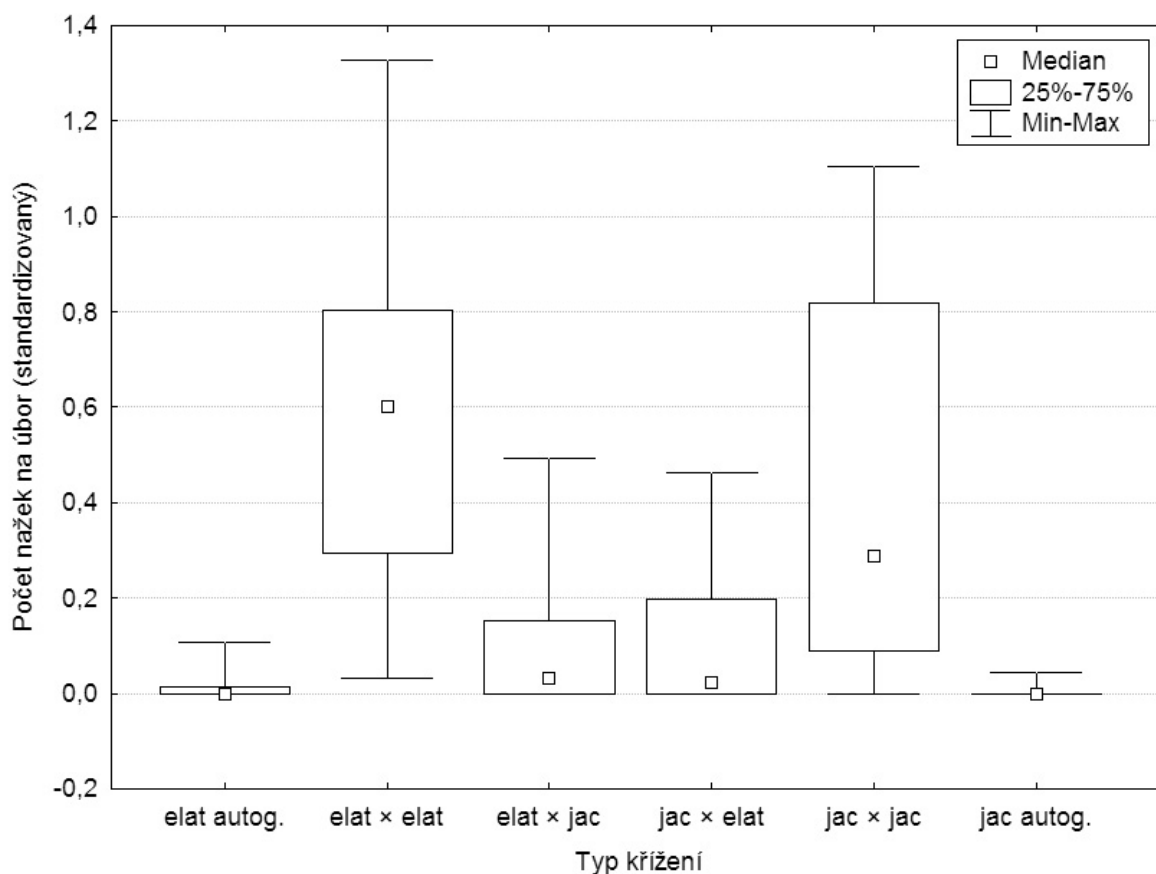
Tabulka 11.1 Výsledky křížení *C. elatior* (Elat) a *C. jacea* (Jac). Uváděn je počet zralých nažek na jeden úbor a za lomítkem hodnota po standardizaci.

Typ křížení	N	Průměr	Minimum	Medián	Maximum
Elat. autogamie	51	0,75 / 0,011	0 / 0,00	0 / 0,00	7 / 0,11
Elat. ♀ × Elat. ♂	41	37,90 / 0,585	2 / 0,03	39 / 0,61	86 / 1,33
Elat. ♀ × Jac. ♂	40	5,73 / 0,088	0 / 0,00	2 / 0,03	32 / 0,49
Jac. ♀ × Elat. ♂	31	4,58 / 0,101	0 / 0,00	1 / 0,02	21 / 0,46
Jac. ♀ × Jac. ♂	27	19,33 / 0,428	0 / 0,00	13 / 0,29	50 / 1,11
Jac. autogamie	18	0,22 / 0,004	0 / 0,00	0 / 0,00	2 / 0,04

skupiny – křížení v rámci druhu, křížení mezi druhy a autogamie. Uvnitř těchto skupin nebyl nikdy průkazný rozdíl daný tím, který druh byl použit jako mateřský. Každá skupina (resp. obě její podskupiny podle mateřského druhu) se průkazně lišila od všech ostatních typů křížení s výjimkou rozdílů mezi autogamií *C. jacea* a oběma mezidruhovými kříženími (tj. *C. elatior* ♀ × *C. jacea* ♂ a *C. jacea* ♀ × *C. elatior* ♂), které byly na 5% hladině významnosti těsně neprůkazné ($p = 0,086$, resp. $p = 0,073$), což je ale zřejmě způsobeno menším počtem pozorování pro autogamii *C. jacea*.

Počet nažek získaných při mezidruhovém křížení je ale jistě poněkud nadhodnocený. U obou studovaných druhů totiž byla zjištěna určitá míra autogamie. Počet autogamicky vzniklých nažek je relativně malý, takže je možné ho zanedbat u křížení, při kterých vzniká nažek větší množství. V tomto pokusu to byla křížení uvnitř jednotlivých druhů. Naopak křížení mezi druhy dává nažek poměrně málo a zanedbatelnou část z nich tvoří jistě nažky vzniklé díky autogamii. Pro vyloučení autogamie by bylo nutné odstranit z květů tyčinky, což ale nebylo pro velkou náročnost možné provést. U hvězdnicovitých vytváří srostlé prašníky trubku, kterou prochází čnělka a kterou by bylo nutné odříznout a zároveň nepoškodit čnělku (a to u několika desítek květů v každém úboru). Pravděpodobně by při tom podstatná část květů (resp. čnělek) byla poškozená a tedy pro pokus nepoužitelná.

⁴⁶ Toto číslo zahrnuje pouze výsledky křížení, ve kterých podařilo získat zdravé úbory s nepoškozenými nažkami. Úbory chrp jsou ale bohužel napadány parazitickým hmyzem (zejména dvoukřídlí čeledi Tephritidae, viz např. STEFAN-DEWENTER et al. 2001), jehož larvy vyžírají dozrávající nažky. Část pokusných úborů byla bohužel takto zničena a výsledky z nich nemohly být započítány. Do jisté míry může napadení úborů hmyzem také za nevyrovnaný počet jedinců v jednotlivých skupinách (i když ne zcela, záleželo také na tom, jaké rostliny na pokusném pozemku postupně vykvétaly).



Obr. 11.2 Výsledky opylovacího pokusu s *Centaurea elatior* a *C. jacea*. V jednotlivých skupinách je uváděn vždy mateřský druh (zdroj vajíček) jako první a otcovský druh (zdroj pylu) jako druhý. Zkratka „elat“ znamená *C. elatior*, „jac“ *C. jacea*, „autog.“ autogamie.

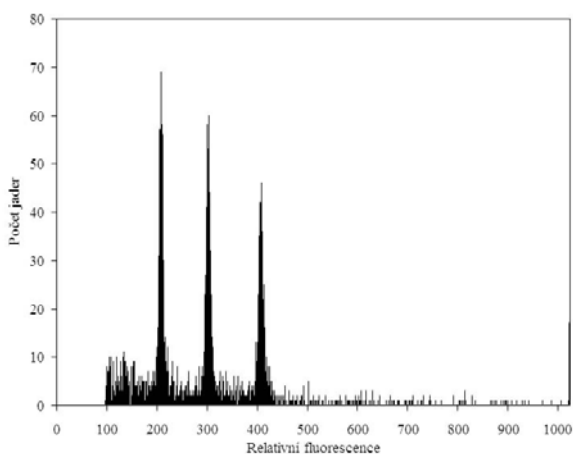
Podle očekávání vznikalo nejvíce nažek při křížení uvnitř druhů. Pro *C. elatior* byl průměrný počet nažek 37,9 (58,5% ve srovnání se spontánním opylováním), pro *C. jacea* to bylo 19,3 (tj. 42,8% ve srovnání se spontánním opylováním). Vzhledem k velké variabilitě mezi jednotlivými úbory ale nejsou tyto rozdíly statisticky průkazné (což bylo rovněž očekáváno). Efektivita umělého opylování je tedy asi poloviční ve srovnání se spontánním opylováním hmyzem.

Mezidruhové křížení dávalo srovnatelné počty nažek nezávisle na tom, který druh byl použit jako mateřský (5,7, tj. 8,8% pokud byla mateřskou rostlinou *C. elatior* a 4,6, tj. 10,1% pokud byla mateřskou rostlinou *C. jacea*). V tomto případě je ale rozdělení počtu nažek velmi nesymetrické – obvykle vzniká nažek málo a poměrně vysoký průměr je způsoben několika málo vysokými počty nažek v jednom úboru (přičemž někdy jde zřejmě o výsledek kontaminace cizím pylem, ale ne vždy). Mediány počtu nažek jsou výrazně nižší než průměrné hodnoty (2 pro mateřskou *C. elatior*, resp. 1 pro mateřskou *C. jacea*). V přibližně jedné třetině křížení (32,5% pokud byla mateřskou rostlinou *C. elatior*, 29,0% pokud byla mateřskou rostlinou *C. jacea*) nevznikly žádné zralé nažky.

Při autogamii byl průměrný počet nažek na úbor 0,75 (tj. 1,1%) u *C. elatior* a 0,22 (tj. 0,4%) u *C. jacea*, ale i v tomto případě nedala většina úborů žádné nažky (74,5% úborů u *C. elatior* a 83% úborů u *C. jacea*), někdy se objevovala 1 zralá nažka na úbor (10% úborů u *C. elatior*, 11% u *C. jacea*), vyšší počty byly vzácné (14,5% úborů *C. elatior* mělo 2–7 nažek, u *C. jacea* mělo 6% úborů 2 nažky).

Poněkud se mezi jednotlivými skupinami lišila i klíčivost nažek. V případě křížení uvnitř druhu byla téměř 90% (89,3% u *C. elatior*, 88,3% u *C. jacea*). Nažky vzniklé autogamií měly trochu nižší klíčivost: 74,2% u *C. elatior* a 66,7% u *C. jacea* (tato hodnota ale není spolehlivá, vychází z pouhých 3 nažek, z nichž vyklíčily 2). Nažky vzniklé z opylování mezi druhy měly rovněž sníženou klíčivost, 65,8% byla-li mateřskou rostlinou *C. jacea* a pouze 25,9% když byla mateřskou rostlinou *C. elatior*. Tato čísla však obsahují zřejmě i případy, kdy došlo ke kontaminaci pylem jiných rostlin, v případě *C. elatior* (jak bylo prokázáno průtokovou cytometrií, viz níže) jde jistě u 32 nažek z jednoho úboru z nichž vyklíčilo 30. Nejasný je i případ dalšího neobvykle vysokého počtu, kdy v úboru bylo 27 nažek, z nichž ale nevyklíčila žádná. Pokud jsou tyto dvě odlehlé hodnoty z dat vyloučeny, vychází klíčivost pro nažky z úborů *C. elatior* opylovaných pylem *C. jacea* ještě nižší – 17,8%.

Vyklíčené rostliny byly studovány pomocí průtokové cytometrie. Jedinci vzniklí z autogamie a z křížení uvnitř druhu (studována jen část jedinců, vzhledem k jejich velkému počtu) měli ve schodě s předpoklady vždy stejnou ploidii jako jejich rodiče – byli diploidní u *C. elatior* a tetraploidní u *C. jacea*. U jedinců z úborů



Obr. 11.3 Histogram relativní intenzity fluorescence jader při průtokové cytometrii rostlin z hybridizačního pokusu. Byly analyzovány tři rostliny najednou – diploidní standard a pokusné rostliny č. 182-II (triploidní) a 195-II (tetraploidní).

s mezidruhovým opylováním bylo nalezeno více ploidií. Pokud byla mateřskou rostlinou *C. elatior*, byli v potomstvu nalezeni diploidi, triploidi i tetraploidi (viz obrázek 11.3). Diploidní rostliny vznikly nejpravděpodobněji autogamicky nebo se jedná o kontaminaci pylem jiné rostliny (pravděpodobně případ 32 nažek z jednoho úboru, ze kterých vyklíčilo 30 diploidních rostlin). Diploidních rostlin bylo celkem 37 ze 47 analyzovaných (bez výše zmíněných 30), tedy 78,7%. Ve třech případech pocházely diploidní rostliny ze stejného úboru jako jiné ploidy: a) 4 diploidi + 1 tetraploid, b) 1 diploid + 2 triploidi, c) 3 diploidi + 4 tetraploidi.

V ostatních případech nevznikli z daného úboru jiní než diploidní potomci. Pouze 10 ze 47 vyklíčených rostlin (tedy 21,3%) tvořily rostliny, které asi vznikly křížením mezi *C. elatior* a *C. jacea*. Z nich dvě (tedy 4,3% z celkového počtu) pocházející z téže mateřské rostliny byly triploidní. Tyto rostliny asi vznikly splynutím normálních (redukovaných) gamet. Osm jedinců (tj. 17,0%) pocházejících od čtyřech různých mateřských rostlin bylo tetraploidních. Tito jedinci asi vznikli díky výskytu neredukovaných gamet, konkrétně asi spojením neredukovaných vajíček diploidního rodiče a normálního pylu tetraploida. Teoreticky je možné, že by triploidi i tetraploidi mohli vznikat také autogamií diploida s účastí neredukovaných gamet (jedné nebo obou), ale vzhledem k celkové vzácnosti neredukovaných gamet i autogamie a vzhledem k tomu, že nic takového nebylo nalezeno v kontrolních úborech opylovaných autogamicky, je tato možnost velmi nepravděpodobná. Vyšší ploidie, které by teoreticky mohly vznikat za účasti neredukovaného pylu tetraploidního rodiče (pentaploidi nebo i hexaploidi), nebyly zjištěny.

Zajímavý je poměrně vysoký počet autogamicky vzniklých nažek *C. elatior* ve srovnání s úbory opylovanými přímo autogamicky. U diploidů bylo při umělé autogamii z 51 úborů získáno 23 klíčících nažek, zatímco ve 39 úborech opylovaných pylem tetraploida vzniklo autogamicky 37 klíčících nažek (z výsledků byl vynechán jeden pravděpodobně kontaminovaný cizím pylem). Tento rozdíl možná není náhodný, lze uvažovat např. o působení jevu označovaného jako *mentor-effect* (přítomnost cizího pylu na blizně stimuluje růst pylové láčky a opylení vlastním pylem, ke kterému obvykle, tj. v nepřítomnosti cizího pylu, nedochází; RICHARDS 1997). Tento jev se při opylovacích pokusech občas vyskytuje (např. DESROCHERS et RIESEBERG 1998, PECKERT et CHRTEK 2006). Jeho frekvence efektu může být v pokusech zřejmě výrazně vyšší než v přirozených podmínkách kvůli absenci pylu jiných jedinců vlastního druhu, který by se při spontánním opylování na bliznu pravděpodobně dostal, a také kvůli nedostatku pylu přeneseného na bliznu ve srovnání se spontánním opylováním. Na druhou stranu ale nelze ani vyloučit, že zjištěný rozdíl v počtu autogamicky vzniklých nažek je pouze metodickým artefaktem, i když je to málo pravděpodobné. Určitý rozdíl by mohl vzniknout například mírně jinou manipulací s rostlinami při opylování – přes všechnu snahu o stejné podmínky je zde rozdíl v tom, že autogamie byla provádána opylováním dvou úborů rostliny rostoucí na pokusném pozemku, zatímco při mezidruhovém křížení byly někdy používány jako zdroj pylu úbory rostlin sebraných na jiné lokalitě, které tedy byly „volné“ a manipulovalo se s nimi snadněji než s živou „pevně zasazenou“ rostlinou, což může mít za následek např. o něco menší množství přeneseného pylu při umělé autogamii.

Při mezidruhových kříženích, při kterých byla mateřskou rostlinou *C. jacea*, vznikali pouze triploidi a tetraploidi. Triploidů (vznikajících spojením redukovaných gamet) bylo 8 ze 45 analyzovaných jedinců, tj. 17,8% a pocházeli celkem od čtyřech různých mateřských rostlin. S výjimkou jedné rostliny vznikaly na ostatních rostlinách kromě triploidů i tetraploidi. Tetraploidních jedinců bylo 37 (tj. 82,2%), přičemž pouze na základě ploidie není možné rozlišit křížence, kteří by mohli vznikat spojením neredukovaného pylu diploida a redukovaného vajíčka tetraploida, od autogamicky vzniklých jedinců, jejichž výskyt lze očekávat, i když možná s nižší frekvencí než u diploidů (viz níže). Podobně jako u křížení s diploidním mateřským jedincem nebyly nalezeny žádné vyšší ploidní úrovně svědčící o účasti neredukovaných gamet tetraploida.

Většina rostlin se stanoveným stupněm ploidie byla v průběhu roku 2006 vysazena na pokusný pozemek a pokud přežijí a vykvetou, budou dále pěstovány jednak za účelem studia chování v dalších generacích (produkce pylu kříženci, případně jejich schopnost dalšího křížení) a jednak kvůli odlišení tetraploidních kříženců od autogamicky vzniklých rostlin v případech, kdy byla mateřskou rostlinou *C. jacea* (kříženci od autogamicky vzniklých rostlin by měli být rozlišitelní podle morfologických znaků, zejména tvar přívěsků zákrovních listenů). V roce 2007 již část těchto rostlin kvetla a potvrzuje se, že autogamie je u *C. jacea* velmi vzácná – pouze jediná ze čtyř již kvetoucích tetraploidních rostlin pocházejících z křížení *C. jacea* ♀ × *C. elatior* ♂ je podle morfologických znaků *C. jacea* a tedy s nejvyšší pravděpodobností produkt autogamie, zatímco ostatní jsou kříženci mezi *C. jacea* a *C. elatior*.



Obr. 11.4 Variabilita ve tvaru přívěsků zákrovních listenů u rostlin první filiální generace křížence *C. elatior* × *C. jacea*. U dvou rostlin nahoře byla mateřskou rostlinou *C. jacea*, u dvou rostlin dole *C. elatior*.

Pěstování kříženců přineslo také jeden velmi překvapivý výsledek. Zdá se, že ve stavbě zákrovních listenů si kříženci první filiální generace do značné míry zachovávají vzhled mateřské rostliny. Pokud byla mateřskou rostlinou *C. jacea*, mají kříženci přívěsky zákrovních listenů někdy v obrysu okrouhlé a na okraji pouze krátce nepravidelně trásnitě až jemně zubaté, výrazně podobnější *C. jacea* než očekávanému intermediárnímu vzhledu (obrázek 11.4). S jistotou jde ale o křížence, kromě trásnitého okraje přívěsků na to ukazují také široké listy podobné tvarem *C. elatior*. Naopak kříženci s mateřskou rostlinou *C. elatior* mají přívěsky někdy podobnější tomuto druhu, přívěsky jsou trojúhelníkové, pravidelně nebo nepravidelně trásnitě, nejpodobnější přívěskům druhu *C. oxylepis* (obrázek 11.4). Tito kříženci se od *C. elatior* také liší větvením lodyhy s dlouhými větvemi jako má *C. jacea*. Celkově je variabilita kříženců ve tvaru přívěsků „posunutá“ k mateřské rostlině. Tyto výsledky, byť pouze velmi předběžné a založené na pouhých 10 jedincích, kteří již vykveli, naznačují, že je třeba opatrně hodnotit možnost zpětného křížení. Kříženci první filiální generace, kteří měli *C. jacea* jako mateřskou rostlinu, se mohou znakově blížit více *C. jacea* než očekávanému intermediárnímu morfotypu, který vzniká spíše pokud byla mateřskou rostlinou *C. elatior*. Na druhou stranu nelze ale možnost zpětného křížení s *C. jacea* na základě tohoto pozorování zcela zamítnout – potenciální zpětní kříženci na lokalitě v Krušných horách se znakově *C. jacea* blíží ještě více než rostliny z hybridizačního pokusu.

Výsledky studia ploidie potomstva v hybridizačním pokusu jsou přehledně shrnuty v tabulce 11.2. Slovně lze výsledky stručně shrnout takto:

- jak u diploidního (*C. elatior*), tak u tetraploidního (*C. jacea*) taxonu se vzácně vyskytuje autogamie, její intenzita možná vzrůstá při opylení pylem jiného druhu a může se mezi druhy výrazně lišit
- vzácně se vyskytují triploidní kříženci vznikající splynutím normálních (redukovaných gamet), přičemž se zdá, že tetraploidní mateřské rostliny je vytvářejí častěji než diploidní mateřské rostliny
- diploidní mateřské rostliny vytvářejí někdy tetraploidní křížence díky výskytu neredukovaných vajíček
- tetraploidních kříženci vznikají i na tetraploidních mateřských rostlinách, pravděpodobně splynutím redukovaných vajíček tetraploida a neredukovaných pylových zrn diploida
- celkově vznikají tetraploidní kříženci častěji než triploidní (a to jak na diploidních, tak na tetraploidních mateřských rostlinách)
- žádné vyšší ploidní stupně, které by vznikaly za účasti neredukovaných gamet tetraploida, nebyly zaznamenány.

Tabulka 11.2 Zastoupení jednotlivých ploidií u potomků hybridizačního experimentu s diploidní *Centaurea elatior* (Elat) a tetraploidní *C. jacea* (Jac). Je uváděn vždy podíl jednotlivých ploidií v % (pro každý typ křížení zvlášť) a počet analyzovaných jedinců. U autogamie *C. elatior* a obou vnitrodruhových křížení bylo z velkého množství potomstva analyzováno jen 20 náhodně vybraných jedinců.

Křížení	Diploidi		Triploidi		Tetraploidi	
	%	N	%	N	%	N
Elat. autogamie	100	20	-	-	-	-
Elat. ♀ × Elat. ♂	100	20	-	-	-	-
Elat. ♀ × Jac. ♂	78,7	37	4,3	2	17,0	8
Jac. ♀ × Elat. ♂	-	-	17,8	8	82,2	37
Jac. ♀ × Jac. ♂	-	-	-	-	100	20
Jac. autogamie	-	-	-	-	100	3

Výsledky provedeného hybridizačního experimentu se poměrně shodují s výsledky publikovanými v literatuře (GARDOU 1972, HARDY et al. 2001), i když jsou zde některé odlišnosti. Obě citované studie se věnovaly zejména západoevropským zástupcům sekce *Jacea* ze skupin *C. jacea* agg. a *C. nigra* agg.⁴⁷

Obě studie se shodují s mými výsledky v nízké míře autogamie. GARDOU (1972) také odstaraňovala z květů tyčinky a zjistila, že výjimečně se může docházet i k apomixii (pravděpodobně partenogenezi; nelze ale vyloučit, že jde o metodickou chybu, kdy se z květu nepodařilo odstranit všechnen pyl a došlo k autogamii). HARDY et al. (2001) také uvádějí, že zjistili vznik tří diploidních potomků z tetraploidní mateřské rostliny, kteří by mohli vznikat z neoplozeného vajíčka, a uvažují o roli pseudogamie (tj. vývoj neoplozeného vajíčka je „nastartován“ opylením, které může vést ke vzniku normálního endospermu). Tento výsledek je ale v citovaném článku zpochybněn tím, že izozymový genotyp dvou z těchto tří potomků „nesouhlasil s takovým způsobem vzniku“ (tedy asi s genotypem mateřské rostliny; dále bohužel tuto skutečnost nekomentují). To je ale logický nesmysl a podle mého názoru je nejpravděpodobnějším vysvětlením záměna vzorků (tj. diploidní nažky nepocházely z uvažované tetraploidní „mateřské“ rostliny, možná nepocházely z tetraploidní rostliny vůbec) a vznik diploidů z tetraploida je tedy nutné považovat za neprokázaný.

Obě citované studie se s mými výsledky shodují také v tom, že taxony chrp stejné plodie se kříží dobře a kříženci jsou fertilní, zatímco taxony různé plodie se

⁴⁷ HARDY et al. (2001) mluví pouze o „*C. jacea* sensu lato“, do tohoto taxonu ale tito autoři zahrnují i *C. nigra* agg. s odůvodněním, že se s *C. jacea* kříží a proto jde o jeden biologický druh. Bohužel pak vůbec není jasné, jaké rostliny ve svých pokusech používali.

kříží špatně a kříženci jsou fertilní jen omezeně (ale nikoliv sterilní). Shodné zjištění se týká i triploidních kříženců – ve všech třech případech jich vznikalo víc když byla mateřská rostlina tetraploidní než když byla diploidní. Tento výsledek lze možná vysvětlit rozdíly mezi ploidii embrya a endospermu a zastoupením mateřských a otcovských genů (resp. sad chromozómů) v endospermu, jejichž poměr ovlivňuje vývoj semene (BRETAGNOLLE et THOMPSON 1995, RAMSEY et SCHEMSKE 1998). Normální hodnoty jsou ploidie embrya:ploidie endospermu 2:3 a mateřské:otcovské geny 2:1, zatímco při křížení ♀ 2x × ♂ 4x má triploidní kříženec tyto poměry 3:4 a 2:2 a při křížení ♀ 4x × ♂ 2x jsou poměry 3:5 a 4:1. Ačkoliv oba typy kříženců mají oba poměry odlišné od normálních hodnot, je zřejmě narušení pro křížení ♀ 4x × ♂ 2x menší než pro opačný případ, protože podobný výsledek (větší počet triploidních kříženců pokud byl mateřským jedincem tetraploid než pokud jím byl diploid) je nalézán opakovaně u různých druhů rostlin (RAMSEY et SCHEMSKE 1998)

GARDOU (1972) našla ve shodě s mými výsledky výskyt neredukovaných gamet u diploidů (tj. vznik tetraploidních potomků z křížení diploidní mateřské a tetraploidní otcovské rostliny). Také nezjistila žádné vyšší ploidie než tetraploidní a tedy vznik potomstva z neredukovaných gamet u tetraploidů. Je přitom možné, že neredukované gamety u tetraploidů vznikají podobně jako u příbuzných diploidů. Získané výsledky křížení lze snad vysvětlit tak, že potomstvo vzniklé za jejich účasti není životaschopné, pravděpodobně opět kvůli výše uvedeným poměrům v zastoupení chromozómů a otcovských a mateřských genů v endospermu. Druhá publikovaná studie, HARDY et al. (2001), překvapivě žádné doklady o výskytu neredukovaných gamet nenalezla (ani u diploidů).

11.4 Srovnání výsledků z experimentů a z přírodních populací

Výsledky hybridizačních experimentů potvrzují zkušenosti z terénu a z herbářů, že i když se taxony s různým počtem chromozómů setkávají na jedné lokalitě ve smíšené populaci, většinou zůstávají reprodukčně izolovány a kříženci jsou velmi vzácní. Pokud se ale kříženci objeví, lze nalézt oproti hybridizačním experimentům významné rozdíly.

Především je nápadná absence triploidních jedinců ve smíšených populacích diploidních a tetraploidních chrp, a to jak v případě populace *C. elatior* a *C. jacea* v Krušných horách, tak v případě populace *C. nigra* a *C. jacea* v Ardenách v Belgii (HARDY et al. 2000a). V hybridizačních experimentech se přitom triploidi objevují zcela pravidelně. Tento rozdíl lze vysvětlovat dvěma způsoby, přičemž se možná uplatňují oba. Triploidní jedinci mohou mít sníženou životaschopnost (menší a slabší rostliny), takže se neprosadí v konkurenci s ostatními rostlinami, jak ostatními jedinci chrp, tak jinými druhy na lokalitě. U potomků mnou provedeného hybridizačního pokusu to tak vypadalo, i když jde jen o subjektivní dojem, žádná přesná měření nebyla provedena. Méně životaschopní triploidi mohou také, pokud se vůbec uchytí a dožijí dospělosti, přežívat kratší dobu než nehybridní rostliny a díky tomu je ve spojení jejich s celkovou vzácností menší šance je na lokalitě najít. Druhým mechanismem, který může způsobovat vzácnost všech kříženců, může být kompetice pylu. Pyl vlastního druhu (příp. „správné“ ploidie) může být v opylování výrazně úspěšnější než pyl jiného druhu a pokud se na bliznu dostanou oba, uplatní se pyl vlastního druhu (viz např. studie křížení amerických zástupců rodu *Helianthus*, RIESEBERG et al. 1995). Ve smíšených přírodních populacích je

praděpodobnost, že se na bliznu dostane pyl vlastního druhu nebo směs různých pylů, dosti vysoká (resp. pravděpodobnost, že se na bliznu dostane pouze pyl druhého druhu, je velmi malá). U chrp je pravděpodobnost, že se na bliznu dostane směs pylu, zvyšována tím, že úbory jednotlivých druhů jsou velmi podobné v barvě, tvaru i velikosti a opylovači mezi nimi zřejmě nerozlišují (vlastní zkušenost z pokusného pozemku, na kterém je pěstováno více druhů).

Hybridizační pokus také ukázal, že pravidelně vznikají tetraploidní kříženci za účasti neredukovaných gamet diploidního rodiče. To dobře souhlasí se situací na lokalitě v Krušných horách, kde jsou tetraploidní kříženci poměrně častí. Vzhledem k relativně vysoké frekvenci tetraploidních kříženců v pokusech lze očekávat, že na lokalitě mohl kříženec vzniknout i opakovaně, i když je jasné, že počet kříženců v pokusech je proti přírodním populacím nadhodnocený (lepší životní podmínky a tedy lepší přežívání i méně zdatných jedinců v kultivaci; obecný nedostatek pylu při umělém opylení, který může vést k tomu, že se uplatní i pyl, který by s v přirozených podmínkách neuplatnil kvůli kompetici s pylem z jiných jedinců nebo pylem jiného druhu, LEACH et MAO 2005). Výskyt tetraploidních kříženců v populacích v Belgii není udáván, ale je možný. Belgičtí autoři takové křížence zřejmě neočekávali a nezaměřili se na ně, i když by měli být morfologicky snadno poznatelní, vzhledem ke značné odlišnosti *C. jacea* agg. a *C. nigra* agg. Z jejich kusých morfologických údajů a nešťastného shrnutí všech přítomných taxonů chrp do jediného široce pojatého taxonu také nelze mnoho vyčíst, přesto existuje jeden náznak, že by se takoví kříženci v belgických populacích mohli vyskytovat. HARDY et al. (2000a) uvádějí, že všem jimi studovaným diploidním rostlinám chyběly zvětšené okrajové (paprskující) květy, zatímco všechny studované tetraploidní rostliny kromě dvou jedinců je měly. Je možné, že tetraploidní rostliny bez paprskujících květů, tedy s výrazným znakem diploidního cytotypu/taxonu, představují tetraploidní křížence.

V populaci v Krušných horách byl také nalezen jeden jedinec, který byl možná pentaploidní. Pro potvrzení bude ale nutné analýzu zopakovat. V případě potvrzení výsledku by šlo o mimořádně vzácný případ, kdy se na vzniku rostliny pravděpodobně podílela neredukovaná gameta tetraploida.

11.5 Otázky do budoucna

V problematice hybridizace mezi diploidními a tetraploidními chrpami zůstává množství nezodpovězených otázek. Bylo by zajímavé stanovit skutečnou frekvenci kříženců v přírodních populaci pomocí průzkumu zastoupení ploidií u všech jedinců z vybraných populací. Dále by bylo dobré zjistit skutečnou frekvenci neredukovaných gamet u obou ploidních úrovní. U chrp nelze jednoznačně rozlišit pylová zrna různé ploidie podle velikosti. Možná, byť technicky obtížná, je analýza ploidií pylových zrn pomocí průtokové cytometrie (např. PAN et al. 2004 u *Brassica napus*, PICHOT et EL MAÁTAOUI 2000 u rodu *Cupressus*). Počet neredukovaných vajíček lze nejlépe odhadnout z frekvence tetraploidního potomstva při křížení diploidní mateřské rostliny s tetraploidní rostlinou (BRETAGNOLLE et THOMPSON 1995). Zajímavé výsledky by mohl být i průzkum nehybridních populací s cílem zjistit, zda a s jakou frekvencí se v nich vyskytují rostliny vzniklé díky neredukovaným gametám (např. triploidi v populaci diploidů, hexaploid v populaci tetraploidů apod.). Podstatným příspěvkem k poznání mechanismu hybridizace

by byla analýza ploidních úrovní u nážek (lze s využitím průtokové cytometrie, MATZK et al. 2000) a srovnání s výsledky u vyklíčených rostlin – některé ploidní úrovně možná vznikají, ale nejsou životaschopné a mezi vyklíčenými rostlinami se proto neobjevují. Dále by bylo dobré zabývat se fertilitou kříženců a pokud jsou fertilní, studovat chování jedinců dalších filiálních generací. Je to důležité zejména pro uvažovaný případ zpětného křížení s rodičovskými taxony.

Řešení těchto otázek může mít význam jak pro praktickou systematiku studované skupiny, tak širší teoretický význam. Kříženci v sekci *Jacea* jsou častí a znalost možnosti (resp. četnosti) jejich vzniku je nutná pro jejich určování. Navíc některé dnes již ustálené taxony v sekci *Jacea* mohou být hybridního původu (např. *C. macroptilon* a *C. oxylepis* stojící morfologicky „mezi“ *C. jacea* agg. a *C. phrygia* agg.) a poznání mechanismů hybridizace je důležité pro jejich správné zhodnocení. Obecný přínos tkví v tom, že ačkoliv je polyploidie často studovaným jevem a existuje poměrně hodně prací popisujících a modelujících podmínky vzniku a udržení se polyploidů v populacích diploidů (přehled viz RAMSEY et SCHEMSKE 1998, HUSBAND 2004, dále např. LI 2004, YAMAUCHI 2004, BAACK 2005a, RAUSH et MORGAN 2005; práce týkající se opakovaného vzniku polyploidů, zejména allopolyploidů, shrnují SOLTIS et SOLTIS 1993, 1999), je jen celkem málo prací popisujících detailně poměry v reálných přírodních populacích – zastoupení jednotlivých ploidií, frekvence kříženců, frekvence neredukovaných gamet, apod. (přehled publikovaných studií viz HUSBAND 2004, z pozdějších např. AAGAARD et al. 2005, BAACK 2005b, PECKERT et CHRTEK 2006, MÁRTONFIOVÁ 2006, RAMSEY 2007).

12. Závěr

Během studia střeoevropských zástupců *Centaurea* sect. *Jacea* bylo studováno území Česka, Slovenska, ukrajinských Karpat a okrajově i severního Maďarska a severního Rakouska, jižního Polska a rumunských Východních Karpat. Bylo rozlišeno celkem 14 taxonů, klasifikovaných jako 12 druhů, dva z nich se dvěma poddruhy. Cílem poslední kapitoly disertace je kompilace výsledků v podobě klíče k určování, přehledu jednotlivých taxonů a jejich kříženců (stručný popis, rozšíření, nomenklatura) a vyjmenování hlavních nevyřešených problémů.

Kromě taxonů zahrnutých v klíči a přehledu taxonů jsou ze střední Evropy, zejména v její jižní a západní části, uváděny v literatuře další taxony, které v rámci této disertace nebyly studovány: *Centaurea bracteata* SCOP. (patří do *C. jacea* agg.; výskyt v jižních Alpách v Rakousku a na Balkáně), *C. rocheliana* (HEUFF.) DOSTÁL (*C. jacea* agg.; Balkán, na sever po jižní Maďarsko), *C. nervosa* WILLD. (*C. uniflora* agg.; jižní Alpy a jižní Karpaty), *C. rhaetica* MORITZI (jižní Alpy).

12.1 Klíč k určení jednotlivých taxonů

Úvodní poznámky:

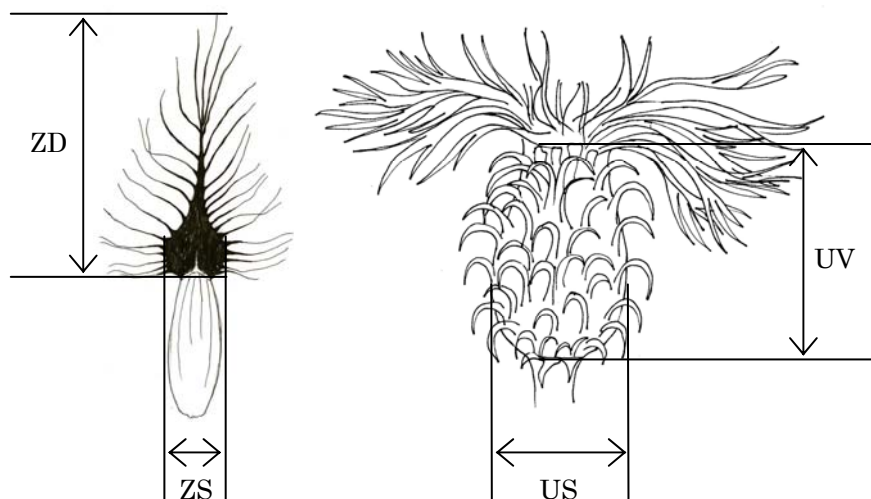
1) Jedním z hlavních problémů znesnadňujících určování v rodě *Centaurea*, a v sekci *Jacea* zvláště, je hybridizace. Kříží se taxony hlavně uvnitř jednotlivých sekcí rodu, někdy se ale kříží i zástupci různých sekcí. Taxony se shodným počtem chromozómů se kříží snadno, kříženci bývají plodní a může tak docházet k tvorbě hybridních rojů, introgresi a vícenásobnému křížení. Jednotliví kříženci jsou morfologicky intermediární mezi rodiči a často od sebe obtížně odlišitelní. Při podezření na křížence je proto nutné pro určování zachytit na lokalitě co nejširší škálu přítomných morfotypů a případně zaznamenat i výskyt jiných taxonů chrp v okolí.

2) Vzhledem k velké morfologické variabilitě některých taxonů (i nehybridních) je většinou nutné pro správné určení studovat více rostlin z jedné populace a při určování brát v úvahu průměrné hodnoty. Platí to především u taxonů odlišených pouze kvantitativními znaky.

3) Důležité určovací znaky se týkají přívěsků zákrovních listenů. Jako přívěsek se označuje většinou hnědě nebo černě zbarvená suchomázdřitá část listenu nasedající na zelenou část na jejím vrcholu. Pod označením „přívěsky“ se v následujícím textu (není-li řečeno jinak) myslí pouze nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů. Pokud je uváděna délka, je měřena včetně koncové třásně (špičky), u nazpět ohnutých přívěsků po jejich narovnání. Údaje o šířce a tvaru přívěsků se týkají střední celistvé části přívěsku bez postranních třásní (obrázek 12.1 na straně 138).

4) Všechny údaje o velikosti úborů a jejich částí se vztahují na terminální úbor (zejména u kříženců bývá významná variabilita i mezi jednotlivými úbory téhož jedince), u taxonů s odstálými přívěsky se jejich odstálé špičky do rozměrů úboru nezahrnují (viz obrázek 12.1). Míru odstávání špiček přívěsků, resp. mohutnost „obalu“ („paruky“) je nutno posuzovat pouze u rostlin sbíraných a uchovávaných za sucha, za vlhka se přívěsky napřimují.

5) Znaky týkající se větvení lodyhy lze brát v úvahu pouze u rostlin s nepoškozeným terminálním úborem, protože po jeho poškození nebo zničení se charakter větvení výrazně mění.



12.1 Znázornění některých znaků na přívěscích zákrovních listenů a zákrovu jako celku (UV = výška zákrovu, US = šířka zákrovu, ZD = délka přívěsku, ZS = šířka přívěsku)

6) Klíč je důsledně dichotomický. Jednotlivé znaky jsou v klíči odděleny středníkem a jsou rozděleny na hlavní a pomocné, tyto skupiny jsou odděleny pomlčkou. U hlavních znaků je uváděn vždy znak a protiznak v jednotlivých bodech klíče, u pomocných znaků protiznaky nemusí být uvedeny (např. pokud jsou v rámci taxonů,

na které odkazuje daný bod klíče, variabilní). Pokud jsou uváděny rozměry, je uváděno rozpětí převzaté z literatury nebo u taxonů studovaných morfometrickou analýzou v této práci rozpětí mezi 5% a 95% kvantilem, případně extrémní hodnoty v závorkách. Za znaky následuje za pomlčkou počet chromozómů: bez závorky počty zjištěné přímo během zpracovávání této disertační práce, v závorce údaje pouze z literatury. Dále je uvedena stručná ekologická charakteristika a stručná charakteristika rozšíření. Klíč k určení druhů a druhy jsou číslovány arabskými číslicemi, klíče k určení poddruhů a poddruhy římskými číslicemi.

7) K některým bodům klíče jsou uvedeny poznámky ke křížencům, podobným taxonům, variabilitě znaků apod. Poznámky jsou tištěny menším písmem.

8) Za klíčem následuje obrázek 12.2 s typickými tvary přívěsků jednotlivých taxonů.

Použité zkratky:

±	víceméně	sz.	severozápad, severozápadní
dl.	dlouhý	stř.	střední
j.	jih, jižní	šir.	široký
jv.	jihovýchod, jihovýchodní	v.	východ, východní
jz.	jihozápad, jihozápadní	vys.	vysoký
roztr.	roztrošený, roztroušeně	vzác.	vzácný, vzácně
s.	sever, severní	z.	západ, západní
sv.	severovýchod, severovýchodní		

Klíč k určení středoevropských taxonů *Centaurea* sect. *Jacea*

- 1a) Přívěsky okrouhlé, celokrajné nebo jen nepravidelně zoubkaté (na herbářovém materiálu někdy s několika hlubokými zářezy, které vznikají roztrháním původně miskovitě prohnutého přívěsku při lisování); přívěsky k zákrovu volně přitisknuté; nažky vždy bez chmýru. – Listy vejčité kopinaté až téměř čárkovité, zejména dolní někdy laločnaté a peřenoklané [*C. jacea* agg.] 2
- b) Přívěsky (bez bočních trásní) trojúhelníkovité, vejčité, kopinaté nebo čárkovité, často protažené v šídlovitou špičku, po okraji zřetelně pravidelně nebo nepravidelně trásnitě; přívěsky k zákrovu volně přitisknuté nebo od zákrovu obloukem nazpět odstávající; nažky s chmýrem nebo bez chmýru 3

- 2a) Přívěsky nápadně velké, 5–8 mm dl. i šir., světle zbarvené, okrové nebo slámově hnědé, průsvitné, lesklé (jakoby z matného skla); rostliny fenologicky velmi pozdní, rozkvétající až od začátku srpna. – Střední lodyžní listy úzce kopinaté až téměř čárkovité, ± celokrajné; lodyha i boční větve výrazně hustě olistěné; horní a střední část lodyhy a listy šedivě plstnaté; lodyhy od poloviny nápadně větvené, větve prutovité, dlouhé a výrazně odstávající (až téměř kolmé na lodyhu) – $2n=?$; Původní v jv. Evropě, ve studovaném území zavlečená na jediné lokalitě v Rakousku u obce Gießhübl na jz. okraji Vídně v suchém travnatém pruhu mezi zahrádkami a vinicemi **1. *C. weldeniana* RCHB.**
- b) Přívěsky menší, (2,7–)3,4–5,0(–6,3) mm dl. a (2,1–)4,1–6,2(–7,5) mm šir., světle nebo tmavě hnědé, kromě úzkého okrajového lemu neprůsvitné, matné; rostliny fenologicky časnější, vykvétající od začátku od poloviny července. – Střední lodyžní listy vejčité kopinaté až téměř čárkovité, zejména dolní někdy laločnaté až peřenoklané; lodyhy a listy zelené nebo s šedivým oděním; lodyhy větvené s dlouhými prutovitými větvemi nebo jen krátce větvené – $2n = 44$; Suché a mezofilní louky a pastviny, lemy, meze, okraje cest, náspy apod.; roztr. až hojně v nižších a středních polohách v celém území . **2. *Centaurea jacea* L.**
Tradičně jsou ve střední Evropě rozlišovány dva poddruhy. Nejsou ostře oddělené, poměrně časté jsou populace přechodného charakteru s různou kombinací znaků, které bývají označovány jako *C. j.* subsp. *jungens* GUGLER. Druh je velmi plastický a znaky na vegetativních částech proto platí pouze pro rostliny první generace z typických osluněných stanovišť; rostliny vyrostlé po pokosení nebo na stinných a vlhčích stanovištích mívají širší listy, delší internodia a méně větví a někdy je nelze spolehlivě určit. Variabilita druhu v závislosti na podmínkách prostředí a také vztahy k jihoevropským taxonům *C. jacea* agg. vyžadují další studium.
- 1a) Lodyhy nad polovinou délky větvené; větve krátké, šikmo vzhůru ohnuté, nevětvené nebo málo větvené, řídce olistěné; střední lodyžní listy vejčité až podlouhle kopinaté; rostliny zelené, bez šedivého odění; zákrovy kulovité nebo krátce válcovité, 13–16 mm dl. a 11–16 mm šir.; přívěsky hnědé až tmavě hnědé. – Roztr. až hojně zejména ve středních polohách, v teplých nížinách víceméně chybí. **2-I. *C. j.* subsp. *jacea***
- b) Lodyhy od poloviny bohatě větvené; větve dlouhé, vzpřímené, často dále větvené, bohatě olistěné; střední lodyžní listy čárkovitě kopinaté; rostliny pavučinatě chlupaté, šedo zelené, ve stáří někdy olýsávající; zákrovy válcovité, 11–15 mm dl. a 9–14 mm šir.; přívěsky bledě hnědé. – Roztroušeně až hojně v nížinách a teplejších středních polohách **2-II. *C. j.* subsp. *angustifolia* GREMLI**
- 3a) Přívěsky po okraji nepravidelně hrubě zubaté nebo třásnitě s třásněmi srůstajícími do skupin. – Přívěsky většinou širší než 2 mm, okrouhlé nebo trojúhelníkovité, v různých odstínech hnědé; přívěsky k zákrovu volně přitisknuté nebo jen na špičce nazpět odstávající. – Nažky bez chmýru nebo chmýr krátký (do 0,5 mm) a většinou nepravidelně vyvinutý (jen na části nažek a často s nestejnou délkou jednotlivých paprsků v různých částech obvodu nažky) **kříženci *C. jacea* a ostatních taxonů**
- b) Přívěsky po okraji pravidelně třásnitě, třásně nesrostlé. – Přívěsky užší než 2,2 mm (pouze u *C. nigra* až 2,5 mm), trojúhelníkovité, vejčité, kopinaté nebo čárkovité, tmavě hnědé nebo černé; přívěsky k zákrovu volně přitisknuté nebo v horní třetině délky od zákrovu výrazně obloukovitě nazpět odstávající 4

- 4a) Přívěsky malé, ani bočními trásněmi nepřekrývající se (trásně se nejvýše dotýkají); přívěsky vejčité až trojúhelníkovité, neprotážené v šídlovitou špičku; přívěsky k zákrovu volně přitisknuté, nevyhnuté obloukovitě nazpět; boční trásně přívěsků kratší než 2 mm; přívěsky včetně trásní nejvýše 5 mm dl.; chmýr nažek vždy chybí – Přívěsky černé nebo velmi tmavě hnědé [C. nigrescens agg.] 5
- b) Přívěsky relativně velké, alespoň svými bočními trásněmi se zřetelně překrývající; přívěsky vejčité, úzce trojúhelníkovité, kopinaté nebo čárkovité, většinou protážené v niťovitou po stranách trásnitou špičku a od zákrovu obloukem nazpět odstálé; pokud není vyvinuta trásnitá špička a přívěsek není vyhnutý od zákrovu, pak boční trásně delší než 2 mm; přívěsky včetně koncové trásně více než 5 mm dl.; chmýr nažek vyvinut nebo chybí 7
- 5a) Přívěsky (resp. jejich boční trásně) se dotýkají, takže zákrov víceméně jednobarevný (černý); přívěsky (včetně trásní) více než 3 mm dl. a šir. – $2n=(44)$; původní v j. Evropě, kdysi zavlečena u Orlíka nad Vltavou, opakované zavlečení je možné **3. C. transalpina DC.**
- b) Přívěsky se nepřekrývají, takže jsou vidět zelené části zákrovních listenů a zákrov je proto zelený, černě skvrnitý; přívěsky (včetně trásní) méně než 3 mm dl. a šir. 6
- 6a) Lodyžní listy kopinaté až eliptické, krátce řapíkaté nebo přisedlé a na bázi klínovité; zákrovy kulovité nebo válcovité; přívěsky (včetně koncové trásně) 2–3 mm dl. – $2n=(44)$; původní ve v. Alpách a jejich předhůří, vzác. zavlečena na suché louky, náspy, okraje cest a podobná stanoviště.. **4. C. nigrescens WILLD.**
- b) Lodyžní listy vejčité, přisedlé širokou zaokrouhlenou bázi nebo až poloobjímavé; zákrovy válcovité (zřetelně vyšší než šir.); přívěsky velmi drobné, většinou méně než 2 mm dl. – $2n=(22)$; původní v jv. Alpách a jejich předhůří, podle některých údajů i v Maďarsku, kdysi zavlečená u Hradce Králové, opakované zavlečení je možné **5. C. carniolica HOST**
- 7a) Přívěsky vejčité, trojúhelníkovité až úzce trojúhelníkovité, s jednoduchou šídlovitou špičkou (tj. rozšířená část přívěsku sahá až nahoru, přívěsek je i v horní třetině v průřezu plochý, koncová trásně je jednoduchá); okrajové květy paprskující nebo nepaprskující; nažky s vyvinutým chmýrem nebo bez chmýru – Přívěsky k zákrovu volně přitisknuté nebo obloukovitě od zákrovu ohnuté, vytvářející kolem něho řídký „obal“ („paruku“) 8
- b) Přívěsky ve spodní části trojúhelníkovité, vejčité, kopinaté nebo čárkovité, nejméně v horní třetině zúžené v niťovitou po stranách trásnitou špičku (kruhového průřezu); okrajové květy vždy paprskující; nažky s chmýrem alespoň 0,3 mm dl. (srovnej ale bod 11a) – Koncová trásně (špička) přívěsků zřetelně delší než postranní trásně; přívěsky silně vyhnuté nazpět od zákrovu, vytvářející kolem něho „obal“ („paruku“) [C. phrygia agg.] 9
- 8a) Přívěsky vejčité, až trojúhelníkovité, 1,5–2,5 mm šir., většinou hustě střechovitě překrývající se (takže zelené části listenů nejsou vidět); přívěsky černé nebo tmavě hnědé; koncová trásně přívěsků kratší nebo nanejvýš stejně dl. jako postranní trásně; přívěsky k zákrovu volně přitisknuté nebo v horní třetině obloukovitě od zákrovu ohnuté (většinou ale ne zcela nazpět otočené);

okrajové květy paprskující nebo nepaprskující; nažky s vyvinutým chmýrem nebo bez chmýru; zákrovy kulovité nebo vejcovité, (0,9–)1,0–1,8(–2,2) cm šir. – Listy různého tvaru, vejčité, eliptické, kopinaté až úzce kopinaté, celokrajné nebo jen s oddálenými široce trojúhelníkovitými zuby, vzác. peřenolaločné – $2n=(22,44)$; suché a mezofilní louky a pastviny, lesní lemy, meze, náspy a příkopy silnic, apod.; původní v z. Evropě po Německo, východněji pouze zavlékána, na vhodných (zejména polopřirozených) stanovištích mohou populace přežívat i desítky let **6. *Centaurea nigra* L. s. l.**

Komplex *C. nigra* agg. není dostatečně prostudovaný. Ze střední Evropy jsou udávány dva až tři taxony, podle současného stavu znalostí je ale není možné spolehlivě odlišit. Důležitou roli v morfologické variabilitě hraje hojná hybridizace s *C. jacea*.

- b) Přívěsky úzce trojúhelníkovité, méně než 2 mm šir., překrývající se pouze postranými trásněmi, mezi kterými většinou prosvítají zelené části listenů; přívěsky tmavě až světle hnědé; koncová tráseň stejně dl. nebo delší než postranní tráseň; přívěsky v horní třetině až polovině od zákrovu obloukovitě ohnuté, často až nazpět otočené; okrajové květy paprskující; nažky bez chmýru; zákrovy vejcovité nebo válcovité, obvykle zřetelně delší než šir., (0,7–)0,9–1,5(–1,7) cm šir. – Listy kopinaté až úzce kopinaté (3–9x delší než šir.), celokrajné nebo drobně zubaté, někdy laločnaté s 1–2 páry oddálených úkrojků při bázi – $2n=44$; suché a mezofilní louky a pastviny, lemy, meze, náspy apod.; roztr. až hojně v nižších a středních polohách ve v. Čechách, na Moravě (s výjimkou nejjižnější) a na sz. a stř. Slovensku (na j. přes Slovenské rudohoří až po Cerovou vrchovinu); vzác. i ve stř., j. a z. Čechách a na v. Slovensku **7. *Centaurea oxylepis* (WIMM et GRAB.) HAYEK**

Morfologická variabilita populací *C. oxylepis* je značně ovlivněna hybridizací s jinými taxony. Časté jsou hybridní roje s *C. jacea*, ve kterých lze nalézt nejrůznější kombinace znaků obou rodičů, kříženci jsou plodní a mohou se vyskytovat i samostatně nebo jen s jedním rodičem. Ve vyšších polohách (zejména na Moravě a sz. Slovensku) jsou časté populace ovlivněné introgresí *C. phrygia*

Z j. a v. Slovenska (až po j. úpatí Karpat) je udáván druh *Centaurea macroptilon* BORBÁS s. str., který má hlavní částí areálu ve v. a j. předhůří Alp. Od *C. oxylepis* se má odlišovat kratšími (do 5–8 mm) a užšími přívěsky, které nezakrývají pod nimi ležící části zákrovních listenů. Takové rostliny se ale vyskytují i v populacích typické *C. oxylepis* a naopak i na nejjižnějším Slovensku se vyskytují populace typické *C. oxylepis* s dlouhými a širokými přívěsky. Výskyt *C. macroptilon* na j. Slovensku proto nutné považovat za nepotvrzený, ale nelze ho zcela vyloučit, podle současného stavu znalostí není možné oba taxony od sebe spolehlivě odlišovat a problematika vyžaduje další studium.

- 9a) Přívěsky 0,4–0,9 mm šir., spodní část čárkovitá – Zákrovy válcovité, výrazně delší než šir., (1,2–)1,4–1,8(–1,9) cm dl. a 0,9–1,5 cm šir.; přívěsky ve spodní části černé nebo černohnědé, v horní hnědé, světle hnědé, rezavé až okrové; rostliny spíše teplých poloh 10
- b) Přívěsky 0,8–2,1 mm šir., spodní část úzce kopinatá, kopinatá, trojúhelníkovitá nebo vejčitá – Zákrovy kulovité nebo válcovité; přívěsky ve spodní části černé nebo černohnědé, v horní černé nebo hnědé; rostliny hor a podhůří 11
- 10a) Zákrovy (0,9–)1,0–1,3(–1,4) cm šir.; nejdelší přívěsky 6,3–10,3(–10,6) mm dl. a 0,4–0,6(–0,8) mm šir. s 9–14 postranními trásněmi na každé straně; spodní část přívěsku černá nebo tmavě hnědá, horní světle hnědá až rezavá – Lodyhy často již od poloviny větvené s dlouhými větvemi; horní lodyžní listy často větší

než listy na bočních větvích květenství; lodyha a listy světle zelené, bez šedivého odění; přívěsky pouze špičkou od zákrovu nazpět ohnuté, vytvářející kolem zákrovu poměrně tenký a řídký obal – $2n=22,(44)$; suché louky, lemy, meze; doložená jen v okolí Královského Chlmce na jv. Slovensku, výskyt možný i jinde na jv. Slovensku **8. *Centaurea indurata* JANKA**

- b) Zákrovky (0,8–)0,9–1,5(–1,7) cm šir.; nejdelší přívěsky (6,4–)7,2–12(–13,4) mm dl. a 0,4–0,9 mm šir. s (8–)10–16(–18) postranními trásněmi na každé straně; spodní část přívěsku černá, horní hnědá nebo okrová – Lodyhy často (u rostlin s nepoškozeným vrcholem) jen v horní části větvená, úbory pak uspořádány v ± hustém chocholíku, u více větvených rostlin úbory i na koncích větví chocholíkovitě nahloučené; listy se často směrem k vrcholu hlavní lodyhy zřetelně zmenšují, horní jsou ± podobné listům na bočních větvích květenství; lodyha a listy často v mládí šedivě zelené nebo i šedivě pavučinatě chlupaté; přívěsky výrazně od zákrovu nazpět ohnuté, vytvářející kolem zákrovu poměrně mohutný obal – $2n=22,(44)$; teplomilné doubravy (zejména okraje, zarůstající paseky a staré lesní cesty); méně často suché louky, meze, světlé lesní lemy; jedna lokalita ve str. Čechách (Dománovice), hojně na moravské straně Bílých Karpat, jinde na j. Moravě vzác., na Slovensku roztr. na úpatí Malých Karpat a ve Štiavnických vrších, vzác. v Záhorské nížině, Bílých Karpatech, jednotlivé lokality v Povážském Inovci, Vtáčníku, Cerové vrchovině, Slovenském Rudohoří a Slovenském krasu (zde jen okolí obcí Hačava a Bôrka), některé výskyty jsou již zřejmě zaniklé **9. *Centaurea stenolepis* A. KERN.**

Populace z luk ve vyšších polohách (Bílé Karpaty, Štiavnické vrchy, Slovenský kras, Slovenské rudohoří) se poněkud odlišují od typických, zejména tmavšími a širšími přívěsky (jednotlivé rostliny v těchto populacích dokonce mohou mít přívěsky tvarem podobné druhu *C. phrygia*, až 2 mm šir.), větvenějšími lodyhami a ztrátou šedivého odění. Nelze také vyloučit, že dochází k introgresi *C. phrygia* do těchto populací. Taxonomické zhodnocení těchto populací vyžaduje další studium, zejména bude nutné poznání variability *C. stenolepis* a podobného taxonu *C. indurata* v celých jejich areálech.

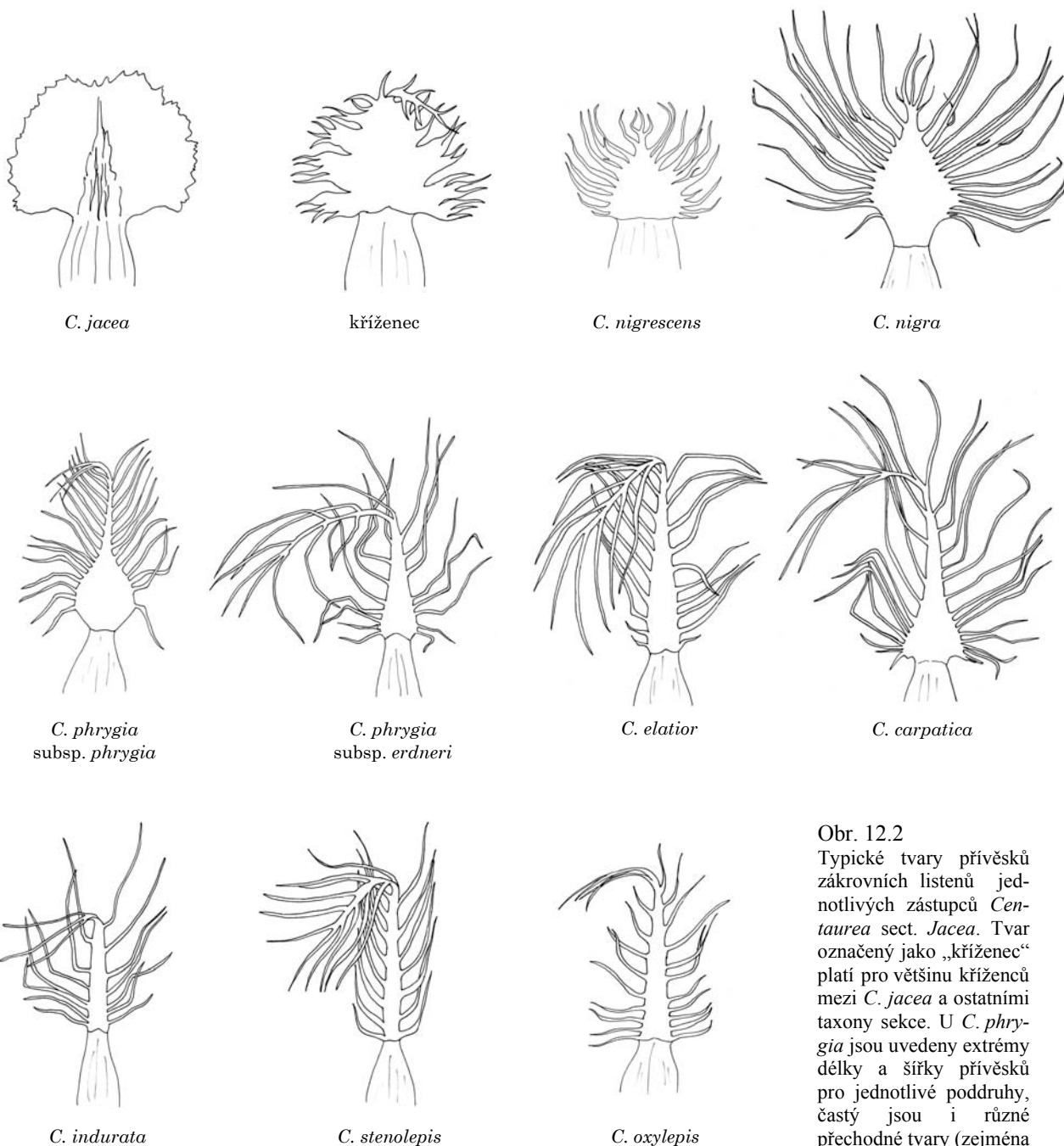
V Českém Středohoří, Podkrkonoší a Železných horách a na j. a v. okraji Českomoravské vrchoviny se vyskytují populace, které stojí morfologicky mezi *C. stenolepis* a *C. elatior* a do různé míry kombinují znaky obou těchto druhů a jde zřejmě o produkt introgrese mezi nimi. Druhu *C. stenolepis* se tyto rostliny blíží zejména v rozměrech zákrovů a šířce zákrovních listenů (u obojího jsou hodnoty menší než u typické *C. elatior*).

- 11a) Zákrovky válcovité, (1,2–)1,3–1,7(–1,9) cm dl. a (0,8–)0,9–1,5(–1,8) cm šir., nejdelší přívěsky 5,4–11,2(–13,7) mm dl.; báze přívěsků úzce trojúhelníkovitá; nažky s chmýrem max. 0,7 mm dl., někdy chmýr chybí nebo je nepravidelně vyvinutý **populace *C. oxylepis* ovlivněné introgresí *C. phrygia***
- b) Zákrovky kulovité nebo široce vejcovité, 1,4–2,2 cm dl. a 1,3–2,1 cm šir., nejdelší přívěsky 5,6–18 mm dl.; báze přívěsků trojúhelníkovitá nebo kopinatá až vejčitá; nažky s chmýrem min. 0,5 mm dl., vždy pravidelně vyvinutým 12
- 12a) Nejdelší přívěsky (8,4–)9,4–16,9(–18) mm dl.; netrásnitě přívěsky vnitřních zákrovních listenů při bočním pohledu na zákrov většinou alespoň částečně zakryté trásnitými přívěsky středních zákrovních listenů – Zákrovky 1,7–2,2 cm dl. a 1,6–2,0(–2,3) cm šir.; odstálé nazpět silně ohnuté špičky přívěsků vytvářejí kolem zákrovu mohutný a hustý „obal“ („paruku“); přívěsky na bázi černé, v horní části hnědé 13

- b) Nejdelší přívěsky (4,5–)5,6–11,0(–14,1) mm dl.; netřásnitě přívěsky vnitřních zákrovních listenů při bočním pohledu na zákrov zřetelně vystupují nad trásnitě přívěsky středních zákrovních listenů; – Zákrovy (1,2–)1,4–1,9(–2,1) cm dl. a (1,0–)1,3–1,9(–2,1) cm šir.; odstálé silně nazpět ohnuté špičky přívěsků vytvářejí kolem zákrovu spíše tenký a řídký „obal“ („paruku“); přívěsky na bázi černé a v horní části hnědé nebo celé černé – $2n=22,44$; mezofilní louky a pastviny, horské louky, meze, okraje cest apod.; roztr. až hojně ve středních a vyšších polohách Karpat na Moravě i na Slovensku, vzác. při severní hranici Česka (okolí Vidnavy, Jablonné nad Orlicí a Lichkov, Šluknovský a Frýdlantský výběžek, Jizerské hory) a v Krušných horách; ojediněle zavlékána do jiných území **10. *Centaurea phrygia* L.**
- Následující dva poddruhy nejsou morfologicky zcela vyhraněné, zejména v populacích tetraploidního poddruhu se někdy vyskytují rostliny prakticky nerozlišitelné od diploidního poddruhu. Rozlišování těchto poddruhů přesto má smysl, protože jsou zřejmě dobře reprodukčně izolované kvůli odlišnému počtu chromozómů a jsou dosti výrazně oddělené geograficky.
- Ia) Nejdelší přívěsky(4,5–)5,4–10(–12,4) mm dl.; bazální část přívěsků vejčitá nebo kopinatá, ± náhle zúžená do nitovité horní části; horní část přívěsku černá nebo hnědá. – Lodyhy někdy na bázi s hustými 1–1,5 mm dl. chlupy, někdy jen krátkými štětinami drsné; listy někdy dopředu namířenými zuby ostře pilovité, někdy ale jen s malými do stran namířenými zoubky; přívěsky většinou pouze špičkou ven od zákrovu ohnuté – $2n=22$; Na Slovensku hojně Bukovské vrchy, roztr. Čergov a Nízke Beskydy, vzác. Vihorlat a Nízke Tatry, ojediněle Podtatranské kotliny, Spišské vrchy, nedoložené údaje z Pienin; v Česku všechny lokality druhu mimo Karpaty a Hrubý Jeseník **10-I. *C. ph.* subsp. *phrygia***
- b) Nejdelší přívěsky (5,2–)6,7–11,9(–14,1) mm dl.; bazální část přívěsků trojúhelníkovitá, ± postupně zúžená do nitovité horní části; horní část přívěsku hnědá až světle hnědá. – Lodyhy bez dlouhých chlupů, jen drsné krátkými štětinami; listy většinou zubaté do stran namířenými oddálenými malými zuby, někdy až téměř celokrajné, na bázi někdy s 1-2 páry větších laloků; přívěsky většinou již od poloviny od zákrovu nazpět ohnuté – $2n=44$ – Roztr. až hojně v Hrubém Jeseníku a v Západních Karpatech kromě jejich v. části (Levočské vrchy a dál na v.), téměř výhradně na bezlesí pod hranicí lesa (louky apod.), skoro nevystupuje nad horní hranici lesa **10-II. *C. ph.* subsp. *erdneri* (J. WAGNER) KOUTECKÝ ined.**
- 13a) Nejdelší přívěsky (9,1–)10,3–16,9(–18,1) mm dl. se spodní částí široce kopinatou až vejčitou, (0,7–)0,9–2,2(–2,8) mm šir.; nažky (bez chmýru) (3,4–)3,6–4,3 mm dl., chmýr 0,6–2,1(–2,6) mm dl. – $2n=44$; vysokobylinné nivy nad horní hranici lesa a v kosodřevině; pouze na Slovensku na několika lokalitách: Velká Fatra (hlavní hřeben od Krížné po Suchý vrch), Nízke Tatry (Salatín, Krakova hoľa), Západné Tatry (Tomanova dolina, Rozpadlý grúň) **11. *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS**
- b) Nejdelší přívěsky (8,4–)9,4–14,5(–17,1) mm dl. se spodní částí kopinatou až úzce kopinatou, 0,6–1,2 mm šir.; nažky (bez chmýru) (2,9–)3,0–3,9(–4) mm dl., chmýr (0,6–)0,7–1,5(–2,0) mm dl. – $2n=22$; mezofilní podhorské louky

a pastviny, horské louky, meze, okraje cest, lesné lemy, apod.; roztr., místy hojně Předšumaví a Šumava (v nejvyšších polohách ale vzác.), Krušné hory a navazující území (okraj Podkrušnohorské pánve, Děčínský Sněžník), s. část Č. Středohoří až do Lužických hor, Podkrkonoší a Podorličí, Železné hory, vzác. na Českomoravské vrchovině, nižších částech z. Čech, kdysi i v Brdech; na Slovensku neroste **12. *Centaurea elatior* (GAUD.) HAYEK**

V Českém Středohoří, Podkrkonoší a Železných horách a na j. a v. okraji Českomoravské vrchoviny se vyskytují populace, které stojí morfologicky mezi *C. stenolepis* a *C. elatior* a do různé míry kombinují znaky obou těchto druhů a jde zřejmě o produkt introgrese mezi nimi. Druhu *C. elatior* se tyto rostliny blíží zejména habitem, charakterem větvení a šířkou listů, ale mívají poněkud menší a užší (až válcovité) zákrovy a užší přívěsky (obojí znaky *C. stenolepis*).



Obr. 12.2
Typické tvary přívěsků zákrovních listů jednotlivých zástupců *Centaurea* sect. *Jacea*. Tvar označený jako „kříženec“ platí pro většinu kříženců mezi *C. jacea* a ostatními taxony sekce. U *C. phrygia* jsou uvedeny extrémní délky a šířky přívěsků pro jednotlivé poddruhy, častý jsou i různé přechodné tvary (zejména u subsp. *erdneri*).

12.2 Přehled taxonů

V této kapitole jsou uvedeny ke každému taxonu (a) přehled synonym, (b) stručný popis, včetně doby květu (římskými čísly udávajícími měsíce v roce) a počtu chromozómů (stejně jako v klíči), (c) stručná ekologická charakteristika a stručná charakteristika rozšíření Česku a na Slovensku, (d) stručná charakteristika celkového areálu a (e) poznámky o variabilitě (pokud je to potřeba). Číslování a pořadí taxonů je stejné jako v klíči a jsou také použity stejné zkratky.

V synonymice jsou rozlišena jména, u kterých lze považovat příslušnost k danému taxonu za jistou buď na základě revize typového materiálu nebo jednoznačnosti původního popisu a údajů v literatuře a jména, která jsou jako synonyma uváděna v literatuře, ale jejichž příslušnost zcela jistá není (ačkoliv je pravděpodobná). Tato ne zcela jistá synonyma jsou označena otazníkem před daným jménem. Jména publikovaná v dílech, která jsem přímo nestudoval, jsou označena zkratkou n.v.

1. *Centaurea weldeniana* RCHB. Fl. Germ. exc. 213, 1832

Synonyma:

Centaurea amara f. *weldeniana* (RCHB.) ROUY Bull. d. l'ass. franc. bot. 1: 83, 1898 [n.v.] – *Centaurea jacea* subvar. *weldeniana* (RCHB.) GUGLER Ann. Mus. Nat. Hung. 6: 47, 1907 – *Jacea weldeniana* (RCHB.) HOLUB Preslia 46: 229, 1974 – *Centaurea jacea* subsp. *weldeniana* (RCHB.) GREUTER Willdenowia 33: 55, 2003.

? *Centaurea argyrolepis* HAYEK Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 72: 696, 1901

Vytrvalé byliny. Lodyhy, 30–70 cm vys., hustě olistěné, od poloviny (někdy i níže) větvené s větvemi šikmo až kolmo odstálými, tenkými, lodyhy i boční větve šedivě plstnaté. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, čepele kopinaté, ± celokrajné, šedivě plstnaté, starší olýsávající (zejména na horní straně). Dolní lodyžní listy řapíkaté, střední a horní přisedlé, úzce kopinaté až čárkovité, šedivě plstnaté. Úbory na koncích větví jednotlivé, asi 4 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovky kulovité nebo krátce válcovité, 1,1–1,5 cm vys. a šir. Přívěsky zákrovních listenů střechovitě uspořádané, k zákrovu volně přitisknuté, zcela zakrývající zelené části listenů, všechny stejného tvaru, okrouhlé, mírně miskovitě prohnuté, celokrajné nebo jen nepravidelně zoubkaté (na herbářovém materiálu někdy s několika hlubšími zářezy vznikajícími roztrháním prohnutého přívěsku při lisování), světle zbarvené, okrové až slámově hnědé, průsvitné, lesklé (jakoby z matného skla). Přívěsky středních zákrovních listenů 5–8 mm široké. Květy růžovofialové (vnitřní někdy poněkud světlejší než vnější), okrajové paprskující. Nažky asi 3 mm dl., bez chmýru. Rostliny fenologicky nápadně pozdější než podobná *C. jacea*, VIII–IX. $2n=?$.

Druh původní na Balkáně a v Itálii. Ve studované části střední Evropy zjištěný na jediné lokalitě v Rakousku u obce Gießhübl u Vídně, na které je zřejmě zavlečený, ale přežívá zde již více než 100 let (první údaj z roku 1886).

2. *Centaurea jacea* L. Sp. pl., 914, 1753

Synonyma:

Cyanus jacea (L.) P. GAERTN., B. MEY. et SCHERB. Oekonom.-Techn. Fl. Wetterau, 3: 172, 1801. –

Centaurea jacea [unranked] a *genuina* WIMM et GRAB. Fl. Siles., 2: 107, 1829, nom. inval.

Centaurea jacea subsp. *vulgaris* ČELAK. Prodr. Fl. Böhmen, 2: 250, 1871

Jacea pratensis LAM. Fl. Franc., 2: 55, 1778

Jacea communis DELARBRE Fl. Auv., ed. 2, 201, 1800 [n.v.].

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé nebo u starších trsnatých exemplářů na bázi krátce vystoupavé, 40–90(–120) cm vys., v horní části obvykle větvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, čepele kopinaté nebo obkopinaté 7–15 cm dl. a 2–6 cm šir., celokrajné nebo peřenolaločné nebo až peřenoklané s málo (obvykle 1–3) úkrojky na každé straně, zelené. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní lodyžní listy přisedlé, úzce kopinaté až čárkovité, střední 5–10 cm. dl. a 0,5–2 cm šir., celokrajné nebo peřenolaločné, obvykle s jediným párem bočních úkrojků, zelené nebo šedivě plstnaté. Úbory na koncích větví jednotlivé, asi 4–5 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy kulovité nebo krátce válcovité, 1,2–1,6 cm vys. a 0,9–1,5 cm šir. Přívěsky zákrovních listenů střechovitě uspořádané, k zákrovu volně přitisknuté, zcela zakrývající zelené části listenů, všechny stejného tvaru, okrouhlé, mírně miskovitě prohnuté, celokrajné nebo jen nepravidelně zoubkaté (na herbářovém materiálu někdy s několika hlubšími zářezy vznikajícími roztrháním prohnutého přívěsku při lisování), světle nebo tmavě hnědé, ± neprůsvitné. Přívěsky středních zákrovních listenů 3,8–6,5 mm šir. Květy růžovofialové (vnitřní někdy poněkud světlejší než vnější), okrajové paprskující. Nažky asi 3 mm dl., bez chmýru. VII–IX. $2n=44$.

Suché a mezofilní louky a pastviny, lemy, meze, náspy apod. Roztr. až hojně v nižších a středních polohách v celém území.

Široce rozšířený druh vyskytující se v celé kontinentální Evropě kromě většiny Iberského poloostrova, severní poloviny Skandinávie (tam pouze jednotlivé lokality) a severního Ruska a nejsušších jižních (stepních) částí Ruska a Ukrajiny.

Tradičně jsou ve střední Evropě rozlišovány dva poddruhy odlišené několika morfologickými znaky, ekologickými nároky a fenologií. Nejsou ale ostře oddělené, poměrně časté jsou populace přechodného charakteru s různou kombinací znaků (bývají označovány jako *C. j.* subsp. *jungens* GUGLER). Variabilita celé skupiny *C. jacea* agg. a druhu *C. jacea* zvláště vyžaduje ale další studium. Především se zdá, že některé znaky považované za taxonomicky výrazné jsou do značné míry ovlivněny podmínkami prostředí a že některé popisované taxony mohou být ve skutečnosti pouze projevem morfologické plasticity druhu. Je možné, že to platí i pro dva tradičně rozlišované poddruhy. Variabilita druhu je navíc ještě zvyšována častou hybridizací (s výskytem zpětného křížení a tedy hybridních rojů a introgrese znaků) s ostatními zástupci sekce *Jacea*. Také vztahy k jihoevropským taxonům *C. jacea* agg. jsou nejasné.

2-I. *C. jacea* L. subsp. *jacea*

Synonyma:

Centaurea jacea subsp. *eujacea* GUGL. Ann. Mus. Nat. Hung. 6: 45, 1907, nom. inval. –

Centaurea jacea subsp. *genuina* DOSTÁL Květena ČSR, 2: 1695, 1950, nom. inval.

Lodyhy většinou až v horní 1/3 větvené (vzác. níže), větve vzpřímené, většinou již dále nevětvené, spíše řídce olistěné, lodyhy a listy většinou zelené, bez šedivého odění. Střední lodyžní listy vejčité až podlouhle kopinaté, 5–13 cm dl. a 0,6–2,6 cm šir. (včetně postranních úkrojků či zubů, pokud jsou přítomny). Zákrovy kulovité nebo krátce válcovité, 1,3–1,6 cm vys. a 1,1–1,6 cm šir. Přívěsky hnědé až tmavě hnědé. VII–IX.

Chladnomilnější poddruh, roztr. až hojně zejména ve středních polohách a podhůří, v teplých nížinách víceméně chybí. V rámci celkového areálu druhu chybí v jeho nejižnějších částech, zejména na Balkáně.

2-II. *C. jacea* subsp. *angustifolia* GREMLI Excursionsfl. Schweiz, ed. 2, 248, 1874

Synonyma:

Centaurea angustifolia SCHRANK Baier. Fl., 2: 376, 1789, nom. illeg., non MILL. 1768 – *Jacea angustifolia* HOLUB Preslia 46: 229, 1974 – *Jacea vulgaris* subsp. *angustifolia* DOSTÁL Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 2., 740, 1958, nom. inval.*Centaurea amara* [var.] β *pannonica* HEUFF. Verh. zool. bot Ges. 8: 142, 1858 – *Centaurea pannonica* (HEUFF.) SIMONK. Mat. Term. Közlem. 24: 620, 1891 – *Centaurea jacea* subsp. *pannonica* (HEUFF.) DOMIN Acta Bot. Bohem. 10: 75, 1931 – *Jacea pannonica* (HEUFF.) SOJÁK Čas. Nár. Muz., sect. natur. 140: 132, 1972.*Jacea tomentosa* DOSTÁL Nová Květena ČSSR, 2: 1087, 1989, nom. inval.

Lodyhy většinou už od 1/2 větvené, větve šikmo až kolmo odstálé, většinou dále větvené, bohatě olistěné, lodyhy a listy zelené nebo alespoň v mládí šedivě pavučinatě chlupaté (zejména v horní části lodyhy). Střední lodyžní listy vejčité až podlouhle kopinaté, 5–11 cm dl. a 0,4–1,6 cm šir. (včetně postranních úkrojků či zubů, pokud jsou přítomny). Zákrovy krátce až výrazně válcovité, 1,1–1,5 cm vys. a 0,9–1,4 cm šir. Přívěsky světle hnědé až hnědé. VII (druhá polovina)–IX.

Teplomilnější poddruh, roztr. až hojně v nížinách a teplejších středních polohách. V rámci celkového areálu druhu chybí v severní polovině Evropy.

3. *Centaurea transalpina* SCHLEICH. ex DC. Prodr., 6: 571, 1838

Synonyma:

Centaurea nigrescens [var.] *a transalpina* (DC.) W. D. J. KOCH, Taschenb. Deutsch. Schweiz. Fl. 302, 1843 – *C. nigrescens* subsp. *transalpina* SCHLEICH. ex NYMAN Consp. Fl. Eur.: 421, 1879 – *C. jacea* subsp. *transalpina* (DC.) R. C. V. DOUIN in BONNIER, Fl. Ill. France 6: 44. 1923 [n.v.] – *Jacea nigrescens* subsp. *transalpina* (DC.) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 132. 1972 – *Jacea transalpina* (DC.) HOLUB Folia Geobot. Phytotax. 12: 305, 1977.? *Centaurea dubia* SUTER Fl. Helv. 2. 202, 1802, nom. illeg., non S. G. GMELIN [n.v.]*Centaurea vohinensis* var. *major* RCHB. Fl. Germ. exc. 214, 1832

Vytrvalé byliny. Lodyhy, 40–80 cm vys., v horní části větvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, čepele podlouhle kopinaté, celokrajné nebo peřenolaločné nebo až peřenoklané několika (obvykle 1–3) úkrojky na každé straně, zelené. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé širokou zaokrouhlenou až klínovitou bází, podlouhle kopinaté, celokrajné, dolní a střední někdy peřenolaločné s jedním až dvěma páry bočních úkrojků. Úbory na koncích větví jednotlivé nebo ve skupinkách po 2–4, asi 4 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy kulovité nebo krátce válcovité, 1,2–1,8 cm vys. a 1,2–1,5 cm šir. Přívěsky zákrovních listenů střechovitě uspořádané, k zákrovu volně přitisknuté, ne zcela zakrývající zelené části listenů. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů trojúhelníkovité (poměrně široké, až tvaru rovnostranného trojúhelníku), po okraji pravidelně hřebenitě trásnitě s koncovou trásní \pm stejně dlouhou jako trásně postranní, černé nebo černo-hnědé, jejich okrajové trásně se dotýkají nebo krátce překrývají, přívěsky středních listenů asi 3–5 mm dl. (včetně koncové trásně). Přívěsky vnitřních zákrovních listenů okrouhlé, \pm celokrajné, hnědé. Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky asi 3 mm dl., bez chmýru. VII–IX. $2n=(44)$.

Druh původní v jižních Alpách (Francie, Švýcarsko, Itálie, Rakousko), severněji vzácně a jen přechodně zavlékán. Ve studovaném území nalezen jednou koncem 19. stol. u Orlíka nad Vltavou, opakované zavlečení v budoucnu možné.

4. *Centaurea nigrescens* WILLD. Sp. pl., 3: 2288, 1803

Synonyma:

Centaurea jacea subsp. *nigrescens* (WILLD.) ČELAK. Prodr. Fl. Böhmen, 2: 250, 1871 – *C. dubia* subsp. *nigrescens* (WILLD.) HAYEK Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 68: 210, 1918 – *C. pratensis* subsp. *nigrescens* (WILLD.) P. FOURN. Quatre Fl. France 1017, 1940 [n.v.] – *Jacea nigrescens* (WILLD.) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 132, 1972

Centaurea nigrescens subsp. *eunigrescens* DOSTÁL Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 1., 904, 1954, nom. inval.

? *C. nigrescens* [var.] γ *candollei* W. D. J. KOCH, Taschenb. Deutsch. Schweiz. Fl.. 302, 1843

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé nebo krátce vystoupavé, 30–80(–100) cm vys., v horní části větvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, čepele kopinaté, obkopinaté až eliptické, špičaté, 9–14 cm dl. a 3–4 cm šir., \pm celokrajné nebo oddáleně pilovitě zubaté, zelené. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé, na bázi klínovité, podlouhle eliptické až kopinaté, celokrajné nebo oddáleně pilovitě zubaté, 5–8 cm dl. a 1–2(–2,5 cm) šir. Úbory na koncích větví jednotlivé nebo ve skupinkách po 2, asi 4 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy kulovité nebo vejcovité, 1,3–1,7 cm vys. a 0,7–1,4 cm šir. Přívěsky zákrovních listenů k zákrovu volně přitisknuté. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů trojúhelníkovité, po okraji pravidelně hřebenitě třásnitě s koncovou třásní \pm stejně dlouhou jako třásně postranní, černé nebo černo-hnědé, nepřekrývají se ani postranními třásněmi, nápadně malé a nezakrývající zelené části listenů (takže zákrov je zelený a černě skvrnitý), přívěsky středních listenů jsou asi 2–3 mm dl. (včetně koncové třásně). Přívěsky vnitřních zákrovních listenů vejčité až eliptické, celokrajné nebo drobně zubaté až třásnitě, hnědé. Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky asi 3 mm dl., bez chmýru. VII–IX. $2n=(44)$.

Louky, pastviny, okraje cest, náspy, apod. stanoviště. Druh původní ve východních Alpách a jejich předhůří (na sever po Vídeň), proniká i do z. Maďarska, původní výskyt udáván i z Balkánu (Chorvatska, Bosna a Hercegovina, Srbsko, Rumunsko, Bulharsko), do severněji ležících území vzác., ale opakovaně zavlékán.

Druh mírně variabilní ve velikosti přívěsků, jejich barvě (od černé po tmavě hnědou) a zubatosti listů. Část, možná i většina, této variability je zřejmě způsobena introgresí *C. jacea*, se kterou se ochotně kříží (projevem introgrese mohou být větší a světlejší přívěsky a zubatější až laločnaté listy).

5. *Centaurea carniolica* HOST Fl. Austriac., 2: 517, 1831

Synonyma:

Jacea carniolica (HOST) HOLUB Preslia 46:229, 1974.

? *Centaurea vohinensis* BERNH. ex RCHB. Fl. Germ. Excurs. 214, 1832 – *C. nigrescens* [var.] β *vohinensis* BERNH. ex W. D. J. KOCH Taschenb. Deutsch. Schweiz. Fl.. 302, 1843 – *Centaurea nigrescens* subsp. *vohinensis* (RCHB.) NYMAN Consp. Fl. Eur. 421, 1879 – *C. dubia* subsp. *vohinensis* (RCHB.) HAYEK Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 68: 210, 1918 – *Jacea nigrescens* subsp. *vohinensis* (RCHB.) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 132, 1972

? *Centaurea nigrescens* [var.] β *rotundifolia* BARTL. in BARTL. et H. L. WENDL. Beitr. z. Botan. 120, 1825. – *C. rotundifolia* (BARTL.) HAYEK Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 72: 721, 1901

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé, 30–80 cm vys., v horní části větvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, čepele obkopinaté, eliptické až obvejčité, celokrajné nebo oddáleně pilovitě zubaté, zelené. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé širokou zaokrouhlenou

až poloobjímavou bází, vejčité až eliptické, celokrajné nebo oddáleně pilovitě zubaté, někdy až peřenolaločné. Úbory na koncích větví jednotlivé nebo ve skupinkách po 2 až 3, asi 4 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy válcovité, zřetelně vyšší než šir., většinou užší než 1 cm. Přívěsky zákrovních listenů k zákrovu volně přitisknuté. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů trojúhelníkovité, po okraji pravidelně hřebenitě třásnitě s koncovou třásní \pm stejně dlouhou jako třásně postranní, černé nebo černo-hnědé, nepřekrývají se ani postranními třásněmi, nápadně malé a nezakrývající zelené části listenů (takže zákrov je zelený a černě skvrnitý), přívěsky středních listenů jsou velmi drobné, asi 1,5–2 mm dl. (včetně koncové třásně). Přívěsky vnitřních zákrovních listenů okrouhlé, celokrajné, hnědé. Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky asi 3 mm dl., bez chmýru. VII–IX. $2n=(22)$.

Druh původní v jihovýchodních Alpách a jejich předhůří v Rakousku, Itálii, Slovinsku a jz. Maďarsku, severněji jen ojediněle zavlékán. Ve studovaném území zavlečená v roce 1914 u Hradce Králové, opakované zavlečení je možné.

6. *Centaurea nigra* L. Sp. pl. 911, 1753

Synonyma:

Centaurea jacea subsp. *nigra* (L.) BONNIER et LAYENS Tabl. Syn. Pl. Vasc. France 180, 1894 [n.v.] –

Jacea nigra (L.) HILL Herb. Brit., 1: 83, 1769 [n.v.]

? *Jacea vulgaris* BERNH. Syst. Verz. 158, 1800 [n.v.]

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé nebo u starších trsnatých exemplářů na bázi krátce vystoupavé, 30–100 cm vys., v horní polovině větvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, čepele obkopinaté až eliptické, celokrajné nebo oddáleně zubaté (zuby poměrně široké, trojúhelníkovité, do stran namířené) nebo až peřenolaločné, zelené. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé, na bázi klínovité nebo zaokrouhlené nebo až poloobjímavé, vejčité, eliptické až kopinaté, výjimečně čárkovitě kopinaté, celokrajné nebo oddáleně zubaté, někdy peřenolaločné až peřenodílné s 1–2 páry laloků. Úbory na koncích větví jednotlivé nebo ve skupinkách po 2 až 3, asi 3–5 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů, pokud jsou vyvinuty). Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) kulovité nebo válcovité, 1,2–1,8 cm vys. a (0,9–)1–1,8(–2,2) cm šir. Přívěsky zákrovních listenů většinou k zákrovu volně přitisknuté, někdy v horní polovině krátce obloukovitě nazpět odstávající. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů střechovitě uspořádané, zcela zakrývající zelené části listenů, okrouhle vejčité, vejčité nebo kopinaté, černé nebo hnědé, po okraji pravidelně hustě hřebenitě třásnitě, postranní třásně velmi dlouhé, 2–3 mm dl., delší než průměr celistvé části přívěsku, koncová třásně kratší než třásně postranní nebo nejvýše stejně dlouhá. Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů 5–8 mm dl. (včetně koncové třásně) a 2–3 mm šir. (bez postranních třásní). Přívěsky vnitřních zákrovních listenů okrouhlé až vejčité, celokrajné nebo nepravidelně zoubkaté, hnědé. Květy růžovofialové, často všechny stejné bez okrajové paprskujících květů, někdy jsou ale okrajové paprskující vyvinuty. Nažky asi 3 mm dl. s chmýrem maximálně 1 mm dl., většinou kratším, někdy zcela bez chmýru. VII–IX. $2n=(22)$, (44).

Suché a mezofilní louky a pastviny, lesní lemy, meze, náspy a příkopy silnic, apod. Druh původní zřejmě pouze v západní Evropě a západní části střední Evropy (Německo, Švýcarsko), dále na východ zřejmě jen opakovaně zavlékán.

V rámci druhu je rozlišováno několik poddruhů (resp. podle některých autorů samostatných druhů v rámci *C. nigra* agg.). Do střední Evropy zasahují původním rozšířením zřejmě jen subsp. *nigra* a subsp. *nemoralis* (JORD.) GREMLI⁴⁸, přičemž subsp. *nemoralis* zasahuje východněji. Oba poddruhy mohou být zřejmě zavlékány do dalších území. Rozlišovací znaky se týkají tvaru úborů (u subsp. *nigra* kulovité, u subsp. *nemoralis* vejcovité až válcovité), barvy přívěsků (černé nebo tmavě hnědé vs. hnědé), šířky přívěsků bez postranních trásní (vejčité vs. kopinaté), délky postranních trásní (stejně dlouhé jako průměr celistvé části vs. zřetelně delší) i některých znaků na vegetativních částech (širší listy, větve pod úbory ztlustlé vs. užší listy a větve neztlustlé). Mnohé rostliny nalézané ve střední Evropě ale nelze k těmto poddruhům zařadit, protože uváděné znaky různým způsobem kombinují, navíc variabilitu zvyšuje hybridizace (introgrese) s *C. jacea*. Je možné, že některé uváděné rozdíly mezi poddruhy (zejména na vegetativních částech) jsou pouze projevem morfologické plasticity, podobně jako u druhu *C. jacea*. Celá skupina *C. nigra* agg. vyžaduje taxonomickou revizi v hlavní části svého areálu. Bez ní není možné hodnotit zřejmě ne zcela typické rostliny rostoucí na okraji areálu ani rostliny zavlékané neznámo odkud.

7. *Centaurea oxylepis* (WIMM. et GRAB.) HAYEK Denschr. Akad. Wiss. Wien, Math-naturwiss. Kl. 72: 718, 1901.

Basionym:

Centaurea jacea [unranked] *oxylepis* WIMM. et GRAB. Flor. Siles., 2/2: 107, 1829.

Synonyma:

Centaurea jacea subsp. *oxylepis* (WIMM. et GRAB.) HAYEK Verhandl. zool.-bot. Gesell. Wien 68: 207, 1918 – *Centaurea pratensis* subsp. *oxylepis* (WIMM. et GRAB.) ARÈNES Bull. Jard. Bot. État 27: 148, 1957, nom. inval. – *Centaurea macroptilon* subsp. *oxylepis* (WIMM. et GRAB.) SOÓ Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 18: 176, 1973 – *Jacea vulgaris* subsp. *oxylepis* (WIMM. et GRAB.) DOSTÁL Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 2., 740, 1958, nom. inval. – *Jacea oxylepis* (WIMM. et GRAB.) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 132, 1972 – *Jacea macroptilon* subsp. *oxylepis* ((WIMM. et GRAB.) DOSTÁL Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid. Plzeň, Bot. 21: 13, 1984

Centaurea pratensis auct., non THUILL. Fl. Env. Paris., ed. 2., 444, 1799, nom. illeg., non SALISB. – *Centaurea jacea* subsp. *pratensis* auct., non ČELAK. Prod. Fl. Böhmen, 2: 250, 1871 – *Centaurea jacea* [var.] β *pratensis* auct., non W. D. J. KOCH Syn. Fl. Germ. Helv., ed. 1, 409, 1837

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé nebo u starších trsnatých exemplářů na bázi krátce vystoupavé, 30–100(–120) cm vys., v horní části větvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, eliptické až kopinaté, peřenolaločné nebo peřenodílné s několika málo (nejčastěji 1–3) páry bočních úkrojků, vzác. celokrajné, zelené nebo v mládí řídce šedivě pavučinatě chlupaté a později olysávající. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé, na bázi klínovité nebo zaokrouhlené, někdy při bázi s špičatými postranními úkrojky, kopinaté nebo čárkovitě kopinaté, 3–9× delší než šir., celokrajné nebo oddáleně zubaté nebo někdy peřenolaločné až peřenodílné s 1–2 páry bočních zubů, zelené nebo řídce šedivě pavučinatě chlupaté, střední lodyžní listy 4,6–11,7 cm dl. a 0,7–3,1 cm šir. Úbory na koncích větví jednotlivé, asi 4 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) vejcovité

⁴⁸ *Centaurea nigra* subsp. *nemoralis* (JORD.) GREMLI Excursionsfl. Schweiz, ed. 2., 249, 1874 – Basionym: *Centaurea nemoralis* JORD. Pugill. Pl. Nov. 104, 1852 – Synonyma: *Centaurea debeauxii* subsp. *nemoralis* (JORD.) DOSTÁL Bot. J. Linn. Soc. 71: 207, 1976 – *Jacea nemoralis* (JORD.) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 132, 1972.

až válcovité, 1,2–1,7(–1,8) cm vys. a (0,7–)1–1,5(–1,7) cm šir. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů ve své horní polovině od zákrovu obloukovitě ohnuté, postranními trásněmi se překrývající (ale zelené části listenů jsou mezi nimi většinou viditelné, „paruka“ okolo zákrovu řídká), úzce trojúhelníkovité, po straně pravidelně hřebenitě trásnitě s koncovou trásní stejně dlouhou nebo delší než trásně postranní, hnědé, vzácně černé. Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů (3,7–)4,9–10,5(–11,5) mm dl. (včetně koncové trásně) a (0,6–)0,8–2,0(–2,4) mm šir. (bez postranních trásní) s (10–)11–16(–18) postranními trásněmi na každé straně. Přívěsky vnitřních zákrovních listenů okrouhlé až vejčité, celokrajné nebo nepravidelně zoubkaté, hnědé, vyčnívající nad přívěsky středních zákrovních listenů. Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky asi 2,5–3,5 mm dl., většinou bez chmýru, někdy s chmýrem do 0,5 mm dl. VII–IX. 2n=44.

Suché a mezofilní louky a pastviny, lemy, meze, náspy apod.; roztr. až hojně v nižších a středních polohách ve v. Čechách, na Moravě (s výjimkou nejjižnější) a na sz. a stř. Slovensku (na j. přes Slovenské rudohoří až po Cerovou vrchovinu); vzác. i ve stř., j. a z. Čechách a na v. Slovensku; ve vyšších polohách (zejména na Moravě a sz. Slovensku) jsou časté populace ovlivněné introgresí *C. phrygia*.

Druh rozšířený v Česku, na Slovensku a z. Ukrajině a navazující jižní části Polska, přes Slovensko zřejmě dosahuje i do nejsevernějšího Maďarska. Podobné rostliny se vyskytují i v Rumunsku, jejich taxonomické zhodnocení ale zůstává otevřenou otázkou do budoucna.

Pro variabilitu *C. oxylepis* je významná introgrese *C. phrygia* subsp. *erdneri*. Populace ovlivněné introgresí se vyznačují přítomností chmýru (u typických rostlin chybí), širšími listy, tmavě hnědou až černou barvou přívěsků a jejich odlišným tvarem – jsou v dolní části trojúhelníkovité, v horní třetině až polovině délky zúžené do nitovitého po straně trásnitého výběžku, podobně jako u taxonů *C. phrygia* agg. Druhým významným zdrojem variability je častá hybridizace s *C. jacea*, projevující se zejména širšími přívěsky s nepravidelně srostlými postranními trásněmi.

(7). *Centaurea macroptilon* BORBÁS Vásvármegye növényföldrajza és flórája (Geographia atque Enumeratio plantarum comitatus Castriferrei in Hungaria). 192, 1887⁴⁹

Synonyma:

Centaurea macroptilon BORBÁS subsp. *macroptilon* – *Centaurea jacea* subsp. *macroptilon* (BORBÁS) HAYEK Verhandl. zool.-bot. Gesell. Wien 68: 206, 1918 – *Jacea macroptilon* (BORBÁS) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 132, 1972

Centaurea pratensis auct., non THUILL. Fl. Env. Paris., ed. 2., 444, 1799, nom. illeg., non SALISB. – *Centaurea jacea* [var.] β *pratensis* auct., non W. D. J. KOCH Syn. Fl. Germ. Helv. 301, 1843

Taxon podobný *C. oxylepis*, od které se má odlišovat zejména kratšími (5–8 mm dl.) a užšími přívěsky zákrovních listenů. Je rozšířený v z. a j. Maďarsku, j., v. a jv. Rakousku, v. Itálii, Slovinsku, z. Chorvatsku, Bosně a Hercegovině a Černé Hoře. Podle některých údajů zasahuje ale dále na sever, až na j. Slovensko. Rozlišení obou taxonů je ale nejasné (rostliny odpovídající popisu *C. macroptilon* se jednotlivě vyskytují i v populacích *C. oxylepis*) a problematika vyžaduje další studium. Podle současného stavu je nutné výskyt na j. Slovensku považovat za nepotvrzený, ale nelze jej ani zcela vyloučit.

⁴⁹ Jméno *C. macroptilon* uveřejnil Borbás již roku 1884 v práci Temes megye Vegetatiója (Flora Comitatus Temesiensis) ale bez popisu nebo diagnózy (jsou uvedeny jen lokality) a tato publikace jména proto není platná.

8. *Centaurea indurata* JANKA Flora 41: 444, 1858

Synonyma:

Centaurea phrygia subsp. *indurata* (JANKA) STOJ. et ACHT. Stud. Centaur. Bulg. 71, 1935 – *Jacea indurata* (JANKA) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 132, 1972

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé, 50–100 cm vys., od poloviny větvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, vejčité až kopinaté, drobně pilovitě zubaté, zelené nebo v mládí řídce šedivě pavučinatě chlupaté a později olysávající. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé, na bázi klínovité nebo zaokrouhlené, vejčité kopinaté nebo kopinaté, 2,3–4,3× delší než šir., nejširší ve spodní 1/3, drobně pilovitě zubaté, zelené nebo vzácně v mládí řídce šedivě pavučinatě chlupaté, střední lodyžní listy poměrně velké, 9,3–16,4 cm dl. a 2,4–5,9 cm šir. Úbory na koncích větví jednotlivé nebo ve skupinkách po 2–3, asi 4–5 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) vejcovité až válcovité, výrazně vyšší než šir., 1,4–1,8 cm vys. a (0,9–)1,0–1,3(–1,4) cm šir. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů ve své horní polovině od zákrovu obloukovitě ohnuté, postranními třásněmi se překrývající (ale zelené části listenů jsou mezi nimi viditelné, „paruka“ okolo zákrovu řídká), čárkovité, po straně pravidelně hřebenitě třásnitě s koncovou třásní delší než třásně postranní, ve spodní části černé, v horní části rezavě hnědé. Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů 6,3–10,3(–10,6) mm dl. (včetně koncové třásně) a 0,4–0,6(–0,8) mm šir. (bez postranních třásní) s (8–)9–14 postranními třásněmi na každé straně. Přívěsky vnitřních zákrovních listenů vejčité nebo eliptické, celokrajné nebo nepravidelně zoubkaté, hnědé, vyčnívající nad přívěsky středních zákrovních listenů. Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky asi 3,0–3,5 mm dl., s chmýrem 0,3–1,0 mm dl. VIII–IX. $2n=22,(44)$.

Suché louky, lemy, meze. Na Slovensku doložená jen v okolí Královského Chlmce na jv. Slovensku, výskyt možný i jinde na jv. Slovensku.

Druh rozšířený od jv. Slovenska a s. Maďarska po j. okraji Karpat přes Ukrajinu do Rumunska, dále v Bulharsku a Řecku.

Taxonomicky ne zcela jasný druh. Zejména na Balkáně není variabilita *C. phrygia* agg. uspokojivě popsána a vztahy mezi místními teplomilnými taxony (kromě *C. indurata* také z okruhu *C. stenolepis*, možná i další) nejsou úplně jasné. Středoevropské rostliny tradičně označované jako *C. indurata* zcela neodpovídají původnímu popisu druhu, ve kterém je výslovně zmiňována absence chmýru, což je v rámci sekce *Jacea* důležitý a uvnitř druhů/druhových skupin stabilní znak. Není tedy úplně jisté, že jde o stejný taxon. Celá skupina *C. phrygia* agg. vyžaduje taxonomickou revizi v jihovýchodní Evropě a s ní spojenou typifikaci jmen a revizi nomenklatury.

9. *Centaurea stenolepis* A. KERN. Oesterr. Bot. Z. 22: 45, 1872

Synonyma:

Centaurea phrygia subsp. *stenolepis* (A. KERN.) GUGLER. Ann. Mus. Nat. Hung. 6: 90, 1907 – *Jacea phrygia* subsp. *stenolepis* (A. KERN.) DOSTÁL Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 2., 742, 1958, nom. inval. – *Jacea stenolepis* (A. KERN.) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 133, 1972.

? *Centaurea austriaca* [var.] *pallida* W. D. J. KOCH Taschenb. Deutsch. Schweiz. Fl. 302, 1843

? *Centaurea austriaca* var. *cirrhata* RCHB.f. Icon. Fl. Germ. Helv. 15: 18, 1852 (non *C. cirrata* RCHB., 1830)

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé, 40–100(–120) cm vys., obvykle jen v horní části větvené (u rostlin s nepoškozeným vrcholem), takže úbory vytvářejí ± hustý chocholík, u více větvených rostlin boční větve často na konci větví znovu větvené a úbory na nich chocholíkovitě nahloučené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, eliptické až kopinaté, drobně pilovitě zubaté, až 20 cm dl. a 6 cm šir., zelené nebo v mládí šedivě chlupaté a později olysávající. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé, na bázi klínovité nebo zaokrouhlené, vejčité kopinaté nebo kopinaté, 2,5–4,9× delší než šir., drobně pilovitě zubaté, zelené nebo šedivě pavučinatě chlupaté (někdy jen v mládí, někdy i v dospělosti), velikost listů se směrem k vrcholu lodyhy často plynule zmenšuje a listy na hlavní lodyze pak ± plynule přecházejí v drobné listy na bočních větvích a pod úbory (není zde nápadný rozdíl ve velikosti jako u ostatních druhů); střední lodyžní listy 6,3–14,7 cm dl. a 1,7–4,6 cm šir. Úbory na koncích větví jednotlivé nebo ve skupinkách po 2–3, asi 4–5 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) vejcovité až válcovité, výrazně vyšší než šir., (1,2–)1,4–1,8(–1,9) cm vys. a (0,8–)0,9–1,5(–1,7) cm šir. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů ve své horní polovině od zákrovu obloukovitě ohnuté, postranními třásněmi se překrývající (ale zelené části listenů jsou mezi nimi většinou viditelné, „paruka“ okolo zákrovu poměrně mohutná, co se týče šířky, ale řídká), čárkovité, po straně pravidelně hřebenitě třásnitě s koncovou třásní delší než třásně postranní, ve spodní části černé nebo tmavě hnědé, v horní části hnědé až okrové. Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů (6,4)7,2–12,0(–13,4) mm dl. (včetně koncové třásně) a 0,4–0,9 mm šir. (bez postranních třásní), výjimečně širší, u jednotlivých extrémně vyvinutých rostlin až 2 mm šir., s (8–)10–16(–18) postranními třásněmi na každé straně. Přívěsky vnitřních zákrovních listenů vejčité nebo eliptické, celokrajné nebo nepravidelně zoubkaté, hnědé. Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky asi 2,7–3,5 mm dl., s chmýrem do 0,3–1,1 mm dl. VII–IX. $2n=22,(44)$.

Teplomilné doubravy (zejména okraje, zarůstající paseky a staré lesní cesty), méně často suché louky, meze, světlé lesní lemy. Jediná lokalita ve stř. Čechách (okolí obcí Dománovice, Žiželice a Radovesnice II), hojně na moravské straně Bílých Karpat, jinde na j. Moravě vzác., na Slovensku roztr. na úpatí Malých Karpat a ve Štiavnických vrších, vzác. v Záhorské nížině, Bílých Karpatech, jednotlivé lokality v Povážském Inovci, Vtáčníku, Cerové vrchovině, Slovenském Rudohoří a Slovenském krasu (zde jen okolí Hačavy a Bôrky), některé výskyty jsou již zřejmě zaniklé.

Centrum rozšíření na Balkáně, zasahuje do severozápadní Anatólie, na jižní Ukrajinu východně od Karpat, na západ do Itálie, na sever podél jižního okraje Karpat přes Ukrajinu na Slovensko a předhůřím Alp přes Maďarsko a Rakousko do Česka a až do Bavorska.

Ze střední Evropy je udávána pouze subsp. *stenolepis*, na Balkáně jsou popsány i další taxony a druh tam vyžaduje celkovou taxonomickou revizi, stejně jako celá skupina *C. phrygia* agg. Ve střední Evropě se vyskytují dvě dosti výrazné skupiny populací se znaky *C. stenolepis* odlišné od typických rostlin. V Česku (České Středohoří, část Podkrkonoší, Železné hory, jihozápadní Morava) a v Rakousku (údolí Dyje, Wienerwald a asi i jinde) se vyskytují populace, které v různé míře kombinují znaky *C. stenolepis* a *C. elatior* a jde zřejmě o jejich křížence. Druhou skupinou netypických populací jsou rostliny z vyšších (mezofilnějších) poloh Karpat,

zejména z luk (Bílé Karpaty, Štiavnické vrchy, Slovenský kras, Slovenské rudohoří), které jsou více větvené a mají tmavější a širší přívěsky zákrovních listenů, v extrémních případech u jednotlivých rostlin v populaci se mohou podobat přívěskům druhu *C. phrygia*. Je možné, že jde o produkty introgrese druhu *C. phrygia*, ale stejně tak je možné, že tyto populace mají nějaký vztah k rostlinám tradičně označovaným ve střední Evropě jako *C. indurata*. Tato problematika vyžaduje další studium se zahrnutím materiálu z celého areálu *C. stenolepis* a příbuzných taxonů, zejména z Balkánu.

10. *Centaurea phrygia* L. Sp. pl. 910, 1753.

Synonyma:

Cyanus phrygius (L.) P. GAERTN., B. MEY. et SCHERB. Oekonom.-Techn. Fl. Wetterau, 3: 173, 1801. – *Jacea phrygia* (L.) SOJÁK Čas. Nár. Mus., Odd. Příř. 140: 132, 1972

Centaurea austriaca WILLD. Sp. pl., 3: 2283, 1803 – *C. phrygia* subsp. *austriaca* (WILLD.) GUGLER Mitt. Bayer. Bot. Ges. 33: 408, 1904 – *C. austriaca* [var.] a *genuina* W. D. J. KOCH Taschenb. Deutsch. Schweiz. Fl. 302, 1843, nom. inval. – *Jacea phrygia* subsp. *austriaca* (WILLD.) DOSTÁL Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 2., 740, 1958, nom. inval.

? *Centaurea phrygia* [var.] β *cirrata* NEILR. Nachtr. Fl. Wien 158, 1851

? *Centaurea phrygia* [var.] β *semiplumosa* NEILR. Fl. Nieder-Oester. 379, 1859

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé nebo u starších trsnatých exemplářů na bázi krátce vystoupavé, 40–100(–130) cm vys., v horní části větvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, vejčité až kopinaté, drobně pilovitě zubaté nebo hrubě zubaté nebo peřenolaločné s několika páry postranních úkrojků, vzácně celokrajné, zelené. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé, na bázi klínovité nebo zaokrouhlené, velmi vzácně až poloobjímavé, podlouhlé až kopinaté, (1,9–)2,3–4,4(–6,3)× delší než šir., drobně pilovitě zubaté nebo hrubě zubaté nebo celokrajné, někdy s 1–2 většími zuby ve spodní části, zelené, střední lodyžní listy 6,1–13,2 cm dl. a 1,8–4,6 cm šir. Úbory na koncích větví jednotlivé, asi 4–6 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) kulovité nebo široce vejcovité, (1,2–)1,4–1,9(–2,1) cm vys. a (1,0–)1,3–1,9(–2,1) cm šir. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů ve své horní polovině od zákrovu obloukovitě ohnuté překrývající se a zakrývající zelené části listenů (jen u rostlin s nejmenšími přívěsky ne zcela) s rozšířenou spodní částí trojúhelníkovitou, vejčitou nebo vejčité kopinatou, po straně pravidelně hřebenitě trsnitě s koncovou trsní delší než trsně postranní, ve spodní části černé, v horní části černé nebo hnědé. Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů (4,5–)5,6–11,0(–14,1) mm dl. (včetně koncové trsně) a (0,3–)0,8–2,0 mm šir. (bez postranních trsní) s (9–)11–17(–20) postranními trsněmi na každé straně. Přívěsky vnitřních zákrovních listenů okrouhlé nebo vejčité, celokrajné nebo nepravidelně zoubkaté, hnědé, při bočním pohledu na zákrov vyčnívající nad přívěsky středních zákrovních listenů. Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky (2,6–)3,0–3,9(–4,4) mm dl., s chmýrem 0,5–1,4(–1,7) mm dl. VII–IX. 2n=22, 44.

Mezofilní louky a pastviny, horské louky, meze, okraje cest apod. Roztr. až hojně ve středních a vyšších polohách Karpat na Moravě i na Slovensku, v Hrubém Jeseníku, vzác. při severní hranici Česka (okolí Vidnavy, Jablonné nad Orlicí a Lichkov, Šluknovský a Frýdlantský výběžek, Jizerské hory) a v Krušných horách; ojediněle zavlékána na další lokality v Česku i na Slovensku.

Druh s hlavním rozšířením v severovýchodní Evropě – severní polovina evropské části Ruska (jednotlivé lokality i za Uralem v Asii), jižní polovina Finska, vzácně i Švédsko a východní Norsko, Bělorusko, Pobaltí, Ukrajina, Polsko, východní polovina Německa, Česko (pouze při severní hranici) a dále v Karpatech (Slovensko, Ukrajina, Rumunsko). Některé poddruhy udávány i na Kavkaze a v přilehlých územích, ve středoevropském pojetí úzce vymezených druhů by ale tyto taxony byly asi hodnoceny jako samostatné druhy v rámci *C. phrygia* agg.

Ve střední Evropě lze rozlišovat dva poddruhy, odlišené vedle morfologických znaků i počtem chromozomů a rozšířením. Morfologické rozdíly mezi poddruhy jsou ale hlavně v kvantitativních znacích, jejichž rozmezí variability se poněkud překrývají, takže některé rostliny (zejména jde-li o jednotlivé sběry v herbáriích bez možnosti porovnat variabilitu celé populace) není vždy možné k poddruhu spolehlivě přiřadit. Některé populace tetraploidního poddruh *C. phrygia* mohou být ovlivněny introgresí *C. jacea* nebo *C. oxylepis*, která se projevuje zejména zkrácením (až téměř absencí) chmýru nažek a kratšími, širšími a světlejšími přívěsky zákrovních listenů.

10-I. *C. phrygia* L. subsp. *phrygia*

Synonyma:

Jacea phrygia (L.) SOJÁK subsp. *phrygia*

Centaurea phrygia subsp. *brevipennis* ČELÁK. Prodr. Fl. Böhmen, 2: 250, 1871

Centaurea melanocalathia auct., non CZAKÓ Magyarosz. Kárpát.-Egyl. Évk. 15: 146, 1888 –
Centaurea phrygia subsp. *melanocalathia* auct., non (CZAKÓ) DOSTÁL Bot. J. Linn. Soc. 71: 207, 1976 – *Jacea phrygia* subsp. *melanocalathia* auct., non (CZAKÓ) SOJÁK Čas. Nár. Mus., Odd. Přír. 140: 132, 1972 – *Jacea melanocalathia* auct., non (CZAKÓ) HOLUB Preslia 45: 145, 1973.

? *Centaurea nigriceps* DOBROČZ. Journ. Bot. Acad. Sci. Ukraine 3: 31–32, 1947 – *C. phrygia* subsp. *nigriceps* (DOBROČZ.) DOSTÁL Bot. J. Linn. Soc. 71: 207, 1976

Lodyhy krátkými štětinami drsné, v dolní části někdy i s hustými měkčími 1–1,5 mm dl. chlupy. Listy ostře pilovitě zubaté s až 2 mm velkými dopředu namířenými zuby, někdy ale jen drobně zubaté s malými do stran namířenými zoubky. Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) (1,3–)1,5–1,9(–2,1) cm vys. a (1,0–)1,4–1,9(–2,1) cm šir. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů s rozšířenou spodní částí vejčitou nebo vejčitě kopinatou, nahoře ± náhle zúžené do nitovité koncové části, celé černé nebo ve spodní části černé a v horní tmavě hnědé, od zákrovu krátce ohnuté, vytvářející spíše tenký „obal“ („paruku“). Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů (4,5–)5,4–10(–12,4) mm dl. Nažky (2,6–)3,0–3,9(–4,1) mm dl., chmýr 0,6–1,4(–1,7) mm dl. VII–IX. 2n=22.

Na Slovensku hojně Bukovské vrchy, roztr. Čergov a Nízke Beskydy, vzác. Vihorlat a Nízke Tatry, ojediněle Podtatranské kotliny, Spišské vrchy, nedoložené údaje z Pienin; v Česku všechny lokality druhu mimo Karpaty a Hrubý Jeseník.

Rozšíření tohoto poddruhu zahrnuje téměř celý areál druhu kromě Západních Karpat, kde je velmi vzácný a kde je rozšířen následující poddruh.

10-II. *C. phrygia* subsp. *erdneri* (J. WAGNER) KOUTECKÝ ined.

Basionym:

Centaurea erdneri J. WAGNER Math. Term. Közlem. 30: 154, 1910.

Synonyma:

Jacea erdneri (J. WAGNER) RAUSCHERT Feddes Rep. 83: 656, 1973 (pro hybr.)

Lodyhy krátkými štětinami drsné, bez delších chlupů. Listy celokrajné, někdy s 1–2 většími zuby na bázi nebo nepravidelně hrubě zubaté až peřenolaločné nebo někdy pouze do stran namířenými drobnými zoubky zubaté. Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) (1,2–)1,4–1,9(–2,0) cm vys. a (1,0–)1,3–1,9(–2,0) cm šir. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů s rozšířenou spodní částí vejčitou nebo trojúhelníkovitou, nahoře ± plynule zúžené do nitovité koncové části, ve spodní části černé nebo hnědé, v horní hnědé, od zákrovu výrazně ohnuté, vytvářející poměrně mohutný „obal“ („paruku“). Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů (5,2–)6,7–11,9(–14,1) mm dl. Nažky (2,6–)2,8–3,8(–4,4) mm dl., chmýr 0,3–1,0(–1,6) mm dl. VII–IX. 2n=44.

Roztr. až hojně v Hrubém Jeseníku a v Západních Karpatech kromě jejich v. části (Levočské vrchy a dál na v.), téměř výhradně pod hranicí lesa (louky, pastviny, okraje cest, apod.), do bezlesí nad horní hranicí lesa vstupuje jen výjimečně.

11. *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS Magyar Növényt. Lapok 9: 128. 1885, non GENERIS.⁵⁰

Basionym:

Centaurea plumosa [var.] β *carpatica* PORCIUS Enum. Pl. Phan. Distr. Naszód., Magyar Növényt. Lapok 2, suppl. 2: 34, 1878

Synonyma:

Centaurea phrygia subf. *carpatica* (PORCIUS) GUGLER Ann. Mus. Nat. Hung. 6: 91, 1907 – *Centaurea phrygia* subsp. *carpatica* (PORCIUS) DOSTÁL Bot. J. Linn. Soc. 71: 207. 1976 – *Jacea carpatica* (PORCIUS) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 132, 1972 – *Jacea phrygia* subsp. *carpatica* (PORCIUS) DOSTÁL Folia Mus. Rer. Nat. Bohem. Occid., Bot., 21: 14, 1984

Centaurea rodnensis SIMONK. Enum. Fl. Transs. 620, 1886.

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé, 30–70(–90) cm vys., v horní části krátce chudě větvené, vzácně nevětvené. Přízemní listy v růžici, za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, vejčité až podlouhlé, drobně pilovitě zubaté, zelené. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé, na bázi široce klínovité až zaokrouhlené, vzácně až poloobjímavé, vejčité až podlouhlé, (2,1–)2,4–4,8(–5,8)krát delší než šir., drobně až hrubě pilovitě zubaté, zelené, střední lodyžní listy (6,8–)7,5–14,5(–19,1) cm dl. a (1,6–)2–4,5(–6,3) cm šir. Úbory na koncích větví většinou jednotlivé, asi 5–6 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) kulovité, (1,6–)1,7–2,1(–2,2) cm vys. a (1,5–)1,6–2(–2,3) cm šir. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů ve své horní polovině od zákrovu obloukovitě ohnuté,

⁵⁰ Jméno *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS je mladším homonymem jména *C. carpatica* GENERIS. Fl. Scepus. Elenchus 65, 1798 a je proto neoprávněné. *Centaurea carpatica* GENERIS. patří zřejmě do synonymiky *Cyanus triumfettii* (ALL.) Á. LÖVE et D. LÖVE (= *Centaurea triumfettii* ALL.). Vzhledem k tomu, že Porciusovo jméno je všeobecně akceptováno, že jediné další jméno, které by ho mohlo nahradit (*C. rodnensis* SIMONK.), je téměř neznámé a že Genersichova práce je téměř neznámá a jméno *C. carpatica* GENERIS. nebylo nikdy používáno, bude zřejmě nutné tuto situaci řešit konzervací jména *C. carpatica* (PORCIUS) PORCIUS a zamítnutím jména *C. carpatica* GENERIS.

překrývající se a zcela zakrývající zelené části listenů, vytvářejí okolo zákrovu mohutný „obal“ („paruku“), s rozšířenou spodní částí široce kopinatou až vejčitou, ± náhle zúžené v nitovitou horní část, po straně pravidelně hřebenitě trásnitě s koncovou trásní delší než trásně postranní, ve spodní části černé, v horní části hnědé. Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů (9,1–)10,3–16,9(–18,1) mm dl. (včetně koncové trásně) a (0,7–)0,9–2,2(–2,8) mm šir. (bez postranních trásní) s (12–)13–18 postranními trásněmi na každé straně. Přívěsky vnitřních zákrovních listenů vejčité, celokrajné nebo nepravidelně zoubkaté, hnědé, při bočním pohledu na zákrov zakryté přívěsky středních zákrovních listenů. Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky (3,4–)3,6–4,3 mm dl., chmýr 0,6–2,1(–2,6) mm dl. VIII–IX. $2n=44$.

Vysokobylinné nivy nad horní hranici lesa a v kosodřevině, okolí potoků, vzácně horské louky a pastviny nad hranicí lesa, na vápníkem bohatých podkladech. Na Slovensku na několika lokalitách na vápencích (v jiných částech areálu roste ale i na jiných horninách): Velká Fatra (hlavní hřeben od Krížné po Suchý vrch), Nízke Tatry (Salatín, Krakova hoľa), Západné Tatry (Tomanova dolina, Rozpadlý grúň).

Celkově druh rozšířený na izolovaných lokalitách nad horní hranicí lesa v jednotlivých vysokých horských skupinách Karpat od Rumunska po Slovenko. Tradičně je udáván jako endemit Východních Karpat, resp. endemit Rumunska, to je ale omyl, je doložen i z několika lokalit ve Východních Karpatech na Ukrajině i v Západních Karpatech na Slovensku.

12. *Centaurea elatior* (GAUD.) HAYEK Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 72: 737, 1901.

Basionym:

Centaurea phrygia [var.] *a elatior* GAUD. Fl. Helv., 5: 392, 1829.

Synonyma:

Jacea elatior (GAUD.) SOJÁK Čas. Nár. Mus., Odd. Přír. 140: 132, 1972 – *Jacea phrygia* subsp. *elatior* (GAUD.) DOSTÁL Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid. Plzeň, Bot. 21: 14, 1984.

? *C. phrygia* [var.] *a plumosa* NEILR. Nachtr. Fl. Wien 158, 1851

? *C. phrygia* subsp. *interdescens* GUGLER Mitt. Bayer. Bot. Ges. 1: 408, 1904

Centaurea phrygia auct. (sensu WILLD., Sp. pl. 3: 2283, 1803), non L. – *Centaurea phrygia* subsp. *genuina* ČELAK. Prodr. Fl. Böhmen 2: 250, 1871, nom. inval.

Centaurea pseudophrygia auct., non C. A. MEYER ex RUPRECHT Beitr. Pflanzenk. Russ. Reich. 4: 82, 1845⁵¹ – *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia* auct., non (RUPRECHT) GUGLER Mitt. Bayer. Bot. Ges. 1: 408, 1904 – *Jacea phrygia* subsp. *pseudophrygia* auct., non (RUPRECHT) DOSTÁL Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 2., 740, 1958, nom. inval. – *Jacea pseudophrygia* auct., non (RUPRECHT) HOLUB Preslia 37: 102, 1965

Centaurea pseudophrygia f. *innexa* BECK Fl. Neiderösterr. 1257, 1893

Centaurea phrygia subsp. *cirrata* auct., non (RCHB.) ČELAK. Prodr. Fl. Böhmen 4: 809, 1881 („cirrhata“)⁵²

Vytrvalé byliny. Lodyhy přímé nebo u starších trsnatých exemplářů na bázi krátce vystoupavé, 30–100(–140) cm vys., v horní části větvené. Přízemní listy v růžici,

⁵¹ Obvykle je jako autor jména citován C. A. Meyer, tato citace ale není správná. Autorem práce je F. J. Ruprecht a podle nomenklatorických pravidel musí být jméno připsáno jemu. Navíc je jméno *C. pseudophrygia* problematické i z dalších důvodů – není zatím úplně jasné, jestli bylo v uvedené práci platně publikováno a k jakým rostlinám se vlastně vztahuje, otázku platné publikace a typifikace jména bude nutné vyřešit v budoucnu. Tradičně se uvádí, že je založené na rostlinách z jižního Ruska. Ty jsou zřejmě odlišné od střeoevropských a jde pravděpodobně o dva různé taxony. Toto tradiční pojetí bylo akceptováno v této disertační práci, v budoucnu ale nelze vyloučit změny.

⁵² Čelakovský toto jméno jednoznačně myslel ve smyslu *C. elatior*. Cituje ale autora bazionymu „Rchb. sp.“, což jednoznačně odkazuje na *C. cirrata* RCHB., 1832, taxon dnes uváděný obvykle jako *C. rhaetica* MORITZI.

za květu často odumřelé, dlouze řapíkaté, vejčité až podlouhlé, až 25 cm dl. a 8 cm šir., drobně pilovitě zubaté, zelené. Dolní lodyžní listy řapíkaté, podobné přízemním, střední a horní přisedlé, na bázi zaokrouhlené nebo až poloobjímavé, vejčité až podlouhlé, vzácně až kopinaté, (1,7–)2,1–3,9(–6,3)× delší než šir., drobně pilovitě zubaté nebo téměř celokrajné, zelené, střední lodyžní listy 6,8–14,0 cm dl. a 2,2–4,9 cm šir. Úbory na koncích větví většinou jednotlivé, vzácně ve skupinkách po 2–3, asi 5–6 cm v průměru (včetně paprskujících okrajových květů). Zákrovy (bez odstávajících špiček přívěsků zákrovních listenů) kulovité nebo široce vejcovité, (1,4–)1,5–2,0(–2,2) cm vys. a (1,0–)1,3–2,0(–2,2) cm šir. Přívěsky vnějších a středních zákrovních listenů ve své horní polovině od zákrovu obloukovitě ohnuté, překrývající se a zcela zakrývající zelené části listenů, vytvářejí okolo zákrovu mohutný „obal“ („paruku“), s rozšířenou spodní částí kopinatou nebo úzce kopinatou, ± plynule zúžené v niřovitou horní část, po straně pravidelně hřebenitě trásnitě s koncovou trásní delší než trásně postranní, ve spodní části černé, v horní části hnědé. Nejdelší přívěsky středních zákrovních listenů (8,4–)9,4–14,5(–17,1) mm dl. (včetně koncové trásně) a (0,5–)0,6–1,2 mm šir. (bez postranních trásní) s (11–)14–20(–24) postranními trásněmi na každé straně. Přívěsky vnitřních zákrovních listenů vejčité, celokrajné nebo nepravidelně zoubkaté, hnědé, při bočním pohledu na zákrov zakryté přívěsky středních zákrovních listenů, někdy horními částmi vyčnívající (ale ne celé vyčnívající). Květy růžovofialové, okrajové paprskující. Nažky 3,0–3,9 mm dl., chmýr (0,6–)0,7–1,5(–2,0) mm dl. VII–IX. $2n=22$.

Mezofilní podhorské louky a pastviny, horské louky, meze, okraje cest, lesné lemy, apod. Roztr., místy hojně v Předšumaví a na Šumavě (v nejvyšších polohách ale vzác.), v Krušných horách a navazujících územích (okraj Podkrušnohorské pánve, Děčínský Sněžník), v s. části Českého středohoří až do Lužických hor, v Podkrkonoší a Podorličí, v Železných horách, vzác. na Českomoravské vrchovině, nižších částech z. Čech, kdysi i v Brdech. Na Slovensku neroste.

Druh s hlavním rozšířením v Alpách v Rakousku, Německu, Švýcarsku, Itálii a Slovinsku, k jihovýchodu zasahuje až do Bosny a Hercegoviny a Srbska, k severu přes Česko do jižního Polska a přes Německo do Dánska a jihozápadního Norska.

Od typických populací se odlišují populace z území, kde se *C. elatior* dostává do kontaktu s *C. stenolepis* (v Česku České Středohoří, Podkrkonoší, Železné hory, jihozápadní Morava, v Rakousku údolí Dyje v návaznosti na výskyt na Moravě a východní úpatí Alp). Rostliny z těchto území v různé míře kombinují znaky obou druhů (oproti typické *C. elatior* mají obvykle méně větvené lodyhy, užší listy, užší přívěsky zákrovních listenů a válcovité zákrovy) a jde zřejmě o jejich křížence.

12.3 Seznam kříženců

Uvedeni jsou jen kříženci, kteří byli ve studovaném území spolehlivě doloženi nebo jejichž výskyt lze očekávat. Ke každému kříženci je uveden přehled nomenklatury a stručně popsáno jeho a rozšíření a početnost ve studované části střední Evropy.

Všichni kříženci jsou morfologicky intermediární mezi rodičovskými taxony. V některých případech ale dochází k tvorbě hybridních rojů a introgresi s víceméně plynulým znakovým přechodem od jednoho rodičovského taxonu ke druhému, takže jednotlivé rostliny odebrané z populací mohou být znakově „posunuty“ blíže k jednomu z rodičů. Nejnápadnější jsou kříženci s *C. jacea* jako jedním z rodičů, kteří

se vyznačují poměrně širokými přívěsky, které jsou po okraji trásnité, ale trásně ve spodní části nepravidelně srůstají a vyvábějí různě zubatý nebo „roztrhaný“ lem.

Centaurea carpatica* × *C. jacea

Studován jen v herbářích, ojedinělé doklady z jediné lokality v pohoří Rodna v Rumunsku.

Centaurea elatior* × *C. jacea

Centaurea ×*similata* HAUSSKN. Mitth. Geogr. Ges. Thüring. 3: 229, 1885

Synonyma:

Jacea ×*similata* (HAUSSKN.) RAUSCHERT Feddes Rep. 83: 656, 1973

Velmi vzácně, s jistotou doložený na dvou lokalitách v Krušných horách a jedné na Šumavě.

Centaurea elatior* × *C. phrygia

Synonyma:

Centaurea ×*erdneri* auct., non J. WAGNER Math. Term. Közlem. 30: 154, 1910 – *Jacea* ×*erdneri* auct., non (J. WAGNER) RAUSCHERT Feddes Rep. 83: 656, 1973

Pravděpodobně k této hybridní kombinaci náleží některé rostliny z okolí Olešnice v Orlických horách, tradičně určované jako *C. elatior*. Pro definitivní potvrzení bude však asi nutné použít některé z tzv. molekulárních metod. Výskyt lze očekávat také na severních svazích Krkonoš a Orlických hor v Polsku, kde se setkávají areály obou druhů, výjimečně možná i v Krušných horách.

Centaurea elatior* × *C. stenolepis

Centaurea ×*castriferrei* BORBÁS et WAISB. in SZIKLAY et BOROVSZKY Magyarorsz. Vármegyéi és városai. Vásvármegye 506, 1897

Synonyma:

Centaurea stenolepis f. *cetia* BECK Fl. Neiderösterr. 1258, 1893 – *Centaurea* ×*cetia* (BECK) J. WAGNER in JÁVORKA Magyar. Fl. 1169, 1925.

Pravidelně na styku areálů obou rodičovských druhů, kde se na rozsáhlých územích vyskytují morfologicky víceméně intermediární populace (jednotlivé populace uvnitř poměrně homogenní, ale všechny populace dohromady tvoří téměř plynulý znakový přechod od jednoho rodiče ke druhému). Hojně ve východních Čechách (Železné hory, Podkrkonoší), jednotlivé výskyty i v Českém Středoohoří, na okrajích Českomoravské vrchoviny (zejména okolí Dyje a Moravské Dyje od Znojma přes Rakousko až na Dačicko), dále v Rakousku ve východním předhůří Alp.

Centaurea jacea* × *C. macroptilon

Centaurea ×*preissmannii* HAYEK Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 72: 714, 1901

Synonyma:

Jacea ×*preissmannii* (HAYEK) DOSTÁL Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid. Plzeň, Bot. 21: 13, 1984

? *Centaurea jacea* [var.] β *pectinata* NEILR. Fl. Neiderösterr. 378, 1859

Centaurea decipiens f. *subjacea* BECK Fl. Niederösterr. 1263, 1893 – *C. subjacea* (BECK) HAYEK Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 72: 712, 1901 – *Centaurea jacea* subsp. *subjacea* (BECK) HYL. Uppsala Univ. Årsskr. 1945/7: 322, 1945 [n.v.] – *Jacea vulgaris* subsp. *subjacea* (BECK) DOSTÁL Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 2., 740, 1958, nom. inval. – *Jacea subjacea* (BECK) SOJÁK Čas. Nár. Muz., Odd. Přír. 140: 133, 1972

Centaurea ×*stiriaca* HAYEK Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 72: 711, 1901

? *Centaurea* ×*schlosseri* J. WAGNER Math. Term. Közlem. 30: 139, 1910

Hojně v celém areálu *C. macroptilon*. Vzhledem k nedořešené problematice odlišení *C. macroptilon* a *C. oxylepis* nelze vyloučit výskyt na jižním Slovensku (pokud se ukáže, že některé tamní populace z příbuzenského okruhu *C. macroptilon* patří k *C. macroptilon* s. str.).

K tomuto kříženci patří ve skutečnosti i jméno *C. decipiens* f. *subjacea* BECK a kombinace na něm založené, kterými byly středoevropskými autory označovány rostliny patřící ve skutečnosti k nejrůznějším jiným křížencům v rámci sect. *Jacea* (zejména *C. ×fleischeri* a *C. ×melanocalathia*).

Centaurea jacea* × *C. nigra

Centaurea ×muellneri BECK Fl. Niederösterr. 1261, 1893, „*C. Müllneri*“

Synonyma:

Centaurea ×gerstlaueri ERDNER Mitt. Bayer. Bot. Ges. 1: 425, 1905

Pravidelně na lokalitách s trvalejším výskytem *C. nigra*, může se vyskytovat i samostatně. Vzhledem ke vzácnosti *C. nigra* ve studovaném území celkově vzácně.

Centaurea jacea* × *C. nigrescens

Centaurea ×extranea BECK Fl. Niederösterr. 1263, 1893

Synonyma:

Jacea ×extranea (BECK) HOLUB Preslia 45: 145, 1973

? *Centaurea ×thaiszii* J. WAGNER Math. Term. Közlem. 30: 136, 1910 – *Jacea ×thaiszii* (J. WAGNER) RAUSCHERT Feddes Rep. 83: 656, 1973

Pravidelně na lokalitách s trvalejším výskytem *C. nigrescens*, může se vyskytovat i samostatně. Vzhledem ke vzácnosti *C. nigrescens* ve studovaném území ale celkově vzácně.

Centaurea jacea* × *C. oxylepis

Centaurea ×fleischeri HAYEK Denkschr. Kaiserl. Akad. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 72: 717, 1901

Synonyma:

Centaurea jacea var. *fleischeri* (HAYEK) HAYEK Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 68: 207, 1918 – *Jacea ×fleischeri* (HAYEK) DOSTÁL Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid. Plzeň, Bot. 21: 14, 1984

? *Centaurea ×casureperta* J. WAGNER Math. Term. Közlem. 30: 143, 1910.

Centaurea decipiens auct., non THUILL. Fl. Env. Paris., ed. 2. 444, 1799 – *C. jacea* subsp. *decipiens* auct., non (ČELAK.) THUILL. Prod. Fl. Böhmen 2: 250, 1871 – *Jacea decipiens* (THUILL.) HOLUB Preslia 46: 229, 1974

Hojně v oblasti výskytu *C. oxylepis*. Vytváří složité hybridní roje, do hybridizace se zřejmě zapojují oba poddruhy *C. jacea*. Kříženec je plodný, na některých lokalitách se proto vyskytuje pouze s jedním z rodičů nebo i zcela samostatně.

Centaurea jacea* × *C. phrygia

Centaurea ×melanocalathia BORBÁS ex CZAKÓ Magyarosz. Kárpát.-Egyl. Évk. 15: 146, 1888

Synonyma:

Centaurea phrygia subsp. *melanocalathia* (CZAKÓ) DOSTÁL Bot. J. Linn. Soc. 71: 207, 1976 – *Jacea phrygia* subsp. *melanocalathia* (CZAKÓ) SOJÁK Čas. Nár. Mus., Odd. Přír. 140: 132, 1972 – *Jacea melanocalathia* (CZAKÓ) HOLUB Preslia 45: 145, 1973.

Centaurea ×austriacoides WOL. Spraw. Kom. Fizyogr. Akad. Umjetn. Krakow 27: 24, 1892 [n.v.] – *Jacea ×austriacoides* (WOL.) RAUSCHERT Feddes Rep. 83: 656, 1973

? *Centaurea ×nyaradyana* J. WAGNER Math. Term. Közlem. 30: 149, 1910

? *Centaurea ×pseudopannonica* J. WAGNER Math. Term. Közlem. 30: 151, 1910 – *Jacea ×pseudopannonica* (J. WAGNER) RAUSCHERT Feddes Rep. 83: 656, 1973

Poměrně hojně v oblasti výskytu tetraploidního poddruhu *C. phrygia* subsp. *erdneri*, kromě vyšších horských poloh, kde chybí druhý z rodičů, *C. jacea*. Vytváří hybridní roje se znakovým přechodem od jednoho rodiče ke druhému, patrná je i introgrese *C. jacea* do jinak ± typických populací *C. phrygia* subsp. *erdneri* (projevuje se zejména nepravidelným vyvinutím nebo absencí chmýru). Vzácně se kříženec vyskytuje i v populacích diploidního poddruhu *C. phrygia* subsp. *phrygia*.

Centaurea jacea* × *C. stenolepis

Centaurea × *spuria* A. KERN. Oesterr. Bot. Z. 22: 51, 1872

Synonyma:

Centaurea × *michaelii* BECK Fl. Nierderösterr. 1261, 1893 („*C. Michaeli*“)

Velmi vzácně, jednotlivé rostliny v populacích *C. stenolepis*.

Centaurea jacea* × *C. stoebe

Centaurea × *beckiana* MÜLLNER Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 38: 27, 1888

Synonyma:

× *Jaceacosta beckiana* (MÜLLNER) RAUSCHERT Feddes Rep. 83: 655, 1973

Velmi vzácně.

Centaurea nigrescens* × *C. oxylepis

Velmi vzácně, z Česka a Slovenska doložen v průběhu posledních 150 let pouze z pěti lokalit.

Centaurea oxylepis* × *C. phrygia

Pravidelně na styku areálů obou rodičovských taxonů (z *C. phrygia* jde o tetraploidní subsp. *erdneri*), kde se na rozsáhlých územích vyskytují morfologicky víceméně intermediární populace (jednotlivé populace uvnitř poměrně homogenní, ale všechny populace dohromady tvoří téměř plynulý znakový přechod od jednoho rodiče ke druhému). Hojně na severovýchodní a východní Moravě, jednotlivé výskyty zasahují i do východních Čech a na Českomoravskou vrchovinu, hojně v nižších a středních polohách Západních Karpat na Slovensku, na jih po Slovenské rudohoří a Muráňskou planinu, pravděpodobně i v přilehlých územích Polska.

Centaurea oxylepis* × *C. stoebe

Centaurea × *kupcsokiana* J. WAGNER Math. Term. Közlem. 30: 141, 1910

Velmi vzácně.

Centaurea jacea* × *C. nigrescens* × *C. oxylepis

Zřejmě se může pravidelně objevovat na společných lokalitách všech tří druhů, celková vzácnost souvisí se vzácností *C. nigrescens*, resp. společných výskytů *C. nigrescens* a *C. oxylepis*. Z Česka spolehlivě doložen na třech lokalitách.

Centaurea jacea* × *C. oxylepis* × *C. phrygia

Roztroušeně v celé oblasti výskytu *C. oxylepis* × *C. phrygia*.

Centaurea jacea* × *C. oxylepis* × *C. stoebe

Zatím nedoložený a morfologicky jistě velmi obtížně rozlišitelný kříženec. Jeho vznik je ale pravděpodobný. S *Centaurea stoebe* se vzácně kříží *C. jacea* i *C. oxylepis*, takže lze předpokládat, že se s *C. stoebe* může křížit i jejich fertilní kříženec *C. ×fleischeri*.

12.4 Otevřené problémy

Taxonomická problematika chrp ze sekce *Jacea* je dosti složitá a tak nebylo možné v průběhu zpracovávání disertační práce vyřešit všechny problémy a zodpovědět všechny otázky. A samozřejmě, jak je obvyklé, zodpovězení některých otázek také vyvolalo otázky nové. Cílem poslední kapitoly je proto podat přehled otevřených témat, která považuji za nejdůležitější pro další studium.

♦ **Struktura morfologické variability *Centaurea jacea* a její příčiny**

V rámci *C. jacea* se ve střední Evropě tradičně rozlišují dva poddruhy, subsp. *jacea* a subsp. *angustifolia*. Morfometrická analýza populací z Česka, Slovenska a části Ukrajiny (bývalé Podkarpatské Rusi) ukázala, že skutečně lze vymezit dvě skupiny populací víceméně odpovídající těmto poddruhům. Dále bylo zjištěno, že část populací leží morfologicky mezi těmito extrémy („přechodné typy“) a je zde téměř plynulý gradient variability. Přechodné populace by tak mohly být projevem introgrese mezi oběma poddruhy.

Je také zřetelné, že morfologii rostlin *C. jacea* silně ovlivňují podmínky prostředí, zejména světelné a vlhkostní poměry stanoviště a také případné disturbance (rostliny nekosených stanovišť nebo vyrostlé před pokosením se liší od rostlin vyrostlých po pokosení). Rozsah plasticity (tj. jaká škála morfotypů může vzniknout ze stejného genotypu v různých podmínkách) není ale přesně známý. Znaky, které jsou nejvíce ovlivněny plasticitou, jsou přitom tytéž, na základě kterých se obvykle vymezují dva výše zmíněné poddruhy. Zároveň se oba poddruhy do jisté míry liší ekologicky (teplomilný nížinný vs. chladnomilnější podhorský), přičemž hlavní ekologické rozdíly jsou podmíněny stejnými faktory jako plasticita. Na plasticitu mají navíc vliv i některé jiné faktory.

Za této situace není jasné, jestli jsou tradičně rozlišované dva poddruhy skutečně dva samostatné taxony a „přechodné typy“ pak jejich kříženci (podobně jako u ostatních chrp lze předpokládat diferenciaci díky někdejší geograficky izolaci a pozdější kontakt areálů provázených introgresí a tedy jejich opětovným „splýváním“) nebo jestli jde pouze o projev morfologické plasticity jednoho taxonu s dvěma extrémy variability na opačných koncích ekologického gradientu a „přechodnými typy“ uprostřed. Je dokonce možné, že se obě možnosti kombinují.

Problematiku je nutné dále studovat, a to dvěma doplňujícími se přístupy. Jedním z nich je analýza genetické podobnosti a případně migrační historie jednotlivých populací tzv. molekulárních metod. Zdá se, že z běžně používaných metod by metoda AFLP mohla poskytnout dostatečně variabilní markery genetické podobnosti/nepodobnosti populací a analýza chloroplastové DNA (buď sekvenování vhodně variabilního úseku nebo jeho štěpení restrikcími enzymy, tzv. PCR-RFLP) by pak mohla umožnit rekonstrukci migrační historie populací. Druhým přístupem je pak zjištění skutečného rozsahu morfologické plasticity. Možnou metodikou jsou jednak analýza morfologické variability populací a její závislosti na podmínkách prostředí v nějakém malém území (které tak bude homogenní co se týče klimatického gradientu od nížin do hor) a jednak přesazovací pokusy (přesazování rostlin z určitých podmínek prostředí do jiných a analýza souvisejících morfologických změn a nebo vysazování klonů do různých podmínek a analýza souvisejících morfologických rozdílů).

Výsledky studia, zejména co se rozsahu plasticity týče, by mohly mít význam i v ostatních skupinách chrp (zejména *C. nigra* agg.). Lze totiž předpokládat, že se u nich uplatňují podobné zákonitosti.

♦ **Morfologická a karyologická variabilita *Centaurea phrygia* agg. v jihovýchodní a východní Evropě**

Zatímco morfologická a karyologická variabilita *C. phrygia* agg. ve střední Evropě, potažmo i v severní Evropě, kde se vyskytují pouze taxony rostoucí i v Evropě střední, je již poměrně dobře popsána, v oblasti Balkánu, východní Evropy (zejména Ukrajina a jihozápadní Rusko) a do značné míry i ve Východních a Jižních Karpatech zůstává velké množství nevyřešených problémů. Přitom Jižní Karpaty a Balkán jsou centrem diverzity skupiny, zasahují sem mnohé taxony rozšířené ve střední Evropě a je odtud udáváno několik taxonů endemických. Jejich taxonomické hodnocení různými autory se přitom liší a existují zde rozpory v udávaných chromozómových počtech nebo jsou počty chromozómů zcela neznámé.

V budoucnu by proto bylo dobré provést důkladnou revizi chrp parukářek v jihovýchodní a východní Evropě podobnými metodami, jako byly studovány středoevropské taxony v této disertaci. Bude nutné zabývat se i nomenklaturou a pokusit se o typifikaci všech důležitých jmen. Výsledky budou mít význam i pro hodnocení některých populací rostoucích ve střední Evropě. Zejména jde o následující body:

- Teplomilné taxony z okruhu *C. stenolepis* a *C. indurata*, což by mělo vyjasnit hodnocení středoevropských rostlin, které zcela neodpovídají údajům v literatuře (populace *C. stenolepis* ve vyšších mezofilnějších polohách; slovenské a severomaďarské populace označované jako *C. indurata*, odlišující se ale od tohoto taxonu, tak jak byl původně popsán, přítomností chmýru).
- Analýza rostlin z Ukrajiny a jihozápadního Ruska chápaných tradičně jako *C. pseudophrygia* s. str. a revize případného výskytu *C. elatior* v jižních Karpatech, což by umožnilo definitivně potvrdit nebo vyvrátit hypotézu, že jde o dva morfologicky, geograficky i ekologicky dobře diferencované taxony.

♦ ***Centaurea oxylepis*, *C. macroptilon* a podobné taxony**

Centaurea oxylepis a *C. macroptilon* jsou si morfologicky velmi podobné tetraploidní taxony, které jsou ale diferencovány geograficky. Liší se podle údajů v literatuře pouze různými rozměry (nikoliv tvarem) přívěsků zákrovních listenů a rozměry úborů. Je ale zřetelné, že v literatuře uváděná variabilita pro oba taxony je podceněná, skutečné rozpětí variability těchto znaků je větší a hodnoty pro oba taxony se překrývají. V populacích obou taxonů lze dokonce pravidelně nalézt jednotlivé rostliny morfologicky odpovídající druhému taxonu z této dvojice. Bude proto nutné provést morfometrickou analýzu a pokusit se najít rozdíly na populační úrovni a zhodnotit variabilitu udávaných rozlišovacích znaků. To následně umožní zhodnotit některé netypické populace (zřejmě populace na okrajích variability) a vyjasnit některé rozporné údaje o rozšíření (zejména udávaný výskyt *C. macroptilon* na jižním Slovensku).

Podobné rostliny se vyskytují také v Rumunsku ve Východních i Jižních Karpatech. Není jasné, jestli jde v tomto případě o jeden z uvedených dvou taxonů nebo o nějaký jiný, třetí taxon. Proto by bylo dobré přidat do morfometrických analýz i tyto rostliny. Zároveň bude nutné zabývat se nomenklaturou, zejména v případě, že by šlo o jiný taxon než *C. oxylepis* a *C. macroptilon* – z území Rumunska bylo publikováno množství jmen zcela nejasného významu, z nichž některé se jistě vztahují na tyto rostliny a jejich křížence s ostatními taxony chrp (např. *C. degeniana* J. WAGNER, *C. magocsyana* J. WAGNER, *C. pugioniformis* NYÁRÁDY).

♦ **Revize ostatních druhových skupin**

Kromě *C. phrygia* agg. zůstává v sekci *Jacea* několik dalších problematických druhových skupin. Některé z nich okrajově zasahují i do v této disertaci studované části střední Evropy (výskyty na hranici areálů nebo adventivní výskyty). Vzhledem k omezenému výseku variability ve střední Evropě je ale předpokladem pro zhodnocení středoevropských rostlin důkladná revize dané skupiny v hlavní části jejího areálu. Jedná se zejména o *Centaurea nigra* agg. (hlavní rozšíření v Západní Evropě – od Iberského poloostrova přes Francii, země Beneluxu po Německo), *C. nigrescens* agg. (hlavní rozšíření ve východním a jižním předhůří Alp a v Apeninách v Itálii) a *C. jacea* agg. (více taxonů v jižní polovině Evropy).

♦ **Nomenklatorická revize**

U chrp ze sekce *Jacea*, podobně jako v jiných kritických skupinách rostlin, je taxonomická složitost příčinou značného chaosu v nomenklatuře. Na taxonomickou studii chrp by tak vždy měla navazovat revize nomenklatury studovaných taxonů.

V rámci této disertace byla studována zejména nomenklatura taxonů ze skupiny *C. phrygia* agg. Vzhledem k nutnosti studovat velké množství materiálu uloženého v zahraničních herbářích, někdy obtížněji dostupných, nebylo možné všechny problémy v rámci disertace vyřešit. Za hlavní úkoly do budoucna považují následující:

- Typifikace jména *Centaurea phrygia* L., která může ovlivnit nomenklaturu všech ostatních taxonů skupiny. Toto jméno je dnes všeobecně akceptováno pro taxon rozšířený od Finska a severozápadního a střední Ruska přes Pobaltí do Polska, Česka, Slovenska a Německa a dále do Východních Karpat na Ukrajině a v Rumunsku. Pokud to bude možné, bylo by vhodné provést typifikaci v tomto smyslu.
- Typifikace jména *Centaurea pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT. Výklad tohoto jména není jasný, tradičně se uvádí, že je založeno na rostlinách z jihozápadního Ruska. Pokud se podobné středoevropské rostliny považují za odlišný taxon (což je rovněž ne zcela dořešená otázka, viz výše), označují se tradičně jako *C. elatior* (GAUD.) HAYEK. Zdá se ale, že tento výklad může, ale nemusí být správný. Pokud by se ukázalo, že je nutné jméno *C. pseudophrygia* typifikovat středoevropskými rostlinami, bylo by nutné je nazývat tímto jménem (které je starší než jméno *C. elatior*) a pro východoevropské rostliny najít jméno jiné.

- Problematika jména *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS. Toto jméno je tradičně používáno pro taxon z okruhu *C. phrygia* agg. Existuje ale starší jméno *Centaurea carpatica* GENERS., patřící k některému taxonu řazenému dnes do rodu *Cyanus* (zřejmě *C. triumfettii*). Podle nomenklatorických pravidel je tak Porciusovo jméno neoprávněné a nemělo by být používáno. Vzhledem k tomu, že je ale všeobecně akceptováno a jediné jiné jméno, které by jej mělo nahradit (*C. rodnensis* SIMONK.) je zcela neznámé, bude nutné řešit tento problém konzervací jména *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS a zamítnutím jména *Centaurea carpatica* GENERS. a ještě jednoho jména od stejného autora. Všechna tato jména bude ale nejprve nutné typifikovat, zejména u Genersichových jmen jde o jedinou možnost určit, k jakým taxonům vlastně patří.
- ♦ **Mechanismy hybridizace**
Hybridizace je jedním z hlavních procesů ovlivňujících morfologickou variabilitu chrp ze sekce *Jacea*. Kříženci jsou dosti častí a obvykle se špatně určují, u některých taxonů dochází na rozsáhlých územích k introgresi. Dosavadní výsledky naznačují, že intenzitu hybridizace ovlivňuje zejména ploidní úroveň zúčastněných taxonů. Reprodukční bariéry mezi jednotlivými taxony stejné ploidní úrovně jsou slabé a hybridizace je velmi častá. Podle zkušeností z terénu zřejmě dochází i ke zpětnému křížení a k tvorbě hybridních rojů a introgresi. Naopak taxony různých ploidií se kříží velmi vzácně a pokud ke křížení dochází, zřejmě se významně uplatňují neredukované gamety. V problematice hybridizace však zůstává velké množství témat k dalšímu řešení:
 - Všeobecně se předpokládá dobrá křížitelnost taxonů ze sekce *Jacea* a nasvědčují tomu provedené hybridizační pokusy i zkušenosti z terénu. Výsledky pokusů se ale dosud týkaly pouze vzniku první filiální generace. Jestli se nějaká bariéra v podobě snížení počtu nebo životaschopnosti kříženců objevuje nebo neobjevuje v dalších generacích, není známo.
 - Z výsledků pokusů je jasné i z terénního studia je jasné, že při hybridizaci mezi ploidními úrovněmi se uplatňují neredukované gamety diploidů. Jejich frekvence v přírodních populacích a zejména její variabilita mezi jedinci i populacemi ale není známá. Tato variabilita může přitom být pro vznik kříženců klíčová – pokud bude některý jedinec produkovat neredukovaných gamet více než je obvykle, bude ke tvorbě kříženců pravděpodobně náchylnější.
 - Na rozdíl od diploidů nebyla účast neredukovaných gamet v rozmnožování studovaných taxonů chrp zatím spolehlivě prokázána. Je to tím, že tetraploidi neredukované gamety netvoří (nebo jich tvoří výrazně méně než diploidi) a nebo je tvoří, ale za jejich účasti nevzniká žádné životaschopné potomstvo?
 - V hybridizačních pokusech byl při křížení diploidů a tetraploidů prokázán i vznik triploidů, kteří ale nikdy nebyli nalezeni v přírodních populacích. Tento výsledek je ale založen na malém počtu studovaných jedinců a populací. Je pravdivý i ve větším vzorku? Pokud ano, je to tím, že triploidi vůbec nevznikají nebo že sice vznikají, ale jsou málo životaschopní a neuchytí se?

- Jakou roli mají ve smíšených přírodních populacích možné izolační mechanismy jako kompetice pylu (ve prospěch pylu „správné“ ploidie) nebo preference opylovačů?
 - Původ polyploidie byl zatím studován jen u rostlin ze skupiny *C. jacea* agg. nebo *C. nigra* agg. (údaje autorů studie bohužel neumožňují jednoznačnou identifikace použitého taxonu) a byla prokázána autopolyploidie. Některé jiné tetraploidní taxony, např. *C. oxylepis* a *C. macroptilon*, vykazují ale intermediární morfologické znaky mezi *C. jacea* agg. a *C. phrygia* agg. a jedno z možných vysvětlení je, že jsou allopolyploidního původu. Allopolyploidi by mohli vznikat buď křížením dvou diploidních taxonů a nebo křížením diploidního a tetraploidního taxonu za účasti neredukovaných gamet diploidů, přesně tak, jak vznikají tetraploidní kříženci ve studovaných smíšených populacích. Možnost, že je tato hypotéza může být pravdivá, naznačuje i morfologická variabilita studovaných kříženců – některé z rostlin vzniklých experimentálním křížením *C. elatior* (patřící do *C. phrygia* agg.) a *C. jacea* skutečně velmi připomínají *C. oxylepis*.
- ♦ **Fylogeneze a fylogeografie celé skupiny**
- Syntézou všech dílčích výsledků by v delším časovém horizontu měla být představa o fylogenezi celé sekce, zatím zcela neznámá.
- Zejména na úrovni jednotlivých druhových skupin by pak bylo zajímavé vysledovat jejich přesné rozšíření, zjistit jejich refugia v glaciálu a směry šíření v postglaciálu a případně oblasti diferenciace jednotlivých taxonů. Z tohoto hlediska se jako nejnadějnější model jeví skupina chrp parukářek, *C. phrygia* agg., která zahrnuje taxony s velmi odlišnými areály i ekologickými nároky.

13. Summary

13.1 Introduction

The genus *Centaurea* L. comprises between 400 and 700 species, depending on taxonomic concepts. They are distributed mainly in Eurasia, with 211 species and many infraspecific taxa reported from Europe in Flora Europaea. Because of extreme morphological variation, both delimitation of the genus and its infrageneric classification have remained largely unresolved. Recent molecular studies have provided first insights into phylogenetic relationships, revealing major patterns in the genus *Centaurea* s. l. and related genera from the subtribe *Centaureinae*. The traditional delimitation of the genus *Centaurea* s. l. is unnatural, since it includes several unrelated groups and excludes several others (described as separate genera) and *Centaurea* s. l. is therefore polyphyletic. The required narrower delimitation of *Centaurea* (the genus to be monophyletic) is proposed by GREUTER et al. (2001). This delimitation of *Centaurea* s. str. is also accepted in this Ph.D. thesis.

The section *Jacea*, which is this Ph.D. thesis focused on, is recognized as a phylogenetically primitive group within the genus *Centaurea* s. str., based on the recent phylogenetic studies. All species of the section are perennial herbs of a mesophilous character. Typical morphological features of the section are undivided leaves (sometimes lower leaves lobate to pinnatifid, but with fewer and relatively wider lobes in comparison to other groups of *Centaurea*), middle-sized capitula (involucre ca. 1–2 cm in diameter), involucre bracts bearing a scariosus appendage usually not decurrent on a bract and never spiny, purple florets, outer florets usually strongly radiating, and pappus of achenes short or absent. The section *Jacea* is characterized by the base chromosome number $x=11$, and includes diploid ($2n=22$) and tetraploid ($2n=44$) taxa. The majority of species of the section inhabit mountains of the Mediterranean and SW Asia, some species reaching Central Europe and rarely as far as Scandinavia, Finland and north-western Russia.

The section *Jacea* is well-known as a taxonomically difficult group. The main reasons are: (i) large morphological variation of the taxa together with morphological similarity of many taxa (i.e. lack of clear determination characters), (ii) polyploidy, (iii) hybridization and introgression. The taxonomic complexity of the section results in unclear and instable nomenclature, which needs a thorough revision. Geographic distribution of some taxa is poorly known and distribution data of almost all taxa are distorted by numerous misidentifications or misuse of certain name for different taxon.

The main aim of this Ph.D. thesis is taxonomic revision of *Centaurea* sect. *Jacea* in Central Europe, with the main focus on the taxa occurring in the Czech Republic and Slovakia. Morphological and karyological variation and geographical distribution of individual taxa were studied, as required for the treatment of *Centaurea* sect. *Jacea* in Flora of the Czech Republic and Determination key of ferns and seed plants of Slovakia. Nomenclature of particular taxa was studied, too. In addition, hybridization was studied more in detail: (i) introgressive hybridization in *C. phrygia* agg. and (ii) hybridization between ploidy levels (namely between *C. jacea* and *C. elatior*).

13.2 Sources of taxonomic and determination problems

13.2.1 Morphological variation and plasticity

The *Centaurea* sect. *Jacea* is morphologically quite homogenous. All taxa are of the same growth form (perennial herbs of a mesophilous character, the stem erect, ca 0,5–1 m high, branched in upper part) and they have similar leaves (undivided or only little divided leaves, the margin usually denticulate), indumentum (stems and leaves usually scabrous, green, rarely grey-tomentose), capitula and flowers (an involucre ca 1–2 cm in diameter, the capitulum including marginal florets ca 4–6 cm in diameter in full flowering, the corolla purple, the outer florets of the capitulum usually radiating). These determination structures are therefore of little or no use as determination characters within the section.

The most important determination characters reported within the section *Jacea* include size, shape, and colour of appendages of involucre bracts and presence or absence of pappus of achenes and shape of leaves (esp. length/width ratio). The section can be divided into several distinct species groups/complexes, namely *C. jacea* agg., *C. nigrescens* agg., *C. nigra* agg., and *C. phrygia* agg., which are easy to recognize. There are only few taxa that are intermediate between these groups. However, within the groups usually minute (i.e. hard to measure) quantitative features only discriminate between individual taxa (e.g. length and width of appendages, number of lateral fimbriae of appendages, length/width ratio of leaves, length/width of the involucre, length of pappus, if present). Other characters (e.g. indumentum, length of branched part of stem and of branches, absence of radiating marginal florets, etc.) are only used to differentiate a few taxa. The quantitative characters are usually highly variable both within taxa and individual population and variation ranges of individual taxa overlap. Plant variation is also enhanced by hybridization and introgression. Therefore, usually more characters should be used together and also more plants from one population should be studied for correct determination. However, none of these problems is usually considered in determination keys in literature, which only report small variation of diagnostic characters, resulting in numerous misidentifications.

Some determination characters concerning vegetative parts (e.g. number and length of branches, length/width ratio of leaves, length of the stem internodes, indumentum), which are used in some species groups (esp. *C. jacea* agg. and *C. nigra* agg.), display certain level of morphological plasticity. It seems that these characters are highly influenced by light conditions (sunny vs. shady places) and moisture and structure of the soil. Mowing has high impact on morphology of *Centaurea* sect. *Jacea* plants, too: plants grown on not mown sites or before mowing differ substantially from those re-grown after mowing. It seems that there are several ill-defined 'taxa' based on these plastic characters, as the plasticity is usually not taken into account by majority of floras and determination keys.

13.2.2 Polyploidy

Three ploidy levels are known within *Centaurea* sect. *Jacea*. In natural populations diploid ($2n=22$) and tetraploid ($2n=44$) plants have been found so far. Both of them are present within each species group. Intermediate ploidy level, i.e. triploid ($2n=33$), was never reported in natural populations, but triploids rarely emerge in experimental crosses between diploids and tetraploids.

Hybridization experiments have shown that the ploidy levels are reproductively well isolated. It means that it may be reasonable to distinguish taxa separated by chromosome numbers, even if there is little morphological differentiation (especially if there is also geographical or ecological differentiation of the cytotypes). Such taxa are, however, hard to determine.

The origin of the tetraploids is only little known. Recent studies suggest that *C. jacea* is autotetraploid and might be formed repeatedly. There is no information on other taxa of the section, but both auto- and allopolyploidy can be expected.

13.2.3 Hybridization

Extensive hybridization occurs in the section *Jacea*. Numerous hybrids are described. In addition, some taxa originally described as non-hybrid proved to be hybrids, too. The hybrids are usually morphologically intermediate between the parental taxa.

The extent of hybridization between particular taxa depends largely on their ploidy levels. Taxa of the same ploidy level can cross easily and their hybrids are often fertile and capable of backcrossing (so formation of extensive hybrid swarms and introgression are possible). In opposite, taxa differing in ploidy levels only hybridize rarely and their hybrids are almost sterile.

Determination of the hybrids is difficult. Particular hybrids (especially if they have one common parent) are very similar to each other and can be indistinguishable based on morphological characters only. They can even resemble other unrelated taxa (e.g. a hybrid between *C. jacea* and *C. elatior* can resemble *C. oxylepis*). For successful identification of the hybrids it is often necessary to know which taxa occurred at the locality and its surroundings and might be parent of the hybrid. It is also necessary to study more plants from the locality.

13.3 Methods

13.3.1 Morphometric analyses

Morphometric analyses were applied to (i) *C. jacea* agg. and (ii) *C. phrygia* agg. At selected localities population samples were collected. The populations for analysis were selected to represent the whole range of morphological variation and all main areas of occurrence of respective group. Only morphologically homogenous populations not obviously affected by hybridization were included. In *C. jacea* agg., where strong impact of environmental condition on morphology of the plants was expected, only populations from similar conditions were selected (sunny, moderately wet, not mown sites). In total, 30 populations of *C. jacea* agg. and 79 populations of *C. phrygia* agg. were studied. From each population, 25–30 mature plants were sampled randomly, except for two populations of *C. phrygia* agg. where 13 and 17 plants could only be collected, respectively. *Centaurea* plants sometimes grow in lax clusters, each cluster corresponding to one genet. Therefore, only one stem from a cluster was collected.

In total, 30 morphological characters (+ 9 ratios) and 22 characters (+ 5 ratios) were measured/scored on collected plants of *C. jacea* agg. and *C. phrygia* agg., respectively (tables 5.3 and 7.1; see the end of Summary for English table and figure captions). Quantitative or binary characters were only included. The character set was chosen to include all characters used in determination keys and floras

to distinguish the reported taxa. Several other characters not previously used in literature were added based on field observations. Morphological characters concerning branching of the stem, shape of leaves, and a few characters on the involucre were measured immediately on fresh plants. Plants were then dried and used to measure other morphological characters.

Basic statistical measures (mean, median, maximum and minimum values, quartiles, 5 and 95 percentiles, and the standard deviation) were computed for each taxon (according to tentative determination based on available literature) and each population. The normality of distribution was tested for each character; values of some characters were log-transformed to improve their distribution, where necessary. Average values for each population were calculated because in some analyses the populations were used as operational taxonomic units (OTUs). For achene characters (in *C. phrygia* agg.) that were not available for all individuals, an average value for population was computed only if there were data for at least five individuals from the particular population. Prior to cluster analysis and principal component analysis, the data were standardized to have zero mean and unit standard deviation.

Intra-population variation was studied because populations were used as OTUs in some analyses. Principal component analysis (PCA) for each population was computed to detect outliers (atypical individuals that could distort mean values). In some populations outliers were found. Such individuals were excluded from computations of the population averages, but were retained in analyses using individuals as OTUs.

Correlation coefficients were calculated on the data matrices of each taxon and on the pooled data matrix of all taxa to study the relationships between the variables. Subsequently, some selection of correlated characters expressing similar morphological features was done and a few of correlated characters were excluded from further analysis to increase character independence.

Cluster analysis (various clustering algorithms using Euclidean distance as a dissimilarity measure) was employed to provide an overall view of the structure present among the populations that were used as OTUs. PCA based on a correlation matrix using both populations and individuals as OTUs was also run to obtain further complementary information on the structure of the studied group. Canonical discriminant analysis and classificatory discriminant analysis using both populations and individual as OTUs were then used to test the groups ('taxa') defined on the basis of the cluster analysis and the PCA. The discriminant power was determined using crossvalidation. Since several characters deviated from normal distribution, Monte Carlo permutation tests were used in discriminant analyses instead of parametric significance tests.

13.3.2 Chromosome counting

Chromosome numbers were counted in root apices of seedlings that were germinated from the achenes collected *in situ*. At least three samples (achenes originating from different individuals) were analyzed for each population of *C. phrygia* agg. (the same populations as for morphometric analyses) and selected populations of *C. jacea* agg. A rapid squash method was used. The roots were pre-treated with a saturated water solution of p-dichlorobenzene for 3 hours at room temperature, fixed in 3:1 ethanol

and acetic acid mixture for 24 hours at 4°C, and stored in 70% ethanol. Maceration lasted ca. 60–90 s in the ethanol and hydrochloric acid mixture (1:1), and finally, lacto-propionic orcein was used for staining. At least two mitoses per plant were studied. Voucher specimens are stored in the CBFS herbarium.

13.3.3 Flow cytometry

Flow cytometry was used to detect DNA ploidy level of offspring of hybridization experiments and of selected plants from populations studied by morphometric and karyological analyses. DNA ploidy levels were estimated using a Partec PA II flow cytometer. A karyologically confirmed diploid plant was used as an internal standard. Approximately 0.5 cm² of a fresh leaf of a studied plant and of the standard was chopped with a new razor blade in 0.5 ml ice-cold Otto I buffer (0.1M citric acid, 0.5% Tween 20). The suspension was filtered through a 42 µm nylon mesh. After at least 5 min (at room temperature with occasional shaking) 1 ml of a staining solution containing Otto II buffer (0.4 M Na₂HPO₄), 2-mercaptoethanol (2 µg/ml), and fluorochrome DAPI (4 µg/ml) was added. The samples were measured after 1–2 min of staining. The cytometer was adjusted so that the fluorescence of G₀/G₁ nuclei of the diploid standard was localized on channel 200. Fluorescence of 3000 nuclei was recorded and the coefficient of variance (CV) of an analyzed plant varied from 1.6 to 7.0 (measurements with CV values higher than 3.5 were repeated, if possible).

13.3.4 Hybridization experiments

Two experiments were carried out: (i) hybridization of *C. elatior* and *C. stenolepis* in order to confirm that these two taxa can cross and (ii) hybridization of *C. elatior* (diploid) and *C. jacea* (tetraploid) to study hybridization between the ploidy levels. Design of both experiments was similar. Plants of the studied taxa were transferred to an experimental garden in České Budějovice. DNA ploidy level of all plants was checked by flow cytometry. Capitula of the experimental plants were enclosed into nylon bags before flowering. Knapweeds are highly self-sterile, so it was not necessary to emasculate the capitula. After dehiscent anthers appeared, two capitula were brushed against each other several times during 3 or 4 successive days. This simple method enables to achieve sufficiently high level of successful pollination (ca 50% in comparison to spontaneous pollination by insects). Seeds from pollinated capitula were collected and counted after about 4 weeks after withering of last flowers. Seeds were stored at room temperature in a dry dark place for germination and flow cytometry analysis of DNA ploidy level. Three types of crosses were done within each experiment: (i) autogamy (control), (ii) crossing within the same taxon (different individual), and (iii) crossing between the taxa. Differences in seed-set between the individual types of crosses were tested by nonparametric Kruskal-Wallis test.

The studied species differ in capitulum size, which influence number of florets per a capitulum and therefore number of seed that can potentially be produced per a capitulum. For that reason standardization of the number of seeds was necessary. Average number of seeds per a capitulum in spontaneous pollination by insects was estimated for all taxa. The values from hybridization experiments were divided by these average values (respective of the mother species) and

resulting values (portion of seeds in comparison to the average spontaneous pollination) were used in computations.

13.3.5 Isozyme analysis

Isozyme analysis was employed to check supposed hybrid origin of several population of *C. phrygia* agg. Five populations of *C. elatior*, three populations of *C. stenolepis*, and three populations thought to be their hybrids were studied, 9 or 10 individuals per population. Approximately 70–80 mg of fresh leaf tissue was ground with small amount of Dowex-Cl (1-X8) and homogenized on ice in 0.8 ml Tris–HCl extraction buffer “viola”: 0.1M Tris–HCl pH 8.0, 70mM 2-mercaptoethanol, 26mM sodium metabisulfite, 11mM ascorbic acid, 4% (w/v) polyvinylpyrrolidone. The extracts were centrifuged for 10 min at 15,000 rpm and clear supernatants were stored at –75 °C. Isozymes were separated on native-PAGE. 30 µl of each sample was used for electrophoresis. The enzymes were resolved on the vertical polyacrylamide gels consisting of 8.16% separating gel and 4% stacking gel. The separating gel was made using a buffer of 1.82M Tris–HCl pH 8.9, and the stacking gel using a buffer of 0.069M Tris–HCl pH 6.9; the electrode buffer consisted of 0.02M Tris–0.24M glycine pH 8.3. Electrophoresis lasted 1 hour at constant current of 80mA a then about 4.5 hours at 100 mA.

Six enzyme systems were studied: 6-phosphogluconate dehydrogenase (6-PGDH, EC 1.1.1.44), alcohol dehydrogenase (ADH, EC 1.1.1.1), aspartate aminotransferase (AAT, EC 2.6.1.1), diaphorase (DIA, EC 1.8.1.4), phosphogluconatmutase (PGM, EC 2.7.5.1), leucinaminopeptidase (LAP, EC 3.4.11.1). These systems had within *Centaurea* sect. *Jacea* at least one polymorphic locus allowing allelic interpretation of isozyme patterns. Basic population genetic parameters were computed for all populations and taxa (number of polymorphic loci, number of alleles, Shanon’s information index). Differences among the taxa and populations were studied by analysis of molecular variance and principal coordinate analysis based on matrix of Nei’s genetic distances among populations.

13.3.6 Distribution of taxa

The distribution of individual taxa was estimated for the Czech Republic and Slovakia based on the revision of ca. 3600 herbarium sheets from major Czech and Slovak public herbaria (BRA, BRNM, BRNU, CB, GM, HOMP, HR, CHOM, LIM, LIT, MJ, MP, OL, OLM, OSM, PL, PR, PRC, ROZ, SAV, SLO, SOB, SOKO, ZMT) and several private herbaria as well. Some material from the herbaria BP and W was also studied. Data from literature were used only exceptionally because of a high number of probable misidentifications.

13.4 *Centaurea jacea* agg.

13.4.1 Aims of study

Centaurea jacea agg. is recognized by rounded, entire appendages of involucre bracts (fig. 5.1). Traditionally, two taxa are reported from Central Europe: *C. jacea* subsp. *jacea* (= *C. jacea* s. str.) and *C. jacea* subsp. *angustifolia* (= *C. pannonica*). They are delimited by set of morphological (esp. branching of stem, width of leaves, indumentum shape of involucre), phenological and ecological characters. However, the delimitation of these two taxa is not clear. Populations of intermediate character

occur. Morphological plasticity seems to be important but often overlooked source of variation, too. In addition, sometimes three more taxa are reported from Central Europe: *C. weldeniana*, *C. bracteata* and *Jacea tomentosa* (this taxon is only included in a flora where the genus *Centaurea* is split into numerous smaller genera and the corresponding name under *Centaurea* therefore does not exist).

The principal aim of the study was to revise morphological variation in the studied part of Central Europe (including Czechia, Slovakia, part of western Ukraine, northern Hungary and northern Austria). Three particular questions were addressed: (i) Which taxa can be distinguished in the studied material by morphometric analysis? (ii) Can the discrimination characters reported in literature be used to distinguish them? (iii) Do values of individual characters reported in literature agree with data on studied populations? Only tetraploid chromosome counts were reported for Central European *C. jacea* agg., which was confirmed also by pilot study of several populations studied within this Ph.D. thesis. Karyological analysis of all populations was therefore not carried out.

13.4.2 Morphometric analysis

Cluster analysis and PCA revealed that there are two groups of populations in the data, which roughly correspond to the traditionally distinguished taxa *C. jacea* subsp. *jacea* and *C. jacea* subsp. *angustifolia*. However, about one quarter of the populations could not be assigned to any group with confidence (fig. 5.2–5.4). These populations are of more or less intermediate character.

Morphological plasticity seems to influence the variation of *C. jacea* agg. Although the population samples were only collected at localities with some “standard” conditions to avoid the influence of the plasticity on the morphometric data-set, the effect of the plasticity had to be tested. At each locality several environmental conditions suppose to be significant were recorded (altitude, shading, moisture, type of soil and bedrock). Correlation of morphological characters and the environmental conditions was studied by redundancy analysis (RDA). The effect of altitude was the only statistically significant. The analysis confirmed that the effect of the other variables is not significant and the data from different localities are comparable. The significant effect of altitude can not be simply interpreted as plasticity with respect to altitude (or, more accurately, some other conditions correlated with altitude, like mean temperature, length of growing season, etc.). It can also reflect ecological distinction between the two taxa: the subsp. *angustifolia* is traditionally considered thermophilous, restricted to lowlands, whereas the subsp. *jacea* is considered mesophilous, occurring in higher altitudes.

The results of the previously described analyses have shown that it can be reasonable to distinguish two taxa within *C. jacea* agg. in the studied part of Central Europe, which correspond to *C. jacea* subsp. *jacea* and *C. jacea* subsp. *angustifolia*. Differences between them were examined by discriminant analyses, in which the intermediate populations, which can not be classified to one of the groups, were omitted. At the level of populations both groups (taxa) are well separated. However, analyses on population level can not reflect the high variation within populations. Therefore, similar analyses using individuals as OTUs were computed. Although 93 percent of individuals were correctly classified by classificatory discriminant analysis, there was significant overlap among groups in canonical discriminant

analysis (fig. 5.5). The most important discrimination characters were the length/width ratio of leaves, the length of branched part of the stem, the length of the longest branch, the angle in which it stand away the main stem, number of leaves on the longest branch, size (esp. width) of capitula and appendages of the middle involucre bracts and presence/absence of greys indumentum on upper part of the stem. The values of the most important characters are summarized in table 5.7 and in figure 5.6.

Comparison of the results of the morphometric analysis with literature has shown that majority of characters used traditionally to distinguish the subspecies of *C. jacea* really do discriminate between them. The exceptions are following three frequently used characters: the thickening of branches bellow capitula, colour of appendages and the length of stem internodes compared to leaves. They are rather invariable within *C. jacea* or their values and variation are similar in both subspecies. Values of individual characters given in literature are generally correct, but their variation (e.g. given variation ranges) is usually markedly underestimated.

The intermediate populations, which can not be assigned to any of the two subspecies, can be hybrids between them. However, this concept should be proved by a further study. With respect to known correlation between morphology and altitude (i.e. climate) other possibility should be considered. It can not be ruled out under present state of knowledge that the two “subspecies” only represent extremes of variation of one taxon on long climatic gradient (i.e. morphological differentiation of populations is a result of morphological plasticity of one taxon). Further study of genetic relationships between individual populations is needed to resolve this problem.

13.4.3 Other taxa of *Centaurea jacea* agg.

Two taxa were only identified in the studied part of Central Europe, although up to three more are reported in literature from this area: *C. weldeniana*, *C. bracteata* and *Jacea tomentosa*.

Centaurea weldeniana is an East-Central Mediterranean taxon occurring from Greece to Italy. However, it was recorded from the very south of Slovakia. It likely never occurred there and the records are based on wrong determination of atypical *C. jacea* populations. Surprisingly, one population of *C. weldeniana* of most probably adventive origin was found near Vienna by village of Gießhübl (fig. 5.7). The locality is known since the end of 19th century (first published in 1886 under the name *C. bracteata*) and it is possible that the species survives all the time there.

Centaurea bracteata was once published as alien from Czechia. However, voucher herbarium specimens were not found and this record is therefore doubtful.

Another taxon from *C. jacea* agg. was described from southern Slovakia (Pannonian lowland) under an invalid name *Jacea tomentosa*. According to the description this taxon is restricted to salty sites. It is reported to be similar to *C. jacea* subsp. *angustifolia*, from which it should differ by longer branches, smaller capitula and dense whitish lanate leaves and stems. Although three populations from salty sites of southern Slovakia were included in the morphometric analysis, no of them corresponded to the description of *Jacea tomentosa*. They even did not form any separate cluster or group in cluster analyses or PCA as would be expected for a separate taxon. Specimens corresponding to *Jacea tomentosa* from South-

Slovakian salty sites were not found even in herbaria. In opposite, densely white-lanate individuals can occasionally be found in some otherwise normal populations of *C. jacea* from not salty sites (both subspecies, but subsp. *angustifolia* more frequently). It can therefore be concluded that taxon *Jacea tomentosa* does probably not exist at all.

13.5 *Centaurea subjacea*

Centaurea subjacea is included at the specific or subspecific rank in the majority of Central European floras and determination keys since the beginning of 20th century. It is usually described as a plant similar to *C. jacea*, from which it should differ by fimbriate appendages of involucre bracts (fig. 6.1). Its occurrence is reported from Germany, Czechia, Slovakia, Poland, Hungary, Austria, and Italy.

Surprisingly, no such taxon was found during the revision of *Centaurea* sect. *Jacea* in Czechia and Slovakia. There are many specimens in Czech and Slovak herbaria determined as *C. subjacea* by their collectors, but all of them either belong to other taxa or more often they are hybrids between *C. jacea* and other taxa of the section. *Centaurea subjacea* was described from Austria. Herbarium material from Austria was therefore consulted. However, even there any taxon corresponding to *C. subjacea* does not occur and all studied material belonged to other well-defined taxa or to their hybrids with *C. jacea*. In conclusion, it seemed that *C. subjacea* does not exist as an autonomous taxon. The original description and type material were therefore checked to find out what plants this name applies to.

The taxon was described under the name *Centaurea decipiens* f. *subjacea* by G. Beck in his “Flora von Niederösterreich” published in 1893. This flora is ordered as a dichotomic determination key, in which short descriptions, synonymy and distribution of individual taxa are included. Comparison of all information in Beck’s Flora (particular points of the key leading to *C. subjacea* and the description of *C. subjacea* itself) and the descriptions of the taxon in modern floras has shown that there is distinct discrepancy between the original and the later descriptions. Crucial information on the shape of appendages of involucre bracts was probably overlooked by later authors – while according to the modern floras the appendages of the outer and the middle involucre bracts are regularly fimbriate, after Beck only the appendages of the outermost involucre bracts of *C. subjacea* are fimbriate and “a degree” of fimbriation decreases in following rows of involucre bracts, appendages of the middle bracts being rounded and only near the tip slightly fimbriate. The shape referred by Beck fits on hybrids between *C. jacea* and other taxa of the section very well.

The search in herbaria PRC and W yielded three herbarium sheets that are syntypes of the name *Centaurea decipiens* f. *subjacea*. All were collected by L. Keller by the town of Semmering on 25th July 1886. They are deposited in herbarium W under numbers 10665, 22502, and 1994-04712. The first of them (fig. 6.2) I propose as a lectotype of the name. All plants on the cited sheets are hybrids for sure. One parental taxon is from *C. jacea* agg. (*C. jacea* subsp. *jacea* the most probably), the other is some of other taxa of the section, *C. macroptilon* the most probably.

In conclusion, *Centaurea subjacea* does not exist as an autonomous non-hybrid taxon and should be excluded from Central European flora.

13.6 *Centaurea phrygia* agg.

13.6.1 Aims of study

Centaurea phrygia agg. is morphologically characterized mainly by the shape of appendages of involucre bracts. They are ovate to linear with a pectinate-fimbriate margin, and attenuated into a filiform, laterally fimbriate acumen; terminal fimbriae are longer than lateral and the appendages are recurved from the involucre in the upper part forming a “sheath” around the involucre (fig. 7.1). The pappus is always present and is usually about 1 mm long. The stem is usually branched and thus bears several to many capitula, which is the most obvious difference from the *C. uniflora* group, which has similar appendages but it regularly has a single capitulum on an unbranched stem.

From Central Europe up to six taxa have been reported within *Centaurea phrygia* agg.: *C. phrygia* s. str., *C. elatior* (= *C. pseudophrygia*), *C. melanocalathia*, *C. nigriceps*, *C. stenolepis*, and *C. indurata*; some authors consider some or all of these taxa subspecies of *C. phrygia*. Diploids and tetraploids are known within *C. phrygia* agg., although *C. phrygia* s. str. is the only taxon for which both ploidy levels are reported; for *C. nigriceps* no chromosome count is available. The main diagnostic features in *C. phrygia* agg. include size and shape of the involucre and details of the shape of appendages of middle and inner involucre bracts. Due to the lack of clear differences in the qualitative characters, few quantitative ones (length of the appendage, number of lateral fimbriae, etc.) are often used. Plant identification is often obscured by high intra-population variation, occurrence of intermediate morphotypes, and hybridization. None of these problems are usually considered in determination keys, which report only small variation of the main diagnostic characters, resulting in a rather high number of misidentifications and contradictory distribution data.

Beside *C. phrygia* agg. one more taxon was considered within the study: *Centaurea oxylepis*. It is often included in *C. jacea* agg., but it is apparently close to *C. phrygia* agg. Morphologically it differs from taxa of *C. phrygia* agg. by having narrower leaves and in the shape of appendages of involucre bracts, which are triangular and not attenuated into a filiform acumen. However, it also shares some morphological features with *C. phrygia* agg., particularly the regular fimbriation of appendages of involucre bracts and the overall shape of the appendages, which are recurved.

The aim of present study was to evaluate variation of *C. phrygia* agg. in Central Europe from morphological and karyological points of view. Two main questions were addressed: (1) What is the karyological variation both within the taxa and populations? (2) What are the morphological differences between the Central European taxa and what is the variation within the taxa? In addition, (3) distribution of individual taxa was estimated on a basis of revision of herbarium material and (4) nomenclature was studied where necessary.

13.6.2 Karyological variation

Both diploid ($2n=22$) and tetraploid ($2n=44$) levels were identified among the studied populations of *C. phrygia* agg., but no populations with the co-occurrence of these two ploidy levels were found (table 7.2). The ploidy level generally agreed with the tentative determination of plants based on their morphology. Both ploidy levels

were found among populations determined as *C. phrygia* s. str., which accords with published data. *Centaurea stenolepis* was found to be exclusively diploid, *C. oxylepis* tetraploid. The single studied population of *C. indurata* was diploid. A huge majority of plants assigned tentatively to *C. elatior* were diploid, but a few tetraploid populations were also found. However, these tetraploid populations were identified by morphometric analysis as different taxon not known from Central Europe yet, *C. carpatica*. No populations corresponding to *C. melanocalathia* or *C. nigriceps* were found; tetraploid chromosome count is reported in literature for the former, for the latter any data is missing.

Centaurea phrygia s. str. is the only of the studied taxa that has two cytotypes. However, the cytotypes seem to be geographically separated. There are also small morphological differences among them. It is therefore reasonable to treat them as separate taxa (subspecies; see morphometric analysis for details).

In three populations single individuals with triploid chromosome numbers were found, but otherwise these populations were diploid: two populations of *C. elatior* and one population of diploid *C. phrygia*. The triploids possibly originated from hybridization of diploid and tetraploid plants, which occurs in the surroundings. The tetraploid parent of the putative hybrid might be *C. jacea* (the two populations of *C. elatior*) and tetraploid *C. phrygia* (the population of diploid *C. phrygia*), respectively. However, in all cases another possibility of formation of the triploids in diploid populations cannot be ruled out: unreduced gametes. They occur at low frequency in *Centaurea* sect. *Jacea* and they can seldom produce offspring.

13.6.3 Morphometric analysis

Cluster analysis of 79 populations of *C. phrygia* agg. revealed 8 main clusters more or less independent on clustering algorithm used (fig. 7.5). They generally agreed with tentative determination of the plants and ploidy levels of the populations. Two exclusively diploid clusters belonged to *C. stenolepis*, one including typical semi-xerophilous populations, the other consisting of populations from more mesophilous meadows in the Carpathians. Within the latter the single studied population of *C. indurata* was clustered. Two clusters included the populations tentatively determined as *C. oxylepis*. One of them was exclusively tetraploid and consisted of typical populations. The other contained tetraploid populations of atypical *C. oxylepis* with some features of *C. phrygia* s. str., and three 'misplaced' populations tentatively determined as *C. phrygia* s. str. (two diploid and one tetraploid). One large cluster corresponded to *C. phrygia* s. str. and contained both diploids and tetraploids intermingled. One cluster contained tetraploid populations that were tentatively determined as *C. elatior*, but which clearly belonged to a different taxon. They were determined as *C. carpatica*, which was not reported from Central Europe before. Two last clusters only contained diploids. One of them consisted of typical populations of *C. elatior*, the other from populations intermediate between *C. elatior* and *C. stenolepis*.

To obtain further complementary information on the structure of variation of the studied group principal component analysis (PCA) based on a correlation matrix was computed. The results of PCA of populations are congruent with cluster analysis and tentative determinations of the studied plants. Particular clusters from

cluster analysis form more or less distinct groups in ordination space of PCA (fig. 7.6). The position of populations ‘misplaced’ in cluster analysis is clearly visible – they are on the margin of variation of their ‘correct’ clusters but not distinctly differentiated from them, so their placement in cluster analysis might only be an artefact of this method. Also position of cluster of ‘atypical’ populations is of interest – they are between a pair of other clusters *C. oxylepis*–*C. phrygia* s. str., and *C. elatior*–*C. stenolepis*, respectively. Similar results were obtained when the pairs of species plus intermediate populations were analyzed separately (fig. 7.7, 7.8). It is possible that these intermediate populations originate from introgressive hybridization. Beside their intermediate morphology it is also indicated by chromosome numbers (always the same as in putative parents), and distribution (both spatially and ecologically more or less intermediate between distribution ranges of putative parents); see chapter 13.9 for details.

Five taxa can be distinguished on a basis of cluster analysis and PCA (+ *C. indurata*, which was represented by single population) and several populations were marked as intermediate, combining characters of two different taxa. Resulting classification was studied using canonical discriminant analysis to reveal which characters differentiate the taxa and using classificatory discriminant analysis to test the discriminant power of the characters. Intermediate populations, which cannot be assigned to any taxon with certainty, and single population of *C. indurata* were excluded from discriminant analyses.

The canonical discriminant analysis confirmed quite good separation of the five taxa. They are perfectly separated at population level; at the level of individuals they formed distinct but slightly overlapping clusters in the ordination space (fig. 7.9). The most important characters include the length and the width of appendages of the middle involucre bracts, size and shape of an involucre, the length of pappus on achenes, visibility of appendages of the inner involucre bracts, the length of a branched part of a stem, number of marginal fimbriae on appendages of the middle involucre bracts, and the length/width ratio of leaves. In classificatory discriminant analysis, 100% of populations were correctly classified at population level. At the level of individuals 92.5% and 88.7% of individuals were correctly classified (tab. 7.5), depending on whether achene characters were used in the computation or not, respectively.

Comparison of the results of morphometric analysis with literature has shown that the majority of characters used traditionally to distinguish the species of *C. phrygia* agg. really do discriminate between them. Values of the individual characters given in literature are generally correct, but their variation (e.g. given variation ranges) is usually markedly underestimated. In some characters the reported values are usually shifted towards the upper (e.g. size of involucre) or lower (e.g. number of lateral fimbriae) limit of their variation range. The only significant conflict was found by pappus length in *C. indurata*: it is usually reported to be missing or to be rudimentary, but was found to be regularly developed in the population studied. The values of morphological characters are summarized in table 7.6 and figure 7.10.

The most surprising result is identification of a new taxon for Central Europe, *C. carpatica*. This taxon was considered endemic of the East Carpathians (Romania), but it is clear that some populations from mountains of the West Carpathians belong

to it, too. The studied populations from Slovakia are morphologically very close to the Romanian plants and they also do not differ ecological requirements (occurrence above timberline, the only within *C. phrygia* agg.). They were usually determined as *C. elatior* by previous authors, but they differ from this taxon in chromosome count.

Centaurea phrygia s. str. is the only species studied for which both cytotypes are reported. Nevertheless, there seems to be a distinct geographical pattern of cytotype distribution: the diploids occur in lower altitudes of central, northern and north-eastern Europe, and in mountains of the East Carpathians, whereas the tetraploids may be confined to the montane altitudes of the West Carpathians and adjacent the East Sudetes. Both cytotypes meet only in a small area of the West Carpathians (esp. Lower Tatra Mts.). This geographical separation suggests that it might be reasonable to distinguish the cytotypes as autonomous taxa, which would be homogenous in the chromosome number, similarly to the other taxa of *C. phrygia* agg. Discriminant analysis including only *C. phrygia* s. str. was therefore computed. At population level, the cytotypes are well separated both by canonical and classificatory discriminant analysis. At individual level there is also considerable separation, though not complete. In canonical discriminant analysis there is certain overlap of discriminant scores between the cytotypes (fig. 7.11). In classificatory discriminant analysis 91.1% and 80.1% of individuals were correctly classified (tab. 7.10), depending on whether achene characters were considered or not. The portion of correctly classified individuals is higher in diploids than in tetraploids, which corresponds to field experience (populations of diploids are more homogenous than populations of tetraploids, which often contain some individuals indistinguishable from diploids). The most important characters discriminating the cytotypes are the length of pappus, the length and the width of appendages of the middle involucre bracts, the width of an involucre, shape of appendages of the inner involucre bracts, the length of achenes, and visibility of appendages of the inner involucre bracts (tab. 7.8 and fig. 7.12). The cytotypes also differ in overall shape and colour of appendages of involucre bracts (hard to define exactly, therefore not included in morphometric analysis). In conclusion, the results of morphometric analysis indicate that it is possible to treat the cytotypes as separate taxa. Because of morphological similarity (the differences are substantially smaller than between the other taxa) it seems that the subspecific level is the most appropriate. The diploids can be treated as *C. phrygia* subsp. *phrygia*, for the tetraploids a new name *C. phrygia* subsp. *erdneri* is suggested (see chapter 13.6.6 for details on nomenclature).

13.6.4 Taxa not included in morphometric analysis

Three taxa of *C. phrygia* agg. reported from Central Europe were not available for morphometric analysis: *Centaurea indurata*, *C. melanocalathia* and *C. nigriceps*. Their variation and their distribution are generally insufficiently known.

A single locality in south-eastern Slovakia is known to the author for *C. indurata*. Variation of this taxon could not therefore be properly evaluated. The one population was included in cluster analysis and PCA, but it could only document its known similarity to *C. stenolepis*. It was not possible to include single population into discriminant analyses. Determination of plants from this locality is moreover uncertain, because they possess a well-developed pappus (though shorter

then other taxa of *C. phrygia* agg.), which should be absent according to both the original description of the taxon and descriptions in modern floras. Similarly, plants of *C. indurata* from adjacent parts Hungary and Ukraine studied in herbaria possess the pappus. Presence/absence of pappus is an important character within *Centaurea* sect. *Jacea*, which is believed to be constant within particular species and is often used in determination keys. More data from the whole distribution range (Hungary, Romania, and Bulgaria) is therefore necessary to evaluate morphological variation and delimitation of this taxon. Typification of the name is also necessary, because it is possible that plants assigned to *C. indurata* by present authors differ from the original plants from Romania, which might be a different taxon without the pappus (situation similar to *C. subjacea* or *C. melanocalathia*).

No population that could be assigned to *C. melanocalathia* has been found. In populations of *C. phrygia* s. str., plants which have some characters of *C. melanocalathia* as described by recent floras occur, but they are single specimens within otherwise “normal” populations. It seems that this taxon does not exist. Search for a type of the name *C. melanocalathia* has shown that the name was misinterpreted by later authors. In recent floras part of diploid populations of *C. phrygia* from the West Carpathians has been marked by the name *C. melanocalathia*, while the name *C. phrygia* s. str. has been used for other part of diploid populations and part of tetraploid population of *C. phrygia* s. str. from the West Carpathians (the other part of tetraploid populations has been confused with *C. elatior*). The proposed lectotype of *C. melanocalathia* is preserved in herbarium BP under no. 182623 (fig. 7.20) and the plant on the sheet is without any doubts a hybrid *C. jacea* × *C. phrygia* s. str.

Centaurea nigriceps is a very unclear taxon. It was described from the foothills of Chornohora massif in the East Carpathians (Ukraine). The description is based on single herbarium specimen and no other specimen is cited in the protologue, though it is stated that the taxon is common in the area. Six populations from the Ukrainian East Carpathians were studied in morphometric analysis, three of them being from surroundings of Chornohora massif and one of them directly from area mentioned in the protologue of *C. nigriceps*. However, they did not substantially differ from populations of *C. phrygia* s. str. from other areas nor they formed separate cluster/group in cluster analysis or PCA. None of these populations can be assigned to *C. nigriceps*. It therefore seems that *C. nigriceps* might not be separate taxon and the name might be included into the synonymy of *C. phrygia* s. str. However, typification of the name *C. nigriceps* is needed to confirm this result.

13.6.5 Distribution of the taxa

Distribution of the individual taxa was estimated for the Czech Republic and Slovakia based on the revision of ca. 3600 herbarium sheets from the major Czech and Slovak public herbaria. The results are depicted in figures 7.13–7.18.

13.6.6 Nomenclature

During the study of *C. phrygia* agg. four important nomenclatural issues that need to be resolved appeared: (i) typification of the name *C. phrygia* L., (ii) names for the newly recognized subspecies of *C. phrygia*, (iii) use of the name *C. carpatica*, and (iv) use of the names *C. elatior* and *C. pseudophrygia*.

For naming of newly recognized subspecies of *C. phrygia* the interpretation of the name *C. phrygia* L. is crucial. The original description of *C. phrygia* L. fits on at least three taxa recognized as separate species by present authors. The name *C. phrygia* L. was not typified yet. Since the very end of 19th century the name is widely accepted for a taxon occurring in north and east part of Europe. The other two taxa, which Linnaeus's description fits on, are nowadays called *C. elatior* (or *C. pseudophrygia*) and *C. nervosa*. The lectotype of *C. phrygia* L. should be selected to maintain the current use of the name.

The north-European plants now considered *C. phrygia* s. str. are diploid and they are identical with the diploid cytotype/subspecies involved in my morphometric study (chapter 13.6.3). Diploids should therefore be called as *C. phrygia* subsp. *phrygia*. Another name is needed for the newly recognized tetraploid subspecies of *C. phrygia*. Revision of available names has shown that the only published name which can be adopted for this taxon is *C. erdneri* J. WAGNER. Hungarian botanist János Wagner used the name *C. erdneri* for plants he considered intermediate between *C. phrygia* and *C. pseudophrygia* (i.e. *C. elatior*). Revision of herbarium material has shown that the majority of specimens determined by J. Wagner as *C. erdneri* belong to tetraploid subspecies of *C. phrygia*, the other taxa are in minority. New combination is therefore proposed: *Centaurea phrygia* subsp. *erdneri* (J. WAGNER) KOUTECKÝ. A herbarium sheet from Wagner's herbarium collected by E. G. Nyárady in Jánska dolina valley in Lower Tatra Mts., Slovakia is proposed as a lectotype of the name of *C. erdneri* J. WAGNER. This sheet is preserved in herbarium BP under no. 247919 (fig. 7.21).

The name *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS is widely accepted for a taxon from *C. phrygia* agg. described from Romania and newly recognized in the West Carpathians. However, this name is younger homonym of a name *C. carpatica* GENERS. and it is therefore illegitimate in the sense of the International Code of Botanical Nomenclature. The only name to replace it is *C. rodnensis* SIMK., which has virtually fallen to oblivion. The name *C. carpatica* GENERS. and also one more name published by this author, *C. genersichii* GENERS., probably both belong to some taxa from the genus *Cyanus* (nowadays segregated from *Centaurea* s. l.). Both Genersich's names are virtually unknown and were never widely used. It seems that best solution to stabilize the nomenclature of the taxa concerned is conservation of the name *C. carpatica* (PORCIUS) PORCIUS and rejection of both Genersich's names.

The name *Centaurea elatior* (GAUD.) HAYEK is usually considered as a synonym of *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT. The first name is based on plants from Switzerland; the latter is believed to be based on plants from South-West Russia. Small morphological differences are reported between plants of *C. pseudophrygia* from East and Central Europe Ecological (continentality and prevailing type of potential vegetation) and phytogeographical differences between the areas also suggest taxonomical differentiation. Therefore, it seems reasonable to treat Central European populations as separate taxon, for which the name *C. elatior* is correct, while the name *C. pseudophrygia* is to be used for East European plants. However, the problem requires further study. Firstly, no sufficiently detailed study of morphological differences between populations of *C. pseudophrygia* s.l. is available for the whole area. Secondly, it is not clear whether the name *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT was published

validly and what its type should be. It cannot be even ruled out, that it will be necessary to typify the name *C. pseudophrygia* C. A. MEYER ex RUPRECHT by Central European plants and to find new name for the East European plants (if they are considered different from the Central European ones).

13.7 Other taxa of the sect. *Jacea*

Other taxa were not studied so in detail as *C. jacea* agg. and *C. phrygia* agg. They are not native (except for *C. oxylepis*) to the studied part of Central Europe. A detailed study outside Central Europe in their main distribution areas would be necessary for correct taxonomic treatment, which is beyond the scope of the present study. The aim of this chapter is therefore just to outline known opened taxonomic problems with respect to Central Europe.

13.7.1 *Centaurea macroptilon* and *C. oxylepis*

Centaurea macroptilon and *C. oxylepis* are similar taxa; they are sometimes even treated as subspecies of one species (*C. macroptilon* subsp. *macroptilon* and *C. m.* subsp. *oxylepis*). By a part of literature both are treated as subspecies of *C. jacea*, although they differ from *C. jacea* in many characters. They are more stout plants than *C. jacea* and they especially differ in shape of appendages of involucre bracts substantially: the appendages of *C. jacea* are rounded, entire, and appressed to an involucre, whereas in *C. macroptilon* and *C. oxylepis* the appendages are triangular or narrowly triangular, regularly fimbriate on margin, and recurved from the involucre (fig. 8.1). Morphologically *Centaurea macroptilon* and *C. oxylepis* stands between *C. jacea* agg. and *C. phrygia* agg.

Only quantitative and rather minute differences are reported between *Centaurea macroptilon* and *C. oxylepis* (the first having slightly smaller involucre and appendages). They also differ in geographic distribution: *C. macroptilon* occurs from the Balkans (Montenegro and Bosnia and Herzegovina) to Italy, northwards to north-eastern Austria and western Hungary, whereas *C. oxylepis* is confined to Czechia, Slovakia, southern Poland, northern Hungary and it is reported also from Romania. There are also some different distribution records, esp. occurrence of *C. macroptilon* more to the north up to southern Slovakia. Morphological measurements reported in literature do not seem to fully represent morphological variation of both taxa, which is larger than usually reported. Variation ranges of both taxa probably strongly overlap in the key characters.

Preliminary results and field experience show that single plants with smaller appendages can be found in almost every population of *C. oxylepis* (otherwise typical). In south of Slovakia and north of Hungary typical populations of *C. oxylepis* with larger appendages do occur. It therefore seems that the reported occurrence of *C. macroptilon* in southern Slovakia might be a misidentification of atypical plants of *C. oxylepis*. However, thorough morphometric study is needed (data for *C. oxylepis* are already available from a study of *C. phrygia* agg.).

Two more question concerning *C. macroptilon* and *C. oxylepis* should be solved. First, similar plants are known from the East and the South Carpathians in Romania, but their status is unclear. Do they belong to one of these two taxa or are they a separate third taxon? Second, *C. macroptilon* and *C. oxylepis* stands

morphologically between *C. jacea* agg. and *C. phrygia* agg. Their hybrid (allopolyploid) origin can therefore be hypothesized and should be tested.

13.7.2 *Centaurea nigrescens* agg.

Centaurea nigrescens agg. is distinctive within the section *Jacea* by appendages of involucre bracts which are triangular or broadly triangular in outline, black, they have very short marginal fimbriae, and they are generally small, not longer and wider than 5 mm and not covering green parts of involucre bracts, which are visible under the appendages (fig. 8.2–8.4). There are up to seven taxa recognized within *C. nigrescens* agg. Majority of them are reported as native from South Europe: two of them occur in the South Alps (on meadows in lower altitudes, not in alpine zone), two taxa are endemic to the Apennines in Italy and one is endemic to Bosnia and Herzegovina. Only two taxa occur at the foothills of the South and East Alps and reach more to the north to Austria (up to Vienna) and Hungary. Both diploids and tetraploids are known within *C. nigrescens* agg., for some taxa chromosome counts are unknown. The whole group deserves thorough revision in the South Europe.

Three taxa are sometimes introduced to Central Europe north of their native distribution areas: *C. nigrescens* s. str. (= *C. nigrescens* subsp. *nigrescens*), *C. carniolica* (= *C. nigrescens* subsp. *vochinensis*) and *C. transalpina* (= *C. nigrescens* subsp. *transalpina*). From these three, *C. nigrescens* s. str. is introduced the most frequently. There are about 30 localities documented by a herbarium specimen from Czechia and Slovakia over last ca. 100 years. For the other two taxa there are only single records from Czechia and Slovakia: *C. carniolica* was found in 1914 by the town of Hradec Králové, *C. transalpina* was found in the very end of 19th century (exact year unknown) near the town of Orlík nad Vltavou.

13.7.3 *Centaurea nigra* agg.

Centaurea nigra agg. has its distribution centre in West Europe. It is recognized within the sect. *Jacea* by large appendages that have very long marginal fimbriae, the terminal fimbria is short and single (i.e. the appendage is not attenuated in filiform laterally fimbriate acumen as *C. phrygia* agg.; fig. 8.5). The appendages are laxly appressed to an involucre or only slightly recurved, not strongly recurved as in *C. phrygia* agg. Some taxa of *C. nigra* agg. lack radiating marginal florets, which is a unique feature within the sect. *Jacea*.

In Flora Europaea eight taxa are recognized within *C. nigra* agg., which is rather conservative number. Many more taxa are reported by some other authors, some of them being probably hybrids between *C. nigra* agg. and *C. jacea* agg. Both diploids and tetraploids are known within *C. nigra* agg. The variation of *C. nigra* agg. is probably increased by hybridization and introgression with *C. jacea* agg.; morphological plasticity seem to be important, too. The taxonomy of this group is confused and highly unresolved and thorough revision is needed.

In Central Europe *C. nigra* is only native to the west half of Germany; all occurrence eastwards is adventive. In Czechia about 20 localities of *C. nigra* agg. are documented during last ca. 150 years by herbarium specimens (including localities where hybrids with *C. jacea* were only found). No locality in Slovakia is known. Two taxa are reported from Czechia, namely *C. nigra* subsp. *nigra* (= *C. nigra* s. str.) and *C. nigra* subsp. *nemoralis* (= *C. nemoralis*). However, in the studied herbarium material these two taxa could not be distinguished; the studied specimens usually

possessed a combination of characters of both subspecies and could not be assigned to any of them with certainty. It seems that determination of the Czech material (probably all adventive with unknown geographic origin) is only possible after revision of the group in the main distribution area.

13.8 Hybrids

Hybridization is one of the main sources of variation and taxonomic and determination problems in *Centaurea* sect. *Jacea*. The majority of known hybrids have *C. jacea* as one parent. It is caused by wide distribution of *C. jacea* through the whole Europe (it meets with many other taxa) and also by distinctive morphology of such hybrids. The hybrids in the section are generally intermediate between their parents. *Centaurea jacea* agg. much differs from the rest of the section by shape of appendages of involucre bracts, which are rounded and entire in *C. jacea* agg., whereas they are more narrow (triangular to linear) and regularly fimbriate on margin in other taxa. The hybrids that have *C. jacea* agg. as one parent have the appendages with irregularly fimbriate margin (the fimbriae fused into groups; see fig. 9.1) and the appendages are usually wider than by non-*C. jacea* agg. parent. Pappus is distinctive in *C. jacea* hybrids, too. *Centaurea jacea* agg. lack pappus, while it is present in many other taxa of the section, especially *C. phrygia* agg. and *C. nigra* agg. In their hybrids the pappus is irregularly developed (individual bristles much differ in length and/or pappus is only developed on a part of the perimeter of the upper surface of the achene).

Thirteen hybrids within *Centaurea* sect. *Jacea*, two of which are triple hybrids, were identified with certainty during the revision of the section in Central Europe. Three other hybrid combinations are likely to occur (their potential parental taxa occur in common and they are likely to hybridize due to identical ploidy levels), though were not found neither in the field nor in herbaria. Two hybrids were also found between members of the sect. *Jacea* and other section of *Centaurea*, namely sect. *Acrolophus* (*C. jacea* × *C. stoebe*, and *C. oxylepis* × *C. stoebe*, triple hybrid *C. jacea* × *C. oxylepis* × *C. stoebe* can probably also be formed). All hybrid combinations that were found during the study are listed after a determination key to sect. *Jacea* (chapter 13.11.3).

13.9 Introgression in *C. phrygia* agg.

13.9.1 Introduction

Within *C. phrygia* agg. populations exist that are morphologically intermediate between two taxa. Three types of the intermediate populations were identified: (i) between *C. phrygia* s. str. and *C. oxylepis*, (ii) between *C. elatior* and *C. stenolepis*, and (iii) between *C. elatior* and *C. phrygia* s. str. Variation within each particular intermediate population is similar to the variation within typical populations of either species but there is considerable variation among the intermediate populations. They differ slightly from one another, forming a more or less continuous transition from one species to the other, each of the intermediate populations being one “step”. It is probable that this pattern originated from introgressive hybridization.

Apart from morphological variation, there are other facts that seem to accord with hybrid origin of the intermediate populations. One of them is the pattern of ploidy levels. Hybridization experiments have shown that taxa within *Centaurea* sect. *Jacea* with the same number of chromosomes cross easily and their offspring is usually fertile. On the contrary, hybridization of taxa differing in ploidy level is rare and their hybrids are almost sterile (though very rarely they can also be fertile, see chapter 13.10). Introgressive hybridization is therefore only likely if two species share the same ploidy level and is unlikely if they do not. In agreement with these facts, all the intermediate populations within *C. phrygia* agg. have the same ploidy level as their putative parents. No intermediate population between “parents” differing in the number of chromosomes was found.

Geographic distribution of the intermediate populations is also “intermediate”. Detailed data based on the revision of herbarium sheets are available for Czechia (figs. 10.1 and 10.2; the third type of intermediate populations is not mapped, as it is known from single small area). Morphologically intermediate plants occupy localities not only spatially, but also ecologically intermediate. In both mapped species pairs one species is rather thermophilous and the other montane or submontane; the intermediate population occur mainly in relatively cold middle altitudes “between” their putative parents. In *Centaurea elatior* – *C. stenolepis* pair the intermediate populations were found also in another area, where distributions of their putative parents meet: the foothills of the East Alps in Austria and westernmost Hungary. The occurrence of these unusual populations in all areas where the two species occur in together and nowhere else strongly suggests that the intermediate populations are hybrids.

However, the problem deserves further investigation. Hybridization experiments was undertaken to confirm that the supposed parental taxa can hybridize. Isozymes were studied to confirm the working hypothesis of hybrid origin of the intermediate population. The study focused mainly on *C. elatior*–*C. stenolepis*, for living plants were already available in and experimental garden and for the interpretation of isozyme patterns is much easier in diploids than in tetraploids.

13.9.2 Hybridization experiment

Three types of crosses were conducted: (i) within either species, (ii) between species and (iii) autogamy within either species as a control. Very low level of autogamy, which would not distort the results of other crosses, was confirmed. There was no significant difference in seed-set (number of healthy mature achenes) between the crosses within and between the species (fig. 10.3). The germination rate of achenes was also tested on smaller sample and no significant difference was found. It confirms that the two species can hybridize, as expected.

13.9.3 Isozymes

Six polymorphic enzyme systems were studied (fig. 10.4). In total 105 individuals from 11 populations were analysed (5 populations of *C. elatior*, 3 populations of *C. stenolepis*, and 3 intermediate populations). There were no qualitative differences among the parental species, except for rare alleles. Quantitative differences in allele frequencies between the species were quite small, too: the largest part of variation was within populations (85%), some variation was between populations of one taxon (11%) and only small part of variation was

between the species (4%). In principal coordinate analysis based on a matrix of genetic distances among populations the populations of *C. stenolepis* formed quite compact group, the populations of *C. elatior* were scattered in the opposite side of ordination space (though two of them close to *C. stenolepis*), but the intermediate did not take intermediate position (fig. 10.5). One of intermediate populations grouped with *C. stenolepis*, the other two with *C. elatior*. However, the position of the intermediate population did not agreed with their position in the analysis morphology – a population, which was the closest to *C. stenolepis* morphologically, was the most remote from *C. stenolepis* in isozymes. These results can be interpreted so that they show presence of genes of the other species than suggested by morphology in particular intermediate population. However, taking small difference between the two species into account, this interpretation is weakly supported. In conclusion, results of isozyme study are certainly not in conflict with hybridization hypothesis, nor they provide unambiguous support for it.

13.9.4 Nomenclature

Three types of possible hybrids (intermediate populations) were identified: (i) *C. elatior* × *C. stenolepis*, (ii) *C. oxylepis* × *C. phrygia* (subsp. *erdneri*), and (iii) *C. elatior* × *C. phrygia* (subsp. *phrygia*).

Two names were used in the past for plants intermediate between *C. elatior* and *C. stenolepis*: *Centaurea* × *castriferrei* BORBÁS et WAISB. and *C. ×cetia* (BECK) J. WAGNER. A search for type herbarium sheets has shown that both names really belong to this hybrid; the first of them is older and has therefore a priority.

For the other two hybrids no binomials are available. Although the name *C. ×erdneri* J. WAGNER was used for intermediates between *C. elatior* and *C. phrygia*, the study of original material has shown that it belongs to tetraploid *C. phrygia* (non-hybrid).

13.10 Hybridization between ploidy levels

13.10.1 Introduction

Hybridization of different taxa of sect. *Jacea* has been studied in Western Europe. Extensive crossing experiments with *C. jacea* and *C. nigra* have demonstrated that hybridization of the taxa sharing the same chromosome number is frequent and the hybrids are generally fertile, whereas hybridization between the ploidy levels is rare and the hybrids are usually sterile. The very rare hybrids between diploids and tetraploids were usually triploid and are formed by union of reduced gametes of the parental taxa. Rare occurrence of unreduced gametes was also rarely detected as tetraploid progeny of diploid–tetraploid cross. Some asymmetry between reciprocal crosses was found: diploid individuals pollinated by tetraploids yielded less triploids than tetraploid individuals pollinated by diploids. Existence of the strong reproductive isolation of taxa differing in a ploidy level was also confirmed by a field study that estimated the DNA ploidy level of more than 200 plants from three mixed populations of diploids and tetraploids by flow-cytometry. No triploid individuals (i.e. hybrids) were found.

From the field experience it seems that similar rules also hold true for Central European taxa. Surprisingly, one mixed populations of *C. elatior* (diploid) and *C. jacea* (tetraploid) containing hybrids was found in the Krušné hory Mts., Czechia.

The hybrids can be easily identified morphologically (see chapter 13.8). The hybrids in the population are highly fertile (mature achenes were observed) and it also seems that the hybrids back-cross with *C. jacea*. However, it should not be possible, theoretically. The population was therefore examined more in detail to reveal the mechanism of observed hybridization. Hybridization experiment was also carried out to get results from controlled crosses comparable with the field data.

13.10.2 Ploidy levels in the mixed population

Ploidy levels of 15 plants of *C. elatior*, 15 plants of *C. jacea*, and 12 hybrids from the mixed population in the Krušné hory Mts. were analysed by flow cytometry. As expected, all plants of *C. elatior* were diploid and all plants of *C. jacea* were tetraploid (except one, which could be pentaploid, the sample need to be reanalysed). No triploids were found; all hybrids were tetraploid. It means that unreduced gametes from diploid had to be involved in their formation. The fact that hybrids are tetraploid could explain observed fertility of hybrids (they have two sets of chromosomes from each parent and therefore they could have regular meiosis, contrary to triploids). Possible back-crossing of the hybrid with *C. jacea*, which is tetraploid (i.e. the same ploidy level), is also likely.

13.10.3 Hybridization experiment

Pilot hybridization experiment was carried out. Three types of crosses were involved: (i) within the ploidy level (taxon), (ii) between the ploidy levels (taxa) and (iii) autogamy as a control. The experiment revealed very low level of autogamy. The seed set in the inter-ploidy crosses was about 5-times reduced in comparison to the within-ploidy crosses and germination rate was somewhat lower, too. Flow cytometric analysis of progeny of the inter-ploidy crosses has shown that (a) autogamy was enhanced in these crosses and (b) hybrids were formed both by fusion of two reduced gametes (triploid hybrids) or by fusion of unreduced gamete of diploid and reduced gamete of tetraploid (tetraploid hybrids) (tab. 11.2) Tetraploid hybrids were about 4-times more common than triploid hybrids. No higher ploidy level was detected, i.e. unreduced gametes of tetraploid were not involved. There was some asymmetry between the reciprocal crosses. In crosses that involved diploid mother and tetraploid father fewer hybrid progeny appeared than in reciprocal crosses that involved tetraploid mother plant and diploid father plant. Diploid mother plant yielded 21% of hybrid progeny (4% triploids, 17% tetraploids; the rest of progeny were autogamic diploids), whereas tetraploid mother yielded the majority of hybrid progeny (18% were triploids and 82% tetraploids, which includes both hybrids and autogamic tetraploids; cultivation of a part of the progeny has shown that autogamic individuals are maximally one quarter of the tetraploids).

Cultivation of a part of the progeny from the experiment brought one unexpected result. It seems that morphology of the progeny strongly depends on the mother plant. It seems that it is shifted towards the mother plant instead of being exactly intermediate. Hybrids that had *C. jacea* as the mother plant are more similar to *C. jacea* than to *C. elatior*, while hybrids that had *C. elatior* as the mother plant are more similar to *C. elatior* than to *C. jacea* or intermediate between them (fig. 11.4). The hybrids *C. elatior* ♀ × *C. jacea* ♂ are of particular interest. They are usually tetraploid and they are sometimes morphologically quite similar to some taxa, such as *C. oxylepis* or *C. macroptilon*. These taxa are tetraploid

and they are morphologically “intermediate” between *C. jacea* agg. and *C. phrygia* agg. Their hybrid origin is hypothesized. The results of the crossing experiments suggest that it might be possible.

13.10.4 Comparison of the field data and the experimental data

Hybridization experiment confirmed that *C. elatior* and *C. jacea* can cross and can produce tetraploid hybrid similar to those found in the population in the Krušné hory Mts. The main difference between the natural population and the experiment is absence of triploids in the former. It can be caused by competition of pollen. In an experiment pollen of one taxon/ploidy level is only delivered on particular capitulum/floret and pollination by this pollen or autogamy is only possible. In opposite, in a large mixed population probably mixture of different pollen is delivered by insects, which allows to “choose” pollen of “correct” ploidy level/taxon for pollination.

13.11 Determination key

A determination key was compiled as a conclusion of this Ph.D. Thesis. It includes all taxa that according to a current state of knowledge occur both native or introduced in the studied part of Central Europe (Czechia, Slovakia, southern Poland, western Ukraine, northern Austria, and northern Hungary).

Introductory notes

1) One of the main sources of determination problems in *Centaurea* sect. *Jacea* is frequent hybridization. The hybrids can be fertile and can back-cross with parents or with other taxa, which can result in formation of extensive hybrids swarms, introgression and multiple hybrids. The hybrids are generally intermediate between the parents. For correct determination of hybrids it is necessary to collect the whole range of morphotypes occurring at a locality or in its near surroundings. The list of known hybrids follows the key to taxa.

2) Due to high variation within populations (even in non-hybrid taxa) it is usually necessary to collect more individuals from a population and use average values of diagnostic characters for determination.

3) The most important determination characters concern appendages of involucre bracts. The appendage is a black or brown scarious part of an involucre bract, which is attached on a top of a green part of the bract. The length of the appendage is measured including its terminal fimbria, the width and the characteristics of the shape of the appendage only concern the middle part of the appendage without lateral fimbriae (fig. 12.1). Unless stated differently, “appendage” means in this key the longest appendage of middle involucre bracts.

4) All measurements of capitula only concern the terminal capitulum. Tips of recurved appendages are not included in the measurements (fig. 12.1).

5) All characters considering branching of the stem can only be measured on individuals with fully developed and untouched terminal capitulum.

6) The key is dichotomic. Individual characters are separated by a semicolon. In the key the characters are divided into the main and the supplementary, which are separated by a dash. The main characters have always counter-characters in the antithesis of the key; the supplementary characters may not have the counter-

characters. The quantitative measurements only include values between 5% and 95% percentiles, the extreme values can be printed in parentheses. For each taxon, chromosome count is included after morphological characters; chromosome counts acquired within this Ph.D. thesis are printed without parentheses, chromosome counts taken from literature are in parentheses. After chromosome counts a brief description of ecological requirements and distribution of the taxon follows. The accepted name of the taxon is printed in bold; the most frequent synonyms are in brackets. Supplementary notes within the key are printed in a smaller font.

7) Typical shapes of appendages individual taxa are depicted in figure 12.2.

Key to the taxa

- 1a) Appendages rounded, entire or denticulate (in herbaria sometimes with several deeper splits, which are formed by pressing of an originally dish-shaped appendage); appendages laxly appressed to an involucre; pappus absent. – Leaves ovate-lanceolate to almost linear, the lower sometimes lobed or pinnatifid [*C. jacea* agg.] 2
- b) Appendages (lateral fimbriae not considered) triangular, ovate, lanceolate or linear, often attenuated into a subuliform acumen, regularly or irregularly fimbriate on the margin; appendages laxly appressed to an involucre or recurved backwards; pappus present or absent 3
- 2a) Appendages large, 5–8 mm long and wide; appendages light ochrous or straw-coloured, glossy; flowering begins in August. – Middle stem leaves narrowly lanceolate to linear, ± entire; stems and branches densely leafy; the upper and middle part of the stem and leaves greyish tomentose; stem branched from the middle, the branches virgate, long and patent – $2n=?$. Native in Italy and west of the Balkan Peninsula, in the studied area introduced on a single locality in Austria by the village of Gießhübl near Vienna **1. *C. weldeniana* RCHB.**
- b) Appendages smaller, (2.7–)3.4–5.0(–6.3) mm long and (2.1–)4.1–6.2(–7.5) mm wide, light or dark brown, matt; flowering begins in July. – Middle stem leaves ovate-lanceolate to linear, lower sometimes lobate or pinnatifid; stem and leaves green or greyish; stem richly branched with long branches or only sparsely branched with short branches – $2n = 44$. Dry and mesophilous meadows and pastures, wood margins, road margins, road embankments, etc.; Europe except for the extreme south and north, scattered to common in lower and middle altitudes [*Jacea pratensis* LAM.] **2. *Centaurea jacea* L.**
- Traditionally, two subspecies are recognized in Central Europe. They are not fully differentiated and intermediate forms are common; they are sometimes called *C. j.* subsp. *jungens* GUGLER. The species display considerable morphological plasticity; the characters in the key therefore only apply on plants of the first generation (not re-grown after disturbance, such as mowing) from sunny stands.
- 1a) Stem branched above the middle; branches short, erect, often curved upward, unbranched or with few branches of the second order, with a few leaves; middle stem leaves ovate to lanceolate; plants green; capitula globular or shortly cylindrical, 13–16 mm long and 11–16 mm wide; appendages brown or dark brown. – Throughout the range of the species, especially in middle and higher (colder) altitudes, missing in warm lowlands **2-I. *C. j.* subsp. *jacea***

- b) Stem richly branched from the middle; branches long, erecto-patent, often again branched, densely leafy; middle stem leaves linear-lanceolate; plants tomentose, greyish, in older plants the greyish indumentum sometimes fading; capitula cylindrical, 11–15 mm long and 9–14 mm wide; appendages light brown. – Throughout the range of the species, especially in warm lowlands [*C. pannonica* (HEUFF.) SIMONK.] **2-II. *C. j.* subsp. *angustifolia* GREMLI**
- 3a) Appendages irregularly dentate or fimbriate on the margin, the fimbriae fused in groups. – Appendages more than 2 mm wide, rounded or triangular, brown; laxly appressed to an involucre or only the tip recurved; pappus absent or very short (up to 0.5 mm), often irregularly developed (on a part of achenes only or the length of the pappus bristles much differ along the perimeter of the upper surface of the achene) **hybrids between *C. jacea* and other taxa**
- b) Appendages regularly fimbriate on the margin, the fimbriae not fused in groups. – Appendages less than 2.2 mm wide (only in *C. nigra* up to 2.5 mm wide), triangular, ovate, lanceolate, or linear, in lower part dark brown or black; appendages laxly appressed to an involucre or slightly to strongly recurved; pappus present or absent, if present, then regularly developed (but compare 11a) 4
- 4a) Appendages small, not overlapping (lateral fimbriae at most reaching fimbriae of the neighbouring appendage); appendages ovate or triangular, not attenuated in a subuliform acumen; appendages laxly appressed on an involucre, not recurved; lateral fimbriae less than 2 mm long; appendages (including the terminal fimbria) less than 5 mm long; pappus absent. – Appendages black or dark brown [*C. nigrescens* agg.] 5
- b) Appendages large, overlapping at least by lateral fimbriae; appendages ovate, narrowly triangular, lanceolate, or linear, usually attenuated into a subuliform laterally fimbriate acumen; lateral fimbriae more than 2 mm long; appendages more than 5 mm long; pappus present or absent 7
- 5a) Lateral fimbriae of neighbouring appendages reach each other, the involucre therefore more or less black (green parts of bracts little visible); appendages (including fimbriae) more than 3 mm long and wide – $2n=(44)$; Native in the South Alps in France, Switzerland, Italy and Austria, rarely introduced more to the north [*C. nigrescens* subsp. *transalpina* NYMAN, *C. dubia* SUTER] **3. *C. transalpina* DC.**
- b) Lateral fimbriae of neighbouring appendages do not reach each other, the involucre therefore green with black dots; appendages (including fimbriae) less than 3 mm long and wide 6
- 6a) Cauline leaves shortly petiolate or sessile, their lamina lanceolate to oval, their base cuneate; involucre globular or cylindrical; appendages (including terminal fimbria) 2–3 mm long – $2n=(44)$. Dry meadows and pastures, road margins; native in the East Alps and their foothills (Austria, Hungary), the native occurrence reported also from the Balkans (Croatia, Bosnia and Herzegovina, Serbia, Romania, Bulgaria), north of this area repeatedly introduced [*C. nigrescens* WILLD. subsp. *nigrescens*] **4. *C. nigrescens* WILLD. s. str.**

- b) Cauline leaves sessile, their lamina ovate, their base rounded or subcordate (semiaplexiacul); involucre cylindrical; appendages very small, usually less than 2 mm long (including terminal fimbria) – $2n=(22)$; South-East Alps and their foothills and neighbouring area (Austria, Italy, Slovenia, Croatia, sometimes reported from Hungary), rarely introduced to Central Europe [*C. nigrescens* subsp. *vochinensis* (RCHB.) NYMAN, *C. dubia* subsp. *vochinensis* (RCHB.) HAYEK, *C. rotundifolia* (BARTL.) HAYEK] **5. *C. carniolica* HOST**
- 7a) Appendages ovate to narrowly triangular, without the filiform fimbriate acumen (appendage in the upper third flat in cross-section, terminal acumen simple); outer florets radiating or not radiating; pappus present or absent. – Appendages laxly appressed to an involucre or recurved, forming a lax “sheath” around the involucre 8
- b) Appendages in the lower part triangular, ovate, lanceolate or linear, in the upper half attenuated into the filiform laterally fimbriate acumen (which is rounded in cross-section); outer florets always radiating; pappus always present (but see point 11a) – Terminal fimbria longer than the lateral fimbriae; appendages always recurved, forming a “sheath” around the involucre [*C. phrygia* agg.] 9
- 8a) Appendages ovate or triangular, 1.5–2.5 mm wide, usually completely covering green parts of involucral bracts; appendages black or dark brown; the terminal fimbria shorter or as long as lateral fimbriae; appendages laxly appressed to an involucre or slightly recurved; marginal florets radiating or not radiating; pappus present or absent; an involucre globular or ovoid, (0.9–)1.0–1.8(–2.2) cm wide – Cauline leaves of various shape, ovate, oval, lanceolate or narrowly lanceolate, entire or with remote triangular teeth, rarely pinnatifid – $2n=(22,44)$. Dry and mesophilous meadows and pastures, wood margins, road margins, road embankments, etc.; native in West Europe from north Spain to Germany, more to the east rarely introduced **6. *Centaurea nigra* L. s. l.**
The group *Centaurea nigra* agg. is insufficiently known. Two or three taxa are reported from Central Europe, but the current state of knowledge does not allow distinguishing them with certainty.
- b) Appendages less than 2 mm wide, not completely covering green parts of involucral bracts; appendages light to dark brown; the terminal fimbria as long as or longer than lateral fimbriae; appendages strongly recurved; outer florets always radiating; pappus always absent; an involucre ovoid or cylindrical, (0.7–)0.9–1.5(–1.7) cm wide – Cauline leaves lanceolate to narrowly lanceolate (3–9times longer than wide), entire or denticulate, sometimes with 1–2 pairs of lobes near the basis – $2n=44$; Dry and mesophilous meadows and pastures, wood margins, road margins, road embankments, etc.; scattered to common in lower and middle altitudes of Czechia, Slovakia, westernmost Ukraine, south Poland and north Hungary; in mountains populations influenced by introgression of *C. phrygia* are common [*C. jacea* subsp. *oxylepis* (WIMM. et GRAB.) HAYEK, *C. macroptilon* subsp. *oxylepis* (WIMM. et GRAB.) SOÓ] **7. *Centaurea oxylepis* (WIMM et GRAB.) HAYEK**
From the south and the east of Slovakia *Centaurea macroptilon* Borbás s. str. [*C. jacea* subsp. *macroptilon* (BORBÁS) HAYEK, *C. macroptilon* BORBÁS subsp. *macroptilon*] is reported,

probably by error. This taxon has its main distribution in the east and the south foothills of the Alps and in the Balkans (from Montenegro to Italy, to the north to Hungary and Austria). However, differentiation between *C. macroptilon* and *C. oxylepis* is not clear and the problem requires further study.

9a) Appendages 0.4–0.9 mm wide, the lower part linear – Involucre ovoid or cylindrical, markedly longer than wide, (1.2–)1.4–1.8(–1.9) cm long and 0.9–1.5 cm wide; lower part of appendages blackish, distal part of appendages brown, light brown, or ochre; plants of warmer (lower) altitudes 10

b) Appendages 0.8–2.1 mm wide, the lower part narrowly lanceolate, lanceolate, triangular, or ovate – Involucre ovoid or globular; lower part of appendages blackish, distal part of appendages black or brown; plants of middle altitudes and mountains 11

10a) Involucre (0.9–)1.0–1.3(–1.4) cm wide; the longest appendages 6.3–10.3(–10.6) mm long and 0.4–0.6(–0.8) mm wide with 9–14 lateral fimbriae on each side – Stem often branched from the middle, branches long; upper leaves of the main stem usually markedly larger than leaves on lateral branches; stem and leaves green, without greyish hairs; appendages only recurved on tip, forming a lax “sheath” around the involucre; lower part of appendages black or dark brown, distal part light brown – $2n=22,(44)$. Dry meadows, wood margins, road margins, etc.; from northern Hungary and south-eastern Slovakia through Ukraine and Romania to Bulgaria and Greece **8. *Centaurea indurata* JANKA**

b) Involucre (0.8–)0.9–1.5(–1.7) cm wide; the longest appendages (6.4–)7.2–12.0(–13.4) mm long and 0.4–0.9 mm wide with (8–)10–16(–18) lateral fimbriae on each side – Stem often branched in the upper 1/3, branches short, capitula therefore forming a more or less dense corymb, if the stem branched in lower parts and with longer branches, then several capitula in corymbs at the ends of branches; size of cauline leaves usually gradually decreasing towards the top of the stem, upper cauline leaves therefore similar to the leaves on lateral branches; young stem and leaves with greyish hairs; appendages strongly recurved, forming a dense “sheath” around the involucre; lower part of appendages black, distal part brown or ochre – $2n=22,(44)$. Thermophilous oak-forests (especially margins, old clearings, abandoned roads), dry meadows; from Turkey through the Balkans to Italy, to the north to Romania, southern Ukraine, Hungary, Austria, southern Slovakia and Czechia, isolated localities in central Czechia and Germany, records from Poland doubtful [*C. phrygia* subsp. *stenolepis* (A. KERN.) GUGLER] **9. *Centaurea stenolepis* A. KERN.**

Populations from mesophilous meadows in the Carpathians (southern Czechia and Slovakia, probably also Romania) differ from typical thermophilous populations by darker and wider appendages (exceptionally resembling appendages of *C. phrygia* s. str., up to 2 mm wide), more branched stems, and loss of greyish indumentum. These populations require further study; introgression of *C. phrygia* s. str. might be possible.

In Czechia and Austria populations occur that are intermediate between *C. stenolepis* and *C. elatior*; they probably originate from hybridization/introgression of these species.

11a) Involucre ovoid or cylindrical, (1.2–)1.3–1.7(–1.9) cm long and (0.8–)0.9–1.5(–1.8) cm wide, the longest appendages 5.4–11.2(–13.7) mm long; lower part of appendages narrowly triangular; pappus up to 0.7 mm long,

- sometimes pappus irregularly developed or absent
 **populations of *C. oxylepis* intermediate to *C. phrygia***
- b) Involucre globular or broadly ovoid, 1.4–2.2 cm long and 1.3–2.1 cm wide, the longest appendages 5.6–18 mm long; lower part of appendages triangular or lanceolate or ovate; pappus at least 0.5 mm long, regularly developed 12
- 12a) The longest appendages (8.4–)9.4–16.9(–18.0) mm long; appendages of inner involucre bracts in 1(–2) row, usually ovate, covered by appendages of the middle involucre bracts from the lateral view on involucre – Involucre 1.7–2.2 cm long and 1.6–2.0(–2.3) cm wide; appendages strongly recurved, forming a dense “sheath” around the involucre; lower part of appendages black, distal part brown 13
- b) The longest appendages (4.5–)5.6–11.0(–14.1) mm long; appendages of inner involucre bracts in several rows, ovate to orbicular, exceeding appendages of the middle involucre bracts from the lateral view on involucre – Involucre (1.2–)1.4–1.9(–2.1) cm long and (1.0–)1.3–1.9(–2,1) cm wide; appendages recurved, but rather short, forming a lax “sheath” around the involucre; lower part of appendages black, distal part black or brown – $2n=22,44$. Mesophilous meadows and pastures, mountain meadows (below the timberline), wood margins, road margins, road embankments, etc.; From North-eastern Europe (Finland, north-western Russia; isolated localities in Siberia east of the Ural Mts.) to Central Europe (westwards to Germany and Czechia, southwards in the Carpathians in Slovakia, Ukraine and Romania) [*C. austriaca* WILLD.]....
 **10. *Centaurea phrygia* L.**

Following two subspecies are not fully differentiated morphologically; especially in populations of the tetraploid subspecies individuals occur that are not recognizable from the diploid subspecies. However, the subspecies are differentiated geographically and by chromosome number (and therefore reproductively isolated).

- Ia) The longest appendages (4.5–)5.4–10.0(–12.4) mm long; lower part of appendages ovate to lanceolate, more or less abruptly attenuated into the thin fimbriate acumen; distal part of appendages black or brown. – Stem in the lower part sometimes with dense, soft, 1–1,5 mm long hairs, sometimes only with short bristles; leaves sometimes serrate, sometimes denticulate; appendages usually recurved on the tip only – $2n=22$. Throughout the range of the species except for the West Carpathians (there only in Nízke Tatry Mts.) and the East Sudetes, where it is replaced by the following subspecies [*C. melanocalathia* auct., *C. phrygia* subsp. *melanocalathia* auct.] **10-I. *C. ph.* subsp. *phrygia***
- b) The longest appendages (5.2–)6.7–11.9(–14.1) mm long; lower part of appendages triangular, more or less gradually attenuated into the thin fimbriate acumen; distal part of appendages brown or light brown. – Stem only with short bristles, longer hairs absent; leaves denticulate or almost entire, sometimes with 1–2 pairs of lobes near the basis; appendages usually from the middle strongly recurved. – $2n=44$ – The West Carpathians and the East Sudetes (Hrubý Jeseník Mts.)
 **10-II. *C. ph.* subsp. *erdneri* (J. WAGNER) KOUTECKÝ ined.**

- 13a) The longest appendages (8.4–)9.4–14.5(–17.1) mm long; basal part of appendages lanceolate or narrowly lanceolate, 0.6–1.2 mm wide, gradually attenuated into the thin fimbriate acumen; achenes (without pappus) (2.9–)3.0–3.9(–4.0) mm long; pappus (0.6–)0.7–1.5(–2.0) mm long. – 2n=22 Mesophilous meadows and pastures, mountain meadows (below the timberline), wood margins, road margins, etc.; distribution centre in the Alps and their foothills from the Switzerland and Italy eastwards, distribution extending to the north to Czechia, southern Poland, Germany, Denmark, and south-western Norway, isolated localities in the Balkans (Croatia, Bosnia and Herzegovina, Serbia), possibly also in the South Carpathians and the southern part of the East Carpathians (Romania), missing in the northern part of the East and in the West Carpathians [*C. pseudophrygia* auct., *C. phrygia* subsp. *pseudophrygia* auct.] **11. *Centaurea elatior* (GAUD.) HAYEK**

In Czechia and Austria populations occur that are intermediate between *C. stenolepis* and *C. elatior*; they probably originate from hybridization/introgression of these species.

- b) The longest appendages (9.1–)10.3–16.9(–18.1) mm long; basal part of appendages broadly lanceolate or ovate, (0.7–)0.9–2.2(–2.8) mm wide, more or less abruptly attenuated into the thin fimbriate acumen; achenes (without pappus) (3.4–)3.6–4.3 mm long; pappus 0.6–2.1(–2.6) mm long – 2n=44. Subalpine meadows and tall-forb communities above timberline, grassy patches in Mountain Pine (*Pinus mugo*) stands; the West and the East Carpathians in Slovakia, Ukraine and Romania, rare [*C. phrygia* subsp. *carpatica* (PORCIUS) DOSTÁL] **12. *Centaurea carpatica* (PORCIUS) PORCIUS**

List of the hybrids

All hybrids that were found with certainty (either in the field or in herbaria) in the studied part of Central Europe so far are listed. The hybrids are ordered in alphabetical order of the names of parents; binomials are indicated, if they exist. For each hybrid frequency of its occurrence is indicated: common (c), scattered (s), rare (r), very rare (vr).

C. carpatica × *C. jacea* – vr; *C. elatior* × *C. jacea* [*C. ×similata* HAUSSKN.] – r; *C. elatior* × *C. phrygia* – r; *C. elatior* × *C. stenolepis* [*C. ×castriferrei* BORBÁS et WAISB.] – s; *C. jacea* × *C. nigra* [*C. ×muellneri* BECK] – r; *C. jacea* × *C. nigrescens* [*C. ×extranea* BECK] – r; *C. jacea* × *C. nigrescens* × *C. oxylepis* – vr; *C. jacea* × *C. oxylepis* [*C. ×fleischeri* HAYEK] – c; *C. jacea* × *C. oxylepis* × *C. phrygia* – s; *C. jacea* × *C. phrygia* [*C. melanocalathia* CZAKÓ] – s; *C. jacea* × *C. stenolepis* [*C. ×spuria* A. KERN.] – r; *C. jacea* × *C. stoebe* [*C. ×beckiana* MÜLLNER] – vr; *C. nigrescens* × *C. oxylepis* – vr; *C. oxylepis* × *C. phrygia* – s; *C. oxylepis* × *C. stoebe* [*C. ×kupsokiana* J. WAGNER] – vr.

13.12 Figures and tables cited in Summary

Figures

5.1 Capitulum of *Centaurea jacea* L.

5.2 Cluster analysis of populations of *Centaurea jacea* agg. (UPGMA, based on Euclidean distances)

5.3 PCA of populations of *Centaurea jacea* agg. Populations are marked according to the results of cluster analyses (red – subsp. *angustifolia*, black – subsp. *jacea*,

yellow – not clearly placed). First ordination axis explains 30.8 percent of variation; the second axis explains 22.0 percent of variation.

5.4 PCA of individuals of *Centaurea jacea* agg. Populations are marked according to the results of cluster analyses of populations (red – subsp. *angustifolia*, grey – subsp. *jacea*, yellow – not clearly placed). The first ordination axis explains 19.0 percent of variation; the second axis explains 12.8 percent of variation.

5.5 Canonical discriminant analysis of individuals of *C. jacea* subsp. *jacea* and subsp. *angustifolia*.

5.6 Values of the most important morphological characters from the morphometric analysis of *C. jacea* agg and some other traditionally used characters. Individuals of “typical” populations are only included. “j” stands for subsp. *jacea*; “a” stands for subsp. *angustifolia*.

5.7 Herbarium specimen of *Centaurea weldeniana* from the locality near Gießhübl – the whole plant and a detail of one involucre (legit: Petr Koutecký, 22.7.2005; herbarium CBFS).

6.1 Appendages of inner (left) and outer (right) involucre bract of *C. subjacea*, as depicted in DOSTÁL et ČERVENKA (1992).

6.2 A proposed lectotype of the name *Centaurea decipiens* f. *subjacea* BECK, herbarium sheet W 10665 – the whole sheet and details of separated involucre bracts, one involucre, Beck’s revision label and the original label.

7.1 Capitula of *Centaurea stenolepis* (taxon of *C. phrygia* agg.)

7.5 Cluster analysis of *Centaurea phrygia* agg. (UPGMA, based on Euclidean distances). Achene characters were omitted, which allowed including of all populations. Individual clusters are marked according tentative determination; “misplaced” populations are marked by arrows. Abbreviation “ind.” stands for (*Centaurea*) *indurata*, “carp.” stands for *carpatica*. After each population abbreviation number of chromosomes is indicated (not known for population *cra*).

7.6 PCA of populations of *C. phrygia* agg. Diploids are marked by circles or a cross, tetraploids by triangles. Individual taxa are marked according tentative determination and cluster analyses: *C. stenolepis* (red), *C. indurata* (red cross), *C. elatior* (typical – light blue, intermediate to *C. stenolepis* – dark blue), *C. carpatica* (black), *C. oxylepis* (typical – green, intermediate to *C. phrygia* – white), *C. phrygia* (yellow). First and second ordination axis are displayed; they explain 33.6% and 27.0% of variation, respectively. The third axis (not displayed), which explains 11.4% of variation, separates *C. carpatica* from *C. elatior* and „mesophilous populations“ of *C. stenolepis* (*bor*, *les*, *krip*, *sit1*, *sit2*) plus *C. indurata* from the rest of *C. stenolepis*. Characters VV and UP are correlated with the third axis.

7.7 PCA of populations (top) and individuals (bottom) of *C. elatior* (light blue), *C. stenolepis* (red) and intermediate populations (dark blue). The first and second ordination axes are displayed; they explain 41.3% and 32.4% of variation (populations) and 29.2% a 22.1% of variation (individuals), respectively.

7.8 PCA of populations (top) and individuals (bottom) of *C. phrygia* (yellow), *C. oxylepis* (green) and intermediate populations (white/red). First and second ordination axis are displayed; they explain 37.0% and 25.9% of variation (populations) and 23.1% a 16.2% of variations (individuals), respectively.

7.9 Canonical discriminant analysis of 809 individuals of *C. phrygia* agg. Intermediate populations were omitted; all characters (including achenes) were used. Canonical correlations coefficients for the four ordination axes were 0.86, 0.84, 0.58, and 0.54.

7.10 Values of quantitative characters from morphometric analysis of *C. phrygia* agg. (c – *C. carpatica*, e – *C. elatior*, p – *C. phrygia*, o – *C. oxylepis*, s – *C. stenolepis*, i – *C. indurata*). Intermediate populations were omitted from the computation; single studied population of *C. indurata* was included. For description of individuals characters see table 7.1.

7.11 Canonical discriminant analysis of individuals of *C. phrygia* s. str. Differences between the cytotypes were studied. 414 individuals were analysed using all characters (including achenes). Canonical correlation coefficient for the ordination axis is 0.778.

7.12 Values of the most important characters discriminating between the cytotypes of *C. phrygia* s. str.

7.13 Distribution map of *Centaurea phrygia* s. str. in Czechia (top) and Slovakia (bottom). Full circles: probably native localities of subsp. *phrygia*; empty circles: probably not native localities of subsp. *phrygia*; full triangles: probably native localities of subsp. *erdneri*; empty triangles: probably not native localities of subsp. *erdneri*; asterisks: localities of plants that could not be assigned to a subspecies with certainty; crosses: probably native localities of a hybrid *C. jacea* × *C. phrygia*; symbol “×”: probably not native localities of a hybrid *C. jacea* × *C. phrygia*.

7.14 Distribution map of *Centaurea elatior* in Czechia. Full circles: probably native localities documented by herbarium specimens; empty circle: an improbable locality (likely mismatch of labels in a herbarium); asterisks: selected localities from reliable literature.

7.15 Distribution map of *Centaurea carpatica* in Slovakia.

7.16 Distribution map of *Centaurea stenolepis* and *C. elatior* × *C. stenolepis* in Czechia. Full circles: probably native localities of *C. stenolepis* documented by herbarium specimens; empty circles: probably not native localities of *C. stenolepis* documented by herbarium specimens; asterisks: selected localities of *C. stenolepis* from reliable literature; crosses: probably native localities of *C. elatior* × *C. stenolepis* documented by herbarium specimens; symbol “×”: probably not native locality of *C. elatior* × *C. stenolepis* documented by a herbarium specimen

7.17 Distribution map of *Centaurea stenolepis* and *C. indurata* in Slovakia. Full circles: localities of *C. stenolepis* documented by herbarium specimens; cross: a locality of *C. jacea* × *C. stenolepis* documented by a herbarium specimen; asterisks: localities of plants of *C. phrygia* agg., that were not determined with certainty, but could be atypical *C. stenolepis*; triangles: localities of *C. indurata* documented by herbarium specimens.

7.18 Distribution map of *Centaurea oxylepis* and its hybrids in Czechia (top) and Slovakia (bottom). Full circles: localities of *C. oxylepis* documented by herbarium specimens; crosses: localities of *C. jacea* × *C. oxylepis* documented by herbarium specimens; triangles: localities of *C. oxylepis* × *C. phrygia* s. str. documented

by herbarium specimens; symbol “×”: localities of *C. jacea* × *C. oxylepis* × *C. phrygia* documented by herbarium specimens.

7.20 A proposed lectotype of the name *Centaurea melanocalathia* CZAKÓ, herbarium sheet BP 182623 – the whole sheet, a detail of one involucre and a label.

7.21 A proposed lectotype of the name *Centaurea erdneri* J. WAGNER, herbarium sheet BP 247919 – the whole sheet, a detail of one involucre and a label.

8.1 *Centaurea oxylepis*

8.2 An involucre of *Centaurea nigrescens* s. str. (a picture of a herbarized specimen; an involucre is globular or ovoid in outline on living plants).

8.3 A specimen of *C. carniolica* collected by the town of Hradec Králové, Czechia (the whole sheet, detail of an involucre, and localization written on the sheet).

8.4 An involucre of a specimen of *C. transalpina*

8.5 An involucre of *Centaurea nigra* s. l. (a picture of a herbarized specimen; an involucre is globular on living plants).

9.1 Shape of an appendage of the middle involucral bract of a hybrid between *Centaurea jacea* and *C. oxylepis*. All hybrids between *C. jacea* and other taxa are similar.

10.1 Distribution of *Centaurea elatior* (blue), *C. stenolepis* (yellow) and intermediate plants (red). Mean annual temperature is indicated by intensity of shading (the darker shading the warmer area).

10.2 Distribution of *Centaurea oxylepis* (blue), *C. phrygia* subsp. *erdneri* (yellow) and intermediate plants (red). Mean annual temperature is indicated by the intensity of shading (the darker shading the warmer area).

10.3 Results of a hybridization experiment with *Centaurea elatior* a *C. stenolepis*. On the vertical axis standardized number of achenes is displayed. The particular experimental groups are marked so that the ovule donor is the first and the pollen donor the second (“elat” stands for *C. elatior*, “sten” stands for *C. stenolepis*, “autog.” stands for autogamy).

10.4 Parts of polyacrylamide gels stained for individual isozyme systems.

10.5 Principal coordinate analysis of genetic distances (based on isozyme data) of populations of *Centaurea elatior*, *C. stenolepis* and intermediate populations. The first and second ordination axes explain 55.5% and 21.8% of variation, respectively. For comparison, result of principal coordinate analysis of morphological characters is depicted on a smaller graph.

11.4 Variation in the shape of the appendages of involucral bracts in the first filial generation of a hybrid *C. elatior* × *C. jacea*. Top – two individuals having *C. jacea* as a mother; bottom – two individuals having *C. elatior* as a mother.

12.2 Typical shapes of appendages of middle involucral bracts of individual taxa of *Centaurea* sect. *Jacea*. The shape denoted as “kříženec” (i.e. “hybrid”) can be found by all hybrids between *C. jacea* as one parent and any other taxon of the section as the second parent. In *C. phrygia* extreme shapes (concerning the length and the width of an appendage) are depicted for both subspecies; various intermediate shapes are common in populations (esp. in subsp. *erdneri*).

Tables

5.3 Characters for morphometric analysis of *Centaurea jacea* agg.

Character	Description
<i>Quantitative characters</i>	
VN	height of the unbranched (non-flowering) part of the stem (from the surface to the lowest flowering branch) (cm)
VV	height of the branched (flowering) part of the stem (from the lowest flowering branch to the terminal capitulum) (cm)
VC	total height of the stem (cm) (VV+VC)
VU	angle between the main stem and the longest branch (degrees)
VD	length of the longest branch (cm)
VL	number of leaves on the longest branch
LD	length of the lamina of the middle stem leaf (cm)
LS	width of the lamina of the leaf, including lateral teeth or lobes, if present (cm)
LVD	length of the middle leaf of the longest branch (cm)
LVS	width of the middle leaf of the longest branch (cm)
UV	height of the involucre of the terminal capitulum (cm)
US	width of the involucre of the terminal capitulum (cm)
UZ1	width of the longest branch in its middle part (not thickened) (mm)
UZ2	width of the longest branch in its thickened part right under its terminal capitulum (mm)
UZR	width difference between the thickened and the not thickened part of the longest branch (mm) UZ2-UZ1
ZD	length of the largest appendage of the middle involucre bracts of the terminal capitulum (mm)
ZS	width of the largest appendage of the middle involucre bracts of the terminal capitulum (mm)
ZL	width of translucent scarious margin of the largest appendage of the middle involucre bracts of the terminal capitulum (mm)
<i>Ratios</i>	
VVC	length of the not branched part of the stem / total stem length (VV / VC)
VDV	length of the longest branch / length of branched part of the stem (VD / VV)
VDL	average length of the internode on the longest branch (VD / VL)
LDS	length / width of the lamina of the middle stem leaf (LD / LS)
LVDS	length / width of the middle leaf of the longest branch (LVD / LVS)
UVS	height / width of the involucre of the terminal capitulum (UV / US)
UZ21	thickening of the longest branch under its terminal capitulum (UZ2 / UZ1)
ZDS	length / width of the largest appendages of the middle involucre bract of the terminal capitulum (ZD / ZS)
ZLS	portion of the translucent scarious margins on the width of the appendage of the middle involucre bracts of the terminal capitulum (2 x ZL / ZS)
<i>Binary characters</i>	
VT	shape of the side branches (0 – straight, virgate; 1 – distinctly curved upwards)
VB	branching of the side branches (0 – unbranched, bearing single capitulum or a group several sessile capitula; 1 – distinctly branched, capitula pedunculate)
OS	greyish indumentum of the middle part of the stem and the middle stem leaves (0 – absent; 1 – present)
OH	greyish indumentum of the upper part of the stem and the upper stem leaves (0 – absent; 1 – present)
LO	shape of the margin of the middle stem leaf (0 – entire or denticulate; 1 – roughly dentate or lobate)
LB	shape of the bases of the upper stem leaves (0 – cuneate; 1 – rounded or truncate or semiamplexicaul)
LI	length of the middle stem leaf compared to the respective internode (0 – the leaf shorter than the internode; 1 – the leaf longer than the internode)
UT	shape of the involucre of the terminal capitulum (0 – globose; 1 – ovoid or conical, distinctly longer than wide)
UZ	thickening of lateral branches under capitula (0 – absent or indistinct; 1 – present, distinct)
ZDO	shape of appendages of the outer involucre bracts (2 nd -3 rd row from the basis of the involucre) (0 – entire or elliptic, entire; 1 – triangular, ± regularly fimbriate)
ZNO	shape of appendages of the outermost involucre bracts (1 st row from the basis of the involucre) (0 – entire or elliptic, entire; 1 – triangular, ± regularly fimbriate)
ZB	colour of the appendage of the middle involucre bract (0 – the centre darker than the margin; 1 –

the centre lighter than the margin)

5.7 Values of the most important morphological characters from morphometric analysis of *C. jacea* agg. and some other traditionally used characters. Individuals of “typical” populations are only included. “j” stands for subsp. *jacea*; “a” stands for subsp. *angustifolia*. The columns are: character, taxon, average, standard deviation, minimum, 5% percentile, lower quartile, median, upper quartile, 95% percentile, maximum.

7.1 Characters for morphometric analysis of *Centaurea phrygia* agg.

Character	Description
<i>Quantitative characters</i>	
VN	height of the unbranched (non-flowering) part of the stem (from the surface to the lowest flowering branch) (cm)
VV	height of the branched (flowering) part of the stem (from the lowest flowering branch to the terminal capitulum) (cm)
VC	total height of the stem (cm) (VV+VC)
LD	length of the lamina of the middle stem leaf (cm)
LS	width of the lamina of the leaf, including lateral teeth or lobes, if present (cm)
UV	height of the involucre of the terminal capitulum (cm)
US	width of the involucre of the terminal capitulum (cm)
ZD	length of the longest appendage of the middle involucre bracts of the terminal capitulum (mm)
ZS	length of the longest appendage of the middle involucre bracts of the terminal capitulum (mm)
ZP	number of lateral fimbriae on one side of the longest appendage of the middle involucre bracts of the terminal capitulum (mm)
ND	length of the achene without pappus (average value of 3 achenes) (mm)
NS	width of the achene (average value of 3 achenes) (mm)
NC	length of the pappus (average value of 3 achenes; the longest bristles were measured if the pappus was irregularly developed) (mm)
<i>Ratios</i>	
VVC	height of the branched part of the stem / total height of the stem (VV / VC)
LDS	length / width of the lamina of the middle stem leaf (LD / LS)
UVS	height / width of the involucre of the terminal capitulum (UV / US)
ZDS	length / width of the longest appendage of the middle involucre bracts of the terminal capitulum
NDS	length / width of the achene (ND / NS)
<i>Binary characters</i>	
LO	leaf margin shape of the middle stem leaves (0 – entire or denticulate; 1 – distinctly lobed)
LBK	base of the upper stem leaves attenuated (0 – absent; 1 – present)
LBO	base of the upper stem leaves semiamplexicaul (0 – absent; 1 – present)
LBS	base of the upper stem leaves rounded (0 – absent; 1 – present; this character is collinear with the previous two and it was therefore omitted from all analyses to make the other two independent)
LV	continuous decrease of size of the stem leaves (0 – absent, i.e. upper leaves only slightly smaller than middle ones, distinctly larger than the leaves on lateral branches; 1 – present, i.e. upper leaves considerably smaller than middle ones, similar to the leaves on lateral branches)
UT	shape of the involucre of the terminal capitulum (0 – globular; 1 – cylindrical or ovoid, distinctly higher than wide)
UP	grouping of capitula on the end of branches (0 – absent, i.e. capitula single; 1 – present, i.e. capitula in groups of two or more)
ZH	shape of the appendages of the innermost involucre bracts of the terminal capitulum (0 – orbicular or ovate; 1 – elongate to elliptical, distinctly longer than wide)
ZHD	visibility of the appendages of the innermost involucre bracts of the terminal capitulum (0 – visible, distinctly exceeding the appendages of the middle involucre bracts from the side view on the involucre; 1 – not visible, covered by the appendages of the middle involucre bracts from the side view) (the character should not be scored on plants collected in wet conditions, since the appendages straighten up when wet)

7.2 Ploidy levels in populations of *C. phrygia* agg. The columns are: population abbreviation; the area where the population is localised [see appendix 2 (“příloha 2”) for exact localisations and geographical coordinates of the populations]; ploidy level (diploid: $2n = 2x = 22$, triploid: $2n = 3x = 33$, or tetraploid $2n = 4x = 44$) and number of studied individuals (counting / flow cytometry). Populations are ordered to the taxa on a basis of morphometric analysis.

7.5 Classificatory discriminant analysis of individuals of *C. phrygia* agg. Individuals from intermediate populations and from single population of *C. indurata* were not included. Two separate analyses were run, one including achene characters, the other not; their results are separated by a slash. The taxa are denoted by following abbreviations: e – *C. elatior*, s – *C. stenolepis*, o – *C. oxylepis*, p – *C. phrygia* s. str., c – *C. carpatica*. In the first column the taxon to which particular individual is classified is given; in the following five columns numbers of individuals (and respective percentages) classified to a particular taxon by discriminant analysis are given. The following column summarises number of correctly classified individuals for individual taxa. In the last column number of studied individuals per taxon is given.

7.6 Values of the most important morphological characters from the morphometric analysis of *C. phrygia* agg. and some other traditionally used characters. Individuals from the “typical” populations are only included. The taxa are denoted by following abbreviations: c – *C. carpatica*, e – *C. elatior*, p – *C. phrygia* s. str., o – *C. oxylepis*, s – *C. stenolepis*, i – *C. indurata*. The columns for quantitative characters (“kvantitativní znaky”) are: character, taxon, average, standard deviation, minimum, 5% percentile, lower quartile, median, upper quartile, 95% percentile, maximum. For binary characters (“binární znaky”) proportion of individuals having characters state “1” is given. For descriptions of the individual characters see table 7.1.

7.8 Values of the most important morphological characters discriminating cytotypes of *C. phrygia* s. str. “2x” stands for diploids, “4x” stands for tetraploids. The columns are: character, cytotype, average, standard deviation, minimum, 5% percentile, lower quartile, median, upper quartile, 95% percentile, maximum. For descriptions of the individual characters see table 7.1.

7.10 Classificatory discriminant analysis of cytotypes of *C. phrygia* s. str. “2x” stands for diploids, “4x” stands for tetraploids. The structure of the table is similar to the table 7.5.

11.2 Ploidy levels of progeny of a hybridization experiment with diploid *Centaurea elatior* (“Elat”) and tetraploid *C. jacea* (“Jac”). For each type of cross (first column; “autogamie” means autogamy) percentage of individuals and number of studied individuals of particular ploidy level is given (“diploidi” = diploids, “triploidi” = triploids, “tetraploidi” = tetraploids). For autogamy in *C. elatior* and both crosses within the particular species only 20 randomly selected individuals from the large progeny were studied.

14. Literatura

- AAGAARD S. M. D., SÅSTAD S. M., GREILHUBER J., MOEN A. (2005): A secondary hybrid zone between diploid *Dactylorhiza incarnata* ssp. *cruenta* and allotetraploid *D. lapponica* (Orchidaceae). – *Heredity* 94: 488–496.
- ADLER W., OSWALD K. et FISCHER R. (1994): *Exkursionsflora von Österreich*. – Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart et Wien, 1180 p.
- ARÈNES J. (1957): Les Centaurées de la sous-section *Jacea*. Systématique, chorologie et phylogénie. – *Bull. Jard. Bot. Etat* 27: 143–157.
- BAACK E. J. (2005a): To succeed globally, disperse locally: effects of local pollen and seed dispersal on tetraploid establishment. – *Heredity* 94: 538–546.
- BAACK E. J. (2005b): Ecological factors influencing tetraploid establishment in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*, Ranunculaceae): minority cytotype exclusion and barriers to triploid formation. – *Am J. Bot.* 92: 1827–1835.
- BASSIN S., KÖLLIKER R., CRETTON CH., BERTOSSA M., WIDMER F., BUNGENER P., FUHRER J. (2004): Intra-specific variability of ozone sensitivity in *Centaurea jacea* L., a potential bioindicator for elevated ozone concentrations. – *Environmental Pollution* 131 (2004): 1–12.
- BAYER R. J. et STARR J. R. (1998): Tribal phylogeny of the *Asteraceae* based on two non-coding chloroplast sequences, the *trnL* intron and *trnL/trnF* intergenic spacer. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 85: 242–256.
- BECK G. (1893): *Flora von Niederösterreich II./2*. – Wien., pp. 896–1396.
- BENKERT D., FUKAREK F., KORSCH H. [eds.] (1996): *Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Ostdeutschlands*. – Gustav Fischer Verlag, Jena et Stuttgart, 615 p.
- BERTOVÁ L. [ed.] (1984): *Flóra Slovenska. IV/1*. – Veda, Bratislava, 443 p.
- BOHN U., NEUHÄUSEL R., GOLLUB G., HETTWER C., NEUHÄUSLOVÁ Z., SCHLÜTER H., WEBER H. [eds.] (2000–2003): *Karte der natürlichen Vegetation Europas / Map of the Natural Potential Vegetation of Europe*. – Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- BORBÁS V. (1884): *Temes megye Vegetatiója (Flora Comitatus Temesiensis)*. – Temesvár.
- BORBÁS V. (1887): *Vásvármegye növényföldrajza és flórája (Geographia atque Enumeratio plantarum comitatus Castriferrei in Hungaria)*. – Szombathely.
- BORBÁS V. (1897): *Vasvármegye növénygeográfiai viszonyai*, pp. 497–536. – In: SZIKLAY J. et BOROVSZKY S. [eds.]: *Magyarország Vármegyéi és városai. Vásvármegye*. – Apollo, Budapest.
- BREMER K. (1994): *Asteraceae. Cladistics and classification*. – Timber Press, Portland, 751 p.
- BREMER K. et JANSEN R. K. (1992): A new subfamily of the *Asteraceae*. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 414–415.
- BRETAGNOLLE F. et THOMPSON J. D. (1995): Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants. – *New Phytol.* 129: 1–22.
- BRIGGS D. et WALTERS S. M. (1997): *Plant variation and evolution*. – Cambridge University Press, 512 p.

- BRITTON N. L., BROWN A. (1913): An illustrated flora of the northern United States, Canada and the British possessions. 3. Ed. 2. – Charles Scribner's Sons, New York, 637 p.
- BRUMMITT R. K. (2004): Report of the Committee for Spermatophyta: 54. – *Taxon* 53: 813–825.
- CIOCĂRLAN V. (2000): Flora ilustrată a României. – Editura Ceres, București, 1103 p.
- CZAKÓ K. (1888a): Az alsó tátrafüredi lápos vidék nyári flórája. – *Magyarosz. Kárpát.-Egyl. Évk.*, Igló [Spišská Nová Ves], 15: 132–160.
- CZAKÓ K. (1888b): Die Sommerflora des Unterschmecker Moorbodens. – *Jahrb. Ung. Karpathen-Vereines*, Igló [Spišská Nová Ves], 15: 194–224.
- ČEREPANOV S. K. (1963): Podrod 5. Jacea, pp. 440–463. – In: BOBROV E. G. et ČEREPANOV S. K. [EDS.]: *Flora SSSR*. 28. – Botanický institut B. L. Komarova Akademii Nauk SSSR, Leningrad, 653 p.
- ČELAKOVSKÝ L. (1871): Prodrómus der Flora von Böhmen. 2. – *Arch. Naturwiss. Landesdurchforsch. Böhm.*, sect. 3a, fasc. 2: 113–388.
- ČELAKOVSKÝ L. (1872): Phytographische Beiträge. III. *Centaurea austriaca* (Willd.). – *Oesterr. Bot. Z.* 22: 7–13.
- ČELAKOVSKÝ L. (1881): Prodrómus der Flora von Böhmen. IV. – *Arch. Naturwiss. Landesdurchforsch. Böhm.*, sect. 3a, fasc. 4: 693–955.
- ČELAKOVSKÝ L. (1897): Analytická květena Čech, Moravy a rakouského Slezska. Ed. 3. – Praha, 456 p.
- DESROCHERS A. M., RIESEBERG L. H. (1998): Mentor effect in wild species of *Helianthus* (Asteraceae). – *Am J. Bot.* 85: 770–775.
- DITTRICH M. (1968a): Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen. – *Bot. Jahrb. Syst.* 88: 70–162.
- DITTRICH M. (1968b): Morphopogische Untersuchungen an den Früchten des Subtribus *Cardueae-Centaureinae* (Compositae). – *Willdenowia* 5: 67–107.
- DOBEŠ CH. et VITEK E. (2000): Documented chromosome number checklist of Austrian vascular plants. – Verlag des Naturhistorischen Museums, Wien.
- DOBROČAJEVA D. N. (1946): Grupa vološok frygijskych na Ukrajině. – *Botaničnyj Žurnal*, Kyjev (*Journal botanique de l'Académie des sciences de la RSS d'Ukraine*) 3: 29–33.
- DOBROČAJEVA D. N. (1965): 90. Vološka – *Centaurea* L., pp. 707–718. – In: ONIŠČENKO L. I. [ed.]: *Vyznačnyk roslin Ukrajiny*. – Institut Botaniky, Akademiya Nauk Ukrajinsoji RSR, Kyjiv, 876 p.
- DOBROČAJEVA D. N. (1999): Vasilek (Vološka) – *Centaurea* L., pp. 355–364. – In: PROKUDIN J. N., DOBROČAJEVA D. N., ZAVERUCHA B. V., ČONIK V. I., PROTOPOPOVA V. V., KRICKAJA L. I. [eds.]: *Opredeľitel' vyc'ich rastenij Ukrainy*. – Ukrajin'skij fitosociologičeskij centr, Kiev, 545 p.
- DOMIN K. (1902): Údolím vltavským mezi Kamýkem a Zvíkovem. Nástin botanicko-geografický. – *Sborn. čes. společ. zeměvěd.* 8: 289–304.
- DOMIN K. (1936): *Plantarum czechoslovakiae enumeratio species vasculares indigenas et introductas exhibiens*. – *Preslia* 13–15: 1–305.
- DOMIN K., PODPĚRA J., POLÍVKA F. (1928): Klíč k úplné květeně republiky Československé. – R. Promberger, Olomouc, 1088 p.

- DOSTÁL J. (1948–1950): Květena ČSR a ilustrovaný klíč k určení všech cévnatých rostlin, na území Československa planě rostoucích nebo běžně pěstovaných. – Přírodovědecké nakladatelství, Praha, 2269 p.
- DOSTÁL J. (1958): Klíč k úplné květeně ČSR. 2. ed. – Nakladatelství ČSAV, Praha, 982 p.
- DOSTÁL J. (1969): Taxonomická studie o čeledích Lycopodiaceae a Asteraceae a o rodech Lycopodium a Centaurea (Studia Taxonomica I.). – Acta Univ. Palack. Olomouc, Fac. Rer. Nat., ser. 2, Biol. 31: 5–39.
- DOSTÁL J. (1973): Preliminary notes on the subtribe Centaureinae. – Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 19: 73–79.
- DOSTÁL J. (1976): 138. Centaurea L., pp. 254–301 – In: TUTIN T. G. [ed.]: Flora Europaea. 4. – Cambridge University Press, Cambridge.
- DOSTÁL J. (1982): Seznam cévnatých rostlin květeny československé. – Pražská botanická zahrada, Praha, 408 p.
- DOSTÁL J. (1989): Nová květena ČSSR. I, II. – Academia, Praha, 1548 p.
- DOSTÁL J. et ČERVENKA M. (1992): Velký klíč na určovanie vyšších rastlín I, II. – Slovenské pedagogické nakladateľstvo, Bratislava, 1567 p.
- DUBOVÍK O. N. (1990): Rod Centaurea (Asteraceae) Krymsko-Novorossijskoj provintsii i nekotorych priležasčich regionov. – Bot. Žurn. 75: 1573–1582.
- ELKINGTON T. T., MIDDLEFELL L. C. (1972): Population variation within Centaurea nigra L. in the Sheffield region. – Watsonia 9: 109–116.
- EXCOFFIER L. G. L., SCHNEIDER S. (2005) Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. – Evolutionary Bioinformatics Online 1: 47–50.
- FISCHER M. A., ADLER W. et OSWALD K. (2005): Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol. – Land Oberösterreich, Biologiezentrum der OÖ Landesmuseen, Linz, 1392 p.
- GARCIA-JACAS N., GARNATJE T., SUSANNA A., VILATERSANA R. (2002): Tribal and subtribal delimitation and phylogeny of the Cardueae (Asteraceae): a combined nuclear and chloroplast DNA analysis. – Molec. Phylogenet. Evol. 22: 51–64.
- GARCIA-JACAS N., SUSANNA A. et ILARSLAN R. (1996): Aneuploidy in the Centaureinae (Compositae): is $n = 7$ the end of the series? – Taxon 45: 39–42.
- GARCIA-JACAS N., SUSANNA A., MOZAFFARIAN V. et ILARSLAN R. (2000): The natural delimitation of Centaurea (Asteraceae: Cardueae): ITS sequence analysis of the Centaurea jacea group. – Pl. Syst. Evol. 223: 185–199.
- GARCIA-JACAS N., SUSANNA A., GARNATJE T., VILATERSANA R. (2001): Generic delimitation and phylogeny of the subtribe Centaureinae (Asteraceae): a combined nuclear and chloroplast DNA analysis. Ann. Bot. 87: 503–515.
- GARCIA-JACAS N., UYSAL T., ROMASHCHENKO K., SUÁREZ-SANTIAGO V. N., ERTUĞRUL K., SUSANNA A. (2006): Centaurea revisited: A molecular survey of the Jacea group. – Ann. Bot. 98: 741–753.
- GARDOU CH. (1972): Recherches biosystématiques sur la section Jacea Cass. et quelques sections voisines du genre Centaurea L. en France et dans les régions limitrophes. – Feddes Repert. 83: 311–472.
- GAUDIN I. (1829): Flora Helvetica. 5. – Orell, Fuessli et Sociorum, Turici [Zürich], 514 p.
- GENERSICH S. (1798): Florae Scepusiensis Elenchus. – Leutshovia [Levoča], 76 p.

- GOERTZEN L. R., CANNONE J. J., GUTELL R. R., JANSEN R. K. (2003): ITS secondary structure derived from comparative analysis: implications for sequence alignment and phylogeny of the Asteraceae. – *Molec. Phylogenet. Evol.* 29: 216–234.
- GRAU J. (1980): *Centaurea stenolepis* Kerner in Bayern. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 51: 109–116.
- GREUTER W. (2003): The Euro+Med treatment of *Cardueae* (*Compositae*) – generic concepts and required new names. – *Willdenowia* 33: 49–61.
- GREUTER W., AGHABABIAN M. et WAGENITZ G. (2005): Vaillant on *Compositae* – systematic concepts and nomenclatural impact. – *Taxon* 54: 149–174.
- GREUTER W., WAGENITZ G., AGHABABIAN M. et HELLWIG F. H. (2001): Proposal to conserve the name *Centaurea* (*Compositae*) with a conserved type. – *Taxon* 50: 1201–1205.
- GUGLER W. (1904): Zur Systematik der *Centaureengruppe* *Iacea*. – *Mitt. Bayer. Bot. Ges.* 1: 399–408.
- GUGLER W. (1907): Die *Centaureen* des Ungarischen Nationalmuseums. – *Ann. Hist.-Nat. Mus. Natl. Hung.* 6: 15–297.
- HÄFFNER E., HELLWIG F. H. (1999): Phylogeny of the tribe *Cardueae* (*Compositae*) with emphasis on the subtribe *Carduinae*: an analysis based on ITS sequence data. – *Willdenowia* 29: 27–39.
- HARDTKE H.-J., IHL A. [eds.] (2000): *Atlas der Farn- und Samenpflanzen Sachsens*. – *Sachsisches Landesamt für Umwelt und Geologie, Dresden*, 806 p.
- HARDY O. J. ET VEKEMANS X. (2001): Patterns of allozyme variation in diploid and tetraploid *Centaurea jacea* at different spatial scales. – *Evolution* 55: 943–954.
- HARDY O. J., VANDERHOEVEN S., DE LOOSE M. ET MEERTS P. (2000a): Ecological, morphological and allozymic differentiation between diploid and tetraploid knapweeds (*Centaurea jacea*) from a contact zone in the Belgian Ardennes. – *New Phytol.* 146: 291–290.
- HARDY O. J., VANDERHOEVEN S., MEERTS P ET VEKEMANS X. (2000b): Spatial autocorrelation of allozyme and quantitative markers within a natural population of *Centaurea jacea* (*Asteraceae*). – *J. Evol. Biol.* 13: 656–667.
- HARDY O. J., DE LOOSE M., VEKEMANS X. ET MEERTS P. (2001): Allozyme segregation and inter-cytotype reproductive barriers in the polyploid complex *Centaurea jacea*. – *Heredity* 87: 136–145
- HAYEK A. (1901a): *Centaurea* Arten Österreich-Ungarns. – *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl.* 70: 585–773.
- HAYEK A. (1901b): Zur nomenclatur der *Centaurea pseudophrygia* C. A. Mey. – *All. Bot. Z. Syst.* 7: 89–91 et 97–99.
- HAYEK A. (1918): Kritische Studien über den Formkreis der *Centaurea jacea* L. s. l. – *Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien* 68: 159–214.
- HEGI G. (1929): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. 6/2. – J. F. Lehmann, München, pp. 545–1386.
- HELLWIG F. H. (2004): *Centaureinae* in the Mediterranean – history of ecogeographical radiation. – *Plant Syst. Evol.* 246: 137–162.

- HIDALGO O., GARCIA-JACAS N., GARNATJE T. et SUSANNA A. (2006): Phylogeny of *Rhaponticum* (Asteraceae, Cardueae–Centaureinae) and related genera inferred from nuclear and chloroplast DNA sequence data: taxonomic and biogeographic implications. – *Ann. Bot.* 97: 705–714.
- HOLUB J. (1972a): On correct generic names of *Acrocentron* Cass. et *Acrolophus* Cass. (*Centaurea* s. l.) – *Preslia* 44: 215–218.
- HOLUB J. (1972b): New nomenclatorial combinations in *Centaureinae* (Asteraceae). – *Folia Geobot. Phytotax.* 7: 313–316.
- HOLUB J. (1973a): Some new nomenclatural combinations in *Centaureinae* (Asteraceae). – *Preslia* 45: 142–146.
- HOLUB J. (1973b): New names in *Phanerogamae* 2. – *Folia Geobot. Phytotax.* 8: 155–179.
- HOLUB J. (1974): Some new nomenclatural combinations in *Centaureinae* (Asteraceae) II. – *Preslia* 46: 225–229.
- HOLUB J. (1977): New names in *Phanerogamae* 5. – *Folia Geobot. Phytotax.* 12: 293–311.
- HRUBY J. (1931): Der Formenkreis von *Centaurea jacea* L. ssp. *angustifolia* (Schrank) Gugler in Mähren. – *Österr. Bot. Z.* 80:168–170.
- HUSBAND B. C. (2004): The role of the triploid hybrids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations. – *Biol. J. Linn. Soc.* 82: 537–546.
- HYLANDER N. (1945): Nomenklatorische und systematische Studien über nordische Gefäßpflanzen. – *Uppsala Univ. Arsskr.* 7: 1–337. [n.v.]
- JÄGER E. J. et WERNER K. (2005): Rothmaler Exkursionsflora von Deutschland. 4. Gefäßpflanzen: Kritischer Band, ed. 10. – Spektrum Akademischer Verlag, Berlin, 980 p.
- JANKA V. (1858): Bemerkungen über einige Arten der Gattung *Centaurea* aus Ungarn und Siebenbürgen. – *Flora oder allgemeine botanische Zeitung* 16 (=41): 441–445.
- JANSEN R. K. et PALMER J. D. (1987a): A chloroplast DNA inversion marks an ancient evolutionary split in the sunflower family (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 84: 5818–5822.
- JANSEN R. K. et PALMER J. D. (1987b): Chloroplast DNA from lettuce and *Barnadesia* (Asteraceae): structure, gene localization, and characterization of a large inversion. – *Curr. Genet.* 11: 553–564.
- JENSEN U., SOMMER S. ET STEINERT I. (1987): Isozymenanalysen von *Centaurea* sect. *Jacea*-Populationen Mitteleuropas. – *Bot. Jahrb. Syst.* 108: 239–250.
- JØRGENSEN P. M. (2001): Om svartknoppurts historie i norsk flora. – *Blyttia* 59: 99–100.
- KERNER A. (1872): Die Vegetations-Verhältnisse des mittleren und östlichen Ungarns und angrenzenden Siebenbürgens. XLIX. – *Oesterr. Bot. Z.* 22: 44–53.
- KIM K.-J., CHOI K.-S., JANSEN R. K. (2005): Two chloroplast DNA inversions originated simultaneously during the early evolution of the sunflower family (Asteraceae). – *Mol. Biol. Evol.* 22: 1783–1792.
- KIM K.-J. et JANSEN R. K. (1995): *ndhF* sequence evolution and the major clades in sunflower family. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 10379–10383.

- KIM K.–J., JANSEN R. K., WALLACE R. S., MICHAELS H. J. PALMER J. D. (1992): Phylogenetic implications of *rbcL* sequence variation in the Asteraceae. – *Ann. Missouri Bot. Gard.* 79: 428–445.
- KLIMENT J. (1999): Komentovaný prehľad vyšších rastlín flóry Slovenska, uvádzaných v literatúre ako endemické taxóny. 1., 2. – *Bull. Slov. Bot. Spol.*, Bratislava, 21, Supplement 4: 1–434.
- KOCH W. J. D. (1843): *Taschenbuch der Deutschen und Schweizeren Flora.* – Gebhardt et Reisland, Leipzig, 604 p.
- KOCH W. J. D. (1844): *Synopsis Florae Germanicae et Helveticae*, 2 ed., Vol. 2. – Gebhardt et Reisland, Lipsia [Leipzig], 604 p.
- KOUTECKÝ P. (2003): Taxonomická studie skupiny *Centaurea phrygia* agg. v České republice. – Ms., 90 p. + 43 p. appendix + 1 disketa. [Dipl. pr., depon in: Společná knihovna biologických ústavů AV ČR a Biologické fakulty, České Budějovice]
- KRAHULCOVÁ A. (1998): Karyologie cévnatých rostlin při aplikaci metod klasického barvení chromozómů. – *Skriptum PřF UK*, Praha, 25 p.
- KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J jun., KAPLAN Z., KIRSCHER J. et ŠTĚPÁNEK J. [eds.] (2002): *Klíč ke květeně České republiky.* – Academia, Praha, 928 p.
- LANGE D. (1996): *Centaurea L.* 1753, pp. 272–296. – In: SEBALD O., SEYBOLD S., PHILIPPI G. et WÖRZ A.: *Die Farn- und Blütenpflanzen Baden-Württembergs.* Band 6. – Eugen Ulmer Verlag, Hannover.
- LAVRENKO A. N., SERDITOV N. P., ULLE Z. G. (1990): Číslo chromosom nekotorych vidov cvetkovych rastenij evropejskogo severo-vostoka SSSR. – *Bot. Žurn.* 75: 1319–1321.
- LEACH C., MAO O. (2005): Outbreeding mechanisms in flowering plants. – *J. Cramer*, Stuttgart, 147 p.
- LEPŠ J. et ŠMILAUER P. (2003): *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO.* – Cambridge University Press, 269 p.
- LI B. H., XU X. M., RIDOUT M. S. (2004): Modelling the establishment and spread of autotetraploid plants in a spatially heterogeneous environment. – *J. Evol. Biol.* 17: 562–573.
- LINNAEUS C. (1753): *Species plantarum.* 2.– Holmia [Stockholm], pp. 561.–1200.
- LÖVE A, LÖVE D. (1961): Chromosome numbers of Central and Northwest European plant species. – *Opera Botanica* 5: 1–581.
- MÁJOVSKÝ J. et MURÍN A. [eds.] (1987): *Karyotaxonomický prehľad flóry Slovenska.* – Veda, Bratislava, 436 p.
- MARHOLD K. et SUDA J. (2002): *Statistické zpracování mnohorozměrných dat v taxonomii (fenetické metody).* – *Skriptum PřF UK*, Praha, 159 p.
- MARSDEN-JONES E. M., TURRILL W. B. (1954): *British knapweeds. A study in synthetic taxonomy.* – Ray Society, London, 201 p.
- MARTINS L. et HELLWIG F. H. (2005a): Phylogenetic relationships of the enigmatic species *Serratula chinensis* and *Serratula forrestii* (Asteraceae – Cardueae). – *Pl. Syst. Evol.* 255: 215–224.
- MARTINS L. et HELLWIG F. H. (2005b): Systematic position of the genera *Serratula* and *Klasea* within *Centaureinae* (Cardueae, Asteraceae) inferred from ETS and IST sequence data and new combinations in *Klasea*. – *Taxon* 54: 632–638.
- MARTONFIOVÁ L. (2006): Possible pathways of the gene flow in *Taraxacum* sect. *Ruderalia*. – *Folia Geobotanica* 41: 183–201.

- MATZK F., MEISTER A., SCHUBERT I. (2000): An efficient screen for reproductive pathways using mature seeds of monocots and dicots. – *Plant J.* 21: 97–108.
- MCNEILL J., BARRIE F. R., BURDET H. M., DEMOULIN V., HAWKSWORTH D. L., MARHOLD K., NICOLSON D. H., PRADO J., SILVA P. C., SKOG J. E., WIERSEMA J. H. et TURLAND N. J. [eds.] (2000): International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code) adopted by the Seventeenth International Botanical Congress Vienna, Austria, July 2005. – A.R. Gantner Verlag, Ruggell, 568 p. [Regnum Veg. 146].
- MEUSEL H. et JÄGER E. J. (1992): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Band 3. – Gustav Fischer Verlag.
- MEYER C. A. (1848): Ein Paar Worte über *Centaurea phrygia* Linn. – *Bull. Phys.-Math. Acad. Petersb.* 6: 132–134.
- MOSSBERG B. et STENBERG L. (2003): Den nya nordiska floran. – Wahlström & Widstrand, Stockholm, 928 p.
- MÜLLNER M. F. (1888): Neu Pflanze für Niederösterreich. 2. *Centaurea Gaudinii*. – *Verh. K. K. Zool. Bot. Ges. Wien* 38: 30.
- NEI M. (1987): Molecular evolutionary genetics. – Columbia University Press, New York.
- NEILREICH A. (1846): Flora von Wien. – Fr. Beck's Universitäts-Buchhandlung, Wien. 706 p.
- NEILREICH A. (1859): Flora von Nieder-Oesterreich. – Carl Gerold's Sohn, Wien, 1010 p.
- NINOVA D. I. (1978): Sravnitelno-anatomicheskoe issledovanie Vasilkov Bolgarii. 3. Ekologija, taksonomija, filogenija. – *Bot. Zhurn.* 63: 557–663.
- OBERDORFER E. (1994): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. 7. Auflage. – Eugen Ulmer, Stuttgart, 1050 p.
- OCHSMANN J. (1998): *Centaurea* L., pp. 133–136. – In: WISSKIRCHEN R., HAEUPLER H. ET ALBERS F. [eds.] (1998): Standardliste Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands: mit Chromosomenatlas von Focke Albers. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 765 p.
- OCKENDON D. J., WALTERS S. M. ET WHIFFEN T. P. (1969): Variation within *Centaurea nigra* L. – *Proc. Bot. Soc. Brit. Isl.* 7: 549–552.
- OTTO F. (1990): DAPI staining of fixed cells for high-resolution flow cytometry of nuclear DNA., pp. 105–110. – In: CRISSMAN H. A. et DARZYNKIEWICZ Z. [eds.]: *Methods in Cell Biology*. – Academic Press, New York.
- PAN G., ZHOU Y., FOWKE L. C. et WANG H. (2004): An efficient method for flow cytometric analysis of pollen and detection of 2n nuclei in *Brassica napus* pollen. – *Pl. Cell Rep.* 23: 196–202.
- PANERO J. L. et FUNK V. A. (2002): Toward a phylogenetic subfamilial classification for the *Compositae* (*Asteraceae*). – *Proc. Biol. Soc. Washington* 115: 909–922.
- PECKERT T., CHRTEK J. jun. (2006): Mating interactions between coexisting diploid, triploid and tetraploid cytotypes of *Hieracium echioides* (*Asteraceae*). – *Folia Geobot.* 41: 323–334.
- PETIT CH., BRETAGNOLLE F. et FELBER F. (1999): Evolutionary consequences of diploid–polyploid hybrid zones in wild species. – *Trends Ecol. Evol.* 14: 306–311.

- PETIT D. P. (1997): Generic interrelationships of the Cardueae (Compositae): a cladistic analysis of morphological data. – *Pl. Syst. Evol.* 207: 173–203.
- PETIT D. P., MATHEZ J., QAID A (2001): Phylogeny of the Cardueae (Asteraceae) based on analysis of morphological and palynological characters. – *Bocconea* 13: 41–53.
- PICHOT C. et EL MAËTAOUI M. (2000): Unreduced diploid nuclei in *Cupressus dupreziana* A. Camus pollen. – *Theor. Appl. Genet.* 101: 574–579.
- PIGNATTI S. (1982): Flora d'Italia. 3. – Edagricole, Bologna, 780 p.
- POLDINI L. (1977): *Centaurea forojuliensis*, della sect. *Jacea* D.C. s.str., nuova entità dal Friuli. – *Giorn. Bot. Ital.* 111: 63–70.
- PORCIUS F. (1878): Enumeratio plantarum phanogamicarum districtus quondam Nászódiensis. – *Magyar Növénytani Lapok* 2, suppl.: 1–64.
- PORCIUS F. (1885): Additamenta et corrigenda ad Enumerationem plantarum phanerogamicarum districtus quondam Naszódiensis. – *Magyar Növényt. Lapok* 9: 125–133.
- PORRAS R., MUNOZ J. M. (1999): Breeding system in the cleistogamous species *Centaurea melitensis* (Asteraceae). – *Can. J. Bot.* 77: 1632–1640.
- PORRAS R., MUNOZ J. M. (2000a): Cleistogamy in *Centaurea melitensis* (Asteraceae): capitulum variability and spatio-temporal development patterns. – *Plant Syst. Evol.* 223: 251–262.
- PORRAS R., MUNOZ J. M. (2000b): Cleistogamy in *Centaurea melitensis* L. (Asteraceae): Reproductive morphological characters, analysis, and ontogeny. – *Int. J. Plant Sci.* 161: 757–769.
- PRODAN I. (1930): *Centauree*le Românici. – Institutul de Arte Grafice Ardealul, Cluj, 255 p. + 53 tab. + 3 map.
- PRODAN I., NYÁRÁDY E. I. (1964): *Centaurea* L., pp. 758–951. – In: SAVULESCU T. [ed.]: *Flora Reipublicae Socialisticae Romania.* 9. – Editio Academiae Reipublicae Socialisticae Romania, București.
- PULKINA S. V. (1988): Číslo chromosom nekotorych vidov cemejstva Asteraceae. – *Bot. Žurn.* 73: 607–608.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2003): R: a language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.r-project.org/>
- RAMSEY J. (2007): Unreduced gametes and neopolyploids in natural populations of *Achillea borealis* (Asteraceae). – *Heredity* 98: 143–150.
- RAMSEY J. et SCHEMSKE D. W. (1998): Pathways, mechanisms and rates of polyploid formation in flowering plants. – *Annual Rev. Ecol. Syst.* 29: 467–501.
- RAUSCH J. H., MORGAN M. T. (2005): The effect of self-fertilization, inbreeding depression, and population size on autopolyploid establishment. – *Evolution* 59: 1867–1875.
- REICHENBACH H. G. L. (1826): *Iconographia botanica seu Plantae criticae.* 4. – Leipzig.
- REICHENBACH H. G. L. (1832a): *Flora Germanica Excursoria.* – Lipsia [Leipzig], 434 p.
- REICHENBACH H. G. L. (1832b): *Iconographia botanica seu Plantae criticae.* 10. – Lipsia [Leipzig], 42 p. + 100 icon.
- REICHENBACH H. G. (1853): *Icones florum Germanicae et Helveticae.* 15. – Lipsia [Leipzig], 106 p. + 159 icon.

- RICHARDS A. J. (1997): Plant breeding systems. Ed. 2. – Chapman & Hall, London, 529 p.
- RIESEBERG L. H., DESROCHERS A. M., YOUN S. J. (1995): Interspecific pollen competition as a reproductive barrier between sympatric species of *Helianthus* (Asteraceae). – *Am J. Bot.* 82: 515–519.
- ROTHMALER W. (1994): Exkursionsflora von Deutschland. 4. Kritischer Band. 8. Auflage. – Gustav Fischer Verlag, Jena et Stuttgart, 811 p.
- RUPRECHT F. J. (1845): In historiam stirpium florum Petropolitanae diatribae. – Beiträge zur Pflanzenkunde des Russischen Reiches, vol. 4.
- SAARISALO-TAUBERT A. (1966): A study of hybridization in *Centaurea*, section *Jacea*, in Eastern Fennoscandia. – *Ann. Bot. Fenn.* 3: 86–95.
- SCHÖNFELDER P., BRESINSKY A. (1990): Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen Bayerns. – Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, 752 p.
- SCHUWERK H., SCHUWERK R. et PRAGER L. (1990): *Centaurea stenolepis* A. Kerner in Bayern. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* 61: 229–234.
- SEMERENKO L. B. (1989): Čísla chromosom nekotorych predstavitelej cemejstv Asteraceae, Fabaceae, Orchidaceae, Poaceae flory Berezinskogo zapovednika (BSSR). – *Bot. Žurn.* 74: 1671–1673.
- SIMONKAI L. (1886): Erdély edényes flórájának helyesbitett foglalata. Enumeratio Florae Transsilvanicae vesiculosae critica. – Budapest, 678 p.
- SKALICKÝ V. (1988): Regionálně fytogeografické členění, pp. 103–121. – In: HEJNÝ S. et SLAVÍK B. [eds.]: Květena ČSR. 1. – Academia, Praha.
- SLAVÍK B. (1978): Výročí 1978. Dr. Med. Samuel Genersich. – *Preslia* 50: 171. [tato krátká biogeografická poznámka není podepsána, ale autorem byl pravděpodobně B. Slavík (J. Štěpánek in verb.)]
- SLAVÍK B. et ŠTĚPÁNKOVÁ J. [eds.] (2004): Květena České republiky. 7. – Academia, Praha, 767 p.
- SLAVÍKOVÁ Z. (2002): Morfologie rostlin. – Skriptum PřF UK, Praha, 218 p.
- SOJÁK J. (1972): Nomenklatorické poznámky (*Phanerogamae*). – *Čas. Nár. Mus., Odd. Přír.*, Praha, 140: 127–134.
- VAN SOEST J. L. (1947): *Centaurea* sectie *Jacea* ne het voorkomen in Nederland. – *Ned. Kruidk. Arch.* 54: 68–106.
- SOLTIS D. E., SOLTIS P. S. (1993): Molecular data an the dynamic nature of polyploidy. – *Crit. Rev. Plant Sci.* 12: 243–273.
- SOLTIS D. E., SOLTIS P. S. (1999): Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. – *Trends Ecol. Evol.* 14: 348–352.
- SOÓ R. (1970): A magyar flóra és vegetáció rendszertani-növényföldrajzi kézikönyve. 4. – Akadémiai Kaidó, Budapest, 614 p.
- STASZKIEWICZ J. (1992): Morphological analysis of the populations of *Centaurea jacea*, *C. oxylepis* and *C. ×fleischeri* (Asteraceae) in the Polish West Carpathians. – *Fragm. Florist. Geobot.* 37: 477–486.
- STAFLEU F. A. et COWAN R. S. (1988): Taxonomic literature. A selective guide to botanical publications and collections with dates, commentaries and types, ed. 2. vol. 7 – Bohn, Scheltema and Holkema, Utrchet. [Regnum vegetabile 116]
- STATSOFT (2001): STATISTICA (data analysis software system), version 6. – StatSoft Inc., <http://www.statsoft.com/>

- STEFFAN-DEWENTER I., MÜNZENBERG U., TSCHARNTKE T. (2001): Pollination, seed set and seed predation on a landscape scale. – Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci. 268: 1685–1690.
- SUSANNA A., GARCIA-JACAS N., HIDALGO O., VILATERSANA R., GARNATJE T. (2006): The Cardueae (Compositae) revisited: insights from ITS, *trnL-trnF*, and *matK* nuclear and chloroplast DNA analysis. – Ann. Missouri Bot. Gard. 93: 150–171.
- SUSANNA A., GARCIA-JACAS N., SOLTIS D. E. et SOLTIS P. S. (1995): Phylogenetic relationships in tribe Cardueae (Asteraceae) based on ITS sequences. – Amer. J. Bot. 82: 1056–1068.
- ŠTECH M. (2006): Was sind *Melampyrum subalpinum*, *M. angustissimum* und *M. bohemicum*? – Neilreichia 4: 221–234.
- ŠTĚPÁNEK J. (1997): *Knautia* L. – chrastavec, pp. 543–554. – In: SLAVÍK B. [ed.]: Květena České republiky. 5. – Academia, Praha.
- ŠTĚPÁNEK J. (2002): *Centaurea* L. – chrpa, pp. 673–676. – In: KUBÁT K., HROUDA L., CHRTEK J jun., KAPLAN Z., KIRSCHER J. et ŠTĚPÁNEK J. [eds.]: Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.
- ŠTĚPÁNEK J. (2004): Tribus *Cardueae* Cass., p. 356 – In: SLAVÍK B. et ŠTĚPÁNKOVÁ J. [eds.]: Květena České republiky. 7. – Academia, Praha.
- ŠTĚPÁNEK J. et KOUTECKÝ P. (2004): *Centaurea* L. – chrpina, chrpa, pp. 426–448 – In: SLAVÍK B. et ŠTĚPÁNKOVÁ J. [eds.]: Květena České republiky. 7. – Academia, Praha.
- TER BRAAK C. J. F. et ŠMILAUER P. (2002): CANOCO reference manual and CanoDraw or Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). – Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- THUILLIER J. L. (1799): Flora des Environs de Paris. Ed. 2. – Paris, 550 p.
- YAMAUCHI A., HOSOKAWA A., NAGATA H., SHIMODA M. (2004): Triploid bridge and role of parthenogenesis in the evolution of autopolyploidy. – Amer. Naturalist 164: 101–112.
- VANDERHOEVEN S., HARDY O. J., VEKEMANS X., LEFÈBVRE C., DE LOOSE M., LAMBINON J. ET MEERTS P. (2002): A morphometric study of populations of the *Centaurea jacea* complex (Asteraceae) in Belgium. – Pl. Biol. 4: 403–412.
- VALLEJOS C. E. (1983): Enzyme activity staining, pp. 469–516. – In: TANKSLEY S. D. et ORTON T. J. [eds.]: Isozymes in plant genetics and breeding, Part A. – Elsevier, Amsterdam.
- VILATERSANA R., GARNATJE T., SUSANNA A., GARCIA-JACAS N. (2005): Taxonomic problems in *Carthamnus* (Asteraceae): RAPD markers and sectional classification. – Bot. J. Linn. Soc. 147: 375–383.
- VILATERSANA R., SUSANNA A., GARCIA-JACAS N., GARNATJE T. (2000): Generic delimitation and phylogeny of the *Carduncellus-Carthamnus* complex (Asteraceae) based on ITS sequences. – Pl. Syst. Evol. 221: 89–105.
- VILATERSANA R., VILLODRE J. M., SUSANNA A., GARCIA-JACAS N. et GARNATJE T. (2001): Pollen studies in subtribe Centaureinae (Asteraceae): The *Carthamus* complex and the genus *Aegialophila* analyzed with electron microscopy. – Pl. Biol. 3: 607–615
- VILLODRE J. M. et GARCIA-JACAS N. (2000): Pollen studies in subtribe Centaureinae (Asteraceae): the *Jacea* group analysed with electron microscopy. – Bot. J. Linn. Soc. 133: 473–484.

- WAGENITZ G. (1955): Pollenmorphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea* L. s. l. – *Flora* 142: 213–279.
- WAGENITZ G. (1974): Parallele Evolution von Merkmalen in der Gattung *Centaurea*. – *Phyton* 16: 301–312.
- WAGENITZ G. (1975): *Centaurea*, pp. 465–585. – In: DAVIS P. H. [ed.]: *Flora of Turkey*. 5. – University Press, Edinburgh.
- WAGENITZ G. (1987): *Hegi Illustrierte Flora von Mitteleuropa*. Vol. 6/4. – Verlag Paul Parey, Berlin and Hamburg, pp. 580–1483.
- WAGENITZ G. et HELLWIG F. H. (1996): Evolution of characters and phylogeny of the *Centaureinae*, pp. 491–510. – In: HIND D. N. J. et BEENTJE H. G. [eds.]: *Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994*. – Royal Botanical Gardens, Kew.
- WAGENITZ G. et HELLWIG F. H. (2000): The genus *Psephellus* Cass. (Compositae, Cardueae) revisited with a broadened concept. – *Willdenowia* 30: 29–44.
- WAGNER J. (1910): A magyarországi *Centaureák* ismertetése. (*Centaureae Hungariae*). – *Math. Természettud. Közlem.* 30, suppl.: 271–451 (1–183).
- WAGNER J. (1939): Bemerkungen über *Centaureen*. – *Acta Univ. Szeged., Sect. Sci. Nat., Pars. Bot.* 5: 73–110.
- WAGNER J. (1944): A *Centaurea*-hybridek variálása. Die Variabilität der *Centaurea*-Hybriden. – *Borbásia Nova* 19: 1–35.
- WENDEL N. F. et WEEDEN J. F. (1989): Visualization and Interpretation of Plant Isozymes, pp. 5–45. – In SOLTIS D. E. et SOLTIS P. S. [eds.]: *Isozymes in Plant Biology*. – Dioscorides Press, Portland.
- WENDELBO P. (1957): Arter og hybrider av *Centaurea* underslaekt *Jacea* i Norge. – *Aarbok. Univ. Bergen, Mat.-Naturvitensk. Ser.* 5: 1–30.
- WILLDENOW C. L. (1803): *Species plantarum*. 3/3. – Berlin., pp. 1477–2409.
- WIMMER F., GRABOWSKI H. (1829): *Flora Silesiae*. Vol 2/2. – Wrocław.
- YAMAUCHI A., HOSOKAWA A., NAGATA H., SHIMODA M. (2004): Triploid bridge and role of parthenogenesis in evolution of autopolyploidy. – *Am. Natur.* 164: 101–112.
- YEH F. C., YANG R.-C., BOYLE T. B. J., YE Z.-H. et MAO J. X. (1997): POPGENE, the user-friendly shareware for population genetic analysis. – *Molecular Biology and Biotechnology Centre, University of Alberta, Canada*.
- ZAJĄC A. et ZAJĄC M. [eds.] (2001): *Atlas rozmieszczenia roślin naczyniowych w Polsce*. – Instytut Botaniki Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków, 714 p.

Přílohy

- 1) Lokalizace studovaných populací *Centaurea jacea* agg.
- 2) Lokalizace studovaných populací *Centaurea phrygia* agg.
- 3) Seznam revidovaných herbářových položek *Centaurea* sect. *Jacea* z Česka a Slovenska

V tištěné verzi práce jsou uvedeny pouze rozdíly oproti předcházející diplomové práci (přeurčení některých položek, nové položky, atd.), v elektronické verzi jako příloha 3e jsou uvedeny všechny položky

- 4) Publikace části výsledků disertační práce v časopise s IF:

Koutecký P. (2007): Morphological and ploidy level variation of *Centaurea phrygia* agg. in the Czech Republic, Slovakia and Ukraine. – *Folia Geobotanica* 42: 77–102

- 5) Data pro morfometrickou analýzu – pouze elektronická verze.

Morfometrická data pro *C. jacea* agg. a *C. phrygia* agg. jsou v tabulce pro MS Excel verze 2003 jako příloha 5e1, pro každou skupinu na samostatném listu a jeden list s vysvětlivkami. Tatož data jsou také v neformátovaných textových souborech s tabelátorem jako oddělovačem sloupců – příloha 5e2 (*C. jacea* agg.), příloha 5e3 (*C. phrygia* agg.) a příloha 5e4 (vysvětlivky).

Příloha 1

Lokalizace studovaných populací *Centaurea jacea* agg.

Uvedena vždy zkratka populace a lokalita. Fytogeografické okresy odpovídají pro Česko fytogeografickému členění v Květeně ČR (Skalický 1988), pro Slovensko fytogeografickému členění publikovanému ve Flóre Slovenska IV/1 (BERTOVÁ 1984). Populace jsou řazeny abecedně podle zkratk, které se objevují ve výsledcích morfometrických analýz.

Zkratka	Země; fyt. okres/oblast – obec: lokalita; nadm. výška; souřadnice (WGS84)
bes	Česko; 69a. Železnohorské podhůří – Běstvina: xerothermní opuková stráň, asi 0,5 km SSZ od kostela v obci; 350 m n. m.; +49,8380; +015,5978
bol-j	Česko; 3. Podkrušnohorská pánev (u hranice s 25a. Krušnohorské podhůří vlastní) – Jirkov, osada Jindřišská: louka v zatáčce silnice asi 0.9 km JV od kaple v obci, vedle bývalého rybníčku; 450 m n.m.; +50,5131; +013,4286
brez	Česko; 37l. Českokrumlovské Předšumaví – Boršov nad Vltavou: okraj polní cesty J od osady Březí, asi 1,4 km JJV od kostela v obci; 450 m n. m.; +48,9106; +014,4248
buj	Slovensko; 3. Slovenský kras – Hačava: Zádielská planina, stepní trávníky v okolí rozcestí modré a zelené turistické značky Z od Bujačího vrchu (835 m), asi 1 km ZJZ od kostela v obci; 820 m n. m.; +48,6653; +020,8211
bur	Slovensko; 1. Burda – Kamenica nad Hronom: suché louky a okraje křovin u červené turistické značky asi 1 km Z od kostela v obci; 250 m n. m.
ceb	Česko; 38. Českobudějovická pánev – České Budějovice: travnatá plocha na J okraji bývalého vojenského cvičiště na SZ okraji města; 390 m n. m.; +48,9895; +014,4421
ckr	Česko; 37l. Českokrumlovské Předšumaví – Český Krumlov: Vyšenské kopce, trávníky a křoviny na vápencovém vrchu S od nádraží; 570 m; +48,8250; +014,3164
dce	Česko; 67. Českomoravská vrchovina – Dolní Cerekev: mez u polní cesty na vrchu Botlusy (590,9), asi 2,4 km Z od kostela v obci; 570 m n. m.; +49,3448; +015,4248
der	Slovensko; 6. Podunajská nížina – Velké Kosihy: příkop u polní cesty na Z okraji slaniska Dérhídja (PR Mostová), asi 1,5 km VSV od kaple v obci; 110 m n. m.; +47,7704; +017,8972
dov	Česko; 89. Novohradské hory – Dobrá Voda: louky asi 0,5 km SZ od kostela v obci; 650m n. m.; +49,3460; +015,0107
dro	Česko; 37f. Strakonické vápence – Drouzetice: suchá stráň mezi okrajem pole a lesem na J svahu vrchu Tisovník, asi 0,4 km SSZ od středu obce; 470 m n. m.; +49,2927; +013,8953
hol	Česko; 39. Třeboňská pánev – Stará Hlína: okraj silničky S od osady Holičky, asi 2 km J od obce; 430 m n. m.; +49,0125; +014,8336
hus	Česko; 37h. Prachatické Předšumaví – Husinec: louka na pravém břehu řeky Blanice, asi 0,8 km J od kostela v obci; 510 m n. m.; +49,0472; +013,9847
kas	Slovensko; 6. Podunajská nížina – Kamenín: V okraj Kamenínského slaniska, asi 1 km JJV od kostela v obci; 113 m n. m.; +47,8792; +018,6495
kol	Slovensko; 31. Bukovské vrchy – Kolbasov: louka u Z hranice PR Ulička, asi 2,1 km SZ od kostela v obci; 330 m n. m.; +49,0189; +022,3606
kom	Česko; 67. Českomoravská vrchovina – Horní Myslová: louka u potoka Z od osady Kopejtkův Mlýn, asi 0,7 km SZ od obce; 500 m n. m.; +49,1700; +015,4153
krip	Slovensko; 3. Slovenský kras – Hačava: sedlo Krížna Poľana, asi 1,1 km SSV od kostela v obci; 860 m n. m.; +48,6767; +020,8398
kur	Slovensko; 2. Ipel'sko-rimavská brázda, Cerová vrchovina – Dúžava: suchá stráňka při okraji lesa, asi 2 km JJV od kostela v obci; 250 m n. m.; +48,3342; +019,9986

Zkratka	Země; fyl. okres/oblast – obec: lokalita; nadm. výška; souřadnice (WGS84)
lib	Česko; 11b. Poděbradské Polabí – Libice nad Cidlinou: podél cesty s červenou turistickou značkou na V okraji NPR Libický luh, asi 1 km JJZ od nádraží v obci; 190 m n. m.; +50,1192; +015,1784
mez	Česko; 37p. Novohradské podhůří – Mezilesí: svah nad polní cestou asi 0,4 km V od kapličky v obci; 545 m n. m.; +48,8101; +014,6500
nسد	Slovensko; 31. Bukovské vrchy – Nová Sedlica: louky na Z svahu vrchu Rozdiel (654,5), asi 2 km JV od středu obce; 500 m n. m.; +49,0307; +022,5301
plav	Česko; 37p. Novohradské podhůří – Plav: opuštěný travnatý sad na SV okraji obce; 420 m n. m.; +48,9849; +014,8449
poh	Česko; 18a. Dyjsko-svratecký úval – Břeclav, Pohansko: hrúd za plotem obory mezi Lánskými loukami a Pohanskem, asi 4,9 km JJV od nádraží; 155 m n. m.; +48,7134; +016,9075
rich	Slovensko; 14e. Štiavnické vrchy – Richnava: Richnavské jazerá, u turistické značky S od nich; 740 m n. m.; +48,4294; +018,8498
sol	Slovensko; 8. Východoslovenská nížina – Solňička: zbytky luk na okraji polí u vyústění cesty z obce na protipovodňovou hráz Latorice, asi 2,6 km S-SSV od kostela v obci; 100 m n. m.; +48,5008; +021,9661
syb	Ukrajina; Čivčinské hory – Zelene, osada Šybene: louka na S okraji obce; 840 m n. m.; +47,9967; +024,7181
tvr	Slovensko; 6. Podunajská nížina – Tvrdošovce: slanisko na okraji zatopené těžební jámy na S okraji Z části obce, asi 800 m VSV od nádraží; 116 m n. m.; +48,0959; +018,0514
vin	Ukrajina; Zakarpatskaja oblast – Vynogradiv: okraj cesty, asi 3,5 km V od města, J od vrchu Čorna hora, u stejnojmenné železniční zastávky; 140 m n. m.; +48,1356; +023,0817
vro	Česko; 75. Jesenické podhůří – Roudno: nekosená suchá louka na výchozu tufitů, nad malým lomem na V svahu vrchu Velký Roudný (780,1), asi 1,3 km VJV od obce; 630 m n. m.; +49,8900; +017,5311
zlch	Česko; 65. Kutnohorská pahorkatina – Žlebské Chvalovice: suché louky asi 1 km J od obce; 340 m n. m.; +49,8864; +015,5635

Příloha 2

Lokalizace studovaných populací *Centaurea phrygia* agg.

Uvedena vždy zkratka populace a lokalita. Fytogeografické okresy odpovídají pro Česko fytogeografickému členění v Květeně ČR (Skalický 1988), pro Slovensko fytogeografickému členění publikovanému ve Flóre Slovenska IV/1 (BERTOVÁ 1984), pro ostatní země jsou uvedeny výraznější geografické celky. Populace jsou řazeny abecedně podle zkratk, které se objevují ve výsledcích morfometrických analýz.

Zkratka	Země; fyt. okres/oblast – obec: lokalita; nadm. výška; souřadnice (WGS84)
babl	Česko; 45a. Lovečkovické středohoří – Čereniště: pastvina při J hranici PP Babinské louky, asi 1,4 km J od osady; 590 m n. m.; +50,5939 +014,1222
babu	Česko; 56e. Červenokostecké Podkrkonoší – Žernov: v sadu v zatáčce silničky na svahu Babiččina údolí, asi 1,4 km ZJZ od kaple v obci; 300 m n. m.; +50,4269 +016,0392
best	Česko; 65. Kutnohorská pahorkatina – Běstvina: opuková stráň asi 1 km SSZ od kostela v obci, nad silnicí do Třemošnice; 340 m n. m.; +49,8436 +015,5931
bol	Česko; 3. Podkrušnohorská pánev (u hranice s 25a. Krušnohorské podhůří vlastní) – Boleboř, osada Jindřišská J od obce: mokrá louka nad silnicí asi 1 km JV od kaple v osadě, pod rybníčkem; 450 m n. m.; +50,5128 +013,4286
bor	Slovensko; 3. Slovenský kras – Bôrka: suché louky na Bôrčianske planině, asi 1,8 km SV od kostela v obci; 850 m n. m.; +48,6456 +020,7792
brt	Slovensko; 22. Nízke Tatry – Liptovský Hrádok: louky v dolině Brtkovica, asi 3,5 km JJZ od nádraží v Lipt. Hrádku; 1000 m n. m.; +49,0050 +019,7125
burk	Ukrajina; Ivano-Frankivskaja oblast, Čivčinske hory – Burkut (JJV od města Verchovyna): louky na S okraji obce, 920 m n. m.; +47,9469 +024,6917
buk	Slovensko; 31. Bukovské vrchy – Ruský Potok: sedlo Príslopec mezi vrchy Malý Bukovec (929,8) a Velký Bukovec (1011,9), asi 2,2 km S od kostela v obci; 670 m n. m.; +49,0481 +022,4167
cas	Česko; 60. Orlické opuky – Častolovice: opuková stráň na JV svahu vrchu Za Humny proti osadě Strýc, asi 0,9 km SZ od nádraží; 300 m n. m.; +50,1347 +016,1653
cerm	Česko; 56c. Trutnovské Podkrkonoší – Čermná: louka na V straně údolíčka na S okraji obce proti kravínu; 460 m n. m.; +50,5672 +015,7678
cerv	Česko; 74a. Vidnavsko-osoblažská pahorkatina – Černá Voda: stráň u Černého potoka u osady Rokliny, asi 1,4 km SV od kostela v obci; 300 m n. m.; +50,3214 +017,1686
cic	Slovensko; 13. Strážovské a Súľovské vrchy – Čičmany: louky asi 2 km JZ od kostela v obci; 700 m n. m.; +48,9456 +018,4931
cra	Rumunsko; Munți Rodnei – Valea Vinului: louky na hřebeni Crăciunel, asi 3–3,5 km SV od obce; cca 1500–1800 m; cca +47,51 +024,85 [legit: János Wagner, 08.1913; „In pratis montanis montis Craciunel“; herbářové položky BP 183166, 277103, 277097, 484770, 665470–665485]
czle	Česko; 88d. Boubínsko-stožecká hornatina – Stožec: louky „V Podkově“ asi 4 km J od středu bývalé obce České Žleby; 890 m n. m.; +48,8433 +013,7708
deb	Česko; 56d. Království – Debrné: zarůstající louka u potoka na S okraji obce; 380 m n. m.; +50,4986 +015,7250
dem	Slovensko; 22. Nízke Tatry – Demänová: louky Repiská v Demänovské dolině, asi 8 km J od obce; 900 m n. m.; +48,983 +019,583

Zkratka	Země; fyl. okres/oblast – obec: lokalita; nadm. výška; souřadnice (WGS84)
dlom	Česko; 99a. Radhošťské Beskydy – Dolní Lomná: louka na pravém břehu Lomné mezi silnicí a lesem, pod soutokem Lomné a Mionšího potoka; 490 m n. m.; +49,5453 +018,6792
dom	Česko; 13a. Rožďalovická tabule – Dománovice: Z okraj lesa 1,2 km SSV od obce; 225 m n. m.; +50,1217 +015,3286
dub	Česko; 18b. Dolnomoravský úval – Ratíškovice: okraj paseky u žl. turist. zn. asi 2,2 km JJV od kostela v obci; 200 m n. m.; +48,9039 +017,1706
hrab	Česko; 74b. Opavská pahorkatina – Hrabyně: opuštěný sad u silnice do Smolkova asi 0,8 km SV od kostela v obci; 330 m n. m.; +49,8883 +018,0694
hvlť	Česko; 88d. Boubínsko-stožecká hornatina – Horní Vltavice: na louce u žlutě značené turistické cesty od obce k žel. stanici u odbočení ze silnice, asi 0,9 km V od kostela v obci; 870 m n. m.; +48,9567 +013,7708
jas	Ukrajina; Zakarpatskaja oblast, Svidovec – Jasinja: louky v ústí údolí potoka Svidovec, asi 5,5 km JZ od středu obce; 650 m n. m.; +48,2328 +024,3158
kash	Česko; 37a. Horní Pootaví – Kašperské hory: louka u silnice asi 0,7 km J od kostela; 670 m n. m.; +49,1367 +013,5525
kar	Česko; 97. Hrubý Jeseník – Karlov pod Pradědem: louky J od obce; 690 m n. m.; +50,0175 +017,3042
kot	Polsko; Góry Izerskie – Gierczyn: louky na SZ okraji osady Kotlina, asi 1,5 km JZ od kostela v obci; 530 m n. m.; +50,9252 +015,3779
kozh	Česko; 37a. Horní Pootaví – Kašperské hory: hřeben S od osady Kozí hřbet, asi 2,5 km JZ od kostela ve městě; 750 m n. m.; +49,1292 +013,5289
kozl	Česko; 84a. Beskydské podhůří – Kozlovice: louka asi 1,4 km JZ od kostela v obci; 390 m n. m.; +49,5811 +018,2467
krh	Slovensko; 22. Nízke Tatry – Liptovský Ján: vysokostébelné nivy a okraj klečových porostů na horní hranici lesa na vrchu Krakova hoľa nad sedlem Javorie, asi 8,5 km JJZ od obce; 1530 m n. m.; +48,9753 +019,6333
krch	Slovensko; 8. Východoslovenská nížina; Kráľovský Chlmec: mez u cesty na horním okraji zahrádek na V svahu Velkého kopce (264 m), asi 1,2 km JZ od středu města; 180 m n. m.; +48,4200 +021,9648
krip	Slovensko; 3. Slovenský kras – Hačava: louky v sedle Krížna poľana, asi 1,1 km SSV od kostela v obci; 860 m; +48,6767 +020,8422
kriz	Slovensko; 21c. Velká Fatra – Liptovské Revúce, Vyšná Revúca: lavinová dráha na V straně hřebene S od vrchu Krížna (1574,3), asi 6,5 km ZJZ od obce; 1350 m n. m.; +48,8789 +019,0839
kro	Polsko; Góry Izerskie – Krobica: louky asi 1 km V od obce; 430 m n. m.; +50,93031 +015,3684
laz	Ukrajina; Zakarpatskaja oblast, Čornohora – Lazeščyna; louky v údolí potoka Lazeščanka, asi 9 km JJV od středu obce, 940 m n. m.; +48,1997 +024,4608
les	Česko; 78. Bílé Karpaty lesní – Horní Němčí: louky na S svahu vrchu Lesná (696 m), asi 3,9 km JZ od kostela v obci; 630 m n. m.; +48,9028 +017,6531
lip	Česko; 19. Bílé Karpaty stepní – Korytná: louka u J okraje lesa Lipiny, asi 1,3 km ZJZ od kostela v obci; 390 m n. m.; +48,9364 +017,6483
lipo	Slovensko; 26a. Liptovská kotlina – Liptovská Porúbka: louky na J okraji obce; 680 m n. m.; +49,0231 +019,7233
mil	Česko; 17c. Milovicko-valtická pahorkatina – Mikulov: Milovický les, okraj paseky u silnice za oplocením obory, asi 1,8 km od SZ zámku v Mikulově; 290 m n. m.; +48,8289 +016,6739

Zkratka	Země; fyl. okres/oblast – obec: lokalita; nadm. výška; souřadnice (WGS84)
mio	Česko; 99a. Radhošťské Beskydy – Horní Lomná: louka ve vrcholové části Vel. Polany, asi 1,5 km VSV od kostela v obci; 890 m n. m.; +49,5339 +018,6558
nej	Česko; 85. Krušné hory – Nejdek: louky na pravém břehu potoka 1,6 km JJV od vrchu Javorník (900 m) asi 2 km Z od nádraží; 640 m n. m.; +50,3172 +012,6714
nis1	Rusko; Leningradská oblast – Lodějnoje Pole: okraj boční silničky do obce Svirskoje, asi 5 km ZSZ od středu města; cca 10 m n. m.; +60,7464 +033,4708
nis2	Rusko; Leningradská oblast – Kovkenicy (asi 17,5 km JZ od města Lodějnoje Pole): louky na okraji obce; cca 10 m n. m.; +60,6489 +033,2322
nsed	Slovensko; 31. Bukovské vrchy – Nová Sedlica: louka na hřebeni vrchy Packova Kýčera (871,6), asi 3 km SSV od obce, u červeně značené turistické cesty; 820 m n. m.; +49,0692 +022,5406
ole1	Česko; 59. Orlické podhůří – Olešnice v Orlických horách: louka nad silnicí do Nového Hrádku, asi 1,6 km ZJZ od kostela v obci; 580 m n. m.; +50,3681 +016,2897
ole2	Česko; 95a. Český hřeben – Olešnice v Orlických horách: louky v okolí chaty Čihalka, asi 2,9 km V od kostela v obci; 730 m n. m.; +50,3744 +016,3500
opat	Slovensko; 13. Strážovské a Súľovské vrchy – Opatová: suchá stráňka nad cestou na začátku Opatovské doliny na JV okraji obce, asi 0,5 km VJV od kostela; 250 m n. m.; +48,9089 +018,1053
ostr	Česko; 83. Ostravská pánev – Ostrava: trávník na S okraji parku Komenského sady, 210 m n. m.; +49,8536 +018,2867
prel	Česko; 78. Bílé Karpaty lesní – Vápenky: louka na hřebeni SZ od NPR Porážky, asi 1,2 km SZ od vrcholu Porážky (651 m), asi 2 km SSZ od obce; 570 m n. m.; +48,8903 +017,6158
pris	Česko; 37i. Chvalšinské Předšumaví – Přislop: okraj porostu stromů kolem cesty 0,4 km JZ od osady; 790 m n. m.; +48,9503 +014,1233
pros	Česko; 69b. Sečská vrchovina – Prosíčka: louka u silnice asi 0,4 km SV od obce; 530 m n. m.; +49,8225 +015,6992
rad	Česko; 75. Jesenické podhůří – Krasov: svah pod silnicí proti PR Radim, asi 2,2 km V-VSV od kostela v centru obce; 440 m n. m.; +50,0953 +017,5778
rep	Slovensko; 21c. Veľká Fatra – Liptovské Revúce, Vyšná Revúca: louky na hřebeni mezi Rybovským sedlem a vrchem Repište (1239,2), asi 5,5 km JZ od obce; 1260 m n. m.; +48,8786 +019,1039
rim	Slovensko; 2. Ipeľsko-rimavská brázda – Rimavská Sobota: okraj lesa asi 2,4 km JJZ od středu města; 220 m n. m.; +48,3636 +020,0042
rte	Česko; 69b. Sečská vrchovina – Rtenín: louky v údolí 0,5 km V od obce; 490 m n. m.; +49,8772 +015,7161
rus	Česko; 69b. Sečská vrchovina – Rušínov: nekosená loučka u potoka v zatáčce silnice na Modletín, asi 0,5 km Z od středu obce; 580 m n. m.; +49,7917 +015,6917
sbo	Rumunsko; Munții Rodnei – Stațiunea Borșa: louky na J okraji obce, 940 m n. m.; +47,6051 +024,7854
sit1	Slovensko; 14e. Štiavnické vrchy – Ilija: asi 2,5 km ZJZ od kostela v obci, na S hřebeni hory Sitno; 860 m n. m.; +48,4122 +018,8708
sit2	Slovensko; 14e. Štiavnické vrchy – Počúvadlo: louky na úpatí hory Sitno, asi 4,1 km SV od kostela v obci; 690 m n. m.; +48,3964 +018,8644
sok	Česko; 37q. Soběnovská vrchovina – Hradiště: louka nad samotou Mlýn u Dubu proti zřícenině hradu Sokolčí v údolí Černé, asi 1,7 km SSV od středu obce; 590 m n. m.; +48,7483 +014,5533

Zkratka	Země; fyl. okres/oblast – obec: lokalita; nadm. výška; souřadnice (WGS84)
stcv	Česko; 74a. Vidnavsko-osoblažská pahorkatina – Stará Červená Voda: louka při V okraji obce, u malého potůčku asi 0,7 km JJZ od kostela v obci; 310 m n. m.; +50,3242 +017,1994
stgh	Česko; 88g. Hornovltavská kotlina – Volary: při okraji lesa nad zbořeništěm domu na V okraji osady Stögrova Hut', 1,9 km od ZSZ nádraží; 810 m n. m.; +48,9133 +013,8572
stud	Česko; 83. Ostravská pánev – Studénka: ruderalní porost mezi silničkou a žel. tratí asi 0,6 km V od nádraží; 225 m n. m.; +49,7094 +018,0739
such	Slovensko; 21c. Velká Fatra – Liptovské Revúce, Vyšná Revúca: alpínské louky na JV svahu hřebene asi 0,5 km ZJZ od vrcholu Suchý vrch (1549,6), asi 6 km Z od obce; 1520 m n. m.; +48,9083 +019,0842
svis	Slovensko; 22. Nízke Tatry – Malužiná: louky ve Svidovském sedle, asi 4,5 km Z od kostela v obci; 1140 m n. m.; +48,9697 +019,7103
syb	Ukrajina; Ivano-Frankivskaja oblast, Čivčinske hory – Zelene, část Šybene: louka na S okraji obce; 840 m n. m.; +47,9967 +024,7181
tich	Česko; 84a. Beskydské podhůří – Tichá: louka asi 0,9 km S -SSZ od kostela v obci; 430 m n. m.; +49,5781 +018,2203
val1	Česko; 75. Jesenické podhůří – Valšov: trávník v intravilánu obce nad kravínem; 520 m n. m.; +49,9303 +017,4375
val3	Česko; 75. Jesenické podhůří – Valšov: Z cíp louky v nivě Moravice, asi 0,7 km JJZ od nádraží v obci, Z od železničního mostu; 510 m n. m.; +49,9211 +017,4308
vav	Rumunsko; Munții Rodnei – Valea Vinului: křoviny nad silnicí na J okraji obce; 650 m n. m.; +47,4695 +024,8207
velf	Slovensko; 21c. Velká Fatra – Liptovské Revúce, Vyšná Revúca: Zelená dolina, asi 3,7 km Z od středu obce, louka; 860 m n. m.; +48,9111 +019,1111
ver1	Slovensko; 22. Nízke Tatry – Vernár: louky asi 0,7 km ZSZ od kostela v obci; 800 m n. m.; +48,9208 +020,2611
ver2	Slovensko; 22. Nízke Tatry – Vernár: louky u potoka přítékajícího z levé strany do řeky Hnilec, nedaleko nádraží Vernár, asi 4 km JZ od obce; 940 m n. m.; +48,8883 +020,2378
vis	Česko; 99a. Radhošťské Beskydy – Visalaje, v horní části sjezdovky asi 200 m J od autobusové zastávky; 770 m n. m.; +49,5172 +018,5286
vit	Česko; 67. Českomoravská vrchovina – Staré Město pod Landštejnem: SZ okraj osady Vitiněves, asi 3,5 km SZ od Starého Města; 540 m n. m.; +49,0331 +015,2336
vol	Česko; 19. Bílé Karpaty stepní – Kněždub: Vojšické louky, u zeleně značené turistické cesty asi 4,8 km JJV od kostela v obci; 400 m n. m.; +48,8508 +017,4358
vor	Ukrajina; Ivano-Frankivskaja oblast, Čornohora – Vorochta: louky asi 7 km JJV od středu obce, 900 m n. m.; +48,2069 +024,5889
voz	Slovensko; 14e. Štiavnické vrchy – Voznica: louky ve Voznické dolině, asi 2 km VJV od kostela v obci; 250 m n. m.; +48,4531 +018,7219
vrs	Slovensko; 27a. Severné Biele Karpaty – Vršatecké Podhradie: louky asi 1 km V od obce; 560 m n. m.; +49,0642 +018,1650
zat	Česko; 75. Jesenické podhůří – Zátor: louka při okraji lesa asi 1,5 km SZ od kostela v obci; 480 m n. m.; +50,0600 +017,5658
zel	Ukrajina; Ivano-Frankivskaja oblast, Čivčinske hory – Zelene: louky ve střední části obce; 770 m n. m.; +48,0431 +024,7517

Příloha 3

Seznam revidovaných herbářových položek *Centaurea sect. Jacea* z Česka a Slovenska

Uvedeny jsou všechny revidované herbářové položky všech taxonů sekce kromě skupiny *C. jacea* agg., ve které není dořešená taxonomická problematika a revize položek a analýza rozšíření jednotlivých taxonů tak není možná. Tato disertace přímo navazuje na moji magisterskou diplomovou práci a využívá většinu údajů v ní obsažených. To platí i pro revidované herbářové sběry. Vzhledem k značnému množství je seznam položek, které jsem revidoval v rámci své diplomové práce, uveden pouze tam (KOUTECKÝ 2003, Příloha 1) a v tištěné verzi disertace jej neopakují. V Příloze 3 tak uvádím ze své diplomové práce pouze ty položky, u kterých došlo ke změně údajů (přeurčení, nová interpretace lokality apod.). V elektronické verzi jsou ale uvedeny položky všechny (jako Příloha 3e).

Taxony jsou řazeny abecedně. Kříženci jsou zařazeni na konci seznamu, opět podle abecedního pořadí rodičovských druhů.

Údaje u jednotlivých položek jsou uváděny v následujícím pořadí (jednotlivé údaje jsou odděleny středníkem, jednotlivé položky v seznamu pomlčkou):

- ♦ Lokalita v původním znění. Upraveny jsou pouze některé formální záležitosti (používání velkých vs. malých písmen pro světové strany, použití dvojtečky pro oddělení jména obce od popisu lokality, nejsou uváděny širší lokalizace jako „Flora Moravica“ nebo jména okresů, apod.). Nadmořské výšky jsou uvedeny pouze pokud byly vypsány na schedě. V hranatých závorkách jsou komentáře a v současnosti používané názvy. Lokality jsou řazeny fyto geografických okresů, příp. podokresů [pro Česko SKALICKÝ (1988), pro Slovensko členění podle Flóry Slovenska IV/1, BERTOVIÁ (1984)]. U lokalit, které leží u hranice dvou nebo i více celků a které nebylo možné jednoznačně přiřadit k jednomu z nich (např. kvůli pouze přibližné lokalizaci), jsou uvedeny oba (všechny) oddělené lomítkem.
- ♦ Datum sběru. U nedatovaných položek je uvedena zkratka „s. d.“
- ♦ Sběratel. Uváděno je příjmení, pouze pokud existuje více sběratelů stejného příjmení, je uvedna iniciála křestního jména; u položek bez sběratele je uvedena zkratka „s. coll.“; u položek s podpisem sběratele na schedě, který se nepodařilo přečíst, je uvedeno „coll.?“; pokud není sběratel uveden, ale bylo ho možné určit (např. podle rukopisu), je jeho jméno uvedeno v hranatých závorkách.
- ♦ Herbářová sbírka. Veřejné sbírky jsou uvedeny zkratkou podle Index herbariorum, soukromé jsou označeny zkratkou Herb. a jménem vlastníka.

Pokud v jednom herbáři existuje více duplikátů, jsou uvedeny pouze jednou (platí i položky s různým – např. v různých jazycích – textem na schedě vztahujícím se ale zjevně ke stejné lokalitě). U duplikátů, které jsou ale uloženy v různých herbářových sbírkách, jsou tyto uvedeny souřadně za sebou.

1. Nové údaje

Centaurea carniolica HOST

Česko

Termofytikum: 15. **Východní Polabí:** 15b. **Hradecké Polabí:** Hradec Král. [Hradec Králové]; 1914? [datum sběru není úplně jasné, na položce je napsáno „VI. 14.“, což může znamenat jak „červen 1914“, tak „14. června“ bez uvedení roku]; Prokeš K.; PRC.

Centaurea carpatica* PORC.*Slovensko**

Západokarpatská oblast: 21c. Velká Fatra: In declivi orientalis montis Úplaz, in prato, 1300 m n. m.; 08.09.1953; Schidlaj; SAV – in pratis montanis in subalp. m. Pusztalóva [vrch na hlavním hřebeni mezi Krížnou a Ostriedkem], 1300 m n. m.; 07.1912; Margittai; PRC – in pratis alpinis ad latera montis "Křížna" in montibus "Velká Vatra", 1400 m n. m.; 18.07.1920; Schustler; PR – Krížna, in prato in delivi merid., 1300-1510 m n. m.; 27.07.1931, 15.07.1950, 15.7.1953; Shidlaj; BRA, SAV – Vyšná Revúca: alpské louky na S hřebenu vrchu Krížna (1574,3), u turistické cestičky asi 0,5 km S od vrcholu, 1540 m n. m.; 22.09.2001; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Vyšná Revúca: lavinová dráha na V straně hřebene S od vrchu Krížna (1574,3), asi 6,5 km ZJZ od obce, 1350 m n. m.; 10.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Velká Krížna: J svah; 09.08.1960; Reitmayer; BRNU – In alpe Krížna. Majerova Valle; 02.09.1883; s.coll.; BRA – jižní svah Krížnej, neďaleko Majerovej skaly, 1270 m n. m.; 15.07.1953; Grebenščikov; SAV – Vyšná Revúca: louky na hřebeni mezi Rybovským sedlem a vrchem Repište (1239,2), asi 5,5 km JZ od obce, 1260 m n. m.; 10.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Vyšná Revúca: Suchý vrch (1549,6 m), louky na J svahu, asi 0,3 km ZJZ od vrcholu, 1480 m n. m.; 19.09.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Vyšná Revúca: alpské louky na JV svahu hřebene asi 0,5 km ZJZ od vrcholu Suchý vrch (1549,6), asi 6 km Z od obce, 1520 m n. m.; 11.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – 22. Nízke Tatry: Krakova hoľa, lúka pod vrcholom; 26.08.1999; Valachovič; SAV – Krakova hoľa (1751,6 m): louky u žlutě značené turistické cesty, nad sedlem Javorie, asi 1 km J od vrcholu, 1550 m n. m.; 23.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Salatín; 07.1934; Šmarda J.; BRNU – 23a. Západné Tatry: Tomanovská dolina, u cesty do Tomanovského sedla, 1360 m n. m.; 13.08.1958; Sedláčková H.; BRNU – Tomanovská dolina, jižní svah Rozpadlého Grúně, 1650 m n. m.; 14.08.1958; Sedláčková H.; BRNU – Tomanovská dolina, svah Rozpadnutého Grúně, 1690 m n. m.; 14.08.1958; Unar; BRNU – Tomanova dolina, svah nad cestičkou do Tomanova sedla, 1650 m n. m.; 14.08.1958; Unar; BRNU – Tichá dolina, východně od Žlabu spod diery, vápenec, 1350 m n. m.; 10.09.1963; Futák; SAV.

Centaurea elatior* (GAUD.) HAYEK*Česko**

Termofytikum: 3. Podkrušnohorská pánev: Březenecký údolí Březeneckého potoka cca 0,3 km Z od okraje obce; 22.06.2003; Ondráček; CHOM – Černice: fragment louky u bývalého arboreta 1,5 km JZ od obce [Horní Jiřetín, osada Černice, JZ od obce]; 29.06.2003; Ondráček; CHOM – Vysoká Pec: staré pastviny cca 0,6 km SSV od obce; 24.09.2003; Ondráček; CHOM – Alter See: nasern Wiese [u Chomutova, dnes tato lokalita už neexistuje, byla zničená těžbou hnědého uhlí]; 1854; s.coll.; PR – 15. Východní Polabí: 15b. Hradecké Polabí: Holohlavy u Smiřic, na mezi při cestě k hostinci "U Pácaltů", 250 m n. m.; 05.08.1940; Kavka; BRA – Hradec Králové: louka u Zeleného mostu; 07.1893; Rohlena; BRNU – Na kraji kulturního háje ve Správcích u Hradce Králové [Předměřice nad Labem, osada Správcice, asi 1,3 km V od nádraží]; 18.06.1909; Dvořák R.; ZMT.

Mezofytikum: 25. Krušnohorské podhůří: 25a. Krušnohorské podhůří vlastní: Nakléřov: extenzivní louky na V okraji obce; 08.08.2003; Ondráček; CHOM – b. Nollendorf [Nakléřov]; 1851; Hampel; BRNU – Šerchov: loučka při okraji lesa 0,5 km SV od obce; 19.09.2003; Ondráček; CHOM – Tisá: loučka na levém břehu Olšového potoka S silnice Tisá-Petrovice; 10.07.2003; Ondráček; CHOM – 37. Šumavsko-novohradské podhůří: 37a. Horní Pootaví: mezofilní louka při silnici na Karolinu Pílu (zelená turist. značka), cca 0,5 km J od J okraje o. Kašperské Hory; 22.07.1995; Hlaváček R.; HOMP – Sušicko, Rejstejn: louky; 29.06.1972; Vaněček; BRA – 37g. Libínské Předšumaví: Volary: mokrá louka u silnice do Prachatic 3 km SV od města; 07.08.1989; Houzarová; ZMT – 37h. Prachatické Předšumaví: Prachatice, údolí Blanice: údolní niva severně od Kratušinského mlýna [obec Kratušín], 580 m n. m.; 16.07.1990; Houzarová; ZMT – 37l. Českokrumlovské Předšumaví: in pratis humidis inter vicum Brzotice et viam publicam Polná-Boletice [v současnosti ve vojenském prostoru, asi 1,7 km SV od obce Polná na Šumavě]; 16.07.1956; Pouzar; PRC – 37n. Kaplické mezihoří: Frymburk: les nad přehradou Lipno; 15.07.1979; coll.?. OL – Kaplitz [Kaplitz]; 10.08.1840; coll.?. PR – 39. Třeboňská pánev: Suchdol nad Lužnicí; 1979; Hejsek; BRA – 42. Votická vrchovina: 42b. Táborsko-vlašimská pahorkatina: Okraj lesa a louka u potoka, z Hrob do Bítova; 06.07.1959; Kaisler; SOB – 56. Podkrkonoší: 56c. Trutnovské Podkrkonoší: lesní okraje u Čermné v Burgerwaldě; 22.09.1933; Hnízdo; SOB – 56d. Království: Kocbeře při Dvore Králové nad Labem; 05.07.1983; Gojdičková, Ondrušová, Halada; SLO – 57. Podzvičinko: 57b. Zvičina: Zvičina 9,5 km ZSZ od Dvora Králové, kopec Zvičina V obce, 670 m n. m.; 24.08.1997; Zdvoráková; Herb. M. Ducháček – 57c. Královédvorská kotlina: Nové Lesy u Dvora Králové nad Labem; 03.07.1983; Gojdičková, Ondrušová, Halada; SLO – 58. Sudetské mezihoří: 58b. Polická kotlina: Broumovsko, Stárkov–Bystré: SSS exponovaná louka asi 850 m VSV od koty 537 m; 05.09.2003; Ekrt; Herb. P. Koutecký – 58g. Broumovské stěny: in jugo Broumovské stěny ad viam publicam supra Hony, solo arenoso, 580 m n. m.; 24.08.1959; Dostál J.; PRC.

Oreofytikum: 86. Slavkovský les: u lok. U tří křížků [vrch Křížky] u obce Prameny; 11.09.1979; Hlaváček R.; HOMP – 87. Brdy: Teslin Lužní Dulina [Tesliny]; s.dat.; s. coll.; PR – In Monat August neben mein Feld auf einen Rand Tröckenen Boden gemeinen worden; s.dat.; Ciggánek; PR [Na schedě je dodatečně jiným rukopisem, ale zřejmě ze stejné doby (obojí kurent) dopsáno „Hft. Rozmítal“ (Hft. = Herrschaft), tedy panství Rožmítal, což se velmi pravděpodobně vztahuje na Brdy. Stejný vpisec je i na schedě předešlé položky s lokalitou Teslin, což je jistě v Brdech. Proto i tato druhá položka asi skutečně pochází z Brd a vepsaný údaj je možné považovat za věrohodný] – 88. Šumava: 88b. Šumavské pláně: Sušicko – Rejstejn: Střední Paště, louky; 20.07.1972; Vaněček; BRA – Sušicko, Rejstejn: Přední Paště, louky; 20.07.1972; Vaněček; BRA – Sušicko, Srní: louky; 15.08.1971; Vaněček; BRA – 95. Orlické hory: 95a Český hřeben: in pratis subhumidis supra pag. Horní Olešnice ad pedem sept. montis Vrchmezí, 680-700 m n. m. [Olešnice v Orlických horách]; 25.08.1959; Dostál J.; PRC.

Centaurea indurata* JANKA*Slovensko**

Panonská oblast: 8. Východoslovenská nížina: in m. Szölöhegy pr. Királyhelmece [Královský Chlmec]; 09.08.1913; Margittai; PRC – in silvis Erös ad Királyhelmece, 120 m n. m. [Královský Chlmec, les Ereš asi 2 km SZ od středu města]; 1918, 03.08.1927, 19.08.1931; Margittai; BRNU, PR, PRC – Les Erös u Král. Chlumce [Královský Chlmec, les Ereš asi 2 km SZ od středu města]; 19.08.1931; Dvořák R.; ZMT – in collibus et silvis prope oppidum Královský Chlmec; 06.1936; Deyl M.; PR – in stepposis collis Nagy Hegy [Velký vrch] (SO exp.) prope Královský Chlmec, solo trachytico, 160-200 m n. m.; 18.08.1948; Hejný S.; PR – Král. [Královský] Chlmec: mezi silnicemi S od města; 08.09.1975; Lhotská; PR – Královský Chlmec: mez u cesty na horním okraji zahrádek na V svahu Velkého kopce (264 m), asi 1,2 km JZ od středu města, 180 m n. m.; 26.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký.

Nelokalizovatelné údaje

Slovensko: Kis Zettön-Káraz Kiralyhegy réteken; 25.08.1850; Cserey; BRA.

***Centaurea nigra* L. s. l.**

Česko

Termofytikum: 3. Podkrušnohorská pánev: Mariaschein [Bohosudov]: Doktorsteig; 23.07.1880; Dichl; PR – **6. Džbán:** Nečemice: výslunná stráň mezi severním okrajem obce a lesem; 03.07.1999; Ondráček; CHOM – **18. Jihomoravský úval: 18a. Dyjsko-svratecký úval:** Rajský lesík u Brna [les Ráječek na JV okraji Brna]; 06.1921; Wildt; BRNU – **20. Jihomoravská pahorkatina: 20b. Hustopečská pahorkatina:** Sokolnice; 22.09.1912; Vízner; BRNU.

Mezofytikum: 22. Halštrovská vrchovina: Kraslice: travnatý val nad silnicí Kraslice-Oloví v údolí Svatavy, Z úpatí Zlatníku (637 m) [asi 1,5 km SZ od nádraží Rotava], 520 m n. m.; 27.07.1989; Michálek; SOKO – **25. Krušnohorské podhůří: 25a. Krušnohorské podhůří vlastní:** Tisá: louka mezi domy v osadě Antonínov, JV od silnice Tisá–Petrovice, 0,55 km S-SSZ od vrchu Tisá (k. 598); 27.07.1997; Ondráček; CHOM. – **39. Třeboňská pánev:** Třeboň: v parku u sv. Jiljí ve skupinách stromů na více místech; 1888; Weidmann; PR – **47. Šluknovská pahorkatina:** in vallo viae ferreae ca 100 m situ or. a statione Valdek inter oppida Šluknov et Rumburk, 390 m n. m.; 19.07.1976; Roubal; PR – **48. Lužická kotlina: 48a. Žitavská kotlina:** in vallo iusta viam ferram in statione viae ferreae Jiříkov-Filipov nuncupatae, 380 m n. m.; 22.07.1976; Roubal; PR – **54. Ještědský hřbet:** Horní Suchá: asi 1,3 km JV od železniční stanice Karlov pod Ještědem, 450 m n. m.; 08.2004; Petřík; herb. P. Petřík – **67. Českomoravská vrchovina:** křoviny v zámeckém parku v Herálci; 08.1956; Čábera; CB

Oreofytikum: 88. Šumava: 88a. Královský hvozď: Louka u zastávky Hojsova Stráž-Brčálník; s. dat.; [Skalický], PR – Hojsova Stráž: louka pod železniční zastávkou Hojsova Stráž-Brčálník, ca 800 m n. m.; 28.08.2003; Kolář; CBFS.

***Centaurea nigrescens* WILLD.**

Česko

Termofytikum: 2. Střední Poohří: 2a. Žatecké Poohří: Auf eine Wiese bei Wissoczan zwischen Saag u. Komotau.[Lažany, osada Vysočany]; 09.1861; Theil; PR – **3. Podkrušnohorská pánev:** in pratis ad Duchcov copiose; 09.1904; Domin; PRC – **7. Středočeská tabule: 7c. Slánská tabule:** Na břehu železničního náspu poblíž Zeměch u Kralup nad Vltavou; 03.10.1911; Čelakovský jun.; PR – **8. Český kras:** In ruder. ad Zlichov pr. Pragam; 07.1930; Rohlena; PRC – **10. Pražská plošina: 10a. Jenštejnská tabule:** Praha, rumiště u zahradu ústavu na Rokytce, Hloubět; 27.07.1966; Toman; PRC – **10b. Pražská kotlina:** Za Smíchovským nádražím v Praze; 1932, 1935; Güttler; PRC – **12. Dolní Pojizeří:** Mšensko: nad Skramouší a při silnici z Mšena do Stránky, 300m n. m.; 21.07.1941; Domin; PRC – **13. Rožďalovická pahorkatina: 13a. Rožďalovická tabule:** Patřín: vlhká louka pod vsí, velmi hojná; 25.08.1947; Kaufman; PRC – **17. Mikulovská pahorkatina: 17b. Pavlovské kopce:** Pollauer Berge, Stipa - Heide um Turoid [vrch Turoid u Mikulova]; 08.1927; Hruby; PRC – **18. Jihomoravský úval: 18a. Dyjsko-svratecký úval:** bei Station Valtice; s.dat.; Fröhlich; BRNU – **19. Bílé Karpaty stepní:** Kněždub: asi 2,5 km J-JJV od kostela v obci, na louce u odbočky zeleně značené turist. cesty z údolí Radějovky na Čertoryje, 330 m n. m.; 19.08.2002; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – Veletiny: výslunná stráň ve vinohradech 0,5 km J od obce, 250 m n. m.; 30.08.1995; Mošková; BRNU – **21. Haná: 21a. Hanácká pahorkatina:** Rampach [zřejmě vrch Rampach u obce Myslechovice]; s.dat.; [Novák F. A.]; PRC – **21b. Hornomoravský úval:** Chropyně: u silnice na Záříčí asi 100 m od železničního přejezdu, 193 m n. m.; 20.07.1980; Dolníčková; BRNU – Kroměříž. Sbírána v plešovském lese. Aluviální hlinitá půda. Na lesní louce.; 27.08.1930; Zavřel H.; PRC – Olomouc. Před Lazeckým mlýnem [Olomouc, část Lazce]; 23.06.1905; Čoka; BRNU – Olmütz: Moorwiesen bei Hatscheun [Olomouc, část Hejčín]; 08.1932; Laus; PRC.

Mezofytikum: 32. Křivoklátsko: U cesty v Žebráku u Hořovic; 15.07.1940; Haufek; PRC – **57. Podzvičínsko: 57a. Bělohradsko:** Miletín: ulice Jiráskova na VSV okraji města při začátku polní cesty, 332 m n. m.; 13.08.2005; Ducháček; PR – Miletín: ulice 10. května v úseku mostem přes Bystřici a VSV okrajem Miletína, 328 m n. m.; 13.08.2005; Ducháček; PR – **59. Orlické podhůří:** Skuhrov nad Bělou: zanedbaný sad asi 0,5 km V od středu obce, při okraji lesa, 420 m n. m.; 19.06.2002; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – **68. Moravské podhůří Vysočiny:** Severní strana náspu železniční trati mezi obcemi Tetčice a Omice asi 800 m od železniční stanice Tetčice; 01.07.1979; Foralová; BRNU – **76. Moravská brána: 76a. Moravská brána vlastní:** Jankovice, 0,6 km JV od kaple, okraj lesa, světlina; 14.08.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Popovice: Čekyňský kopec v písečníku při silnici k Čekyni, pískovec, 290 m. roste zde s C. rhenana; 06.08.1942; Pospíšil; PRC – M. Weisskirchen. Wiesen bei Skalička; 08.1911; Petrak F.; PR, PRC – **78. Bílé Karpaty lesní:** Divnice: asi 500 m S od železničního podjezdu na JZ okraji obce; 27.09.2005; Filippov; Herb. J. W. Jongepier – Komňa: JZ okraj obce, travníky před domy, jednotlivé kusy; 10.09.2004; Filippov; Herb. P. Filippov.

Oreofytikum: 87. Brdy: Kvaň, Dolní Kvaň: nesekaná louka mezi zastavěnou částí obce a lesem v JV části obce, 500 m n. m.; 09.09.2002; Nesvadbová et Sofron; PL.

Slovensko

Panonská oblast: 5. Devínska Kobyla: mez u Karlovy Vsi (Karlsdorf - Karolyfalva) [Bratislava, část Karlova Ves]; 17.08.1920; Novák F. A.; PRC – Devín: in loco dicto "Netzen", 250 m n. m.; 26.06.1932; Schidlaj; BRA – Bratislava: na stráňach v Mlynskej dolině; 19.09.1940; Brižický et Červeňová; SLO.

Západokarpatská oblast: 30c. Nízke Beskydy: V okopaninách nad obcou Benkovce; 22.09.1972; Králik; SLO – Benkovce: okolo polčovského jarku; 10.08.1973; Králik; SLO

Nelokalizovatelné údaje

Česko: distr. Hořice v Podkrkonoší; 1947; Hendrych; PRC – Moravia merid.; 1952; Marvan; BRNU.

Slovensko: Michalovský liparitový lom SZ pol km. Zvetralý liparit [asi ne Michalovce, v okolí není žádný lom]; 24.10.1937; Javorská; PRC.

***Centaurea oxylepis* (WIMM. et GRAB.) HAYEK**

Česko

Termofytikum: 3. Podkrušnohorská pánev: Strážky: stráňka nad prameništěm levostranného přítoku Hutné 0,7 km SZ od obce; 28.08.1997, 11.06.1999; Ondráček; CHOM – **9. Dolní Povltaví:** In ruder. ad Dejvice pr. Pragam; 07.1929; Rohlena; PRC – **14. Cidlinská pánev: 14a. Bydžovská pánev:** in silva Háj prope oppid. Vys. [Vysoké] Veselí; 09.1948; Deyl M.; PR – **21. Haná: 21a. Hanácká pahorkatina:** in collibus prope vicum Grygov procul oppidum Olomouc, solo calcareo; 08.1941; Deyl

M.; PR – Olomouc, Grygov; 25.06.1905; Čoka; BRNU – louka na Záhoří v Mostkovicích, 320 m n. m.; 31.08.1978; Jančík; BRNU – **21b. Hornomoravský úval**: in pratis apud pag. Brodek prope opp. Přerov; 27.07.1932; Weber; PR – Horka n. M. [nad Moravou]; louka "Dalibor", 0,5 km S od hájovny "U tří mostů", 218 m n. m.; 16.07.1992; Borunský; OL – Horka n. M. [nad Moravou]; pravý břeh řeky, regulovaný, odlesněný, 1 km S od konce vsi, 218 m n. m.; 16.07.1992; Borunský; OL – Štěrkovny západně od potoka Mělnka, 2 km SZ obce Chropyně, 50 m od potoka, 250 m od pr. břehu ř. Bečvy, 270m n. m.; 05.08.1997; Forejtárová; OL – Olomouc; 16.07.1960; Veverková; BRA – Olomouc. Před Lazeckým mlýnem [Olomouc, část Lazce]; 23.06.1905; Čoka; BRNU – Černovír p. Olomouc. Louky ostřicové [Olomouc, část Černovír]; 25.08.1905; Čoka; BRNU – Pavlovice u Olomouce [Olomouc, část Pavlovičky]; 10.07.1905; Čoka; BRNU.

Mezofytikum: 25. Krušnohorské podhůří: 25b. Libouchecká plošina: Libouhec: podmáčená louka 1,75 km J od vrchu Hájek (k. 589,6); 29.07.1999; Ondráček; CHOM. – **35. Podbrdsko: 35c. Příbramské Podbrdsko:** loučka u autobusové zastávky "Bohutín", o. Bohutín; 30.07.1985; Hlaváček R.; HOMP – u cesty u parku, naproti Nov. rybníku v Příbrami; 11.09.1980; Mikoláš; HOMP – **39. Třeboňská pánev:** Blata - na kanále [pravděpodobně jde o Borkovická blata]; 09.1970; Hradecká; SOB – **41. Střední Povltaví:** Nouzov; v komořanských lesích, keřnato-travnatá úžlabina pod hájkem u Čihadla [Komořany, osada Nouzov]; 25.08.1953; s.coll.; PR. – **42. Votická vrchovina: 42b. Tábořsko-vlašimská pahorkatina:** Čenkov; 09.07.1970; Hradecká; SOB – **58. Polická kotlina: 58b. Polická kotlina:** Horní Dřevíč: louka na JZ svahu, 2,8 km S od odbočky na Rokytník ve Velkém Dřevíči, údolí říčky Dřevíč, 412 m n. m.; 18.08.2003; Ekrt; Herb. P. Koutecký – Nízká Srbská: J exponovaná pastvina asi 700 m SV od rozcestí Machov - Bezděkov - Vysoká Srbská v centru obce, 498 m n. m.; 04.07.2003; Ekrt; Herb. P. Koutecký – **60. Orlické opuky:** Kostelec nad Orlicí: pravý břeh Divoké Orlice asi 0,6 km V až 1,2 km V-VJV od kóty 316,4 (Kamenec) [V od města]; 08.07.2004; Hlaváček R.; Herb. R. Hlaváček – **62. Litomyšlská pánev:** okolí Litomyšle; 15.09.1911; s.coll.; PR – prope Litomyšl; s.dat.; Čelakovský; PR – In pratis ad "Sloupnitz" prope "Leitomischl"; 07.1900; Fleischer; BRNM, BRNU, OLM, PR [Dörfler: Herb. normale, no. 4155] – **63. Českomoravské mezihoří: 63a. Žambersko:** na lukách u Jablonného n/Orl. [Jablonné nad Orlicí]; 08.1922; Rohlena; PRC – in pratis apud pag. Čihadlo (pars vici Javornice) in orient. ab opp. Rychnov, in margine silvae Včelný; 19.07.1960; Skalický; PRC – **63f. Českotřebovský úval:** louka u lesa, Třebovice v Čechách, 300 m n. m.; 30.08.1988; Mitáš; OL – **63k. Moravskotřebovské vrchy:** M. Trübau [Moravská Třebová]; 25.08.1921; Thenius; BRNU – **67. Českomoravská vrchovina:** Střížov: kosená louka v údolní nivě na levém břehu řeky Brtnice 500 m J od Střížova, 470 m n. m.; 19.09.2002; Vodová; OL – **68. Moravské podhůří Vysočiny:** Třebíč; 1897; Uličný; ZMT – **71. Drahanská vrchovina: 71b. Drahanská plošina:** Boskovice: louka za odbočkou na Újezd nedaleko Pilského dvorce v Pilském údolí 1 km J od Boskovic, 330 m n. m.; 24.07.1995; Štoudková; BRNU – Kostelec na Hané: Lutotín - Kostelecké vinohrady, SZ okraj obce; 08.07.1991; Trávníčková V.; OL – Malé Hradisko: louka obklopená smíšeným lesem 1,2 km S od obce, 560 m n. m.; Malé Hradisko; 20.08.2000; Procházková; OL – Valchov: výslunný svah při V okraji obce, 600 m n. m.; 11.08.2003; Marková; OL – **72. Zábřežsko-uničovský úval:** západní okraj Litovle, jižně od silnice Litovel - Nové Zámky, 235 m n. m.; 02.97.1977; Nováková M.; BRNU – **73. Hanušovicko-rychlebská vrchovina: 73b. Hanušovická vrchovina:** Pod smíšeným lesem (rula, jz.) před Bukovicí [Bukovice] u Šilperka [Štítý], 490 m n. m.; 28.09.1934; Hejný E.; PRC – **74. Slezská pahorkatina: 74b. Opavská pahorkatina:** vlhká louka v Bělském lese, mezi Chuchelnou a Bohuslavicemi, 270 m n. m.; 25.07.1981; Gebauerová; BRNU – Kamenec: východně od vesnice, pšenice, blízko cesty, 340 m n. m.; 10.08.1957; Klein; PRC – Koberice: osada Padělky, V od obce, ca 280 m n. m.; 2001; Koutecká, Herb. P. Koutecký – **75. Jesenícké podhůří:** Freudenthal: Kl. Mohrau [Malá Morávka]; 08.1938; Laus; SLO – Spálov: u polní cesty na Z k malému rybníčku; 580 m n. m.; 07.05.1999; Ducháček; Herb. M. Ducháček – **76. Moravská brána: 76a. Moravská brána vlastní:** Hranice: v travnatém porostu před cementárnou; 11.07.1984; Unar; BRNU – Hranice n. B. [Hranice]: pod skalkou; 20.07.1938; Podpěra; BRNU – Choryň [Choryně] na Stráži [vrch Stráž] u lomu; 16.06.1934; Říčan; BRNU – Kotouč b. Stramberk [Štramberk]; 06.1908; Laus; BRNU – Štramberk; 20.07.1962; Košáková; BRA – "Beregeist" u Teplic [Teplice nad Bečvou]; 16.07.1905; Čoka; BRNU – **77. Středomoravské Karpaty: 77c. Chříby:** na výslunném okraji lesa J nad Stríčkami, 400 m n. m.; 03.09.1958; Zavřel H.; BRA – **78. Bílé Karpaty lesní:** in monte Zelený vrch supra pag. Vlára, 500 m n. m. [zřejmě osada Vlárka ve Vlárském průmysku]; 25.06.1928; Sillinger; PRC – Lipina: 0,3 km JZ od středu obce; 16.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – mons Lopeník, horní svahová luka v sedle mezi vrchy Kobylec a Mikulčín [Mikulčín Vrch], 700 m n. m.; 10.09.1939; Staněk; BRNM – Val. Klobouky, 0,9 km JZ od středu obce na pastvině; 16.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – **80. Střední Pobečví: 80a. Vsetínská kotlina:** Přehrada na Bystřičce. V travnatém porostu na úpatí S svahu vrchu Klenov (u parkoviště); 24.08.1984; Unar; BRNU – Jarcová u Val. Meziříčí; 28.07.1934; Říčan; BRNU – svah nad silnicí u dolního konce obce Oznice; 24.09.1985; Unar; BRNU – na keř. výslunné stráni sever. Rožnova, půda kamenitá (pískovec), 400 m n. m.; 04.08.1948; Zavřel H.; BRA – u hl. silnice naproti ZŠ Leninova ul. ve Val. Meziříčí [Valašské Meziříčí]; 15.07.1986; Nováková M.; BRNU – Vsetín; 17.07.1956; Velísek; OL – **80b. Veřovické vrchy:** travnatý okraj lesní asfaltky 4,8 km SSZ od severního konce Zašové, 480m n. m.; 19.07.1992; Podmanická; BRNU – **81. Hostýnské vrchy:** Kateřinice: pozůstatky pastvin v okolí samot "Končiny" ca 2 km Z od obce, 580 m n. m.; 10.07.1996; Dančák; OL – Kateřinice, louka ve stráni nad kostelem, 370 m n. m.; 02.09.1986; Skýpalová; BRNU – Oznice: polní cesta na V svahu Čarabovské, 500 m SV od vrcholu; 14.07.1998; Zatloukal; OL – **82. Javorníky:** Návojná: mezofilní pastvina asi 1,7 km SSZ od kapličky; 08.10.2004; Fajmon; Herb. J. W. Jongepier – Poteč: 1,6 km JV od vlak. zast., na okraji lesa na louce; 28.08.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Poteč: 1,2 km JJV od obce, na louce; 15.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Valašské Klobouky: 2 km JZ od obce u cesty na Jelenovskou [osada hora Jelenovská]; 16.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Val. [Valašské] Klobouky: 0,8 km JV od obce; 27.08.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Val. [Valašské] Klobouky, 1 km JV od obce; 27.08.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – **83. Ostravská pánev:** Hoštálkovice, ca 250 m n. m.; 2001; Koutecká; Herb. P. Koutecký – Lhotka: v okolí jezu na Odře, asi 0,5 km JV od centra obce, 210 m n. m.; 2001; Koutecká; Herb. P. Koutecký – Orlová: louka v osadě Za lesem, asi 3,9 km SZ-SSZ od kostela v obci, 250 m n. m.; 29.07.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Ostrava: louka při chemických závodech "Dukla" v Hrušové; 04.09.1978; Pisarská; BRNU – Slezská Ostrava: halda Ema (halda Dolu Petr Bezruč), ca 280 m n. m.; 15.08.2001; Koutecká; Herb. P. Koutecká – **84. Podbeskydská pahorkatina: 84a. Beskydské podhůří:** Fryčovice: zahrada; 07.08.1939; Nábělek F.; SAV – U Lískovce; 07.1940; Trapl; PRC – Freiberg [Příbor], auf Wiesen gemein; 28.08.1881; Czižek; PRC.

Oreofytikum: 87. Brdy: Velcí: cílová plocha Brda, podél asfaltky od křiž. 629,3 k okraji plochy směrem do sedla mezi Hřebený a Koničkem, cca 3,3 km ZJZ kaple, 630-645 m n. m. [vojenský výcvikový prostor Jince, asi 4,5 km SSZ od obce Obecnice]; 11.09.2000; Hlaváček R.; Herb. R. Hlaváček – **88. Šumava: 88b. Šumavské pláně:** Horská Kvilda; 16.06.1975; Vaněček; BRA – **93. Krkonoše: 93c. Rýchory:** na lesní louce těsně pod okrajem lesa při cestě z Hor. Maršova [Horní Maršov] na Rýchory; 02.08.1961; Šourek; PR.

Slovensko

Panonská oblast: 1. Burda: Kováčovské kopce; 04.09.1959; Takáč; BRA – Kováčovské kopce: skalnaté stráně nad žel. stanicou Kamenica n. Hr. [nad Hronom]; 30.09.1959; Futák; SAV – **2. Ipeľsko-rimavská brázda:** křovinaté stránky mezi Regiske h. a Tri Turioldal, SZ Šah, 200 m n. m. [asi Velké Turovce]; 19.08.1957; Chrtek st. et Soják; PRC – Bátovce při cestičce ad Stefanov mlyn; 13.08.1894; s.coll.; PR – Bizovo: louky na hřebeni S od vrchu Guda, asi 1,7 km JZ od středu obce, 375 m n. m.; 02.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Bizovo: louky na JZ okraji obce, 225 m n. m.; 02.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – u cesty Merovce-Slatina obec, JV od Dudince; 14.08.1957; Chrtek st. et Soják; PRC – Dúžava: suchá stránka při okraji lesa, asi 2 km JJV od kostela v obci, 250 m n. m.; 01.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – in graminosis pr. Fůlek [Filákov]; 08.09.1914; Margittai; PRC – Hajnáčka: SV okraj luční enklávy na vrchu Pohanský hrad, asi 3 km JZ od obce, 570 m n. m.; 03.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Hajnáčka: louka v rozcestí Salonkáš, asi 3 km SV od kostela v obci, 230 m n. m.; 02.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Feled [Jesenské]; 08.08.1921; Domin; PRC – křovinaté stráně na vrchu Kurba h., SV obce Kiarov, 250 m n. m.; 07.1961; Chrtek st.; PRC – k. 204, Malý Krtíš; 08.1956; Májovský; SLO – travnaté stráně u samoty Mešovka SV obce Malý Krtíš, 200 m n. m.; 07.1961; Chrtek st.; PRC – pastviny SV expozice proti vrcholu Čongrád [Konerád] SZ Plášťovců; 16.08.1957; Chrtek st. et Soják; PRC – Rim. [Rimavská] Seč: strán nad Rimavou; 24.07.1974; Vrťová; SLO – Rimaszombat felsöret, bokrok közt. [nad Rimavskou Sobotou mezi křovinami]; 12.07.1866; Fabry; BRA – Kurinec; s.dat.; [Novák F. A.]; PRC – Kurinec; 07.08.1921; Domin; PRC – Háj mezi Malým Kurincem a Dúžavou u R. [Rimavské] Soboty; 20.04.1922; Novák F. A.; PRC – Louka u Kurince; 26.07.1922; [Novák F. A.]; PRC – Vrbovo u Rim. Soboty [Vrbove nad Rimavou]; 20.07.1947; Dostál J.; PRC – Rim. Sobota-Tomáš [Rimavská Sobota, část Tomášová]; 04.08.1973; Vrťová; SLO – Bakta: lúka za dedinou; 22.07.1974; Vrťová; SLO – pastvina u silnice ke kúpeľím již. od obce Slatina; 20.08.1957; Chrtek st. et Soják; PRC – Rimavská Sobota: okraj silnice do Dúžavy, asi 2,5 km JZ od nádraží, 220 m n. m.; 01.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Rimavská Sobota: okraj lesa asi 2,4 km JJZ od středu města, 220 m n. m.; 01.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Sihof: louky asi 1 km V od obce, u okraje lesa, 260 m n. m.; 02.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – louky na SZ okraji Šah, 137 m n. m.; 19.08.1957; Chrtek st. et Soják; PRC – Trenč SW, na pasienkoch okolo maštali JRD a vo viniciach; 28.08.1983; Májovský; SLO – louky SZ Šošáru, SV obce Želovce [Želovce, osada Slanisko], 160 m n. m.; 07.1961; Chrtek st.; PRC – **3. Slovenský kras:** Rožňava-Torna [Turňa nad Bodvou]; 28.08.1922; [Novák F. A.]; PRC – Turňa [Turňa nad Bodvou]; 1932; Hrobař; PR – **3. Slovenský kras/15. Slovenské rudohorie:** Rožňava; 1924; [Novák F. A.]; PRC – **6. Podunajská nížina:** Hurbanovo, 115 m n. m.; 06.08.1963; Kőrössyová; BRA – Parkan [Štúrovo]; in pratis salosis Alsó rétek ad pag. Kamendín [Kamenín]; 25.08.1935; Krist; BRNU – Kamenín: slanisko; 08.1981; Mikoláš; HOMP – Nitra: na lúke; 26.08.1969; Ješko; BRA – Nitra: pri rieke; 20.09.1961; Ješko; BRA – **8. Východoslovenská nížina:** apud pag. Palín, 100 m n. m.; 08.07.1947; Dostál J.; PRC.

Západokarpatská oblast: 9. Južné Biele Karpaty: in graminosis pr. Javorina; 08.1909; Margittai; PRC – Častá na horských lukách Bošáckej doliny [Nová Bošáca]; 08.1900; Holuby; PR – **13. Strážovské a Súľovské vrchy:** u Beluše [Beluša]; 05.08.1920; [Domin]; PRC – Prievidza: na Keřnaté stráni nad Bojnickými Kúpeľmi, 750 m n. m.; 16.08.1931; Jičínský; ZMT – ad oppidum Bojnice; 1949; Domin; PR – Prievidza: locis ruderalibus et in agris ad vicum Bojnice; 30.07.1967; Deyl M. et Soják; PR – Louka pod Strážovem [vrch Strážov, 1213 m n. m. V od obce Zliechov]; 06.08.1920; Novák F. A.; PRC – apud viam prope pag. Domaníž, solo calcareo-arenoso; 02.08.1920; Novák F. A.; PRC – Rajec nad Rajčankou, planina pod Sokolem [vrch Sokol (928,6) asi 1,7 km V od středu obce]; 31.07.1934; Unzeitig; BRNU – Hlboké nad Váhom: louky asi 1,3 km JJZ od středu obce, 380 m n. m.; 07.07.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Na Vápči u Trenčanských Teplíc, půda kamenitá (vápenec), 900 m n. m. [vrch Vápeč (956 m), V od obce Horná Poruba]; 27.07.1935; Zavřel H.; PR – Kernaté pasienky na úpatí Vápče při Hor. Porube, vápenec, 550 m n. m.; 06.09.1958; Futák; SAV – Hričovské Podhradie: Hričovská skalná ihla; 08.1995; Letz; SAV – medzi Žilinou a Lietavou; 07.1926; Sillinger; PR – vrch Prostkovec při obci Lietava, Seslerietum caeruleae, juh, 450 m n. m.; 16.07.1963; Michalko; SAV – sedlo medzi Lietavským hradom a Drieňovicou [vrch Drieňovica (586 m) asi 2 km VJV od obce]; 14.09.1978; Hallonová; SLO – vápencové skaly na ceste Beluša - Mojtiín, 300 m n. m.; 19.07.1961; Jasičová et Hubová; SAV – Omšenie: Baba [vrch Omšenská Baba (668 m) SV od obce]; 05.09.1958; Popovič; SAV – vrch Baba při Omšení [Omšenie], 630 m n. m.; 16.09.1962; Hubová; SAV – Omšenie: okraj cesty vedoucí od kóty 371,0 m ke kótě 477,1 m, po asi 0,5 km od odbočky z asfaltové silnice v Omšenie-Suchovci, asi 2,5 km V od obce, ca 450 m n. m.; 01.07.2003; Kolář; Herb. P. Koutecký – Opatová: in margine sylvae; 27.08.1932; Schidlaj; BRA – Opatová: suchá stránka nad cestou na začátku Opatovské doliny na JV okraji obce, asi 0,5 km VJV od kostela, 250 m n. m.; 30.06.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – strán u hřbitova křest. nad Povážskou Bystřicí [Povážská Bystrica], 300 m n. m.; 29.07.1920; [Novák F. A.]; PRC – ad limes supra opp. Povážská Bystrica; 29.07.1920; Novák F. A.; PRC – Povážská Bystrica E: svah nad sídliskom Gottwaldovo; 29.10.1980; Kmetová; SAV – Vlhká louka před Manínskou soutěskou nedaleko Povážské Teplé; 01.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Pruské: opuštěný sad u modré turistické značky na S okraji obce, 260 m n. m.; 29.06.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – nad Sokolím při Domaníži [J od obce Pružina]; 18.10.1960; Michalko; SAV – Na Jánošíkovej skale u Rájeckých Teplíc; 27.08.1896; Holuby; BRA – louka u Sulova [Súľov] směrem k Brodu; Súľov-Hradná; 03.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – mez při cestě ze Sulova [Súľov] do Predmíru [Predmier]; 01.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Machňak: in praticulis in silva lucida, 300m n. m. [vrch Machňák (569) asi 2 km JJV od města Trenčianské Teplice]; 26.08.1932; Podpěra; PR – Trenčianské Teplice: světlý les; 26.08.1932; Podpěra; PRC – Trenčín; 08.1937; s.coll.; PR – Valaská Belá: louka na J okraji osady Ďurčekovci, asi 2 km SZ od středu obce, 670 m n. m.; 30.06.2003; Filipová; Herb. P. Koutecký – jižní svahy Hradiska nad Žilinou (nad novým cintorínem); 08.1996; Letz; SAV – **14a. Pohronský Inovec:** Louka na úpatí Bielé Skáli u Hronu u Nové Banye [Nová Baňa]; 29.08.1920; Novák F. A.; PRC – **14b. Vtáčnik:** Handlová: Bralová skála, na vrcholu, 828 m n. m. [vrch Bralová skála v pohoří Žiar asi 5 km SV od města]; 26.07.1938; Unzeitig; BRNU – stráni nad potokem Handlovkou u Prievidzy [Z od města]; 10.08.1923; Jičínský; ZMT – **14c. Kremnické vrchy:** in declivibus septentrionalibus prope stationem viae ferreae Budča prope opp. Zvolen; 31.07.1967; Deyl M. et Soják; PR – **14c. Kremnické vrchy/14d. Poľana/21c. Velká Fatra/22. Nízke Tatry:** Báh. Bystřice [Banská Bystrica]; 09.1919, 09.1920; Trapl; PRC – **14d. Poľana:** U Šálkové na lukách všude [obec Šalková asi 6 km V od města Banská Bystrica, dnes jeho součástí]; 06.1921; Trapl; PRC – Víglaš [Víglaš]: mokré lúky okolo železniční trati; 07.07.1977; Valachovič; SAV – **14e. Štiavnické vrchy:** Bakabánye. Malinková [širší okolí města Pukanec]; 22.07.1910; Kupčok; PR – louky p. Bábino-Manich [Babiná]; 07.1959; Chrtek st.; PRC – kroviny na S svahu Stružkou vrchu k. Babina-Manich; 07.1959; Chrtek st.; PRC – Schemnitzii: in pratis Szeftulto [Banská Štiavnica, část Štefultov]; 02.08.1898; Cserey; BRA – Paradajz u Báh. Štiavnice [Banská Štiavnica, vrch na SZ okraji města]; 07.08.1928; Klášterský; PR – Alsó-Baka. Pliešky sub vineis [Devičany]; 15.08.1910; Kupčok; PR – vrch Krivín nad dědinou Psáry [Psiare], andezitová skála, na vrchole; 31.08.1941; Futák; SLO – svahy za Ladzanami v blízkosti Tlstého vrchu; 09.09.1964; Blažková E.; SAV – Banská Štiavnica: in declivibus graminosis in

pede montis Sitno supra piscina Počuvadelský rybník; 10.09.1962; Skalický; PRC – in dumetis clivis orinetalis montis Solisko ante pagum Podhorie (olium Teplá) prope oppidum Banská Štiavnica, 620 m n. m.; 20.09.1975; Hlavaček A.; BRA – Prančov [Prenčov]; M. Sitno; 06.08.1905; Kmet; BRA – Prenčov: louky asi 4,7 km SSZ od severního kostela v obci, asi 1,4 km VJV od vrcholu Sitno (1009 m), 640 m n. m.; 18.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Počuvadlo: louka asi 2 km SSV od kaple v obci, asi 1,3 km ZZJ od vrcholu Sitno (1009 m), 670 m n. m.; 18.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Bakabánya (Pukanec). In pratis Grunt [býv. louky Grunty asi 3,5 km SSZ od města Pukanec]; 08.1899; Kupčok; PR – Bakabánya [Pukanec]. Šafranice - Drahy ad viam publ.; 18.08.1909; Kupčok; PR – Bakabánya. Prieložok retro Zingaros ad viam [Pukanec, vrch Prieložok (524,9 m)]; 07.10.1910; Kupčok; PR – Bakabánya [Pukanec]. Nadmesto; 29.07.1911; Kupčok; PR – Štiavnicke Bane: louky SV od Richnavských jazer, JZ od obce, 730 m n. m.; 17.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Voznica: louky ve Voznické dolině, asi 2 km VJV od kostela v obci, 250 m n. m.; 16.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Vyhne: na lúke na SV svahu Kamennej, 400 m n. m.; 06.09.1990; Valenta; BRA – na trávníku při silnici Žiar nad Hronom-Nová Baňa nedaleko továrny JZ od města Žiar nad Hronom, 250 m n. m.; 19.09.1966; Jehlík; PR – **14e. Štiavnické vrchy/14f. Javorie**: Zvolen: na břehu Hronu pod městem, 400 m n. m.; 10.08.1966; Dvořák J.; ;BRA – **15. Slovenské rudohorie**: Breznobánya: Hnusná [vrch Hnusná asi 6 km JV od středu města Brezno]; 20.07.1910; Kupčok; PR – Ďubákovo: cesta hrebeňom na Diel, J exp., 900 m n. m.; 21.07.1973; Beracko; SLO – Klenovec; 07.1963; Koráčková; BRA – Dolina Kokavka, lúka pri potoku za benzín. pumpou [u města Kokava nad Rimavicou], 360 m n. m.; Slovakia centralis; 19.08.1973; Beracko; SLO – ad margines agrorum ad fruticosis ad Lovinobaňa, 350 m. n. m.; 20.07.1937; Širjaev; BRNU – apud pag. Rimavská Baňa, 280 m n. m.; 20.07.1947; Dostál J.; PRC – Sluzké [Slizké], pastviny v Baništi [SZ od obce]; 23.08.1976, 17.08.1977; Kliment; SAV – Sluzké [Slizké]: Podbanište [okolí jeskyně Podbanište SZ od obce]; 15.08.1977; Kliment; SAV – Tisovec: křoviny v polích; 20.08.1921; [Domin]; PRC – Tisovec: neďaleko maštali JRD pod vrchom Trstie [VJV od města], 450-500 m n. m.; 10.07.1970; Májovský; SLO – Drahovská dol. - lúka pod chatou Háj, JV exp., 620 m n. m. [asi 5 km Z od obce Utekáč]; 04.07.1977; Beracko; SLO – Vlachovo: Jeseňový vrch, pasienky [kóta 849,7 asi 3 km V od obce]; 23.07.1970; Hajdúk; BRA – **15. Slovenské rudohorie/16. Muránska planina**: Tisovec; 23.08.1928; Vraný; PRC – **16. Muránska planina**: Tisovec: vrch Čeremošná, 750-800 m n. m. [S od města]; 18.08.1970; Májovský et Magic; SLO – **17. Slovenský raj**: 300 m od obce Hrabušická pila [Hrabušice, osada Píla JZ od obce]; dno kotliny Piecky; 10.08.1961; Bártl; PR – in silvis et locis saxosis calcareis prope casam Kláštorisko; 31.08.1976; Soják; PR – **21a. Lúčanská Malá Fatra**: pod Reváni [Fačkov: vrch Reván (1204,6 m) JZ od (Fačkovského) Kláku, nad Fačkovským sedlem]; 13.07.1930; Jičínský; ZMT – Nitr. [Nitrianske] Pravno, pod vrcholem hory Revan [Reván], 1100 m n. m.; 03.09.1952; Pospíšil; SAV – in graminosis ad m. Várhegy [vrch Zniev se zříceninou stejnojmenného hradu], ad Zniovaralja [Kláštor pod Znievom]; 08.1910; Margittai; PRC – Lúka pri ceste. Kunnerad [Kunerad]; 13.08.1967; Hollá; SLO – in saxis infra ruinam aris Strečno; 07.1934; Weber; BRA – **21b. Krivánska Malá Fatra**: in valle fluminis Orava inter Kralovany et Párnica; 09.07.1936; Jirásek V.; PRC – dolina Vrátna: Tiesňavy pri Terchovej, 700 m n. m.; 08.09.1964; Futák, Zahradníková, Jasičová; SAV – **21c. Velká Fatra**: Blatnická dolina [nad obcí Blatnica]; 21.09.1920; [Novák F. A.]; PRC – Stredné nad Blat. dolinou, popod horu, na výsluní; 19.09.1967; Horváthová; BRA – Blatnická dolina, na upátí Strednej; 21.10.1969; Horváthová; BRA – in valle Nedožor, 800 m n. m. [nad obcí Rakša, Nedožor je dnes její částí]; 26.08.1914; Margittai; PRC – in m. Dryjenok [vrch Drieňok (1268 m) V od obce Rakša], 900m n. m.; 08.1915; Margittai; PRC – V řídkém mlází svahovém na Drínoku [Drieňok]; 19.09.1920; Maloch F.; PRC – Dryjenok [Drieňok]: údolí Rakšy; 27.07.1924; Klika; PRC – Rakšianska dolina: svetlina v bučine; 20.09.1966; Futák; SAV – **22. Nízke Tatry**: Skupina Kozího Kamene, světlé lesy nad Kraviani [Kravany], 850-860 m n. m.; 22.07.1932; Sillinger; PRC – locis excisis in silva montana in cacumine montis Ždiar inter pag. Liptovská Osada et [Liptovská] Lužná, 900 m n. m.; 26.07.1930; Sillinger; PRC – Lipt. [Liptovský] Ján, 650 m n. m.; 08.1964; Mindeková; BRA – Mýto pod Ďumbierom, stráně SZ nad obcí; 06.07.2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – Vyšná Bôca; 05.08.1963; Treindlová; BRA – **23c. Belianske Tatry**: smíšené olšiny na "Vysokém břehu" nad Bielou [někde v okolí Tatranské kotliny]; 28.07.1937; Domin; PRC – T. Kotl. [Tatranská Kotlina], 750-760 m n. m.; 02.07.1935; Domin; PRC – **24. Pieniny**: 07.09.1920; [Domin]; PRC – **25. Turčianska kotlina**: ad viam ferream inter pag. Csepcezeny-Zniovarálja [Malý Čepčín a Kláštor pod Znievom]; 08.08.1914; Margittai; PRC – Lisková křovina řídká nad Hájem; 28.09.1919; Maloch F.; PRC – Luka u Turč. Sv. Martina [Martin]; 08.09.1921; Maloch F.; PRC – Turany: motel E, na lúkach pod slatinkou s Drosera anglica; 06.08.1982; Májovský; SLO – Dolná Štubnia [Dolná Štubňa]: pokraj lesa u vesnice, 540 m n. m.; 02.08.1924; Klika; PRC – U Vrútek; 08.1922; Trapl; PRC – **26b. Spišské kotliny**: kóta Krížová: Kvetnica pri Poprade [hřeben J od města Poprad]; 29.09.1972; Vartíková; SLO – Sivá Brada, travertiny [Z od obce Spišské Podhradie]; 11.08.1928; Prát; PRC – in locis salsis collis Sivá Brada prope Spiš. Podhradie, 500 m n. m.; 12.07.1946; Dostál J.; PRC – Sivá Brada pri Spišskom Podhradí; 20.07.1984; Mucina; SAV – Spišské kotliny: Spišský hradný vrch; 07.08.1996; Marciová; SAV – Tatranská Kotlina – Lendák; 25.08.1925; Domin; PRC – **27a. Severné Biele Karpaty**: Inter pago Bohunice et Krivoklát, in prato; 26.06.1928; Schidlaj; BRA – Vrchol Löwensteinu [hrad Vršatec nad obcí Vršatecké Podhradie]; 31.07.1920; [Novák F. A.]; PRC – in cacumine montis Žel situ occ. a pago Vršatecké Podhradie; 02.08.1983; Chrtok st. et Chrtková; PR – **27b. Javorníky**: Pastvina u Hluský nedaleko Čacy [U Hluský, JZ okraj města Čadca]; 08.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Husarský vrch nad Čacou [asi 3 km JJZ od města Čadca]; 08.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Rudina: okolie; 1971; Falfánová; SLO – Čadca: Osobitý vrch [hřeben Osobité, asi 4,5 km JZ od města]; 08.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – mechnatá louka pod Osob. vrchy u Hlaskonka nedaleko Čacy [hřeben Osobité, asi 4,5 km JZ od města]; 08.08.1920; Novák F. A.; PRC – Dlhá nad Kysucou; 30.07.2003; Koutecká; Herb. P. Koutecký – **28. Západné Beskydy**: Brodno: krovinnatá stráň V nad obcou, 460 m n. m.; 03.08.1996; Paulingová; BRNU – Ošcadnica N: na lúčkách nad novým sídliskom; 06.08.1982; Májovský; SLO – Biela skala medzi Krivou a Podbielom, pasienka na upátí, vápenec, juh, 640 m n. m.; 22.08.1957; Futák; SAV – Staškov pri rieke; 18.09.1966; Ješko; BRA – **29. Spišské vrchy**: Hnizdne; 1963; Kuffová; BRA – Leutschau: Ochsenhof [Levoča, statek Voliarná SSZ od města]; 08.1934; Greschik; SLO – Leutschau: am Krušek [Uloža, vrch Krúžok SV od obce]; 08.1918; Greschik; PRC.

Východokarpatská oblast: 31. Bukovské vrchy: Nová Sedlica: 4 km SV od obcem údolí Stuzické Riečky podél bývalé úzkokolejky, od k. 649,6 k hranici; 14.07.1972; Blažková D.; PR.

Nelokalizovatelné údaje

Česko: De pratis montosis Austriae, s. dat.; Schmidt; PRC – Flora Moravica. Kamenice: jižní stráň, 260 m n. m.; 28.09.1991; Macháčová; OL.

Slovensko: Biela Skala; 29.08.1920; [Domin]; PRC – Ráhovec váp. při cestě do Domanic; 02.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Com. Bars, Kamenec [možná Kamenec pod Vtáčníkom, ale není to jisté]; in pratis montis Čuklový vrch, 650 m n. m.;

04.08.1923; Scheffer; PRC – Flora Tatra Magnae. Leutschau [Levoča]: Mittelgebirge; 08.1927; Greschik; PRC – Flora Tatra Magnae. Leutschau [Levoča]: Koryto; 08.1933; Greschik; SLO [všechny Greschikovy sběry nemusí pocházet z okolí Levoče a Levočských vrchů, ale i z Vysokých Tater a podtatranských kotlin] – V hičinske na Brale, 800 m n. m.; 01.09.1959; s.coll.; BRA – Slovensko; 31.07.1920; [Novák F. A.]; PRC.

***Centaurea phrygia* agg.** (položky, které se nepodařilo spolehlivě určit)

Všechny tyto položky kromě poslední jsou pravděpodobně velmi netypická *C. stenolepis* z vyšších (mezofilních) poloh. Poslední položka od Spišských Vlachů je buď *C. phrygia* nebo *C. stenolepis*.

Slovensko

Panonská oblast: 3. Slovenský kras: Zádiel. dolina: v zadní části roztr. [Zádielská dolina, Z od obce Hačava]; 05.07.1931; Brym; PRC – nad Zadielskou dolinou, loučka; 01.07.1934; Hadač J.; PRC – **15. Slovenské rudohorie:** In monte Jahodna ad opp. Kassa [sedlo Jahodná asi 10 km VJV od města Košice]; 07.09.1908; Thaisz; PR – Repi a Král. studňa u Košic, roztr. [sedlo Repy a vrch Kráľova Studňa, 3-5 km Z od obce Sokol]; 29.07.1934; Brym; PRC – Louky na svahu Lastovičího vrchu u Štosu 820-850 m n. m. [Lastovičí vrch (1061 m), asi 4 km SSV od obce Štós]; 15.08.1938; [Domin]; PRC – Louky v okolí Černé Moldavy u Štosu [J od obce]; 19.07.1938; [Domin]; PRC – **15. Slovenské rudohorie/22. Nízke Tatry:** Brezno: In collibus – 06.08.1898, 08.1899; Kupčok; PRC – **26b. Spišské kotliny:** Wallendorf [Spišské Vlachy]; s.dat.; Kalchbenner; BRA.

***Centaurea phrygia* L. s. l.** (položky, které nelze zařadit k poddruhu)

Česko

Mezofytikum: 46. Labské pískovce: 46a. Děčínský Sněžník: Nový Libouhec: louka na severně od osady; 01.09.1996; Ondráček; CHOM – **78. Bílé Karpaty lesní:** Lopeník: oblast Trojáku, střední část sjezdovky Lopata; 06.07.2004; Filippov; Herb. P. Filippov.

Slovensko

Západokarpatská oblast: 14c. Kremnické vrchy: in prato montano supra Krahule, 950 m n. m.; 23.08.1965; Hrabětová; BRNU – **14e. Štiavnické vrchy:** Štiavnické vrchy: Zlatá Baňa E: na kopci s *Pulsatilla grandis* [nelokalizováno, Zlatá Baňa je v Šariši, ale vzhledem k lokalizaci na schedě, kde je napsáno „Štiavnické vrchy“, jde pravděpodobně o jinou obec, možná Nová Baňa]; 17.09.1980; Májovský et Králik; SLO – Sitno u Băň. Štiavnice [hora Sitno, 1009 m]; 29.07.1928; Klášterský; PR – **15. Slovenské rudohorie:** Silva infra montem "Javorinka" prope Redová [Rejdová], 1100 m n. m.; 13.08.1898, 16.08.1898; Točl; PR – Drahovská dolina: lúka v závere doliny [asi 6,5 km ZSZ od obce Utekáč], SZ exp., 700 m n. m.; 04.07.1974; Beracko; SLO – Mons Radzim, 920 m n. m. [JV od obce Vyšná Slaná]; 16.08.1898; Točl; PR – **15. Slovenské rudohorie/22. Nízke Tatry:** Brezno: in pratis montanis; 08.1899; Kupčok; PR – **17. Slovenský raj:** In saxosis calcariis muscosis ad viam apud vicum Ztracená ad montis Havraná Skála pedes, satis frequens [vrch Havrania skala (1156 m) asi 2,5 km S od obce Stratená]; 19.08.1921; Prát; PRC – **21c. Velká Fatra:** in pratis subalpinis in valle Lubochno [Lubochnianska dolina J od obce Lubochná], 600 m n. m.; 08.1912; Margittai; PRC – Klak nad Lubochnanskou dolinou, 900 m n. m.; 16.07.1930; Dvořák R.; ZMT – **22. Nízke Tatry:** Bei Kiraly Lehota [Kráľova Lehota]; 25.09.1932; Grodkovszky; BRA – dolina Ništokovo SV od osady Čierny Váh, 800 m n. m.; 11.08.1973; Vartíková; SLO – Čierny Váh: prečerpávacía vodná nádrž dolná; 27.07.1979; Hajdúk; BRA – Svatojánská dolina [Jánská dolina J od obce Liptovský Ján]; mokré louky, 700 m n. m.; 02.07.1931, 06.07.1931; Sillinger; PRC – in conv. Svatojánské supra Lipt. Sv. Jan, 670 m; 09.09.1954; Hrabětová; BRNU – In paludosis supra L. Sv. Ján (in locis cum Sphagno), 680 m n. m.; 24.06.1958; Hrabětová; BRNU – Jánska dolina: na lúkach okolo horárne a salaši pod vrchom Ohnište; 15.07.1967; Májovský; SLO – Mýto pod Ďumbierom: stráně SZ nad obcí; 06.07.2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – In pratis prope Horná Boca [Vyšná Boca], substr. granitico, 1100 m n. m.; 20.07.1927; Scheffer; PRC – Louky v údolí Staré Boce, 1100 m n. m.; 09.07.1931; Sillinger; PRC – **23a. Západné Tatry:** Tichá dolina: V travnatém porostu u cesty, 1200 m n. m.; 04.07.1971; Unar; BRNU – In pratis montanis sec. viam e covalle Ráčkova dolina Podbansko versus, 900 m n. m.; 05.09.1964; Hrabětová; BRNU – In graminosis declivium in Jemnická dolina supra II. poubem, 900 m n. m.; 06.09.1966; Hrabětová; BRNU – **23b. Vysoké Tatry:** Pod Krivánem; 08.07.1938; Kurka; PRC – Štrbské Pleso: na trávníku při silnici v rekreačním středisku u Štrbského plesa, 1360 m n. m.; 22.09.1966; Jehlík; PR – **23c. Belianske Tatry:** při cestě z Tatranské Kotliny na chatu Protěž [asi 3 km Z od obce], 1000 m n. m.; 13.07.1960; Šmarda J.; BRNU – **26a. Liptovská kotlina:** Lúky pri Izíповciach; 08.07.1965; Urvichiarová; BRA – Bei St. Andreas [Liptovský Ondrej]; 07.1894; Ullepitsch; PRC – Surový Hrádok [vrch Surový Hrádok (1016 m), asi 1,6 km JZ od osady Podbanské]; 08.1935; Svoboda P.; PR – in pratis pr. Pribilina; 14.07.1913; Margittai; PRC – Pasiенок, lúka Horné Lazy, kataster obce Pribylina, 900 m n. m.; 08.1982; Horníčková; BRA – Vavrišovo: mokré lúky pod Strážami; 30.06.1975; Vartíková; SLO – **26b. Spišské kotliny:** Tatranská kotlina: in pratis versus Landek [Lendak], 750 m n. m.; 08.1922; Podpěra; BRNU – **28. Západné Beskydy:** Babia Gora; 07.1921; [Klika]; PR – pratis in covalle rivuli Jelenná voda [Jelešňa] merid.-orient. a pago Hamry [Oravské Hamre, dnes zatopeno Oravskou přehradou]; satis copiose, 592m n. m.; 18.08.1951; Chrtek st.; PRC – **29. Spišské vrchy:** in pratis montis Paulišovo-vrch, ad Berzevice [Brezovica], 1000 m n. m.; 07.07.1933; Margittai; PRC – in pratis m. Černo-Kasec ad Csertesz [vrch Čiernohuzec ve vojenském prosturu Javorina, asi 7 km ZSZ od obce Tichý Potok], 1100 m n. m.; 10.07.1933; Margittai; PRC.

***Centaurea phrygia* subsp. *erdneri* (J. WAGNER) KOUTECKÝ ined.**

Česko

Mezofytikum: 78. Bílé Karpaty lesní: Lopeník: Mikuliněc [hora a osada Mikulčín vrch]; 07.1906; Čoka; BRNU – **82. Javorníky:** Velké Karlovice. Údolí Miloňov [S od obce], u cesty; 02.08.1927; Říčan; BRNU – **83. Ostravská pánev:** in dit. urb. Ostrava (haldy); 06.1969; Dostál J.; PRC.

Oreofytikum: 88. Šumava: 88b. Šumavské pláně: Šumava, kraj smrkového lesa u Stodůlek [Prášily, býv. osada Stodůlky asi 4 km VJV od obce]; 20.08.1919; Maloch F.; BRNU – **97. Hrubý Jeseník:** Vys. Jeseník; 26.07.1933; Dvořák R.; ZMT – Karlov pod Pradědem: louky J od obce, 690 m n. m.; 07.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – **99. Moravskoslezské Beskydy: 99a. Radhošské Beskydy:** locis graminosis in monte Beskyd, loco Bumbalka, 900 m n. m. [sedlo Bumbalka na hranici se Slovenskem, asi 5,5 km JJZ od obce Bílá]; 06.07.1947; Dostál J.; PRC – Prostřední Bečva, na pastvině, 700m n. m.; 10.08.1949; Kavka; BRA – Obidová: louky v okolí osady u červené turistické značky, 750 m n. m.; 17.07.2002; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – in pratis pr. Grůň supra Staré Hamry, 850 m n. m.; 05.08.1941; Podpěra; BRNU

– Radhošť, svahy; 08.1929; Ptačovský; SAV – Rožnov pod Radhoštěm; 01.09.2001; Koutecká; Herb. P. Koutecký – Bílý Kríž: louky na vrcholu, 870 m n. m.; 17.07.2002; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký.

Slovensko

Západokarpatská oblast: 9. Južné Biele Karpaty: Javorina [vrch Velká Javorina, 970 m]; 08.1857; Holuby; SLO – 13. **Strážovské a Súľovské vrchy:** louky mezi Ládcemi a Mojtním (Caricetum montanae), 450 m n. m.; 16.07.1932; Sillinger; PRC – Trencsén [Trenčín]; Brancsik; BRA – 14c. **Kremnické vrchy:** in pratis pr. Körmöczbanya [Kremnica], 600 m n. m.; 05.07.1913, 07.07.1913; Margittai; PRC – Louka pod posledním mlýnem v údolí Bílého Potoka pod Kremnickým Štosem, suchá místa [J od města Kremnica]; 31.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Stoss u Kremnice [Kremnický Štós]; 20.07.1923; Úlehla; BRNU – 14e. **Štiavnické vrchy:** in m. Kalvaria pr. Selmečbánya [Banská Štiavnica, vrch na SV okraji města]; 08.1916; Margittai; PRC – Banská Štiavnica: v okolí žel. zastávky Banský Studenec východně od města, 520 m n. m.; 23.09.1966; Jehlík; PR – in locis graminosis pr. Garamberzence [Hronská Breznica], 400 m n. m.; 16.07.1916; Margittai; PRC – in dumetis clivis orinetalis montis Solisko ante pagum Podhorie (olium Teplá) prope oppidum Banská Štiavnica, 620 m n. m.; 20.09.1975; Hlavaček A.; BRA – 14c. **Kremnické vrchy/14d. Poľana/14e. Štiavnické vrchy/14f. Javorie:** Wiesen um Altsohl [Zvolen], 300 m n. m.; 07.1870; Freyn; PRC – 15. **Slovenské rudohorie:** Brezno. In pratis. Pod Mazornákovým; 10.08.1898; Kupčok; PR – Breznobanya. Sub monte Hnusnô, in pratis [Brezno, vrch Hnusné asi 6 km JV od středu města]; 29.07.1910; Kupčok; PR, PRC – Dolina Kokavka [u obce Kokava nad Rimavicou], lúka pri potoku, 560 m n. m.; 19.08.1973; Beracko; SLO – montes Slovenské Rudohorie: in monte Viepor situ merid.-orient. ab oppido Brezno nad Hronom [hora Klenovský Vepor nad obcí Lom nad Rimavicou]; 07.08.1936; Sillinger; PRC – Brezno n. Hr.: váp. skala nad žel. stanice Lubietová [Lubietová]; 14.06.1947; Futák; SLO – Lubietová: u chaty na Hrbe, 1100 m n. m. [Lubietová, asi 6,5 km V od obce]; 24.08.1985; Popovič; SAV – Mokrý Lúka: na aluviálních lúkách rieky Muráň; 08.1961; Urvichiarová; BRA – Kohút nad Vzdychavou u Revúce [Muránska Zdychava]; 1924; [Novák F. A.]; PRC – Louky u Laštovčího vrchu u Štосу, 820-850 m n. m. [Štós, asi 4 km SSV od obce]; 15.08.1938; [Domin]; PRC – Tisovec: Rejkovo [JZ od města], 400 m n. m.; 06.07.1970; Májovský; SLO – 16. **Muránska planina:** Červená skála u Tisovce [obec Červená Skála]; 20.08.1921; [Domin]; PRC – ad stationem viae ferreae Bánovo propo oppidum Tisovec; 08.08.1958; Soják; PR – In pratis (Anthoxantho-Agrostieto) m. Velká Stožka, 1150 m n. m. [vrch Velká Stožka, 1297 m]; 15.08.1937; Sillinger; PRC – 17. **Slovenský raj:** in m. Stein ad Dobsinam; 06.08.1930; Lengyel; PRC – in valle Gölnic ad Dobsinam [údolí řeky Hnilce, pravděpodobně u Dobšinské Ladové Jaskyně]; 07.1932; [Lengyel]; BRNU – Slov Kras u Dobšinné [Slovenský ráj, zřejmě okolí Dobšinské Ladové Jaskyně]; 24.08.1921; [Domin]; PRC – Dobšinská Ledová Jeskyně. Kamenitá travnatá stráň nad hotelem., 880 m n. m.; 25.08.1925; s.coll.; PRC – in pratis ad Dobsinaijegbarlang [Dobšinská Ladová Jaskyňa]; 30.07.1932; Margittai; PRC – křoviny za myslivnou u "Pily" v údolí Bílého potoka [Hrabušice, osada Píla JZ od obce]; 31.08.1920; [Domin]; PRC – louky na planině Glacu, 900-1000 m n. m.; 28.07.1932; Sillinger; PRC – Biely potok pod ústím Kyselá, 540 m n. m. [asi 4 km JZ od obce Spišské Tomášovce]; 16.08.1962; Hybová; SAV – roklna Kysel, okraj smrekového lesa, 700 m n. m.; 14.08.1967; Kollár et Zahradníková; SAV – Ztratená [Stratená]; Palouky, 800 m n. m.; 07.08.1938; Ptačovský; SAV – in valle Gölnic ad Pusztamező [osada Pusté Pole u nádraží Vernár]; 06.08.1930; Weber; PR – 20. **Vihorlat:** Ackerraine u. Tristen bei Vinna [Vinné]; 07.1921; Hruby; BRNU – 21a. **Lúčanská Malá Fatra:** Reváň [Fačkov: vrch Reváň (1204,6) nad Fačkovským sedlem, JV od obce]; 28.08.1940; Novacký; BRA – Revan-Klak [mezi vrchy Reváň (1204,6) a Klak (1352), JV od obce]; 1949; Klika; PR – 21b. **Krivánska Malá Fatra:** Kralovany: louky v sedle mezi vrchy Suchý (1267 m) a Žobrák (1308 m), asi 4,5 km SSZ od obce, 1130 m n. m.; 11.08.2000; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Párnica W: na pasienkách při chodníku na Medzihole; 05.10.1983; Májovský; SLO – Šútovský vodopád [S od obce Šútovo]; 28.08.1942; Nábělek F.; SAV – louky u osady Istvánová [Terchová, osada Štefanová] pod Rozsutcem, 1100 m n. m.; 28.07.1929; Sillinger; PR – Terchová: louka pod Rozsutcem u Istvánovej [osada Štefanová], 900 m n. m.; 28.07.1929; Sillinger. PRC – Nižna Štefanova [Terchová, osada Štefanová]; 12.08.1933; Klika; PR – Těrchová, louky pod Rozsutcem; 22.06.1948; Slavoňovský; BRNU – Chaty pod Sokolím (Štefanová), 700 m n. m.; 20.09.1980; Mikoláš; HOMP – Štefanová SE: při chodníku na V. [Velký] Rozsutec v bučinách; 06.10.1983; Májovský; SLO – In valle Studenec ad pedem m. Malý Kriváň [S od obce Turany]; 29.07.1896; Holuby; BRA – In pratis montanis sub monte Rozsutec sitis, ad vicu Bjela, 700 m n. m. [Zázrivá, osada Biela JZ od obce]; 27.07.1925; Scheffer; BRA, PRC – 21c. **Velká Fatra:** Ostrý vrch, 700 m n. m.; 07.1935; Nábělek V.; SAV – in pratis silvaticis montium "Velká Fatra" supra pagum "Staré Hory" cum "Zvolen", 900-1100 m n. m.; 18.08.1920; Schustler; PR – Banská Bystrica: vzácné na dvoře přádelny bavlny Slovenka, 350 m n. m.; 22.10.1966; Jehlík; PR – Belá-Dulice: vrchol hory Lysec (1381 m), asi 6,5 km V od obce, 1380 m n. m.; 18.09.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – apud viam prope pag. Čeremošna [Čremošné] prope baln. Štubnianské [Turčianske] Teplice, 700 m n. m.; 30.10.1923; Maloch F.; PRC – in pratis in valle Žarnovica, c. 800 m n. m. [Čremošné, Žarnovická dolina V od obce]; 10.07.1913; Margittai; PRC – Žarnovická dolina [V od obce Čremošné]; 17.07.1924; Klika; PRC – u Harmance; 02.07.1922; Trapl; PRC – in pratis montanis in subalp. m. Ploska [Ploská], 1200 m n. m.; 07.1912; Margittai; PRC – in pratis montaneis in subalp. m. Pustalóvča [vrch na hlavním hřebeni mezi Krížnou a Ostriedkem], 1400 m n. m.; 07.1912; Margittai; PRC – Černý Kameň: louky pod Č. Kameněm k S, 800 m n. m. [vrch Čierny kameň, 1479 m, na hlavním hřebeni Z od obce]; 30.07.1924; Klika; PRC – Čierny Kameň [vrch Čierny kameň, 1479 m, na hlavním hřebeni Z od obce], 1000-1400 m n. m.; 07.1935, 07.1936; Nábělek V.; SAV – montis Čierny Kameň [vrch Čierny kameň, 1479 m, na hlavním hřebeni Z od obce]; 07.1947; Weber; BRA – in pratis montanis infra montis Čierny kameň supra p. Vyšná Revúca; 07.1954; Weber; BRA – Vyšná Revúca: louka v závěru Zelené doliny, asi 3,8 km J od centra obce, 870 m n. m.; 21.09.2001; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – in valle Lubochnó, 600 m n. m. [Lubochnianska dolina J od obce Lubochná]; 08.1912; Margittai; PRC – Údolí od Lubochné na jih. [Lubochnianska dolina J od obce Lubochná]; 27.08.1919; [Domin]; PRC – ad opp. Lubochná. Dole při úpatí a u potoka. Hojně; 20.07.1919; [Domin]; PRC – Lubochnia [Lubochná]; 18.07.1920; Klika; PRC – Salatínské údolí, louka, 700 m n. m. [Lubochná, pravostranný přítok Lubochnianske doliny asi 5 km J od obce]; 01.08.1925; Klika; PRC – in prato montano ad rivulum Klak supra vallem Lubochnňanská dolina, solo calcareo, altitudene circa 900 m s. m. [Lubochná, levostranný přítok Lubochnianske doliny asi 7,5 km J od obce]; 16.07.1930; Sillinger; BRNU – Kutníkov u Lubochné [Lubochná, Kutníkov kopec, 1064 m, JV od obce]; 24.07.1930; Klika; PR – V. Fatra: Tlstý Diel u Lubochné, 650 m n. m. [Lubochná, vrch Tlstý diel, 990 m, asi 4 km JZ od obce]; 13.07.1933; Klika; PR – Turecko u Salatína [Lubochná, údolí Turecká (levostranný přítok Lubochnianske doliny) u osady Salatín, asi 5 km J od obce]; 04.08.1933; Klika; PR – Černavy u Lubochné; 28.08.1933; Klika; PR – Lubochná: u reky; s.dat.; Klika; PR – Vlkolíncec, na J okraji obce, mezofilní louky, 700 m n. m. [osada Vlkolíncec J od města Ružomberok]; 13.06.1999; Hlavaček R.; Herb. R. Hlavaček – in pratis montanis montis Majerova skala; 07.1958; Dostál J.; PRC – 21c. **Velká Fatra/22. Nízke Tatry:** Podsuchá; 23.08.1975; Hodoval; BRA – 21c. **Velká Fatra / 21d. Chočské vrchy / 22. Nízke Tatry / 26a Liptovská kotlina:** Ružomberok; 05.08.1966; Nagy; SAV – 21d. **Chočské vrchy:**

Příloha 3 – Seznam herbářových položek

Nad Komjatnou; 14.07.1951; Májovský; SLO – Kralovany-Dierová [Kralovany, osada Dierová, asi 3 km SSV od obce]; 14.06.1971; Hodoval; BRA – Kvačanská dolina; 27.06.1931; Žofák; PRC – in covalle Kvačianska dolina et in declivis m. Ostrý vrch, solo calcareo; 07.08.1959; Klášterský et Měšiček; PR – Kvačianska dolina: pri starom mlyne; 03.07.1968; Hubová; SAV – in valle Kvačanská dolina inter pagos Kvačany et Huty, pars centralis, solo calcareo; 26.06.1988; Chrtek st. et Deylová; PR – pagus Kvačany: herbosus in ostio vallis Kvačianska dolina ad pagum, 650 m n. m.; 19.07.1988; Štěpánek; PR – Kvačianska dolina; 20.09.1988; Houzarová et Ondráčková; ZMT – pr. Likava [Likavka], 700 m n. m.; 06.07.1914; Margittai; PRC – asi 1 km VJV od zříceniny hradu Likava [u obce Likavka], 565 m n. m.; 20.06.2003; Ekrt, Herb. P. Koutecký – Dolina Liptovskej Anny, 700 m n. m.; 27.09.1964; Futák et Zahradníková; SAV – in pratis pr. Lucskafürdő [Lúčky]; 06.07.1914; Margittai; PRC – in locis graminosis situ orient. a pago Malatiná, 850 m n. m.; 15.08.1971; Chrtek st. et Krísa; SAV – Osádka: louka asi 1 km JJV od obce, 780 m n. m.; 21.06.2003; Ekrt, Herb. P. Koutecký – in covalle Prosiecká dolina; 16.08.1961; Měšiček; PR – Prosiecká dolina; 10.08.1966; Zahradníková et Jasičová; SAV – Šíp, po hlavny hrebeň; 22.06.1963; Futák, Zahradníková, Jasičová; SAV – Havran u Lub. [Švošov, vrch Havran, 882 m, SZ od obce]; 15.07.1928; Klika; PR – Velké Borovó: lúky, 900 m n. m. [Velké Borové]; 30.08.1928; Sillinger; PR – V. Borovó: lúky [Velké Borové]; 30.07.1929; Sillinger; PRC – **22. Nízke Tatry**: Nové Hianovky; 07.1934; Šmarda J.; PR – Obec Bystrá; 04.09.1987; Osbornová; PRC – okolí hotelu Srdiečko [v závěru Bystré doliny S od obce Bystrá]; 29.08.1987; Osbornová; PRC – in valle Demänová, apud viam publicam in silve prope cavam, s. calc., 800 m n. m.; 22.07.1928; Cejp; PRC – mons Krakova Hola in valle Demänová, ad speculum, solo calcareo, 800-900 m n. m.; 22.07.1928; Cejp; PRC – Krakova hoľa (1751,6 m): louky u žlutě značené turistické cesty, nad sedlem Javorie, asi 1 km J od vrcholu, 1550 m n. m.; 23.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Krakova hoľa (1751,6 m): zarůstající louky v dolině pod sedlem Javorie, u červeně značené turistické cesty, asi 1,5 km JV od vrcholu, 1250 m n. m.; 23.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – in graminosis in covalle Demänovská dolina; 13.08.1952; Skřivánek; BRA – Demänovská dolina: dolina Vyveranie; 12.09.1955; Ščepka; SAV – prope Demänovská jask.; 16.08.1967; Pecníková; BRA – Demänovská dolina, Vyveranie, 750 m n. m.; s.dat.; Zahradníková.; SAV – Demänová: louky Repiská v Demänovské dolině, asi 8 km J od obce, 900 m n. m.; 25.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Vajskovská dolina: horní část k vodopádu [S od obce Dolná Lehota]; 30.08.1987; Husička; PRC – Zvolen [vrch Zvolen, 1403 m, S od obce Donovaly]; 19.08.1922; Trapl; PRC – pratis apud pag. Sliachany, 800 m n. m. [Donovaly, část Sliachany]; 08.1932; Kmoníček; PRC – při silnici na severním okraji obce Jasenie, výslunná místa při Jasenském potoku, 650 m n. m.; 04.07.1976; Dvořák F.; BRNU – Korytnica [Korytnica-kúpele]; 08.1878; Richter L.; PRC – Korytnica [Korytnica-kúpele]; 16.08.1930; Pohl; PRC – Waldländer b. Korytnica, 900 m n. m. [Korytnica-kúpele]; 18.08.1930; Pohl; PRC – Korytnica [Korytnica-kúpele]-Lipt. [Liptovská] Osada, úzkorozchodná železnice, 600-720 m n. m.; 03.07.1974; Horníčková; SAV – Louky v údolí Černého Váhu, 780 m n. m.; 20.07.1931; Sillinger; PRC – Čierny Váh.; 20.08.1931; Sillinger; PRC – vrch Cudzenica pri Kráľ. Lehote (horské lúky), 750-800 m n. m. [Kráľova Lehota, vrch Cudzenica 3 km JV od obce]; 21.07.1972, 10.8.1972; Vartíková; SLO – Čierny Váh: lesy od Svarína po hájovňu Niž. Chmeliencom, S exp., 750 m n. m.; 18.07.1972; Vartíková; SLO – Čierny Váh: lavá strana toku, lúky medzi Niž. a Vyš. Chmeliencom, 750 m n. m.; 19.07.1972; Vartíková; SLO – Čierny Váh: mokrá lúka za osadou Čierny Váh, J exp., 800 m n. m.; 09.09.1972; Vartíková; SLO – Čierny Váh: skalky na pravom brehu V od osady Čierny Váh, 800 m n. m.; 13.09.1972; Vartíková; SLO – Čierny Váh: les na pravom brehu východne od osady Čierny Váh, 800 m n. m.; 13.09.1972; Vartíková; SLO – Vrch Rígel nad Svarínom (Čierny Váh), 800-900 m n. m.; 08.08.1973; Vartíková; SLO – dolina Ništoko SV od osady Čierny Váh, 800 m n. m.; 11.08.1973; Vartíková; SLO – Železná: lúka [Liptovská Lúžna, osada Železná 5,5 km VSV od středu obce]; 20.07.1931; [Schidlaj]; BRA – Salatín [hora Salatín 1630 m n. m. S od obce Liptovská Lúžna]; 1934; Šmarda J.; BRNU – jižně Salatínu na kotě 1236 [Rázstocké sedlo, S od obce Liptovská Lúžna]; 07.1934; Šmarda J.; BRNU – Nízke Tatry: mýtina na hřebeni Ždiaru nezi Lužnou a Osadou, 900 m n. m. [vrch Žiar, 1007 m, SZ od obce Liptovská Osada]; 26.07.1930; Sillinger; PRC – Korytnacká dolina [Korytnická dolina]; 08.1964; Hodoval; BRA – Na svazích v úvozech na suchých loukách a úpatí Sielnice u Porúbky [Liptovská Porúbka]; 25.07.1934; Vlach; PRC – Liptovská Porúbka: louky na J okraji obce; 680 m n. m.; 22.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Liptov. Teplička: vrch Na Jedlinskej, 1050 m n. m.; 15.09.1974; Vartíková; SLO – Na úpatí Borové na levém břehu Váhu, na lukách a lesním okraji u Lipt. Hrádku, 637 m n. m.; 11.07.1932; Horák; PRC – při Váhu mezi Lipt. Hrádkom a Lipt. Sv. Jánom, vápenec; 16.08.1944; Futák; SLO – pod Ďumbierem u horárni [pravděpodobně hájovna Pred Bystrou v Jánské dolině, J od obce Liptovský Ján]; 06.08.1919; [Domin]; PRC – Svatojánská dolina, svah Sokolné nad horárnou Pred Bystrou, 900 m n. m. [Jánská dolina J od obce Liptovský Ján]; 04.08.1930; Sillinger; PRC – Lipt. Ján [Liptovský Ján]; 12.08.1963; coll.?.; BRA – Jánska dolina, na lukách okolo horárne a salaši pod vrchom Ohnište [J od obce Liptovský Ján]; 15.07.1967; Májovský; SLO – Svatojánská dolina, před Bielou, 700 m n. m. [Jánská dolina J od obce Liptovský Ján]; s.dat.; Fott; PRC – skupina Kozího Kamene, louky pod Babou (Lučinná - Patizovce), 760 m n. m.; 21.07.1932; Sillinger; PRC – Malužinská dolina, 700-800 m n. m.; 11.08.1930; Sillinger; PRC – Ohniště [hora Ohniště 1538 m Z od obce Malužiná]; 20.07.1957; Májovský; SLO – Malužiná Z: lúčka na začiatku Svidovskej doliny, 750-760 m n. m.; 22.08.1980; Zahradníková et Šípošová; SAV – ŠPR Ohniště, Stašovská dolina; 17.07.1986; Hrouda et Drábová; SAV – ŠPR Ohniště, kosená lúka pri Chate starých mládencov; 16.07.1986; Hrouda et Drábová; SAV – Ohniště (1533 m): Michalovské sedlo, asi 1,4 km S od vrcholu, pod vrcholem Slemä (1514 m), 1395 m n. m.; 22.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Malužiná: louky ve Svidovském sedle, asi 4,5 km Z od kostela v obci, 1140 m n. m.; 23.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Ďumbír [hora Ďumbier, 2043 m]; 08.1935; Nábělek V.; BRA, SAV – Siná, 1200 m n. m. [horá Siná, 1560 m, Z od Demänovské doliny]; 20.07.1930; Sillinger; PRC – Nízke Tatry, lúka nad skalami [pravděpodobně údolí Revúce v okolí obce Podsuhá]; 15.06.1961; Nagy; SAV – Nad skalami pri Ružomeroku, na lúke [pravděpodobně údolí Revúce v okolí obce Podsuhá]; 25.06.1969; Nagy; SAV – u stanice Podsuhá, dol. Vel. Brankov – 16.07.1972; Hodoval; BRA – Brankov, mokré lúky nad vodopádom, 796 m n. m.; 16.07.1998; Valachovič; SAV – Biely Potok [Ružomberok, J od města v údolí Revúce]; 06.1964; Hodoval; BRA – Svit SW: Lopušná dolina, v dolnej časti pri hradskej; 19.07.1974; Májovský; SLO – Baň. Diel [asi Špania Dolina, vrch Pánský Diel, z okolí pochází i jiné sběry tohoto autora]; 04.08.1922; Trapl; PRC – Vernár: Vernárska Tiesňava, na basi vápencových skal při silnici; 12.08.1980; Dvořák J.; BRA – Vernár: louky asi 0,7 km ZSZ od kostela v obci, 800 m n. m.; 05.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Vernár: louky u potoka přitékajícího z levé strany do řeky Hnilec, nedaleko nádraží Vernár, asi 4 km JZ od obce, 940 m n. m.; 06.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Východná: okraj lesa za železnicou; 30.08.1965; Zahradníková; SAV – Poludnica, JV svah, 900 m n. m. [vrch Poludnica, 1549 m, J od obce Závažná Poruba]; 30.08.1930; Sillinger; PRC – Poludnica, JZ svah, 900 m n. m. [vrch Poludnica, 1549 m, J od obce Závažná Poruba]; 27.08.1930; Sillinger; PRC – **22. Nízke Tatry / 26a. Liptovská kotlina**: U Sv. Mikuláše v Liptově [Liptovský Mikuláš]; 08.1879; Úlehla; PRC – **23a. Západné Tatry**: Biela skala, lúčka s smrečinou, SV svah, 1145 m n. m. [vrch Biela skala, 1316 m, V od obce Huty]; 24.08.1966; Futák; SAV – in pratis ad loc. Podbansko [Podbanské], 800 m n. m.; 17.08.1930; Dostál J.; PRC – In prato apud Podbansko [Podbanské]; 19.07.1940;

Nábělek F.; SLO – Tichá dolina, vých. od Tomanovej doliny, vápenec, ca 1300 m; 10.09.1963; Futák; SAV – in pratis montanis supra pag. Pribilina [Pribylina]; 07.09.1964; Hrabětová; BRNU – In pratis montanis subsilvanis in vicis viae e covalle Ráčkova dolina loco dicto Podbansko versus, 850 m n. m.; 06.09.1966; Hrabětová; BRNU – Studenatal vor Zuberec; 08.1911; Hruby; BRNU – in valle Roháčská dolina, alt. 1300 m s. m.; 24.08.1919; [Domin]; PRC – Liptovské hole in pratis montanis in jugo Javorina montis Osobitá supra pag. Zuberec (comit. Orava), 1200 m n. m.; 10.07.1931; Dostál J.; PRC – graminosis ad viam prope venatoriam Brestová supra pag. Zuberec, 950 m n. m.; 18.07.1931; Dostál J.; PRC – in pratis ad pedem montis Osobitá pr. pag. Zuberec; 08.1956; Spudilová; PRC – křovinatý břeh Studeného potoka pod chatou Zverovka, 950 m n. m.; 02.09.1966; Toman; PRC – **23b. Vysoké Tatry:** velmi častá v příkopech a na stráních při cestě Svobody ve Vys. Tatrách; 1931; Güttler; PRC – Smokovec: Nová Lesná; 03.09.1919; [Domin]; PRC – Wegränder vor dem Bad Schmeks [Starý Smokovec]; 07.1886; Životský; PRC – Při Cestě Slobody u Vyš. Hágů [Vyšné Hány] u Tatranské Lomnice; 20.08.1930; Dvořák R.; ZMT – Tatranská Polianka; 26.07.1925; Domin et Krajina; PRC – Tátra, am der Csorbaer See. [Štrbské pleso]; 17.08.1902; Brancsik; BRA – in valle Mlinica, 1500 m n. m. [Mlynická dolina S od Štrbského plesa]; 29.08.1915; Margittai; PRC – Mlýnická dolina, od skokanských mostíků [Štrbské pleso] po vodopád Skok; 12.08.1970; Zahradníková; SAV – U Matliar [Tatranské Matliare] u Tatranské Lomnice na lukách; 08.1924; Krajina E.; PRC – in graminosis ad Matlárháza [Tatranské Matliare], 1350 m n. m.; s.dat.; Margittai; PRC – **23c. Belianske Tatry:** Smíšené olšiny "Vysokého břehu" nad Bielou; 20.07.1937; Domin; PRC – Zadné Medodoly, travnaté porosty, 1400 m n. m.; 15.08.1967; Kollár et Zahradníková; SAV – za mostem u Tatranské Kotliny; 25.08.1925; Domin; PRC – bei Tatr. Kotlina [Tatranská Kotlina]; 08.1930; Laus; SLO – Tatranská Kotlina: in Pineto, 750 m n. m.; 07.08.1933; Domin; PRC – Tatranská Kotlina, úd. Bielé; 04.08.1923; Domin et Krajina V.; PRC – od Čierné vody od cesty Svobody [Tatranská Kotlina, asi 2,5 km J od obce]; 09.08.1937; Domin; PRC – vlhká louka u Bielé za ústím Suchého potoka, 745 m n. m. [S od obce Tatranská Kotlina]; 20.07.1937; Domin; PRC – in valle Tatranská Kotlina in "Veliký les"; 20.08.1928; [Domin]; PRC – ad Hučivá Diera prope Tatranská Kotlina, solo calc., 920 m n. m. [zřejmě Šumivý prameň 1,5 km JJZ od obce]; 21.07.1928; Krajina V.; PRC – Tatranská kotlina: Drabina; 14.08.1933; Domin; PRC – mýt Husiaru [vrch Husár (978) asi 2,5 km S od obce Tatranská Kotlina]; 05.08.1935; Domin; PRC – Holub. [Holubyho] dolina, 1600 m n. m.; 12.08.1936; Vácha; PRC – Ždiar: in pratis, 900 m n. m.; 10.08.1933; Domin; PRC – cestou ze Širokého poľa od Ždiaru; 10.07.1946; Futák; SLO – **24. Pieniny:** prope Nižné Šváby [Červený Kláštor]; 25.07.1932; Domin; PRC – **26a. Liptovská kotlina:** Bešeňová: Červená terasa, pod odpočívadlem; 17.07.1984; Mucina; SAV – Bodice: Palagyajovská zahrada (Ricotti) na lukách okolo potoka; 31.07.1973; Májovský et Magic; SLO – lúky pri obci Ižipovce (vlhké); 08.07.1965; Urvichiarová; BRA – keřnatá stráň nad levým břehem Váhu asi 3 km nad Ružomberkem; 09.09.1954; Hrabětová; BRNU – Násep trati u Lipt. [Liptovského] Hrádku; 17.07.1922; Novák F. A.; PRC – Liptovský Hrádok: Džadovica, křovinatá lúka na svahu; 25.08.1976; Horníčková; BRA – Liptovský Hrádek [Liptovský Hrádok]: Vrch Zapač, lúčka v lese, svetlina na východnej strane, 700 m n. m.; 08.1983; Horníčková; BRA – Szt. Peter és Vavrisó kőzött [mezi obcemi Liptovský Peter a Vavrišovo]; 15.08.1913; Hulják; PRC – Bodice J: rezervácia Jelšie, na pasienkoch; 31.07.1973; Májovský et Magic; SLO – Bodice J: na pasienkoch pri rezervácii Jelšie na zač. Demän. doliny; 31.07.1973; Májovský et Magic; SLO – Pribylina. In finibus arborum – in pratis subalpinis pr. Pribilina [Pribylina], 500 m n. m.; 07.1915; Margittai; PRC – lúky povišie Pribyliny smerem k Podbánskému, 860 m n. m.; 05.07.1961; Futák; SAV – Rakytiny-Potóky-katastr Pribilina [Pribylina], zamokrené lúky, pasienky, 750-850 m n. m.; 15.07.1970; Horníčková; BRA – Pribylina: Z od obce; 01.07.1975; coll.?. SLO – Vavrisó [Vavrišovo]: prope cemetarium in frutetis; 12.08.1909; Kupčok; PR – Gombas: Waldschlege [Vavrišovo]; 08.1924; Greschik; SLO – Vavrišovo-Križanová, 719 m n. m.; 28.06.1975; Vartíková; SLO – **26b. Spišské kotliny:** Poprad: stinné louky ke Spišské Teplici, 680 m n. m.; 13.07.1961; Marsa; BRA – Wallendorf Sztubieza [Spišské Vlarchy]; s.dat.; Kalchbenner; BRA – travnaté stráně u Štrby pod Tatrami; 07.1935; Weber; PRC – Švarbach. Šarpinec ad pedem mont. Vys. Tatry [asi 2,5 km JJV od obce Lendak]; 08.08.1925; Domin; PRC – Liptó-Csorba [Tatranská Štrba], ad stationem ferream Tatranská Štrba; 13.08.1909, 19.08.1909; Kupčok; PR, PRC – **27b. Javorníky:** nad zvl. v Kys. Novom Meste [Kysucké Nové Město]; 20.06.1971; Faltánová; SLO – Osobité vrchy. S úpatí Čaca [Čadca, hřeben Osobité, asi 4,5 km JZ od města], pískovec, 450 m n. m.; 08.08.1920 – kraj louky pod Osobité vrchy, Čaca [Čadca, hřeben Osobité, asi 4,5 km JZ od města]; 08.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – na SV svahu Husarského vrchu nad Čacou [Čadca, asi 3 km JJZ od města]; s.dat.; [Novák F. A.]; PRC – **28. Západné Beskydy:** Na travinách u Žeškova na Orave; 27.08.1891; Holuby; BRA – Slatina na Orave; 07.1954; Klika; PRC – Kubínska hoľa [Dolný Kubín, S od města]; 26.06.1954; Grebenščíkov; SAV – Kubínska hoľa: lúky nad Jelšavou [potok S od města]; 20.07.1954; Grebenščíkov; SAV – Klin (pri Námestove): na suchších lukách okolo rašelíniska; 07.10.1966; Májovský; SLO – Klin; 20.07.1981; Májovský; SLO – lúky pri Novej Bystrici, 600 m n. m.; 07.07.1959; Futák; SAV – In declivibus graminosis prope Podbiel; 07.1950; Hrabětová; BRNU – Povina N: pri odbočke cesty k hotelu Jedlovina; 06.08.1982; Májovský; SLO – Stará Bystrica: na lúke; 12.08.1960; Ješko; BRA – Trstená: Palouky, 600 m n. m.; 20.06.1942; Ptačovský; SAV – pratis merid. a pago Osada, 585 m n. m. [zatopeno Oravskou přehradou]; 18.07.1951; Holub; PRC – Stráň Uhliska u Ústie n. Orave [bývalá obec na soutoku Černé a Bílé Oravy, dnes zatopeno Oravskou přehradou]; 10.08.1953; Lhotský; PRC – Břehy Oravy a silniční příkopy u Tvrdošína; 23.07.1966; Kopecký; PR – Beskyd-Chmura-Vychylovka, oravsko-kysucká uzkorozchodná železnice, železničný násyp; 28.08.1973; Horníčková; SAV – Kubínska hoľa: Dubovské lúky nad Závrivou, 900 m n. m.; 24.08.1954; Michalko; SAV – **29. Spišské vrchy:** Leutschau: Dolina [Levočská Dolina]; s.dat.; Greschik; SLO – ad decliv. merid. supra viam publicam inter Ružbacy et Podlinec, solo "flysch", 620 m n. m.; 24.07.1955; Dostál J.; PRC – Levoča: in colle Kružek [Uloža, sedlo Krúžok]; 08.1928; Greschik; PRC – svah od hřebene s stanicí lanovky za Ždiarem, 990 m n. m. [hřeben Spišská Magura nad obcí Ždiar]; 27.07.1937; Domin; PRC.

Nelokalizovatelné údaje

Imrichfahrt u Hrubšic [obec tohoto jména je v údolí Jihlavy, kde ale *C. phrygia* subsp. *erdneri* neroste, takže tato lokalita není pravděpodobná; lokalita možná leží na Slovensku, protože v sousedních dnech sbíral F. A. Novák v různých částech Slovenska, ale na Slovensku není obec Hrubšice, možná může jít o zkomolený název, např. Hrabušice ve Slovenském ráji]; 01.08.1922; Novák F. A.; PRC.

Slovensko: Ze Slovenska; 08.1879; Úlehla; PRC – Flora Leutschoviensis. In pratis omnibus copiose; 08.1889; Greschik; SLO – Löese [Levoča]: In silvis et pascuis subalpinis; 1910; Greschik; SLO – Leutschau [Levoča]: Mittelgebirge, 1250 m n. m.; 08.1927; Greschik; PRC, SLO – Leutschau [Levoča]: Mittelgebirge, 1800 m; 08.1927; Greschik; SLO [všechny Greschikovy sběry nemusí pocházet z okolí Levoče a Levočských vrchů, ale i z Vysokých Tater a podtatranských kotlin] – Louka v údolí Bílého potoka; 31.08.1920; [Domin]; PRC – Pod Rast. Holou [asi Nízke Tatry nebo Velká Fatra]; 07.1922; Trapl; PRC – Slovakia centr. In pratis montis Baranová, 700 m n. m.; 1933; Kmoníček; PRC – Zad. Dolina [pravděpodobně ne Zadielská dolina]; mýtina nad sešupem Mokřýzu nad mlýnem; 07.1938; s.coll.; PRC – cesta z Dobšínnej po Kubínsku hoľu; 17.08.1951;

Příloha 3 – Seznam herbářových položek

s.coll.; SLO – in pratis in valle Bansko, ad Lucznya, Lipto, 800 m n. m.; s.dat.; Margittai; PRC – in valle Malomvölgy, com. Turocz, 800 m n. m.; 12.07.1913; Margittai; PRC.

Centaurea phrygia L. subsp. *phrygia*

Česko

Mezofytikum: 47. **Šluknovská pahorkatina:** Lobendava: louky SZ od obce, ca 400 m n. m.; 25.08.2001; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – 49. **Frydlantská pahorkatina:** Wiesen b. Haindorf [Hejnice]; 26.08.1883; Handschke; PR – Hejnice: na louce u cesty nad obcí východně od kóty 465, 390 m n. m.; 11.08.1959; Jehlík et Skalický; PR – 74. **Slezská pahorkatina:** 74a. **Vidnavsko-osoblažská pahorkatina:** apud opp. Žulová: in locis incultis apud. pag. Červená Voda [Stará Červená Voda], 350 m n. m.; 28.07.1954; Spudilová; PRC – 79. **Zlínské vrchy:** Pozlovce: u lázeňského centra na okraji chodníku, 1,5 km SV od kruhového objezdu v centru Luhačovic; 02.07.2004; Otýpková; Herb. Z. Otýpková.

Slovensko

Západokarpatská oblast: 20. **Vihorlat:** In graminosis ad k. 726 ad cacumina montis Okrouhlo (non procul a monte Vihorlat) supra vicum Valaškovec (Pástorhegy) [bývalá obec ve vojenském prostoru Valaškovce], 720 m n. m.; 06.08.1922. Novák F. A.; PRC – vrch Vihorlat: tesne pod vrcholom J, v spoločensve Luzulo-Calamagrostietum arundinaceae; 27.08.1963; Michalko; SAV – 22. **Nízke Tatry:** Demanovská dolina; 07.1922; Zlatník; PR – Údolí pod Skalkou [hora Skalka (1980 m) asi 10 km S od obce Dolná Lehota]; 07.1922; Trapl; PRC – louky na Borové Hoře u Porubky [Liptovská Porubka]; 29.06.1935; Klika; PR – Liptovský Hrádok: louky v dolině Brtkovica, asi 3,5 km JJZ od nádraží v Lipt. Hrádku, 1000 m n. m.; 22.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Svatojánská dolina [Jánská dolina]: svah Sokolné nad horárnou Pred Bystrou, 900 m n. m.; 04.08.1930; Sillinger; PRC – Svatojánská dolina v Nízkyých Tatrách, 720 m n. m.; 06.07.1931; Dvořák R.; ZMT – cesta do chaty hrdinov SNP k Trangošce [chata Trangoška, asi 9 km S od obce Bystrá]; 31.08.1987; Osbornová; PRC – 23a. **Západné Tatry:** Montes Liptovské Hole; 07.1933; Svoboda P.; PR – Tichá dolina: u turistické cestičky do Zadní Tiché, 1280 m n. m.; 15.08.1968; Unar; BRNU – 23b. **Vysoké Tatry:** apud bolneas Kežmarské Žleby [Kežmarské Žľaby]; 08.1913; Picbauer; BRNU – Csorbai tó [Štrbské pleso]. Ad viam publicam; 25.08.1910; Kupčok; PR – 23c. **Belianske Tatry:** váp. úklony v údolí Černé vody, 1000 m n. m.; 19.07.1922; Podpěra; BRNU – 26a. **Liptovská kotlina:** Lipt. [Liptovský] Hrádok: lúka medzi Král. [Kráľovou] Lehotou a Hybami, eocénný vapenec, 680 m n. m.; 10.07.1957; Futák; SAV – Liptovský Hrádok: Džadovica, krovinatá lúka na svahu; 25.08.1976; Horníčková; BRA – Bei St. Andreas [Liptovský Ondrej]; 07.1894; Ullepitsch; PRC – Liptovský Hrádok: na terase Belé SV od Vavrišova; 21.06.1960; Šmarda J.; BRNU – Lipto-Vazsec [Važec]: In alicetis ad fluvium Vag [Váh]; 13.08.1909; Kupčok; PR – 26b. **Spišské kotliny:** Slatinné loučky mezi osadami Rakúsy a Spišská Belá, 720 m n. m.; 27.07.1955; Vicherek; BRNU – 30a. **Šarišská vrchovina:** Sabinov; 17.08.1953; Májovský; SLO – 30b. **Čergov:** cesta na Čerhov-chatu (cez Krajdov a Škaredé); 09.08.1957; Dočolomanský; BRA – NPR Čergovský Minčol: záver doliny Knižovského potoka medzi V. a M. Minčolom ("amfiteáter"), 1090 m n. m.; 06.07.1996; Kliment; BRA – cestou cez Barania, Ambrušovce na Čerhov-chatu [asi 5 km SV od obce Baranica, u samot Baranie a Ambrušovce]; 08.08.1957; Dočolomanský; BRA – Čergovský Minčol: poloninky, pri chodníku; 05.09.1996; Kliment; BRA – cestou z Čirča na Krivský vrch, Murianek, Focherníková, Obručné; 31.07.1957; Dočolomanský; BRA – 30c. **Nízke Beskydy:** Bardejov: Alte Bleiche; 30.05.1924; Berganský; BRA – Bardejov: Ziegeleigelande; 24.07.1928; Berganský; BRA – Bardejov: Kameňgelände; 28.06.1928; Berganský; BRA – Olšinkov: 2 km SVV od obce, louka na JZ svahu, 745 m n. m.; 02.07.1970; Blažková D.; PR – in pratis submontanis ad marginem silvarum in fine publico inter cotas Košiarka et Magelin grún, situ septentr. a pago Olšinkov, 730 m n. m.; 14.07.1974; Chrték st. et Křísa; PRC – Osadné N: na lúkach okolo štátnej hranice pod vrchom Čereniny; 29.09.1975; Májovský; SLO – prope cotam 789 (inter Rydošová et Vysoký Grún) supra pagum Vyš. [Vyšná] Jablonka; 21.08.1963; Soják; PR.

Východokarpatská oblast: 31. **Bukovské vrchy:** in covalle rivi Stuzická rieka inter montes Príkry et Kremenec prope Nová Sedlica, 750 m n. m.; 17.08.1957; Hejný S.; PR – V od vrcholu Príkrého, 3 km S od Nové Sedlice, louka, 925 m n. m.; 21.06.1969; Blažková D.; PR – Nová Sedlica: vrchol Príkrého 951,9 m; 17.08.1988; Blažková D.; PR – Nová Sedlica: zarůstající louky u zelené turistické značky, asi 1 km JZ vrcholu Príkry (952 m), asi 2,5 km S od obce, ca 650 m n. m.; 12.08.2003; Kolář; Herb. P. Koutecký – in monte Hrubký supra pag. Nová Sedlica, 1180 m n. m.; 20.08.1963; Soják; PR – Nová Sedlica: 4 km SV od obcem údolí Stuzická Riečky podél bývalé úzkokolejky, od k. 649,6 k hranici; 17.07.1972; Blažková D.; PR – Nová Sedlica: SV od obce, rezervace Stuzica, horní louka; 13.07.1972; Blažková D.; PR – Nová Sedlica: 3 km SV od obce, hřebenová louka, 2 km JVV od vrcholu Príkrého; 16.07.1972; Blažková D.; PR – Nová Sedlica: louka na hřebeni vrchy Packova Kýčera (871,6), asi 3 km SSV od obce, u červeně značené turistické cesty, 820 m n. m.; 22.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – na hřebeňových lúkách medzi Kýčerou a Kamennou lúkou [SSV od obce Nová Sedlica na hranici s Polskem]; 19.07.1973; Májovský; SLO – S od Nové Sedlice, hraniční hřeben Čertež - Hrubky, louka; 24.08.1974; Blažková D.; PR – JV od Nové Sedlice, [vrch] Rozdiel; 18.08.1988; Blažková D.; PR – N. Sedlica: Temný vršok 838 m, 3 km SSV od kostela; 17.08.1988; Blažková D.; PR – Nová Sedlica: okraj lesa u asfaltové silničky asi 100 m J od kóty Vrch hrbu (585,9 m), asi 2,5 km JVV od obce, 600 m n. m.; 12.08.2003; Kolář; Herb. P. Koutecký – in colle Pohár supra vicum Dara [bývalá obec Dara zrušená při stavbě přehrady Starina, 2 km SZ od obce Príslop]; 12.08.1962; Soják; PR – Dara: 2,3 km SVV od obce, polonina na vrchu Jablonov, 820 m n. m.; 04.07.1970; Blažková D.; PR – Dara: 3,4 km SV od obce, loučka uprostřed lesa, 865 m n. m.; 04.07.1970; Blažková D.; PR – Príslop: 0,8 km J od obce, polonina Nastaz, 615 m n. m.; 06.07.1970; Blažková D.; PR – Príslop: louka 1 km JVV od obce; 24.09.1971; Kolbek J. et Blažková; PR – Ďurkovec [vrch na hranici s Polskem SSV od obce Runina]; 21.08.1971; Lhotská; PR – Ruské: za obcí JZ, nad P břehem Cirochy, S od silnice, louky, 450 m; bývalá obec Ruské nad přehradou Starina na řekou Cirocha, S od obce Topoľa; 17.07.1985; Blažková D.; PR – Ruský Potok: mýtina u asfaltové cesty v sedle mezi Malým a Velkým Bukovcem, 0,5 km J od kóty 718,2 m, 2 km S od obce, ca 670 m n. m.; 13.08.2003; Kolář; Herb. Koutecký – Ruský Potok: sedlo Príslopec mezi vrchy Malý Bukovec (929,8) a Velký Bukovec (1011,9), asi 2,2 km S od kostela v obci, 670 m n. m.; 21.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – vrch Rožok, na hřebeňových lúkách [asi 3 km SV od obce Ulič, na hranici s Ukrajinou]; 16.07.1981; Májovský; SLO – Zboj: Stinska, na lúkach okolo cesty na hřebeň a na hřebeni; 20.07.1973; Májovský et Králík; SLO.

Nelokalizovatelné údaje

Česko: Nord-Böhmen; s. dat.; Reichard; PR, SLO.

Slovensko: Löese [Levoča]: Flora Tatra Magnae. Kiensveld; 07.1910; Greschik; SLO – Ad Kežmarské zdroje; 08.1913; Picbauer; BRNU.

Centaurea stenolepis* A. KERN.*Česko**

Termofytikum: 17. Mikulovská pahorkatina: 17c. Milovicko-valtická pahorkatina: Nikolsburg: Pulgramer Wald [Mikulov, Milovický les]; 08.1937; Laus; BRNU – **18. Jihomoravský úval: 18b. Dolnomoravský úval:** Bisenz, Wald "Bzinek" [Bzenec, les Bzinek, tj. S část lesa Dúbrava, asi 1 km J od nádraží]; 31.07.1881; Bubela; PRC – häufig im Walde Bzinek bei Bisenz [Bzenec, les Bzinek, tj. S část lesa Dúbrava, asi 1 km J od nádraží]; 30.09.1900; Teuber; PRC – Bisenz [Bzenec, les Dúbrava]; 09.1900; Wildt; BRNU – Bzenec: okraj borového lesa zv. "Dúbrava" nedaleko silnice Bzenec-Strážnice, 180 m n. m.; 04.08.1976; Dvořák J.; BRA – Hodonín: na levé straně silnice Hodonín - Ratíškovice v doubravě; 23.07.1938; Brižický; BRNU – Hodonín: na levé straně silnice Hodonín - Ratíškovice v doubravě; 03.08.1946; Holknecht; BRNU – Rohatec [Rohatec]; 1910; Laus; BRNU – Hodonín. In nemorum ad Soboňky prope Rohatec; 07.1925; Weber; BRA – na S okraji biokoridoru (polní cesta) mezi obcemi Vracov a Vlkůš; 11.09.1996; Unar; BRNU – **19. Bílé Karpaty stepní:** In pratis ad Boršice p. Velká [Boršice u Blatnice]; 08.1905; Čoka; BRNU – In pratis ad Suchov-Boršice p. Velká [Boršice u Blatnice]; 08.1906; Čoka; BRNU – Horní Němčí; 2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – Montibus Bílé Karpaty: collis Osypaný supra pag. Kněždub; 07.1926; Weber; BRA – pratis silvaticis Osypy dict. situ merid. ab pago Kněždub loco Retinka [asi 3 km JV od obce] apud opp. Veselí n. M. [nad Moravou], 360 m n. m.; 18.07.1942; Dostál J.; PRC – NPR Certoryje [Kněždub]; 2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – Kuželov: CHKO, asi 1,5 km Z od kostela, suchá až mezofilní louka; 15.07.2005; Fajmon; Herb. J. W. Jongepier – Hroz. Lhota [Hroznová Lhota], pod Výzkumem [vrch Výzkum asi 1,5 km Z od obce Malá Vrbka]; 2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – Lipiny [Korytná, les Lipiny SZ od obce]; 02.08.1939; Šourek; BRA – Radějov, luka pod Veselkou u Dol. ml.; 18.08.1925; Staněk; BRNM – Slavkov; 27.07.1925; Staněk; BRNM.

Mezofytikum: 68. Moravské podhůří Vysočiny: Namiest [Náměšť nad Oslavou]; s.dat.; Schwöder; PRC – **78. Bílé Karpaty lesní:** Březová: Studený vrch; 18.09.1928; Podpěra; BRNU – louky na temenu Lesné (západně obce Strání) [vrch Lesná]; 12.06.1905, 08.1906; Čoka; BRNU – na Lesné nedaleko Kamenné boudy [Strání, vrch Lesná]; 18.09.1928; Podpěra; BRNU – luční porost v chráněn. území "Dolnoněmčanské louky" u Hor. Němčí [Horní Němčí]; 08.1986; Grill; BRNU – Komňa: cca 1 km Z od kostela v obci, louky; 06.07.2004; Filippov; Herb. P. Filippov – Lopeník u Březové: svah. luka na severní stráni, 800 m n. m.; 05.08.1924; Staněk; BRNM – mons Lopeník, horní svahová luka v sedle mezi vrchy Kobylec a Mikulčín [Mikulčín vrch], 700 m n. m.; 10.09.1939; Staněk; BRNM – na travnaté stráni Mikulčín vrch [osada a vrch u obce Lopeník], 750 m n. m.; 22.09.1959; Zavel H.; BRA – Lopeník: asi 600 m J od zvonice, vlhký okraj lesní cesty; 16.09.2004; Fajmon; Herb. J. W. Jongepier – Lopeník: asi 1,3 km Z od zvonice, mezický až sušší travobylinný lem zpevněné cesty; 16.09.2004; Fajmon; Herb. J. W. Jongepier; Lopeník: na Kobylci; s.dat.; Staněk; BRNM – Pitín: údolí Vlčího potoka, 3,5 km JV od obce, 460 m n. m.; 24.07.1998; Chmelařová; OL – Strání; 1903; Čoka; BRNU – Lesná, Kuky; 06.07.1939; Podpěra; BRNU – Suchov: pod h. Hájem [vrch Háj JJZ od obce]; 08.1906; Čoka; BRNU – Vápenice, loučka cca 350 m JV od horní točny v obci; 06.07.2004; Filippov; Herb. P. Filippov – Vápenice, stráně Rubaniska asi 900 m S od horní točny v obci; 27.09.2004; Filippov; Herb. P. Filippov – louky u pramenů Trnovky u Boršic [Dolnoněmčanské louky S od obce Vápenky]; 07.1934; Weber; PR – Porážky u Suchovských mlýnů, tepl. luční společenstva [louky Porážky S od obce Vápenky]; 19.07.1980; Mikoláš; HOMP – NPR Porážky [louky Porážky S od obce Vápenky]; 2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – Přední louky [S od obce Vápenky]; 2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – PR Machová [u obce Velká nad Veličkou]; 2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – **79. Zlínské vrchy:** Dolní Lhota: louka 1 km Z od středu obce; 10.10.2004; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Pozlovce: u lázeňského centra, 1,5 km SV od kruhového objezdu v centru města Luhačovice; 07.10.2004; Otýpková; Herb. Z. Otýpková.

Slovensko

Panonská oblast: 2. Ipeľsko-rimavská brázda: Rimaszombat [Rimavská Sobota]; 07.1858; Fabry; BRA – **3. Slovenský kras:** Zádielská dolina; 07.1934; Krajina E.; ZMT – Bôrka: sad za budovou obecního úřadu, 560 m n. m.; 24.8.2002; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Bôrka: suché louky na Bôrčianske planině, asi 1,8 km SV od kostela v obci, 850 m n. m.; 5.8.2003; Koutecký P.; CBFS; Herb. P. Koutecký – Hačava: Zádielská planina, u modře značené turistické cesty asi 1 km Z od kostela v obci, asi 0,5 km SZ od kóty Bujačí vrch (835,4 m), 820 m n. m.; 04.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Hačava: louky nad koupalištěm, asi 0,4 km SSZ od kostela v obci, 680 m n. m.; 04.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Hačava: louky v sedle Krížna polana, asi 1,1 km SSV od kostela v obci, 860 m; 04.08.2003; Koutecký P.; CBFS; Herb. P. Koutecký – **4. Záhorská nížina:** Záhorská nížina, borovicové lesy; 25.08.1966; Böttliková; BRA – Malacky: in nemoros (Betuletum) haud procul stat. viae ferr.; 07.1925; Weber; BRA – Malacky: in sylv. frond. ad oppid.; 07.1935; Weber; PR – Kúty: in betuletum ad Šaštíň; 07.1932; Weber; PR – **6. Podunajská nížina:** Kalwarienberg [Bratislava: vrch Kalvárie Z od nádraží Bratislava-Hlavná Stanica]; 08.1855; Schneller; SLO – In m. Calvariae ad Posinium [Bratislava: vrch Kalvárie Z od nádraží Bratislava-Hlavná Stanica]; 03.09.1880; Eschfäller; PRC – in pratis silvaticis montis Calvariae ad Posonium [Bratislava: vrch Kalvárie Z od nádraží Bratislava-Hlavná Stanica]; 09.1883; Sabransky; PR – Kalvária [Bratislava: vrch Kalvárie Z od nádraží Bratislava-Hlavná Stanica]; 15.09.1915; Zigmundík; BRA – divoce v parku (na trávnících) bar. [barona] Ambrosi u Mlyňan [Tesárske Mlyňany]; 29.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Schweinbach [Viničné]. Bahnwald; 19.08.1920; Novák; PRC

Západokarpatská oblast: 9. Južné Biele Karpaty: Na lúkách u "Šenákovej" v Bošáckých Kopaninách veľmi riedko [Nová Bošáca]; 18.07.1900, 20.08.1902; Holuby; BRA – Bozácživölgy [Nová Bošáca, údolí říčky Bošačka]; Brancsik; BRA – **10. Malé Karpaty:** Malé Karpaty; 11.08.1920, 12.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Pressburg [Bratislava]; s.dat., s.coll.; BRA – In graminosis ad Bratislavam; 07.1878; coll.?.; PR – V lesích u Prešpurka [Bratislava]; 08.1879; Spitzner; BRNU – Pusták [výraz označující neobhospodařovaná místa mezi vinicemi a opuštěné vinice, pravděpodobně v okolí Bratislavy, odkud pocházejí ostatní sběry tohoto autora]; 24.09.1915; Zigmundík; BRA – in vineis apud urb. Bratislava; 06.1938; Mikeš; PRC – Presburg: Gemsenberg [Bratislava: vrch Kamzík na S okraji města]; 08.1875; Schneller; PR – Gamsberg bei Presburg [Bratislava: vrch Kamzík na S okraji města]; 28.07.1894; Wiesbauer; PRC – Bratislava: Kamzík; 21.08.1941; Nábělek F.; SLO – Bratislava: na svahové lúce po pravej strane cesty na Kolibe smerom na Kamzík; 10.09.1962; Viktorin; BRA – Bratislava-Koliba: na lúce po pravej strane cesty od koneč. zastávky č. 13 smerom hore; 07.10.1962; Viktorin; BRA – Blava [Bratislava]: Šimny, kraj lesa, 150 m n. m.; 08.1923; Ptačovský; SAV – Bratislava: okraje vinic nad tov. Stollwerk; 01.08.1947; Opluštilová; SLO – urbs Bratislava: in decl. or. montis Městská hora [S okraj Bratislavy, Z od vrchu Kamzík]; 22.05.1964; Skalický; PRC – Bratislava: Železná Studnička, na lúce pri hradskej za sanatóriom KSČ; 06.10.1967; Májovský; SLO – Bratislava-Krsňany: potok Pekná; 06.07.1968; Hodoval; BRA – Rača [Bratislava-Rača], dol. zel. zn.; 17.08.1981; Hodoval; BRA – Častá, na lúce [obec Častá asi 15 km SSV od mesta Pezinok]; 04.08.1962; Ješko; BRA – Častá: SSV nad obcou, Pražnica, južné svahy; 10.10.1962; Klippelová et Špéniková; SAV – Dolné Orešany: na rozhraní vinogradov a lesa pod kótou 530, ovocný sad, 400 m n.

m.; 18.08.1993; Vozárová; BRA – Grimava. Ve viniciach [obec Myslenice, jiným jménem Grinava]; 15.07.1928; Ptačovský; SAV – Na travnatých "pustákov" (opustených vinohradov) krajem hôr Pezinských; 23.08.1898; Holuby; BRA – Bazinii [Pezinok]: in vineis desertis; 08.09.1898, 15.09.1911, 25.09.1913, 25.08.1914, 10.09.1918; Holuby; BRA, BRNU, PR, PRC – Na Královom pustáku v Pezinských vinohradoch; 29.08.1900; Holuby; BRA – Na Kalvarii pri Pezinku v krovinách často; 03.09.1920; Holuby; PRC – Pezinok, 280 m n. m.; s.dat.; Shidlay; BRA – nad Sv. Jurem u Bratislavy [Svätý Jur]; 08.1934, 08.1935, 08.1936; Weber; PRC, SLO – Sv. [Svätý] Jur: hrad Biely kamen, 250 m n. m.; 09.07.1936; Ptačovský; SAV – Sv. Jur [Svätý Jur]; 12.1937; Nábělek V.; SAV – in graminosis ad Sv. Jur supra vineas prope pag. Račistort ; 31.07.1938; Švestka; PRC – Sv. Jur [Svätý Jur, další část lokalizace nečitelná]; 04.09.1952; Ptačovský; SAV – vinice nad Šurem u Bratislavy [Svätý Jur]; 09.1953; Klika; PRC – Biely Kameň: cesta na Biely Kríž ž. zn. [Svätý Jur, hrad Biely kameň asi 1,5 km SZ od obce a rozcestí Biely kríž asi 6,5 km Z od obce]; 21.06.1968; Hodoval; BRA – Údolí při zř. Bílý Kámen; Černý; PRC – **11. Považský Inovec**: In monte Inovec, 900-1040 m n. m.; 28.08.1932; Scheffer; BRA – Inovec; 29.08.1934; Domin; PRC – Prielačina [vrch Prielačina (893,0 m) V od obce Hôrka nad Váhom]; 09.09.1954; Michalko; SAV – **13. Strážovské a Súľovské vrchy**: Trenčín; s.dat.; Holuby; PRC – **14b. Vtáčnik**: Handlová: Malý Kríc, skály, 876 m n. m. [vrch Malý Grič (876 m), asi 3,5 km Z od středu města]; 25.07.1938; Unzeitig; BRNU – **14e. Štiavnické vrchy**: Bakabányae (Pukanec) in colle Wajrab [přesně nelokalizováno, okolí města Pukanec]; 08.1899, 24.08.1909; Kupčok; BRA, PRC – Sytno [hora Sitno (1009 m)]; 21.07.1876, 08.1881; Kmeť; BRA – Szitnya [hora Sitno (1009 m)]; 08.08.1924, 20.08.1924; Blattný; BRA – Sitno u Bánské Štiavnice: Valovská louka; 21.07.1934; Klášterský; PR – In pratis decliviatis occid. montis Sitno, 950 m n. m.; 10.08.1957; Hostička et Zelený; PRC – in graminosis in pede merid.-occid. montis Sitno; 10.09.1962; Skalický; PRC – Ban. Štiavnica, collis Sitno okraj lesa, 725 m n. m.; 1977; Hejdík; BRA – Ilija: asi 2,5 km ZJZ od kostela v obci, na S hřebeni hory Sitno, 860 m n. m.; 17.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Počúvadlo: louka asi 100 m V od vrcholu Sitno (1009 m), asi 5 km SV od obce, 1000 m n. m.; 17.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Počúvadlo: louky na úpatí hory Sitno, asi 4,1 km SV od kostela v obci, 690 m n. m.; 18.08.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Hodruša-Hámre: louka na V okraji osady Kopanice, 650 m n. m.; 16.08.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Kozárovce u Levic: andezit; 07.1936; Nábělek V.; SAV – Bakabanya [Pukanec]: Nadmesto, Trnkove. Ad frutices propem semitam; 10.09.1910; Kupčok; PR – Bakabanya [Pukanec]: Nadmesto, supra vineas ad silvam "Prustovsky"; 24.08.1910; Kupčok; PR – Bakabanya [Pukanec]: Nadmesto; 29.08.1911, 22.08.1912; Kupčok; PR, PRC – Pukanec. In valle "Liešna" [Liešňanská dolina JV od obce Tekovská Breznica]; 28.07.1894; Kupčok; BRA – Bakabánya: Muškovskíe in marg. caedui sub semitu Breznicensi ad viam relict [okolí zříceniny Breznica nad obcí Tekovská Breznica]; 12.09.1910; Kupčok; PR – Bakabánya: Adamčík-Muškovskíe ad fossam palud. in frutetis [přesně nelokalizováno, okolí Tekovské Breznice]; 01.10.1910; Kupčok; PR – **15. Slovenské rudohorie/16. Muránska planina**: Tisovec: na meziach; 18.08.1937; Ptačovský; SAV.

Nelokalizovatelné údaje:

Slovensko: In Carpathius; 08.1854; Krzisch; PRC – Hungaria: Com. Torna; 07.1884; Životský; PRC – Mnišské Varňakovec pri Močidle [okolí Pukanec, zřejmě nic takového neexistuje, scheda je opis psaný J. Dostálem a názvy jsou zkomolené, snad jde o lokalitu označovanou původně „Muškovskíe“]; 22.08.1910; Kupčok; PRC – Svinavské [zřejmě v okolí Bratislavy]; 09.08.1913; Zigmundík; BRA – Leutschau [Levoča]: Dvorčanka; 08.1934; Greschik; SLO – Leutschau [Levoča]: Harby; 07.1934; Greschik; SLO.

Centaurea transalpina DC.

Česko

Mezofytikum: 41. **Střední Povltaví**: Vorlík; Orlík nad Vltavou; s.dat. [pravděpodobně okolo 1898]; [Domin]; PRC.

Centaurea elatior × *C. jacea* (*C. ×similata* HAUSSKN.)

Česko

Mezofytikum: 3. **Podkrušňohorská pánev/25a. Krušňohorské podhůří vlastní**: Jindřišská: mezofilní louka 0,9 km JV od obce [jde o stejnou lokalitu, kterou jsem studoval v rámci své disertační práce a označoval zkratkou *bol*, viz též následující údaj]; 1996; Ondráček; CHOM – Jindřišská: louka v zatáčce silnice asi 0,9 km JV od kaple v obci, vedle býv. rybníčku (nad ním); 10.8.2003, 11.07.2005; Koutecký; CBFS, Herb. P. Koutecký – **46. Labské pískovce**: **46a. Děčínský Sněžník**: Tisá: louky 0,5 km S od vrchu Hájek (k.590) [asi 0,8 km JJZ od kostela v obci]; 1996; Ondráček; CHOM.

Centaurea elatior × *C. stenolepis* (*C. ×castriferrei* BORBÁS et WAISB.)

Česko

Termofytikum: 15. **Východní Polabí**: **15a. Jaroměřské Polabí**: Jaroměř; s.dat.; Halla; BRNU – Jaromerz; s.dat.; Halla; SLO – In pratis ad Jaroměř frequens; 14.09.1900; Fleischer; BRA – **16. Znojensko-brněnská pahorkatina**: Znaim: unterhalb der Trausnitzbrücke [SZ od obce Konice, dnes zatopeno vodní nádrží Znojmo]; 20.08.1883; Oborny A.; PRC.

Centaurea jacea × *C. nigra* s. l.

Česko

Termofytikum: 6. **Džbán**: Nečemice: výslunná stráň mezi severním okrajem obce a lesem; 03.07.1999; Ondráček; CHOM – **10. Pražská plošina**: **10b. Pražská kotlina**: Libeňský přístav v Praze; 10.1929; Rohlena; PRC – **20. Jihomoravská pahorkatina**: **20b. Hustopečská pahorkatina**: Chirlitz bei Brünn [Chrlice]; 20.08.1921; Thenius; BRNU.

Mezofytikum: 25. **Krušňohorské podhůří**: **25a. Krušňohorské podhůří vlastní**: Rusová (bývalá obec u Přísečnice, okr. Chomutov): lem louky při SZ okraji nádraží ČD Rusová; 12.07.2001; Ondráček; CHOM – Petrovice: výslunná loučka u lesa nad cestou cca 0,4 km SZ od kostela v obci, 1,1 km VSV-SV od vrchu Mordovna (k.625); 18.07.1997; Ondráček; CHOM – **25b. Libouchecká plošina**: Libouhec: vstavačová louka mezi lesem a pravým břehem potoka Tisá, cca 1,15 km JV - VJV od vrchu Hájek (k. 589,6) [tj. asi 0,9 km SSZ od kostela v obci]; 29.07.1999; Ondráček; CHOM – **46. Labské pískovce**: **46a. Děčínský Sněžník**: Tisá: louka na levém břehu potoka Tisá 1,15 km VSV od vrchu Tisá (k. 598) [asi 0,4 km J od kostela v obci]; 27.07.1997; Ondráček; CHOM – Tisá: louka 0,6 km S od vrchu Hájek (k. 589,6) [tj. asi 0,8 km JJZ od kostela v obci]; 24.07.1997; Ondráček; CHOM – **46c. Růžovská tabule**: Růžová: Pastevní vrch (k. 402): křovinami zarůstající stráň nad obcí; 03.07.1994; Ondráček; CHOM – **54. Ještědský hřbet**: Horní Suchá: asi 1,3 km JV od železniční stanice Karlov pod Ještědem,

450 m n. m.; 08.2004; Petřík; herb. P. Petřík – **78. Bílé Karpaty lesní**: Polichno: výslunná stráň u kravína za obcí, 250 m n. m.; 07.09.1983; Kesslerová; BRNU.

Centaurea jacea × *C. nigrecens* (*C. ×extranea* BECK)

Česko

Termofytikum: 8. Český kras: In ruder. ad Zlíchov pr. Pragam; 08.1929; Rohlena, PRC – **17. Mikulovská pahorkatina: 17c. Milovicko-valtická pahorkatina**: an Bahnstrecke zur Nikolsburg: Porzinsel [Mikulov, poloostrov v Novém rybníce]; 1941; Fröhlich; BRNU – **18. Jihomoravský úval: 18a. Dyjsko-svratecký úval**: v železničním průkopu vedle žel. stanice Valtice město; 07.1957, 01.09.1963, 1965; Fröhlich; BRNU – **Feldsberg [Valtice]; s.dat.; Fröhlich; BRNU – 19. Bílé Karpaty stepní**: Rudice: asi 500 m JJZ od OÚ, intravilán, trávník u cesty; 13.09.2004; Fajmon; Herb. J. W. Jongepier – Veletiny: výslunná stráň ve vinohradech 0,5 km J od obce, 250 m n. m.; 26.07.1995, 30.08.1995; Moštková; BRNU – **20. Jihomoravská pahorkatina : 20a. Bučovická pahorkatina**: Brankovice: meze v Brankovicích; 27.07.1982; Hübllová; BRNU – Letonice: mez u polní cesty 1,5 km JV od obce, 230 m n. m.; 15.09.1993; Rotreklová; BRNU – Větrníky pr. Vyškov [V od obce Dražovice, asi 9 km J od Vyškova]; 14.06.1922; Podpěra; BRNU – **21. Haná: 21a. Hanácká pahorkatina**: Hněvotínské kopce u Olomouce; 07.1936; Weber; PRC – Něm. Prusy [Pustiměřské Prusy]; 08.1911; Čoka; BRNU – **21b. Hornomoravský úval**: Bedihost bei Prossnitz [Bedihošť]; s.dat.; Uličný; BRNU – Kojetín: louky při ř. Hané; 24.08.1967; Reitmayerová; BRNU – Olomouc: před Lazeckým mlýnem [Olomouc, část Lazce]; 23.06.1905; Čoka; BRNU – Olomouc: Lazce; 24.06.1905; Čoka; BRNU – Wiesen b. Olmütz [Olomouc]; 07.1908; Laus; BRNU.

Mezofytikum: 29. Doupovské vrchy: Vojkovic: travnatý svah v místě, kde se odděluje trať na Ostov a Kyselku; 07.10.1955; Červený; CHOM – **57. Podzvičínsko: 57a. Bělohradsko**: Miletín, 6 km SV od Hořic: ulice 10. května v úseku mostem přes Bystrici a VSV okrajem Miletína, 328m n. m.; 13.08.2005; Ducháček; PR – **59. Orlické podhůří**: Skuhrov nad Bělou: zanedbaný sad asi 0,5 km V od středu obce, při okraji lesa, 420 m n. m.; 19.06.2002; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – **63. Českomoravské mezihůří: 63a. Žambersko**: pratis ad Jablonné n. Orli.[Jablonné nad Orlicí]; 08.1922; Rohlena; PRC – **65. Kutnohorská pahorkatina**: Poličany: v bocích silničního příkopu u „Poličanské skalky“ dosti hojná; Poličany (KH); 05.08.1948; Vepřek; PRC – **71. Drahanská vrchovina: 71a. Bouzovská pahorkatina**: Travnatá stráň (k J) u Pavlova u Loštic, 350 m n. m.; 16.09.1934; Hejný E.; PRC – **72. Zábřežsko-uničovský úval**: Břeh rybníka v Sudkově u Zábřeha; 14.09.1934; Hejný E.; PRC – **73. Hanušovicko-rychlebská vrchovina: 73b. Hanušovická vrchovina**: loučka nad erlanovým lomem na konci Bludova u Šumperka; 25.09.1934; Hejný E.; PRC – Šumperk. Komnátko: loučka při železniční stanici; 08.07.1920; Staněk; BRNU – Stráň (kulm. břidlice) mezi Křemáčovem a Mírovem u Mohelnice, k jihu asi 40°, 350 m n. m.; 31.08.1934; Hejný E.; PRC – **75. Jesenické podhůří**: při lesní cestě z Bohuslávky na Dubinu, 530 m n. m.; 25.08.1929; Zapletálek; BRNU – **76a. Moravská brána: 76a. Moravská brána vlastní**: Ad margines silvarum prope pag. Bolten [Bělotín]; 08.1911; Petrak F.; BRNU – Jankovice: 0,8 km JV od kaple na okraji lesa; 14.08.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – **80. Střední Pobečví: 80a. Vsetínská kotlina**: Vizovické vrchy, akátový háj na náspu v Lutovině, 240 m n. m.; 02.10.1976; Darebníková; BRNU – Vsetín: in collibus gram. ad Lásky [Lázky, asi 2 km SZ od železniční stanice Vsetín]; 09.08.1882; Bubela; PRC – Zubří: Na Potoku, pastvina, 460 m n. m.; 20.07.1983; Trávníček J.; BRNU – **81. Hostýnské vrchy**: Nad obcí Lukovčec, 310 m n. m.; 25.08.1982; Hrubcová; BRNU.

Oreofytikum: 87. Brdy: Kvaň: Dolní Kvaň: nesekaná louka mezi zastavěnou částí obce a lesem v JV části obce, 500 m n. m.; 09.09.2002; Nesvadbová et Sofron; PL.

Slovensko

Západokarpatská oblast: 10. Malé Karpaty: Bratislava – Lamač; 22.06.1962; Kaleta; BRA – **13. Strážovské a Súľovské vrchy**: Trencsenteplic ad fontem Heinrichianum [Trenčianské Teplice]; 20.08.1879; Borbás; BRA – **15. Slovenské rudohorie**: in pratis supra pagum Rožňavské kúpele, situ septentr. ab opp. Rožňava, 500 m n. m.; 1977; Chrtek st. et Chrtková; PR – **30c. Nízke Beskydy**: Benkovec: na pieskoch okolo Ondavy; 29.07.1974, 08.08.1974; Králik; SLO.

Centaurea jacea × *C. nigrescens* × *C. oxylepis*

Česko

Termofytikum: 21. Haná: 21b. Hornomoravský úval: Olomouc. Před Lazeckým mlýnem [Olomouc, část Lazce]; 23.06.1905; Čoka; BRNU.

Mezofytikum: 59. Orlické podhůří: Skuhrov nad Bělou: zanedbaný sad asi 0,5 km V od středu obce, při okraji lesa, 420 m n. m.; 19.06.2002; Koutecký; CBFS, Herb. P. Koutecký – **71. Drahanská vrchovina: 71a. Bouzovská pahorkatina**: In pratis herbosis apud oppidum Litovel vicum Mladeč versus, in alluvii, ca 250 m n. m.; 19.08.1933; Novák F. A.

Centaurea jacea × *C. oxylepis* (*C. ×fleischeri* HAYEK)

Česko

Termofytikum: 3. Podkrušnohorská pánev: Chomutov: lada v Z části hlavního nádraží ČD Chomutov; 13.07.1986; Ondráček; CHOM – Strážky: stráňka nad prameništěm levostranného přítoku Hutné 0,7 km SZ od obce; 28.08.1997; Ondráček; CHOM – **15. Východní Polabí: 15a. Jaroměřské Polabí**: Velký Vřeštov: loučka pod sjezdem na hráz Velkého rybníka ze silnice, cca 1,1 km SV od kostela ve Vřeštově, 280m n. m.; 21.08.2005; Ducháček; Herb. M. Ducháček – **15b. Hradecké Polabí**: Nové Město n. M. [Nové Město nad Metují]: při cestě z Krčína k lesu Obora, 300 m n. m.; 22.06.1946; Šourek; PR – **16. Znojemsko-brněnská pahorkatina**: Brno-Medlánky, v travnatém porostu na jižním svahu Medlánského kopce; 31.07.1986; Unar; BRNU – Tišnov: Vilovský rybník (suchá louka); Tišnov; 08.08.1933; Šmarda J.; BRNU – **20. Jihomoravská pahorkatina: 20a. Bučovická pahorkatina**: Hlubočany: okraj cesty cca 1,8 km S od kostela, 330m n. m.; 08.08.1999; Trávníčková M.; OL – Kožušice. na břehu úvozové cesty 0,8 km JJZ od obce, 330m n. m.; 02.09.1987; Pluhař; BRNU – v zámeckém parku ve Střílkách, 380 m n. m.; 25.08.1959; Zavřel H.; BRA – **20b. Hustopečská pahorkatina**: Lískovec: pastvina na V okraji obce, 360m n. m.; 31.08.1987; Pluhař; BRNU – **21. Haná: 21a. Hanácká pahorkatina**: Náměšf na Hané: u plotu zahrádky na Z okraji obce, 260 m n. m.; 09.09.1978; Dosedelová; BRNU – travnatá louka u Domasmyslického háje [Prostějov, část Domamyslice], 328 m n. m.; 12.06.1978; Jančík; BRNU – stepní stráně u Prostějova; 07.1936; Weber; PRC – Topolany: stráň s V orientací, cca 0,2 km S od kostela, 235-245 m n. m.; 27.06.1998; Trávníčková M.; OL – na výslun. keř. stráni Kruhy u Tučap (Holešovsko) asi 300 m n. m.; 06.09.1941; Zavřel H.; PRC – okraj silnice spojující Vyškov a Hlubočany, asi 0,5 km jižně od Vyškova, 300 m n. m.; 23.07.1980; Dvořák F.; BRNU – **21b. Hornomoravský úval**:

Olomouc: na lukách u Brodka [Broděk u Přerova]; 08.1934; Weber; PRC – Lužní doubrava Zámeček V od Kroměříže: travnatý okraj lesa a lesní louka; 01.08.1970; Žurková; BRNU – Kroměříž; 09.1909; s.coll.; SAV – Wiesen b. Olmütz [Olomouc]; 07.1908; Laus; BRNU – Lazce u Olomouce. Louky kol voj. střelnice [Olomouc, část Lazce]; 28.06.1905; Čoka; BRNU – Černovír [dnes část Olomouc]; 13.06.1957; Palásek; OL – Na výslunném travnatém břehu u silnice S od Záhlinic, 200 m n. m.; 25.07.1956; Zavřel H.; BRA.

Mezofytikum: 29. Doupovské vrchy: Kaaden: Trist bei Tunkau, 700 m n. m. [bývalá obec Tunkov asi 4,7 km JJV od obce Okounov, v dnešním vojenském prostoru Doupovské hory]; 09.1913; Stelzhamer; BRNU – **36. Horažďovická pahorkatina: 36a. Blatensko:** Záhorčice: vlhká pastvina asi 1 km S od obce.; 21.08.1990; Tomek; PRC – **42. Votická vrchovina: 42b. Táborsko-vlašská pahorkatina:** Čenkov; 09.07.1970; Hradecká; SOB – **58. Sudetské mezihorí: 58b. Polická kotlina:** Adršpach, louka na kopci mezi Horním a Dolním Adršpachem, asi 800 m SSZ od vrcholu Starozámeckého vrchu (A-T skály), 585 m n. m.; 26.09.2003; Ekrt; Herb. P. Koutecký – Horní Adršpach, luční komplex J od obce, asi 550 m JJZ od železniční zast. Horní Adršpach, 630 m n. m.; 25.09.2003; Ekrt; Herb. P. Koutecký – **60. Orlické opuky:** ad declivia sub Libštejn [Libštát]; 07.1929; Pulchart; PRC – Rychnovii [Rychnov nad Kněžnou]; s.dat.; Hauffer; PR – **61. Dolní Poorličí: 61b. Týnišťský úval:** Borohrádek u Chocně; 13.08.1942; Dostálová; PRC – Třebechovice: Luka SZ od Stěnkova [Štěnkov]; 20.08.1905; Točl; PR – **63. Českomoravské mezihorí: 63a. Žambersko:** na lukách u Jablonného n. Or. [Jablonné nad Orlicí]; 08.1922; Rohlena; PRC – **63d. Kozlovská vrchovina:** suchá louka u Zhoře, 450 m n. m.; 17.08.1982; Carbová; BRNU – **63e. Poličko:** v příkopě u silnice ze Zrnětína do Lubné, 500 m n. m.; 25.08.1980; Bulva; BRNU – **63j. Lanškrounská kotlina:** Rudoltice – nádraží; 08.09.1991; Matějčková; OL – **63l. Malá Haná:** V. Opatovice: u V. Rudny [Velká Roudka]; 28.08.1927; Podpěra; BRNU – **67. Českomoravská vrchovina:** Lavičky: JV výslunná stráň nad silnicí na JZ okraji obce, 510 m n. m.; 28.07.1995; Sittová; BRNU – Radešín. U Bobrové; s.dat.; Servít; PRC – **68. Moravské podhůří Vysočiny:** Tišnov: louky mezi Boračí a Štěpánovicemi; 08.1933; Šmarda J.; BRNU – Třebíč (Podklášteří): v lese v Dolní Bažantnici; 21.08.1954; Jičínský; ZMT – Třebíč-Týn: při polní cestě na Grünbergově kopci; 16.08.1951; Jičínský; ZMT – **70. Moravský kras:** in carpineto in valle rivuli Říčka prope opp. Křtiny ad speleam Býčí skála, 350m n. m.; 17.07.1943; Dostál J.; PRC – **71. Dražanská vrchovina: 71a. Bouzovská pahorkatina:** svah silnice od Mitrovic k Řimicům u Loštic; 27.09.1934; Hejný E.; PRC – locis graminosis inter pag. Mitrovice et Doubravice prope opp. Loštice; 07.1934; Hejný E.; PRC – Mladečské jeskyně, 270 m n. m. [Mladeč]; 05.08.1978; Nováková M.; BRNU – **71b. Dražanská plošina:** Pílské údolí u Boskovic, 400 m n. m.; 10.08.1931; Horák; PRC – Malé Hradisko: travnatá stráň 1,8 km SV od obce, 540 m n. m.; 05.08.1999; Procházková; OL – Protivanov: suchý svah 1,5 km SV od obce, 620 m n. m.; 11.08.2003; Marková; OL – louka 300 m J od obce Přemyslovice, 400 m n. m.; 15.06.1996; Kočí; OL – Na louce u Žďárné u Boskovic; 11.07.1927; Doležal; BRNU – Želeč: lom 1 km Z od obce, 280 m n. m.; 23.06.1996; Jiříčný; OL – **71c. Dražanské podhůří:** na stepní straně u větrného mlýna nad Dětkovicemi, 300 m n. m.; 20.08.1949; Kavka; BRA – in declivi supra pag. Hamry; 16.07.1936; Weber; PR – **72. Zábřežsko-uničovský úval:** Zábřeh na Mor. u Slohnova křiž.; 04.09.1934; Hejný E.; PRC – **73. Hanušovicko-rychlebská vrchovina: 73b. Hanušovická vrchovina:** Stráně k záp. (erlan) nad I. lomem u cesty nad Bludovem u Šumperka; 25.09.1934; Hejný E.; PRC – Louka pod Dlouhou Vsí (Grundorf) u Zábřeha, 570 m n. m.; 29.08.1934; Hejný E.; PRC – obec Jedlí, 743 m n. m.; 08.1964; Rýznarová; BRA – Úsov u Zábřeha, polní cesta ke Klopíně; 1934; Hejný E.; PRC – **74. Slezská pahorkatina: 74b. Opavská pahorkatina:** Kobernice: osada Padělký, V od obce, ca 280 m n. m.; 2001; Koutecká, Herb. P. Koutecký – **75. Jesenícké podhůří:** Odry: Lyžařská louka Nad Odrami, JZ od obce, 1 km, 350 m n. m.; 2001; 31.07.1991; Vlčková; OL – **76a. Moravská brána vlastní:** Brusné: okraj silnice, 330 m n. m.; 29.06.1996; Duroňová; BRNU – Hranice n. B., sec. Bečva pl. pr. Černotín; 30.07.1936; Podpěra; BRNU – Damm der Norbahn bei Drahotusch, ca 150 m, Schotter; 08.1909; Petrak F.; BRNU – Louka nad chatovou osadou S od Chvalčova, 450 m n. m.; 02.07.1985; Bartoníková; BRNU – Ad silvarum margines inter pag. Zbrassau et Opatowitz [Opatovice]; 08.1911; Petrak F.; BRNU – na mokřích lukách (Hrubé louky) vých. nad Osíčkem, 400 m n. m.; 21.07.1955; Zavřel H.; BRA – Slavkovské louky [Slavkov pod Hostýnem], 420m n. m.; 16.08.1996; Duroňová; BRNU – **77. Středomoravské Karpaty: 77c. Chříby:** Staré Hutě, 390 m n. m.; 15.09.1984; Baronšová; BRNU – na výslunném okraji lesa J nad Stríčkami, 400 m n. m.; 03.09.1958; Zavřel H.; BRA – **78. Bílé Karpaty lesní:** Lipina: u obce u pastviny; 16.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Lopeník, "Panské louky" u Hrubara potoka; 07.1906; Čoka; BRNU – Návojná: asi 400 m J od kaple, mírně vlhká louka; 14.07.2004; Fajmon; Herb. J. W. Jongepier – Návojná: mezická louka/pastvina ai 1,3 km SSZ od kapličky; 08.10.2004; Fajmon; Herb. J. W. Jongepier – **79. Zlínské vrchy:** Poteč: 0,7 km SV od obce, mez nad tratí; 15.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Poteč: 0,35 km JZ od kaple, v louce; 15.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Valašské Klobouky: in covalle rivuli Smolinka cca 2 km cursu septentr. a pago Smolina, 470m n. n. m.; 09.07.1973; Smejkal; BRNU – V. Klobouky [Valašské Klobouky]; 1 km V od obce; 15.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – **80. Střední Pobečví: 80a. Vsetínská kotlina:** graminosis in margine silvae supra pag. Jablunka apud loc. Drevojanec, 550 m .n m. [Jablunka, osada Drevojánec, 1,9 km V od kostela v obci]; 22.07.1942; Dostál J.; PRC – Jarcová: pole, 350 m n. m.; 06.08.1983; Šimčíková; BRNU – Velká Lhota: neobdělávaná vlhčí louka nedaleko asfaltové silnice na hřebeni, 1,85 km V od návsi obce Malá Lhota, 540 m n. m.; 11.07.1999; Romanová; OL – Vsetín: louky nad Bobky [Vsetín, osada Bobrky SSZ od města]; 01.07.1927; Říčan; BRNU – **81. Hostýnské vrchy:** louka na Hostýně, 730m n. m.; 30.09.1996; Duroňová; BRNU – okraj silnice z Hostýna do Bystřice p. Host; 500m n. m.; 11.07.1996; Duroňová; BRNU – Kateřinice: louka v Končínách, [osada Končiny 2 km Z od kostela v obci], 490 m n. m.; 03.08.1986; Skýpalová; BRNU – Rusava: pastvina 1 km j. od vrcholu Skalný (k. 730) [vrch asi 3 km SV od obce], 497 m n. m.; s.dat.; Procházková; BRNU – **82. Javorníky:** in silva "Matka" versus Brumov, 580 m n. m. [Brumov-Bylnice, vrch S od obce]; 20.07.1941; Podpěra; BRNU – Huslenky. Javorník, 450m n. m.; 09.08.1929; Schidlaj; BRA – pascuis ad decl. NW montis Rachovec supra pag. Huslenky [zřejmě vrch Hrachovec (777 m) asi 3,5 km SZ od obce]; 25.07.1943; Dostál J.; PRC – Malé Karlovice; 07.1925; Švanda; BRNU – Valašské Klobouky: 2 km JZ od obce u cesty na Jelenovskou [osada a hora Jelenovská]; 16.07.2005; Otýpková; Herb. Z. Otýpková – Louky JZ od Jelenovské [asi 1,5 km J od Valašských Klobouk], směrem k vrchu Stráně (k. 664) a vrch Stráně, 660 m n. m.; 21.09.1989; Žujová; BRNU – Pod Lopušnou (nad školou) [Velké Karlovice]; 07.1925; Švanda; BRNU – Podtaté u myslivny [Velké Karlovice, J od obce]; 07.1925; Švanda; BRNU – **84. Podbeskydská pahorkatina: 84a. Beskydské podhůří:** Frenštát p. Radh. [pod Radhoštěm] louky v areálu skokanských mýstků, 0,5 km Z od města; 15.07.1990; Sobotková; BRNU – Kunčice p. O. [Kunčice pod Ondřejníkem]: u polní cesty 1 km SZ od kostela, 395 m n. m.; 23.06.2001; Kriváková; OL.

Oreofytikum: 87. Brdy: Nepomuk: při silnici ke kříž. 708.2 (J lomu na Červeném vrchu), 0,6 až 0,7 km Z-ZJZ hájovny na SV okraji obce, 690 m n. m.; 18.08.2000; Hlaváček R.; Herb. R. Hlaváček – **93. Krkonoše: 93c. Rýchory:** na lesní louce pod lesem při cestě z Hor. Maršova na Rýchory, 850 m n. m.; 02.08.1961; Šourek; PR – **96. Králický Sněžník:** Spieglitz [Nová

Seninka]; 09.1907; Laus; BRNU – **99. Moravskoslezské Beskydy: 99a. Radhošťské Beskydy:** Horní Bečva: osada Bečvice, louka se sklonem k J, 700 m Z od báze lyž. vleku, 700 m n. m.; 26.07.1997; Vašut; OL.

Slovensko

Panonská oblast: 1. Burda: Královský vrch apud Kovačov [Králova hora (373,5 m) asi 3 km VSV od středu obce Kamenica nad Hronom]; 08 1930; [Domin]; PRC – **2. Ipelsko-rimavská brázda:** apud opp. Bátovce: loco Stefanov mlyn; 13.08.1894; s.coll.; PRC – apud vicum Biňa prope oppidum Parkan, 116 m n. m.; 09.07.1936; Jirásek J.; PRC – in pratis apud viam ferream Čata-Zalaba, 130 m n. m.; 07.08.1957; Hostička et Zelený; PRC – Šahy: u cesty Merovce-Slatina obec, JV od stanice Dudince; 14.08.1957; Chrtek st. et Soják; PRC – in graminosis ad viam sub medice montis Somoshegy (323 m) apud opp. Tahy inter pagos Tešmak et Hidvég, 130-140 m n. m. [mezi obcemi Tešmak a Ipelské Predmostie, asi vrch Drieňok, 324 m]; 04.09.1938; Hlavaček A.; BRA – Csank. In margine nemoris [Levice, část Čankov]; 10.08.1910; Kupčok; PR – Kurinec; 07.08.1921; [Domin]; PRC – louky u Kurince; 26.07.1922 a s.dat.; Novák F. A.; PRC – mokré lúky cestou na Salku; 19.07.1968; Bartlová; BRA – clivo meridionali apud oppidum Šahy, 227 m n. m.; 23.09.1936; Domin et Jirásek; PRC – Trenč SW; 28.08.1983; Májovský; SLO – obec Tupá, 172 m n. m.; 15.06.1964; Mazáčková; BRA – **3. Slovenský kras:** Rožňava – Torna; 28.08.1922; [Novák F. A.]; PRC – **3. Slovenský kras/15. Slovenské rudohorie:** Rozsnyó [Rožňava]; 02.08.1866; Gayer; BRA – **6. Podunajská nížina:** in pratis salsis apud vicum Kamendín [Kamenín], 112 m n. m.; 23.09.1936; Domin et Jirásek; PRC – **8. Východoslovenská nížina:** apud pag. Palín, 100 m n. m.; 08.07.1947; Dostál J.; PRC.

Západokarpatská oblast: 9. Južné Biele Karpaty: Na Bošáckých horských lúkách [Nová Bošáca]; 12.07.1900, 18.07.1900, 19.07.1915, 21.07.1900, 16.08.1900; Holuby; BRA – Zem. Podhradie [Zemianské Podhradie], pod Babišovou na lúkách; 07.07.1900; Holuby; BRA – **11. Povážský Inovec:** Tematínský hrad; 04.09.1979; Peniašteková; SAV – **13. Strážovské a Suľovské vrchy:** vrch Prostkovec pri obci Lietava, Seslerietum caeruleae, juh, 450 m n. m.; 16.07.1963; Michalko; SAV – Omšenie: Baba; 05.09.1958; Gajanský; SAV – Omšenie: okraj cesty vedoucí od kóty 371,0 m ke kóte 477,1 m, po asi 0,5 km od odbočky z asfaltové silnice v Omšenie-Suchovci, asi 2,5 km V od obce, ca 450 m n. m.; 01.07.2003; Kolář; Herb. P. Koutecký – Opatová: in monte Rybová in silvis caesis [asi 2,5 km V od obce]; 30.07.1932; Schidlay; BRA – ad limes supra opp. Povážská Bystrica; 29.07.1920; Novák F. A.; PRC – Trenčín, in loco dicto "Strelnica" in prata, 220 m n. m.; 26.07.1902; Schidlay; BRA – Trenčín: in colle dicto "Brezina"; 22.09.1931; Schidlay; BRA – Pod zříceninou Trenčinského hradu; 29.07.1923; Jičínský; ZMT – Valaská Belá: louka na J okraji osady Đurčekovci, asi 2 km SZ od středu obce, 670 m n. m.; 30.06.2003; Filipová; Herb. P. Koutecký – **14b. Vtáčnik:** Kamenec: in pratis montis Čuklový vrch, 650 m n. m.; 11.08.1923; Scheffer; BRA – Handlová: svah při žel. trati k Ráztočnu; 25.07.1938; Unzeitig; BRNU – Handlová: Bralo: skaly, 828 m n. m. [vrch Bralová skála v pohří Žiar SV od obce]; 26.07.1938; Unzeitig; BRNU – Na stráni nad potokem u Handlovcu u Prievidzy; 10.08.1923; Jičínský; ZMT – na horských lóukách u hájenky nedaleko Lehoty V od Prievidzy; 19.09.1924; Jičínský; ZMT – **14d. Poľana:** Viglaš: mokré lúky okolo železniční trati; 07.07.1977; Valachovič; SAV – **14e. Štiavnické vrchy:** Nemce: Drieňová [Hontianske Němce]; 07.1876; Kmeť; BRA – Bakabányae. Vajroch. [přesně nelokalizováno, širší okolí města Pukanec]; 27.08.1910; Kupčok; BRNU – B. Štiavnica: Paradajz, Z svah v lese na okraji [vrch na SZ okraji města Banská Štiavnica]; 04.09.1937; Hlavaček A.; BRA – ad margines silvae prope opp. B. [Banská] Štiavnica et B. [Banská] Hodruša, 500 m n. m.; 17.07.1944; Hlavaček A.; SAV – Bánský Studenec: Kotlisko, lúka; 22.06.1976; Volčková; SLO – in pomatis clivi meridionalis montis Hampoch (555 m) apud oppidum Pukanec, 420 m n. m. [vrch Z od obce Devičany]; 25.09.1976; Hlavaček A.; BRA – Sytno [hora Sitno, 1009 m]; 21.07.1876; Kmeť; BRA – Sitno u Bánské Štiavnice: Valovská louka; 21.07.1934; Klášterský; PR – In pratis decliviatas occid. montis Sidno [Sitno], 950m n. m.; 10.08.1957; Hostička et Zelený; PRC – Krížna apud m. Sitno: in locis graminosis ad marginem silvarum [Štiavnické Bane, hájovna SZ od hory Sitno]; 21.08.1936; Hlavaček A.; BRA – in graminosis prope solitudinem "Křížná" ad pedem occidentalem montis Sitno prope Banská Štiavnica, 690 m n. m.; 07.08.1974; Hlavaček A.; BRA – Vlhký travnatý břeh Hronu u Nové Báně pod Chlmem; 29.08.1920; Novák F. A.; PRC – inter pagos Prenčov et Beluj in promiosis siccis apud pag. B. Štiavnica; 06.08.1937; Hlavaček A.; BRA – Pukanec; 09.08.1893; Kupčok; BRA – Bakabánya: Chorvát-dolina: ad viam montanam; 25.08.1907; Kupčok; PR – Bakabánya: Nadmesto; 10.09.1910, 28.10.1910, 29.07.1911, 28.08.1911; Kupčok; PR, PRC – Banská Štiavnica - in pratis ad p. Vysoká sub m. Šementkovo, 650 m n. m.; Valenta; BRA – **14f. Javorie:** stráňky Z exp. JZ od nádr. Krupina; 07.1959; Chrtek st.; PRC – **14a. Pohronský Inovec/14b. Vtáčnik/14e. Štiavnické vrchy:** Zsarnóca [Žarnovica]; 14.07.1924; s.coll.; BRA – **15. Slovenské rudohorie:** Breznobánya: Hnusnô [vrch Hnusné asi 6 km JV od středu města Brezno]; 29.07.1910; Kupčok; PRC – J svahy kopca Dúbrava S od obce Jelšava, 380 m n. m.; 24.08.1970; Gallo; BRA – Roveň: lúka na V od kóty JV exp., 560 m n. m. [vrch Roveň (811,9) asi 3 km V od města Kokava nad Rimavicou]; 20.07.1973; Beracko; SLO – Kokava n/R [Kokava nad Rimavicou], suchá lúka nad Kyselovou, JV exp., 400 m n. m.; 20.07.1973; Beracko; SLO – Vzdychava u Revúce [Muránska Zdychava]; 1924; [Novák F. A.]; PRC – Revúca; 1924; [Novák F. A.]; PRC – Křovina u Rimavského Brezova; 11.08.1921; s.coll.; BRA – pastviny na V od obce Tisovec vo svahoch vrchu Korisovo [Korimovo, V od obce], 850 m n. m.; 10.07.1970; Gallo; BRA – obec Vlachovo, častá, pasienky; 23.07.1970; Hajdúk; BRA – **15. Slovenské rudohorie/22. Nízke Tatry:** Brezno: in collibus; 09.08.1899; Kupčok; BRA – Breznobánya [Brezno]; 29.07.1910; Kupčok; PRC – **16. Muránska planina:** Nemcova [Bánovo, vrch Nemcová (807,7) SV od osady]; 11.07.1922, 11.08.1922; Vraný; BRA, PRC – Muráň: svahy nad silnicí k Muránské Hutě pod "Cigánkou", 550 m n. m.; 24.06.1948; Hendrych; PR – Muráň: na suchých svahových lúkách okolo Velkej Lúky; 17.06.1966; Májovský; SLO – Tisovec: vrch Čeremošná, v sedle nad kameňolomom, na lúke (Arrhenath. elat.), 750 m n. m.; 18.08.1970; Májovský et Magic; SLO – Tisovec: vrch Čeremošná, v hrebeňových lúkách od kmeňolomu smerom na vrch Martinová, 750-800 m n. m.; 18.08.1970; Májovský et Magic; SLO – Tisovec: vrch Čeremošná, ca 800-850 m n. m.; 18.08.1970; Májovský et Magic; SLO – **17. Slovenský raj:** in declivis merid. in convalle fluminis Hornád inter montem Zelená hora et locum "Majerská" dictum, 600 m n. m.; 15.08.1959; Klášterský et Měsíček; PR – Spišská Nová Ves: in delivi australi supra vallem Horní Kysel versus occidentem a casa Kláštorisko; 14.08.1958; Soják; PR – **18. Stredné Pohornádie:** Kropachy: stará železniční trať, 375 m n. m.; 09.07.1961; Marsa; BRA – Kropachy: okraj města, dubia, nad Hornádem; 14.07.1970; Hajdúk; BRA – **21a. Lúčanská Malá Fatra:** in graminosis ad Zniovaralja [Kláštor pod Znievom]; 08.1906, 09.1910; Margittai; PRC – Turč. Sv. Martin [Martin], pod Velkou; 31.08.1907; Kmeť; BRA – Na bažinaté lesní louce v urbářském lese u Rásztočna [Ráztočno] nedaleko Prievidzy; 10.09.1924; Jičínský; ZMT – **21b. Krivánska Malá Fatra:** in valle fluminis Orava inter Kralovany et Párnica; 09.07.1936; Jirásek V.; PRC – **21c. Velká Fatra:** in valle Zsarnovica, 800 m n. m. [Žarnovická dolina VSV od obce Čeremošné]; 25.08.1914; Margittai; PRC – Žarnovická dolina [VSV od obce Čeremošné]; 01.09.1928; [Klika]; PR – Turč. (Štubň.) Teplice: okraj vozové cesty u Čeremošna [Čeremošné], > 700 m n. m.; 30.10.1923; Maloch F.; PRC – in silvis caeduis pr. Moszócz [Mošovce], 800 m n. m.; 08.1915; Margittai; PRC – **22. Nízke Tatry:** Mýto pod Ďumbierom: stráně SZ nad obcí; 06.07.2005;

Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – **23c. Belianske Tatry**: smíšené olšiny na "Vysokém břehu" nad Bielou; 28.07.1937; Domin; PRC – **24. Pieniny**: Pieniny; 07.1936; Nábělek V.; SAV – Červený Kláštor; 01.09.1954; Fatranská; SLO – Úpatí skál Golice [vrch Holica (828 m) ZSZ od obce Lesnica]; 07.09.1920; Novák F. A.; PRC – **25. Turčianska kotlina**: in pratis pr. Turócznemeti, 600 m n. m. [Háj]; 30.06.1914; Margittai; PRC – Turč. Teplice: svahová myt v smrkovém nad Hájem; 28.09.1919; Maloch F.; PRC – in oppido Martin ad marginem sylvae acicularis prope rivulum Mlynký potok, 600 m n. m.; 13.07.1981; Hlavaček A.; BRA – in valle Nedozor [Rakša], 500m n. m.; 07.1913, 26.08.1914; Margittai; PRC – Štiavnická, 420 m n. m. [Turčianska Štiavnická]; 22.08.1970; Májovský; SLO – pr. Stubnyafürdő [Turčianske Teplice]; 08.08.1914; Margittai; PRC – **26b. Spišské kotliny**: Sivá Brada pri Spišskom Podhradí; 20.07.1984; Mucina; SAV – apud opp. Spišská Nová Ves (Igló); 09.1918; Horváth; PRC – Spiš. Nová Ves. Sous-sorci, lúka, výparne str., 570 m n. m.; 12.08.1957; Schidlay; BRA – Spišský hradný vrch; 07.08.1996; Marciová; SAV – **27a. Severné Biele Karpaty**: Chocholná-Veľčice: svah nad hlavní cestou v obci, pod hřbitovem, asi 0,5 km SV od kapličky v obci, 220 m n. m.; 30.06.2003; Kolář; Herb. P. Koutecký – **27b. Javorníky**: Při cestě na SV svahu Husarského vrchu nad Čacou, na písčinci na kraji smrkového lesa [asi 3 km JJZ od města Čadca]; 08.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – severní hřbet Osobitých vrchů nad Čacou [hřeben Osobité, asi 4,5 km JZ od města Čadca]; 08.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – **29. Spišské vrchy**: Leutschau: Ochsenhof [Levoča: osada Voliarňa SSZ od města]; 08.1934; Greschik; SLO – **30c. Nízke Beskydy**: Bardejov; s.dat.; Berganský; BRA – Brekov, 300 m n. m.; 07.1964; Ambrová; BRA – Wiesen u Triseten bei Homonna [Humenné]; 07.1921; Hruby; PRC – in finibus finitimis inter vicum Palota et angustias Lupkovský průsmyk dictas, 684-657 m n. m.; 02.08.1937; Domin, Deyl et Jirásek; PRC – Stakcín, 2,5 km SSV od obce, louka nad L břehem Cirochy, 275 m n. m.; 23.06.1969; Blažková D.; PR.

Západokarpatská oblast: 31. Bukovské vrchy: Kolbasov: 2 km JV od obce, JV svah 12°, louka, 320 m n. m.; 23.06.1969; Blažková D.; PR – Dara: 1 km JV od obce, pastvina [bývalá obec Dara asi 2,5 km SZ od obce Príslop]; 24.09.1971; Kolbek J. et Blažková; PR.

Nelokalizovatelné údaje

Česko: Ve slunném lese tzv. „Líchách“ u Obcí, 460 m n. m.; 12.09.1927; Doležal; BRNU – Lomná, na Bahencu, 495 m n. m. [existuje vrch Bahenec (či Baginec, 822 m) asi 4 km V od Jablůnkova, obec Dolní Lomná, resp. říčka Lomná, leží poměrně blízko, ale přes údolí řeky Olše a na opačné straně od města Jablůnkov, takže lokalizace tohoto vrchu k Lomné je velmi nepravděpodobná, zřejmě jde o jinou lokalitu]; 28.06.1991; Knápková; OL.

Slovensko: lom u Obory; 26.10.1910; s.coll.; SAV – Bor u Stáček, kraj výslunný, vápenec; 07.09.1920; [Novák F. A.]; PRC – Com. Bars. Kamenec [možná Kamenec pod Vtáčnikom, ale není to jisté]; in pratis montis Čuklový vrch, 650m n. m.; 11.08.1923; Scheffer; BRA – Kojatín; 09.08.1938; Hlavaček A.; BRA – in pratis in valle Malomvölgy, ad Turoczszentmartin; 12.07.1913; Margittai; PRC.

Centaurea jacea × *C. oxylepis* × *C. phrygia*

Česko

Mezofytikum: 75. Jesenické podhůří: Heidepilsch [Bílčice] bei Hof [Dvorce]. Mähren. Kreibischgraben.; 08.1936; Thenius; BRNU – prada in silvis ad riv. Moravice pr. Valšov ad Bruntál, ca 650 m n. m.; 27.07.1969; Dostál J.; OL.

Slovensko

Západokarpatská oblast: 13. Strážovské a Súľovské vrchy: in monte Baba apud Trenčianské Teplice, in palude travertinoso [pravděpodobně vrch Omšanská Baba SV od obce Omšenie, V od Trenčianských Teplíc]; 28.06.1961; Pouzar; PR – cesta od Lietavy k Slnčným skalám u Rajeckých Teplíc, 380 m n. m.; 26.05.1999; Ducháček; Herb. M. Ducháček – Strážov: úboční louky; 28.06.1921; Klika; PRC – **14c. Kremnické vrchy**: Louka pod posledním mlýnem v údolí Bílého potoka pod Kremnickým Štosem [JJV od města Kremnica]; 31.08.1920; [Domin]; PRC – **16. Muránska planina**: Tisovec: vrch Čremošná [S od města], hřebeň od kameňolomu smerom k vrchu Martinová, na lúčkách 800-850 m n. m.; 18.08.1970; Májovský et Magic; SLO – **21c. Velká Fatra**: Hola-Lubená [dolina a vrch Lubená (1414 m), někdy označovaný jako Tlstá, asi 4,2 km VJV od obce Blatnica]; 26.08.1954; Hnivnáková; SLO – U Harmance; 02.08.1922; Trapl; PRC – in valle Nedorost [Rakša, údolí JV od obce], 800 m n. m.; 20.09.1913; Margittai; PRC – Rojkov: ŠPR Rojkovské rašelinisko, prechodné rašelinisko, 650m n. m.; 12.07.1994; Vozárová; BRA – **25. Turčianska kotlina**: pod nádražím Horná Štubňa; 15.07.1933; Jičínský; ZMT – in locis graminosis inter pag. Divék [Diviaky] et Zniováralja [Kláštor pod Znievom], ad viam ferram; 08.08.1914; Margittai; PRC – Stubnyafürdő réten [Turčianske Teplice]; 06.1913; s.coll.; BRA – **27a. Severné Biele Karpaty**: Krivoklát: louky asi 0,4 km V od J okraje obce, ca 450 m n. m.; 01.07.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – in pratis siccis loco Gabrišovka dicto in declivi occid. montis Bílý vrch cca 4,5 km cursu occident. a pago Vršatecké Podhradie, 700 m n. m.; 10.07.1973; Smejkal; BRNU – **29. Spišské vrchy**: svah při Sp. Hanušovciach [Spišské Hanušovce], 650 m n. m.; 27.07.1983; Michalko; SAV.

Centaurea jacea × *C. phrygia* (*C. ×melanocalathia* CZAKÓ)

Česko

Mezofytikum: 42. Votická vrchovina: 42b. Tábořsko-vlašimská pahorkatina: podél lesní cesty z Křeče na Hrádek [obec Křeč, lokalita Na Hrádku asi 1,8 km SZ od obce], 580 m n.m.; 17.08.1974; Židová; BRNU – **82. Javorníky**: Velké Karlovice, "U Tabulí" [na hranicích se Slovenskem v Makovském průsmyku u silničního hraničního přechodu]; 20.07.1929; Říčan; BRNU.

Oreofytikum: 97. Hrubý Jeseník: Karlov pod Pradědem: louky J od obce, 690 m n. m.; 07.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký.

Slovensko

Panonská oblast: 6. Podunajská nížina: Piešťany, 165 m n. m.; s.dat.; Brahaucová; BRA.

Západokarpatská oblast: 10. Malé Karpaty: Modor [Modra]; 06.1899; Mergl; SAV – **14c. Kremnické vrchy**: in pratis pr. Körmöczbánya [Kremnica]; 29.07.1913; Margittai; PRC – frutice in valle rivuli Biely potok sub. pag. Kremnický Štos [Kremnica, J okraj města]; 31.08.1920; [Domin]; PRC – **14c. Kremnické vrchy/14d. Poľana/21c. Velká Fatra/22. Nízke Tatry**: U B. Bystřice [Banská Bystrica]; 06.1920; Trapl; PRC – **14e. Štiavnické vrchy**: Szelmeczbánya [Banská Štiavnica]; 06.1894; Henylovics; SAV – **15. Slovenské rudohorie**: Breznobánya. In monte Hnusnó in pratis [Brezno: vrch Hnusné asi 6 km JV od středu města]; 29.07.1910; Kupčok; PR – Gelnické hory: Jaklovská Skála [obec Jaklovce]; 09.09.1920; [Domin]; PRC – Hnilcecké hory, Galmus, Olcnavský potok, vápencový podklad [obec Olcnavaj], 450 m n. m.; 06.07.1958; Marsa; BRA – Revúca: na aluviu rieky Murán, na lukách; 08.1963; Urvenciárová; BRA – Tisovec: Rejkovo [osada Rejkovo JZ od města], 420 m n. m.;

06.07.1970; Májovský; SLO – **15. Slovenské rudohorie/22. Nízke Tatry:** Breznobánya [Brezno]; 29.08.1910; Kupčok; PRC – **16. Muránska planina:** Muránská p.; 12.08.1921; [Domin]; PRC – Tisovec: pri lesnej ceste nad Vahanom (neďaleko V. Studne) [svah Vahan u hájovny Studňa, V od vrchu Velká Stožka]; 26.06.1970; Májovský; SLO – In pratis (Anthoxantho-Agrostieto) m. Velká Stožka, 1150m n. m.; 15.08.1937; Sillinger; PRC – **17. Slovenský raj:** In m. Stein ad Dobsinam [pravděpodobně jde o okolí Dobšinské ladové jaskyně, ne o obec Dobšinná]; 06.08.1930; Lengyel; PR – in valle ad Dobsinam [pravděpodobně jde o údolí Hnilce v okolí Dobšinské ladové jaskyně, ne o obec Dobšinná]; 07.1932; Lengyel; PR – Dobšinská Ledová Jaskyně. Travnatá stráň nad hotelem - vápence - hodně humusu, 850m n. m.; 25.08.1925; s.coll.; PRC – in graminosis ad Dobsinai jégbarlang [Dobšinská Ladová Jaskyně]; 30.07.1932; Margittai; PRC – In graminosis apud Glac non procul ab opp. Hrabušice [planina Glac v centru Slovenského ráje], 890 m n. m.; 06.07.1923; Novák; PRC – lúka na planine Glac [planina Glac v centru Slovenského ráje], 950 m n. m.; 02.08.1967; Hubová; SAV – na vápencích v kaňonu Stratená, 850 m n. m.; 19.08.1976; Dvořák F.; BRNU – louka pod Hanesejí, asi 2,5 km od Stratenaj [Stratená, Pod Hanesovou, asi 3 km JZ od obce]; 08.08.1981; Mikoláš; HOMP; **21a. Lúčanská Malá Fatra:** Nitrianský Klak: loučky [hora Klak, JZ od obce Fačkov], 1150 m n. m.; 23.07.1927; Klika; PRC – **21b. Krivánska Malá Fatra:** montes Fatra: in pratis apud Vrátna, prope mont. Fatr. Kriván; 13.07.1920; Klika; PRC – **21c. Velká Fatra:** in graminosis ad Blatnica; 13.06.1944; Margittai; PRC – Žarnovická dolina ku Kříšné [VSV od obce Čremošné]; 17.07.1924; Klika; PRC – Šturec [Liptovské Revúce, sedlo Šturec J od obce Vyšná Revúca]; s.dat.; Nábělek F.; BRA – Vyšná Revúca: louka v závěru Zelené doliny, asi 3,8 km Z od centra obce, 870 m n. m.; 21.09.2001; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Salat. údolí, V. Fatra: údolní loučka, 700 m n. m. [Lubochňa, pravostranný přítok Lubochnianske doliny asi 5 km J od obce]; 01.08.1925; Klika; PRC – Lubochňa; 26.06.1926; [Klika]; PR – in locis graminosis in valle Nedorost [Rakša, údolí JV od obce]; 26.08.1914; Margittai; PRC – **21d. Chočské vrchy:** Kvačianska dolina: pri starom mlyne; 03.07.1968; Hubová; SAV – in valle Choč, pr. Likavka; 06.07.1914; Margittai; PRC – úpatí louka. Choč; 22.06.1921; [Klika]; PR – Choč; 07.1926; [Klika]; PR – **22. Nízke Tatry:** údolí potoka Biela Voda nad horárnou "Kyslá", 700 m n. m.; 07.1934; Sillinger; PRC – na travnatých místech v Korytnici [Korytnica-kúpele], 900 m n. m.; 25.06.1937; Zavřel H.; PR – Níz. Tatry. hřeb. Ždiaru [vrch Žiar V od obce Liptovská Osada]; 1930; Sillinger; PRC – Liptov. [Liptovská] Teplička - vrch Na Jedlinskej, 1050 m n. m.; 15.09.1974; Vartíková; SLO – Neben den Weg nach Malužina; 04.08.1934; Grodkovszky; BRA – in pratis apud pag. Mošténica; 20.06.1931; Kmoníček; PRC – Vernár, Vernárska Tiesňava, na basi vápencových skal při silnici; 12.08.1980; Dvořák J.; BRA – Poludnica, jv. svah (vápeneč), 900 m n. m. [vrch Poludnica (1549 m) J od obce Závažná Poruba]; 03.08.1930; Sillinger; PRC – Vernár: louky u červeně značené turistické cesty asi 0,7 km ZSZ od kostela v obci, 800 m n. m.; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – **23a. Západné Tatry:** In valle Blatná prope Habovka, 750 m n. m.; 20.07.1928; Scheffer; PRC – in valle Studená prope opp. Zuberec; 08.1911; Margittai; PRC – graminosis ad viam prope venatoriam Brestová supra pag. Zuberec, 950 m n. m. [asi 4 km V od obce Zuberec]; 18.07.1931; Dostál J.; PRC – **23b. Vysoké Tatry:** Clotildenweg; 07.1921; Hruby; BRNU – 23b; in graminosis ad Tatrafűred [Starý Smokovec]; 29.07.1930; Margittai; PRC – Bielovodská dolina, vedľa cesty cez dolinu (okraj smrekového lesa), 1100 m n. m.; 24.09.1981; Zahradníková et Šípošová; SAV – T. Lomnic fölött [Tatranská Lomnica]; 30.08.1908; Thaisz; BRA – les u Tatranské Lomnice; 24.07.1919; [Domin]; PRC – Les u Tatr. Lomnice [Tatranská Lomnica]; 24.08.1919; Domin; PRC – Tatranská Lomnica: in pratis; 06.1929; Suza; BRNU – louky u Tatranské Lomnice, 800 m n. m.; 08.1948; s.coll.; PR – in graminosis ad Szeplach, 1300m n. m.; [Tatranská Polianka]; 26.07.1930; Margittai; PRC – 23b Mlynica, 1515 m n. m. [Mlynická dolina, SSZ od Štrbského lesa]; 24.08.1931; Krajina V.; PR – Mlynica pod Skokem [vodopád Skok v Mlynické dolině, SSZ od Štrbského lesa]; 04.08.1931; Krajina V.; PR – Štrba. Poloniny, 1000 m n. m.; 20.08.1939; Ptačovský; SAV – U Matliar u Tatr. Lomnice na lukách [Tatranské Matliare]; 08.1924; Krajina V.; PRC – in graminosis ad Matlárháza, 1300 m n. m. [Tatranské Matliare]; 28.07.1930; Margittai; PRC – **23c. Belianske Tatry:** údolí Hlbokého potoka; 25.07.1956; Hadač E.; PR – Javorina [Tatranská Javorina]: údolí Mezistěnového potoka; 14.08.1925; Domin et Krajina; PRC – U Podspad, směrem k rašelině [SV od obce Tatranská Javorina., u hlavní silnice]; 15.07.1929; [Novák F. A.]; PRC – Havran [vrch Havran (2152)], 1800 m n. m.; BRA, SAV – Tatranská Kotlina, 800 m n. m.; 07.1922; Podpěra; BRNU – in pratis pr. Tatranská Kotlina, 800 m n. m.; 08.1925; Suza; BRNU – apud baln. Tatranská Kotlina, in valle rivuli in silva; 25.08.1925; [Domin]; PRC – Tatranská Kotlina, in Pineto, 750 m n. m.; 07.08.1933; Domin; PRC – in locis excisis silvarum supra Stará Kotlina [Tatranská Kotlina], 820 m n. m.; 25.08.1937; Domin; PRC – U Hučivé diery [Tatranská Kotlina, zřejmě Šumivý prameň 1,5 km JJZ od obce]; 07.1925; Domin; PRC – na louče na již. svahu Žihlavna [u obce Tatranská Kotlina], 1000 m n. m.; 04.08.1925; Domin et Krajina; PRC – Žihlavno [u obce Tatranská Kotlina]; 10.08.1925; Domin et Krajina; PRC – Husar [vrch Husár (978) asi 2,5 km S od obce Tatranská Kotlina]; 16.07.1925; Domin; PRC – mýto Husiaru, 800-920 m n. m.; 05.08.1935; Domin; PRC – Tatranská Kotlina: Drabina, 750-800 m n. m.; 14.08.1933; Domin; PRC – Drabina, 760 m n. m.; 21.08.1935; Domin; PRC – in piceetis in valle Suchá dolina supra balneam Tatranská Kotlina [asi 1 km SSZ od obce]; 750-760 m n. m. ; 21.08.1935; Domin; PRC – vlhká louka u Bielé za ústím Suchého potoka [asi 1 km SSZ od obce Tatranská Kotlina], 745 m n. m.; 20.07.1937; Domin; PRC – Holubyho dolina, 1600 m n. m.; 11.08.1936; PRC – in pratis subalpinis in covalle Holubyho důl decl. merid. montis Bujačí, loco Skalná Vrata, 1600 m n. m.; 16.08.1951; Osvačilová; PRC – Prašivka, mýt - pod Kotou, 1030 m n. m.; 27.07.1937; Domin; PRC – u vypuštěných rybníčků cestou od Ivanky na Flak [hájovna Flak u silnice 537 S od obce Kežmarské Žľaby]; 29.08.1937; Domin; PRC – Tatranská Kotlina: cesta smerom na chatu Hviezdoň (Protěž) [asi 3 km Z od obce Tatranská Kotlina]; 10.10.1962; Dočolomanský; BRA – Tatranská Kotlina: chata Plesnivec [asi 3 km Z od obce]; 01.10.1970; Vartíková; SLO – při cestě od Tatranské Kotliny na Faixovu polanu, asi 1.0 km od T.K., 900 m n. m.; 19.07.1976; Dvořák F.; BRNU – Faixová; 22.07.1925; Klášterský; PR – Bielske Tatry: Tokárna [vrch JJV od obce Ždiar]; 19.08.1951; Kneblová; PR – **24. Pieniny:** Kláštorňá hora, Borštík; 10.07.1932; Domin; PRC – Pieniny; 1963; Hladká; SLO – In valle fluminis Dunajec. Solo calcareo; 19.08.1953; Deyl M.; PR – Červený kláštor; 1956; s.coll.; SLO – **25. Turčianska kotlina:** in pratis pr. Turócnémeti [Háj]; 30.06.1914; Margittai; PRC – in pratis supra Turócliget [Háj]; 01.08.1914; Margittai; PRC – Vrútky, Háj [zřejmě Martin, část Podháj]; 10.07.1977; Chedovič; BRA – in pratis pr. Stubnyafürdő [Turčianske Teplice], 500 m n. m.; 24.07.1913; Margittai; PRC – ad viam ferram pr. Stubnyafürdő [Turčianske Teplice]; 06.06.1914; Margittai; PRC – ad viam ferram inter pag. Stubnyafürdő [Turčianske Teplice] - Tureczek [Turček]; 19.06.1914; Margittai; PRC – borovicový les při obci Valča; 12.07.1971; Michalko; SAV – **26a. Liptovská kotlina:** Východná: lúka, 700 m n. m.; 23.08.1968; Battlíková; BRA – Východná: Biely lán, lúka při rybníku; 16.07.1984; Mucina; SAV – **26b. Spišské kotliny:** Szepes-Tepliczi láp [Spišská Teplica]; 28.08.1902; Bortal; PRC – Tatranská Kotlina, in pratis pr. Landen [Lendak], 750 m n. m.; 07.1922, 08.1922 – na lukách podél silnice Tatr. Kotlina-Šarpinec; 28.08.1925; Domin et Krajina; PRC – Tatranská Kotlina: louky Bellwiesen u Šarpance, 650 m n. m.; 07.07.1957; Šmarda J.; BRNU – **27b. Javorníky:** stráň u Kisky nedaleko Čace [Čadca], 420 m n. m.; 08.08.1920; Novák F. A.; PRC – **28. Západné Beskydy:** louka u Oravice; 17.07.1921; [Klika]; PR – Oravice: In pratis covallis Tichá dolina supra pagum Oravice, 800 m n. m.;

20.08.1968; Hrabětová; BRNU – Pilsko, na lúkách nad lesem [Oravské Veselé, vrch Pilsko SZ od obce]; 05.10.1966; Májovský; SLO – D. Štepanov. V borkách [Štefanov nad Oravou, část Dolný Štefanov]; 20.07.1893; Truchlý; BRA – **29. Spišské vrchy**: in silv. sub. mont. Spišská Magura, pr. Bielské Kúpele [Spišská Belá]; 12.09.1919; Domin; PRC – ad decliv. merid. apud lapicidinam supra pag. Kamianka [Kamienka], 820 m n. m.; 24.07.1955; Dostál J.; PRC – ad decliv. merid. supra viam publicam inter Ružbachy et Podolinec, solo "flysch", 620 m n. m.; 24.07.1955; Dostál J.; PRC – Branisko u Spiš. Vlach; hřebeny mezi Spišskou Dúbravou a Slatinou [Slatvina]; 11.08.1933; Sillinger; PRC – Spišská Magura. Ve stráních nad Ždiarem, 1000 m n. m.; 17.06.1937; Horák; SAV.

Východokarpatská oblast: 31. Bukovské vrchy: Nová Sedlica: louky na Z svahu vrchu Rozdiel (654,5), asi 2 km JV od středu obce, 500 m n. m.; 23.08.2004; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Ruský Potok: sedlo Príslopec mezi vrchy Malý Bukovec (929,8) a Velký Bukovec (1011,9), asi 2,2 km S od kostela v obci, 670 m n. m.; 21.08.2004; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Strožnice, 1,2 km SV od obce, vyvýšená niva na P břehu potoka, louka, 410 m n. m. [bývalá obec v údolí potoka Stružnica zrušená při výstavbě přehrady Starina, S od ní]; 04.07.1970; Blažková D.; PR.

Nelokalizovatelné údaje:

Slovensko: Leutschovie [Levoča]: Ad margines silvae Kohlveld; 07.1909; Greschik; SLO – Löese [Levoča]: In silvis et pascuis subalpinis; 1910; Greschik; SLO – Löese [Levoča]: Kiemwald; 07.1910; Greschik; SLO – Leutschau [Levoča]: Mittelgebirge, 1800 m; 08.1927. Greschik; SLO – Levoča: Mittelgebirge; 07.1927; Greschik; PRC – Flora Tatra Magnae. Leutschau [Levoča]: Holzschlag am Zitterberg; 08.1934; Greschik; SLO [všechny Greschikovy sběry nemusí pocházet z okolí Levoče a Levočských vrchů, ale i z Vysokých Tater a podtatranských kotlin] – Comitatus Scepusiensis prope Zaló; 09.1918; Horváth; PRC – Baba; s. dat.; s.coll.; BRA.

***Centaurea jacea* × *C. stenolepis* (*C. ×spuria* A. KERN.)**

Česko

Mezofytikum: 78. Bílé Karpaty lesní: In pratis ad Suchov pr. Velká inter parentes valde rara.; 08.1906; Čoka; BRNU.

Slovensko

Panonská oblast: 2. Ipelsko-rimavská brázda: Kurinec [osada Kurinec J od města Rimavská Sobota]; s.dat.; Novák F. A.; PRC – **3. Slovenský kras**: Jelení vrch [asi 1,2 km S od obce Hačava]; 03.08.1990; Karasová; PRC.

Nelokalizovatelné údaje:

Slovensko: Leutschau [Levoča]: Harby; 08.1934; Greschik; SLO.

***Centaurea jacea* × *C. stoebe* (*C. ×beckiana* MÜLLNER)**

Vzhledem k celkové morfologické podobnosti k *C. stoebe* nebyl tento kříženec v revidovaném českém a slovenském herbářovém materiálu sekce *Jacea* zjištěn, všechny doklady jsou v herbářovém materiálu okruhu *C. stoebe* agg. (české lokality viz ŠTĚPÁNEK et KOUTECKÝ 2004).

Centaurea nigrescens* × *C. oxylepis

Česko

Termofytikum: 21. Haná: 21b. Hornomoravský úval: Kroměříž: sbírána v plešovském lese. Aluviální hlinitá půda. Na lesní louce; 27.08.1930; Zavřel H.; PRC – Wiesen b. Olmütz [Olomouc]; 07.1908; Laus; BRNU – Olomouc. Před Lazeckým mlýnem [Olomouc, část Lazce]; 23.06.1905; Čoka; BRNU – Vlhká rašelinné louky u Olomouce; 08.1935; Weber; PR.

Mezofytikum: 59. Orlické podhůří: Skuhrov nad Bělou: zanedbaný sad asi 0,5 km V od středu obce, při okraji lesa, 420 m n. m.; 19.06.2002; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – **71. Drahanská vrchovina: 71a. Bouzovská pahorkatina**: In pratis herbosis apud oppidum Litovel vicum Mladeč versus, in alluvii, ca 250 m n. m.; 19.08.1933; Novák F. A.; PRC – **72. Zábřežsko-uničovský úval**: In pratis subhumidis cultis ad fluminis Morava ripas apud oppidum Litovel; alluvium, lutum humosum, 200m n. m.; 14.08.1927; Novák F. A.; PRC – **76. Moravská brána: 76a. Moravská brána vlastní**: Popovice, Čekyňský kopec v písčínku při silnici k Čekyni, pískovec, 290 m n. m.; 06.08.1942; Pospíšil; PRC.

Centaurea oxylepis* × *C. phrygia

Česko

Mezofytikum: 74. Slezská pahorkatina: 74b. Opavská pahorkatina: Hlučín, roztroušeně na okrajích remízků v pískovišti na Vinné hoře (100 m JZ čistírny odpadních vod), 240 m n. m.; 20.08.1998; Pečinka et Dočkalová; OL – Krnov; 28.07.1964; Benešová; BRA – Krnov: Řeka Opavice, hřiště, nádraží Krnov-Cvilín, 550m n. m.; 20.08.1987; Krömer; OL – Krnov-Chomýž: hojně na bývalé vojenské stělnici 1 km JZ od obce, 320m n. m.; 26.08.1998; Pečinka et Dočkalová; OL – Krnov: roztroušeně na výslunných stráních Horky při SZ okraji města, 340 m n. m.; 25.08.1998; Pečinka et Dočkalová; OL – **75. Jesenické podhůří**: v lese u Karlovic u Vrbna, 600 m n. m.; 27.07.1948; Kavka; BRA – Leskovec [Leskovec nad Moravicí]: louky na svazích nad obcí (kolonií); 07.08.1953; Slavoňovský; BRNU – Roudno; 1905; Rieger; BRNU – Roudno: louky na J úpatí vrchu Velký Roudný (780,1), asi 1,5 km JJV od kostela v obci, 680 m n. m.; 10.08.2005; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Žimrovce: příkop asfaltové cesty na pravém břehu Moravice, asi 0,6 km J od obce, u odbočky žlutě značené turist. cesty z asfaltky do obce, 290 m n. m.; 07.08.2005; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – **76. Moravská brána: 76a. Moravská brána vlastní**: Sbíráno při výletu z Teplíc Klepačovem na "Berggeistu"; 10.07.1905; Čoka; BRNU – **76a. Moravská brána vlastní/76b. Tršická pahorkatina/21a. Hanácká pahorkatina**: Přerov: ad viam inter Prosenice et Grygov, 200 m n. m.; 08.1937; Zapletálek; BRNU – **80. Střední Pobečví: 80a. Vsetínská kotlina**: Valašská Bystřice: louka asi 1 km SVV od vrcholu Ptáčnice, orientace SZ (místní název Farářka), 730 m n. m.; 20.07.1979; Drápalová; BRNU – **82. Javorníky**: Pulčiny u Vsetína [Pulčín]; 31.07.1934; Říčan; BRNU – Vel. Karlovice: Podtátý pod Pindulou [Velké Karlovice, dolina Podtáté asi 3,5 km V od nádraží]; 07.07.1927; Říčan; BRNU – **83. Ostravská pánev**: Karviná; 1911; s.coll.; OL.

Oreofytikum: 91. Žďárské vrchy: in pratis ad marginem septentr.-occident. piscinae Horní Kubovský rybník dictae prope oppidum Nové Město na Moravě [asi 0,3 km SV od železniční zastávky „Nové Město na Moravě zastávka“ na Z okraji města], 610 m n. m.; 09.09.1978; Smejkal; BRNU – **97. Hrubý Jeseník**: na lukách u Rejvízu, 700 m n. m.; 18.07.1947; Zavřel H.; BRA – **99. Moravskoslezské Beskydy: 99a. Radhošské Beskydy**: Medvědí; 10.08.1955; Nogová; OL – in locis

graminosis ad declives montis Beskyd prope pag. Horní Bečva, 900 m n. m.; 06.07.1947; Dostál J.; PRC – Horní Bečva: Zubčena, louky, cca 0,8 km SV od přehrady Horní Bečva, 720 m n. m.; 20.06.2003; Jašek; OL – Morávka I: Lip. potok, polokult. louka na levé straně p., 450 m n. m.; 07.09.1980; Mikoláš; HOMP – pag. Řeka: in prato 400 m ad merid. a cota in viae publica versus in pago; 07.07.1975; Skalický; PRC.

Slovensko

Západokarpatská oblast: 13. Strážovské a Súľovské vrchy: Babkov: Babkovská brána [JV od obce], svah nad cestou, západ, lúka; 30.08.1978; Hallonová; SLO – Na horské louce nad Čičmany pri cestě do Tužiny; 06.08.1923; Jičínský; ZMT – Čičmany: louky asi 2 km JZ od kostela v obci, 700 m n. m.; 04.07.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Dolná Poruba: louka u modré turistické značky asi 200 m od vrcholu Homôlka (906,6 m), asi 2,5 km V od kostela v obci, 760 m n. m.; 02.07.2003; Kolář; Herb. Koutecký – Horná Poruba: louky pod silnicí, asi 0,4 km VSV od vrcholu Štefanec, J-JV od obce, 600 m n. m.; 02.07.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – Horná Poruba: louka asi 0,75 km JV od vrchu Vápeč, asi 2 km V od J okraje obce, 778 m n. m.; 02.07.2003; Těšitel; Herb. P. Koutecký – Něm. Pravno [Nitrianske Pravno]: Luční úklon nad Chvojnici, na žule, >600 m n. m.; 27.09.1922; Maloch F.; PRC – mezi Žilinou a Lietavou, louky; 08.08.1926; Sillinger; PR – Lietava: lúčiny na severnom úpätí Strážova; 28.09.1978; Hallonová; SLO – Lietava: sedlo medzi Lietavským hradom a Drieňovicou [vrch Drieňovica (586 m) asi 2 km VJV od obce]; 14.09.1978; Hallonová; SLO – kopce mezi obcemi Ladce a Mojtín; Caricetum montanae (louky) (vápenec), 400-450 m n. m.; 16.07.1932; Sillinger; PRC – mokrá louka pod Rohócz [vrch Podskalský Roháč] u Podskalie; 06.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Vlhká louka před Manínskou soutěskou, ve společnosti ostríc a blatouchu a t. d.; 01.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – louka pod Patrikovou skálou (= Brada) u Sulova [Súľov]; 03.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – louky u Trenč. Teplic [Trenčianske Teplice]; 24.06.1921; s.coll.; PR – Strážov: úboční louky; 28.06.1921; Klika; PRC – **13. Strážovské a Súľovské vrchy/21a. Lúčanská Malá Fatra:** Rajec furdô [Rajecké Teplice]; in herbidiis; 25.07.1898; Borbás; BRA – **13. Strážovské a Súľovské vrchy/27b. Púchov:** Púchov; 02.09.1920; [Domin]; PRC – **14c. Kremnické vrchy:** Kremnica: Kersucký vršek SZ od Krahule = Blanfielku, na andezitu, >900 m n. m.; 10.10.1920; Maloch F.; PRC – Křoviny u posledního mlýna v údolí potoka Bílého pod Kremnickým štosem [J od města]; 31.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Louka pod vrcholem Kremnického Štosu, 800 m n. m.; 31.08.1920; [Domin]; PRC – **14d. Poľana:** Dolná Mičiná: okraj silnice u D. M. travertínů; 04.07.2005; Jongepier; Herb. J. W. Jongepier – **14c. Kremnické vrchy/14d. Poľana/21c. Velká Fatra/22. Nízke Tatry:** B. Bystrica [Banská Bystrica]; 18.08.1893; Kmet; BRA – **15. Slovenské rudohorie:** Dubákov: cesta hrebeňom na Diel, J exp., 900 m n. m.; 21.07.1973; Beracko; SLO – Mokrá Lúka: na aluviálních lúkách rieky Muráň; 08.1961; Urvichiarová; BRA – Hradová u Tisovce [vrch Hradová (887 m) Z od města]; 24.08.1922; [Novák F. A.]; PRC – **15. Slovenské rudohorie/16. Muránska planina:** U potoka Slaucy u Tisovce; 11.08.1921; [Domin]; PRC – **16. Muránska planina:** Červená Skala: lúka; 10.10.1954; Michalko; SAV – Tisovec: Pasičky [V od města]; 19.08.1926; Vraný; BRA – Tisovec: vrch Čremošná [S od města], hrebeň od kameňolomu smerom k vrchu Martinová, na lúkách, 800-850 m n. m.; 18.08.1970; Májovský et Magic; SLO – dolina Hronec, váp. svahy nad cestou ve střední části doliny, 850 m n. m. [JJV od obce Závadka nad Hronom, S okraj Muránské planiny]; 13.07.1979; Dvořák J.; BRA – in m. Stein ad Dobsinam [zřejmě v okolí Dobšinský Ladové Jaskyně]; 06.08.1930; Weber; PR – průlom Hornádu u Hrabušic; 13.09.1919; Domin; PRC – In saxosis calcariis muscosis ad viam apud vicum Ztracená ad montis Havraná Skála pedes, satis frequens [asi 2,3 km S od obce Stratená]; 19.08.1921; Prát; PRC – **21a. Lúčanská Malá Fatra:** Na podhorských lukách pod Revání - Rajecké vrchy [Fačkov: vrch Revání (1204,6 m) JZ od (Fačkovského) Klaku, nad Fačkovským sedlem]; 25.06.1929; Jičínský; ZMT – Revan-Klak [Fačkov: vrch Revání (1204,6 m) JZ od (Fačkovského) Klaku, nad Fačkovským sedlem]; 1949; Klika; PR – Turócz Tridvori [Turie]; 09.08.1900; Brancsik; BRA – Turócz Tri dvory [Turie], vstup do Turskej doliny; 25.08.1929; Schidlaj; BRA – dolina Turská, pri obci Turie, na lúce, južné svahy, 650 m n. m.; 17.09.1965; Michalko; SAV – **21b. Krivánska Malá Fatra:** Kralovany: dol. Bystrička [dolina ústící do údolí Oravy asi 2,5 km S od obce]; 26.07.1988; Kochjarová; SLO – Vratna: Fatra Kriván, suché louky; 13.07.1920; Klika; PRC – pod holou "Kopa" v doline Studené u Turian v Turci [dolina potoka Studenec S od obce]; 29.08.1896; Holuby; BRA – **21c. Velká Fatra:** Belá-Dulice: Belianská dolina, u odbočky žluté turistické značky na Lysec, asi 1,6 km V od hlavní křižovatky ve středu obce, 550 m n. m.; 18.09.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – prope Blatnica; 08.1918; Wagner; PRC – Blatnica: stráně nad počátkem Blatnické doliny; 14.07.1924; Klika; PRC – Blatnica: spodní část Gaderské doliny nad obcí, ca 500 m n. m.; 21.09.2001; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – in valle Dedošovská dolina [Dedošová, asi 8 km VJV od obce] prope p. Blatnica, solo calcareo, 650 m n. m.; 26.08.1973; Hlavaček A.; SAV – Drjenok [vrch Drieňok (1268 m) V od obce Rakša]: paseka, 900 m n. m.; 04.07.1924; Klika; PRC – Rojkov: ŠPR Rojkovské rašelínisko, prechodné rašelínisko, 650m n. m.; 12.07.1994; Vozárová; BRA – **21d. Chočské vrchy:** nad obcou Huty; 18.08.1971; Feráková; SLO – Likavka: lúka; 28.07.1931; Schidlaj; BRA – **22. Nízke Tatry:** Demänovská dolina, 800 m n. m.; 08.1924; Švestka; BRNU – mýtina na hřebeni Ždiaru mezi Lúžnou a Osadou [vrch Žiar, 1007 m mezi obcemi Liptovská Osada a Liptovská Lúžna, SZ od obce Liptovská Osada], 900 m n. m.; 22.7.1930, 26.07.1930; Sillinger; PRC – Malužinská dolina, 700 m n. m.; 10.08.1930; Sillinger; PRC – Moštěnická kotlina, 700m n. m.; 1932; Kmoníček; PRC – **23b. Vysoké Tatry:** in graminosis ad Tátra Fűred [Starý Smokovec], 1400 m n. m.; 29.07.1930; Margittai; PRC – **23c. Belianske Tatry:** mýt Husiaru nad St. Kotl. [vrch Husár (978) asi 2,5 km S od obce Tatranská Kotlina], 820 m n. m.; 25.08.1937; Domin; PRC – **24. Pieniny:** In valle fluminis Dunajec. Solo calcareo; 19.08.1953; Deyl M.; PR – **25. Turčianska kotlina:** Horná Štubňa: na lukách pod nádražím; 05.06.1932, 15.07.1933; Jičínský; ZMT – Krpelany: pod priehradou, 460 m n. m.; 11.08.1975; Hubová; SAV – Lipovec: Hoskorá; 29.07.1977; Hodovič; BRA – in oppido Martini ad marginem sylvae acicularis prope rivulum Mlynký potok, 600 m n. m.; 13.07.1981; Hlavaček A.; BRA – Krpelany-Nolčovo, 420 m n. m.; 13.08.1975; Hubová; SAV – Turany: motel E, na lukách pod slatinkou s Drosera anglica; 06.08.1982; Májovský; SLO – Štiavnička [Turčianska Štiavnička]: pri starej ceste za parkom medzi plškom a lesom na Čistinách, 420 m n. m.; 22.07.1970; Májovský; SLO – Štiavnička [Turčianska Štiavnička]: za parkom pri starej poľnej ceste medzi lesom a potokom, ca 420 m n. m.; 22.07.1970; Májovský; SLO – Turč. [Tučianska] Štiavnička: vrch Brezina [asi 0,5 km SZ od obce]; 09.09.1988; Kochjarová; SLO – **26a. Liptovská kotlina:** terasa Belej pri Lipt. Kokave, 770 m n. m.; 24.07.1983; Michalko; SAV – Lipt. [Liptovský] Hrádok; 13.08.1934; Grodkovszky; BRA – lúka Horné Lazy, kataster obce Pribylina, 900 m n. m.; 08.1982; Horníčková; BRA – **27a. Severné Biele Karpaty:** Bohunice-Krivoklát; 26.08.1929; Schidlaj; BRA – Krivoklát: louky asi 0,4 km V od J okraje obce, ca 450 m n. m.; 01.07.2003; Koutecký P.; Herb. P. Koutecký – in pratis siccis loco Gabrišovka dicto in declivi occid. montis Bílý vrch ca 4,5 km cursu occident. a pago Vršatecké Podhradie, 700 m n. m.; 10.07.1973; Smejkal; BRNU – Vršatecké Podhradie: sedlo Chotúč, asi 1,4 km SV od obce, 610 m n. m.; 02.07.2003; Štech; Herb. P. Koutecký – Vršatecké Podhradie: louky asi 0,3 km JZ od sedla Chotúč, asi 1 km SV od obce, 620 m n. m.; 02.07.2003; Štech; Herb. P. Koutecký – Vršatecké Podhradie: Vršatecké hradné bralo, SZ od obce, 700 m n. m.; 03.07.2003; Lippl; Herb. P. Koutecký – Vršatecké

Podhradie: louky asi 1 km V od obce, 560 m n. m.; 05.07.2003; Koutecký P.; CBFS, Herb. P. Koutecký – Brvniště: na lukách pri Stráňach; 19.08.1984; Gabajová; SLO – **27b. Javorníky**: kóta Bukovina, Z od obce Brvnište, 643 m n. m.; 23.07.1984; Gabajová; SLO – východní svah Osobitých vrchů nad Čacou [hřeben Osobité, asi 4,5 km JZ od města Čadca]; 08.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – Při cestě nad Čacou [Čadca]; 08.08.1920; [Novák F. A.]; PRC – na SZ svahu vrchu Čapkov vrch, JV města Čadca; 28.06.1964; Chrtek st. et Žertová; PRC – **28. Západné Beskydy**: Kysucká vrchovina; 08.1971; Faltanová; SLO – Kysucká vrchovina: pokraj lesa východně od Rodolen; 08.1971; Faltanová; SLO – okolí města Čadca. U cesty v dolní části Košáriské doliny na jz. svahu hory Velká Rača; 03.07.1964; Chrtek st. et Žertová; PRC – Čadca. louky u žel. trati vých. nádraží Skalité; 04.07.1964; Chrtek st. et Žertová; PRC – Harvelka [zaniklá osada v oblasti přehrady Nová Bystrica, asi 6 km V od obce Nová Bystrica]: pri ceste; 05.09.1959; Ješko; BRA – Stará Bystrica; 26.08.1960; Ješko; BRA – D. Stepanov - Kavkov Grúň [Štefanov nad Oravou, část Dolný Štefanov.15.07.1894; Truchlý; BRA – Teplička n. Váhom (Bystrina); 08.08.1960; Mráziková; BRA – Solisko [Terchová, vrch SV od obce]; 10.09.1920; [Domin]; PRC – na skalnatém úklonu u Tvrošína, 800 m n. m.; 1950; Švestka; BRNU – Oravská Magura: Beskyd-Chmura-Vychylovka. Oravsko-kysucká úzkorozchodná železnice – násyp, 700-900 m n. m.; 28.08.1973; Horníčková; SAV – Lúky nad Zubercom; 18.08.1977; Hodovič; BRA.

Nelokalizovatelné údaje

Česko: Spálená [existují nejméně dvě obce toho jména, obě v oblasti, kde tento taxon přirozeně neroste, možná nemusí jít o název obce]; 10.08.1983; Sedláčková J.; OL.

Slovensko: Stužkov: pri potoku; 26.07.1940; s.coll.; BRA.

Centaurea oxylepis × *C. stoebe* (*C. ×kupcsokiana* J. WAGNER)

Slovensko

Západokarpatská oblast: 14e. Štiavnické vrchy: in vinetis incultis reteris supra pag. Horné Žemberovce, 320 m n. m.; 08.1966; Dostál J.; PRC.

2. Oprava údajů z diplomové práce (KOUTECKÝ 2003)

Údaje jsou uspořádány podle jmen, pod jakými byly uvedeny v diplomové práci. Od jejího odevzdání došlo k prohloubení tehdejších znalostí, což někdy přineslo i změny v určení rostlin. Zejména se jedná o tzv. přechodné rostliny, které již tehdy byly rozlišovány v záznamech z herbářů i v terénu, ale při konečném zpracování byly zahrnuty do *C. elatior* a *C. oxylepis*. Další studium ukázalo, že jejich oddělování je oprávněné a že mají být určovány jako *C. elatior* × *C. stenolepis*, resp. *C. oxylepis* × *C. phrygia*. Druhou velkou změnou je rozdělení druhu *C. phrygia* na dva poddruhy, které nebyly v roce 2003 ještě rozlišovány. Naštěstí je většina studovaného materiálu uložena v několika velkých herbářích (zejména BRNM, BRNU, PR, PRC), které byly v průběhu disertace navštěvovány znovu kvůli revizi slovenského (příp. i dalšího) materiálu a při té příležitosti bylo možné přeurčit i české položky druhu *C. phrygia*. Podobně byly revidovány i vybrané údaje u dalších taxonů (např. *C. stenolepis*). Čtvrtá skupina změn je rozluštění některých lokalizací, které se v době zpracovávání diplomové práce interpretovat nepodařilo.

Centaurea elatior

a) V diplomové práci byly údaje o rostlinách *C. elatior* × *C. stenolepis* zahrnuty pod *C. elatior*. Během dalšího studia se ukázalo, že to není nesprávné a je lépe tyto údaje uvádět zvlášť. Jde o následující údaje:

Česko: Termofytikum: 15. Východní Polabí: 15a. Jaroměřské Polabí: Auf einer Elbeinsel bei Jaroměř; 1838; Knaff; PR – Luka za starým Labem u Jaroměře; 05.09.1886; Mencl; BRNU, PR – Jaroměř: louky v olšínách; 09.1887; Mencl; PR – Jaroměř: polabské louky k Josefově; 08.1893; Košťál; PR – In pratis ad Jaroměř; 09.08.1900, 14.09.1900; Fleischer; BRNU, PR – In prata ad Jaroměř versus Hořenice; 15.08.1910; Fleischer; PR, PRC – Jaroměř: louka u Labe (pravý břeh); 06.10.1961; Lhotská; PR – louky mezi Jaroměří a Josefovem; s.dat.; Koblre; PRC – Wiesen bei Jaroměř; s.dat.; Halla; PR – Heřmanitz bei Jaroměř; 09.1922; s.coll.; PRC – Luka u Žirce (Schurz) a Kuksu; 18.08.1890; s.coll.; PR – **15b. Hradecké Polabí**: Elbufer bei Königgratz [Hradec Králové]; s.dat.; coll.?.; PRC – Na palouku SV sklonu pod Leštinami u Nového Města nad Metují, na ploše as 2 ary hojně [les Luštinec, asi 1 km SZ nádraží]; 07.1930; Krčan; BRNM, PRC.

Mezofytikum: 41. Střední Povltaví: U Ledče na louce při Sázavě [Ledec nad Sázavou]; s.coll.; PR – **45. Verneřické středohoří: 45a. Lovečkovické středohoří**: In lichten Berggehölsen bei Babina im Mitt. Geb.; 07.1871; Mayer; BRNM – orchidejová louka Babinská; 08.1903; [Domin]; PRC – Gehöltz (Espan) bei Babina; 08.1934; Preis; PRC – Winterberg [Čeřeniště, část Vimperk]; 18.07.1937; Mittelbach; LIT – Malečov: Čeřeniště: pastvina při J hranici PP Babinské louky, asi 1,4 km J od osady, 590 m n. m.; 09.08.2002; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – nordlich von Triebsek [Třebošín]; 1873; coll.?.; PR – **56. Podkrkonoší: 56c. Trutnovské Podkrkonoší**: Na lukách u Poříčí u Trutnova; 08.1923; Rohlena; PRC – suchá louka mezi Förstengesteinem a Čermnou [Vlčice: mezi vrchem Kamenná (Z od obce) a obcí Čermná], asi 400 m; 08.08.1953; Hnízdo; PRC – **56d. Království**: Dolní Olešnice, Debrné: zarůstající louka u potoka na S okraji obce, 380 m n. m.; 31.08.2002; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – **56e. Červenokostelecké Podkrkonoší**: Na lukách v "Babiččině údolí" u Ratibořic; 09.1908; Baudyš; PR – Ratebořice; 01.07.1920; s.coll.; PRC – Při turist. cestě v lesn. údolí Úpy z Čes. Skalice k Ratibořicům;

08.1938; Krčan; PRC – Náchod: Babiččino údolí, na louce pod Rýzmburkem při Úpě, dosti hojně, cca 310 m n. m.; 10.08.1977; Fiedler; HR – Žernov: v sadu v zatáčce silničky na svahu Babiččina údolí, asi 1,4 km ZJZ od kaple v obci, 300 m n. m.; 31.07.2002; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – **57. Podzvičinsko: 57a. Bělohradsko:** Horní Dehtov, obec; 08.07.1983; Kubát K.; LIT – **57c. Královédvorská kotlina:** Král. Dvůr (u Přehrad) [Dvůr Králové nad Labem]; 08.1918; s.coll.; PRC – Dvůr Králové: Na okraji louky, u cesty blízko ZOO; 08.09.1971; Horák; MP – Dvůr Králové n. L.: nádraží; 06.07.1983; Kubát K.; LIT – Dvůr Králové n. L. kraj lesa u Chaloupek [Horní Dehtov, část Chaloupek]; 11.08.1933; Švanda; BRNM – vlhká louka u obce Souvrať u Bílé Třemešné; 05.08.1952; Skalický; PRC – **58. Sudetské mezihoří: 58e. Žaltman:** Petřkovice: na stráni u silnice asi 400 m n. m.; 24.08.1948; Horák; MP, PRC – **59. Orlické podhůří:** V údolí Metuje mezi Novým Městem a lesem Ovčirem (1 exempl.); 07.1930; Krčan; PRC – Nové Město n./Met.: na travnatém svahu nad Metují; 06.09.1941; Krčan; CB – N. Město n./Metují, louka při V okraji města; 07.1955; Kopecký; PR – Gieshübel [Olešnice v Orlických horách]; 27.08.1862; Kröckinger; MP – **63. Českomoravské mezihoří: 63a. Žambersko:** Jablonné n. Orl. [nad Orlicí]; 29.07.1938; Souček; PRC – **67. Českomoravská vrchovina:** Habří: výslunný svah podél říčky, ca 450 m n. m.; 03.08.1971; Dvořák F.; BRNU – Staré Město pod Landštejnem: SZ okraj osady Vitiněves, asi 3,5 km SZ od Starého Města, 540 m n. m.; 14.07.2002; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – **69. Železné hory: 69b. Sečská vrchovina:** Rtenín: louka; 19.08.1966; Cibulková; MP – Rtenín: při okrajích slatin při pramenech potůčku v údolí V obce; 29.06.1976; Hadinec et Rybenský; MP – Rtenín: mokrá loukopo pravé straně silnice Rtenín-Mladoňovice hned za Rtenínem; 16.08.1982; Nováková H.; MP – Rtenín: louka v údolí 0,5 km V od obce, 490 m n. m.; 19.07.2000; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – Rušínov: louka v zatáčce silnice do Modletína na levé straně údolí potoka asi 400 m Z od okraje obce, 580 m n. m.; 26.07.2000; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – **70. Moravský kras:** bei Babitz (Brünn) ruderal geshau [Babice nad Svitavou]; 07.1922; coll?; BRNM.

Nelokalizovatelné údaje: Na okraji louky u Ratiboře.[možná Ratibořice, město Ratiboř (Racibórz) leží v Polsku nedaleko českých hranic S od Ostravy, výskyt tohoto taxonu v této oblasti je ale velmi nepravděpodobný]; 09.1908; Baudyš; PR – Podkrkonoší. Vrch Kozenic (605 m) u Hořic – Trautenu: Wiese gegen Tarschintz; 07.1934; Stelzhamer; OLM.

b) Za „přechodné rostliny“ mezi *C. elatior* a *C. stenolepis*, které byly v citované diplomové práci zařazeny pod *C. elatior*, byly považovány i některé rostliny patřící podle současného stavu znalostí k „čistě“ *C. stenolepis*. Jde o následující údaje:

Česko: Termofytikum: všechny údaje z fyt. okresů **16. Znojensko-brněnská pahorkatina** a **19. Bílé Karpaty stepní – mezofytikum: 71. Dražanská vrchovina: 71c. Dražanské podhůří:** in pratis "Ferdinandov" supra pagum Dědice [Ferdinandsko, v současnosti ve vojenském prostoru Dědice]; 14.07.1946; Heřmánek; PR – **78. Bílé Karpaty lesní:** všechny údaje – **79. Zlínské vrchy:** Pradliska [Pradlisko]: výslunná louka v obci; 12.08.1986; Tomášek; GM.

c) Lokalizace údajů, které byly původně zařazeny mezi nelokalizovatelné:

Česko: Termofytikum: 3. Podkrušňohorská pánev: Kundratice [obec u města Jirkov zaniklá kvůli těžbě hnědého uhlí]: louka cca 500 m SV od obce; 06.07.1973; Vohradníková; CHOM.

Centaurea oxylepis

a) V diplomové práci byly údaje o rostlinách *C. oxylepis* × *C. phrygia* zahrnuty pod *C. oxylepis*. Během dalšího studia se ukázalo, že to není nesprávné a je lépe tyto údaje uvádět zvlášť. Jde o následující údaje:

Česko: Termofytikum: 21b. Hornomoravský úval: Černovír pr. Olomouc [Olomouc, část Černovír]; 25.08.1905; Čoka; BRNU – Olomouc: pašelinné louky u Černovíra; 08.1933; Weber; PRC – Apud urbem Hatschein [Olomouc, část Hejčín]: ad pagum in pratis paludosis; 08.1932; Laus; PRC – Na mezi u silnice u Vážan (Kroměříž), půda hlinitá (diluvium), asi 220 m n. m.; 05.09.1935; Zavřel H.; BRNM.

Mezofytikum: 54. Ještědský hřbet: Karlov pod Ještědem: 1 ex. na nádraží na rampě u skladu; 02.08.1967; Jehlík; PR – **60. Orlické opuky:** in prato ad ripam sinistram fl. Divoká Orlice, ad viam turisticam lutee signatam, ca. 1 km situ occ. a pag. Doudleby nad Orlicí; 27.07.1975; Štěpánek; LIT – Kostelec n. Orl. [Kostelec nad Orlicí], park; 15.06.1981; Belicová; HR – Kostelec [Kostelec nad Orlicí] stráž pod zámečkem; 16.07.1983; Belicová; HR – **61. Dolní Poorličí: 61b. Týnišťský úval:** Na lukách u Týniště n/Orl. [Týniště nad Orlicí]; 08.1921, 08.1922; Rohlena; PRC – **62. Litomyšlská pánev:** Litomyšl; 07.1888; Klapálek; PR – v Kabátu, háji u Litomyšle; 28.06.1909; Obdržálek; PRC – In graminosis ad pagum Němčice; 28.08.1904; Fleischer; PRC – In pratis ad Sloupnice; 15.08.1897, 12.09.1904; Fleischer; BRNU [pouze část sběrů z této lokality] – **63. Českomoravské mezihoří: 63a. Žambersko:** Gabel bei Waldenberg [Jablonné nad Orlicí]; 20.08.1863; Theimer; BRNU – **63c. Střední Poorličí:** Brandýs nad Orlicí; 08.1922; Rohlena; PRC – Ústí nad Orlicí: in declivibus "Pod horou" prope Říčky, 470 m n. m.; 25.09.1941; [Domin]; PRC – prope Luh [osada Luh asi 1,1 km V od obce Sudislav nad Orlicí], c. 310-315 m n. m.; 25.09.1941; [Domin]; PRC – **67. Českomoravská vrchovina:** Bobrová; s.dat.; Servít; PRC – Borová u Poličky (8 km situ occid.-boreo-occidentali ab urbe Polička) secundum viam publicam ad marginem orient. pagí, 620 m n. m.; 13.07.1990; Bureš; BRNM – suchá louka při vých. okraji rybníka Němec asi 2,5 km JV od Nového Města n. M. [Nové Město na Moravě], cca 630 m n. m.; 26.07.1969; Smejkal; BRNU, MJ – u Radešína; s.dat.; Servít; PRC – **71. Dražanská vrchovina: 71a. Bouzovská pahorkatina:** In pratis herbosis apud oppidum Litovel vicum Mladeč versus, in alluviis, copiose, ca 250 m s. m.; 19.08.1933; Novák F. A.; PRC [část sběrů] – **71b. Dražanská plošina:** Kulířov: louky V od obce; 11.07.1976; Tlusták; LIM – **72. Zábřežsko-uničovský úval:** U cesty nad zastávkou Chromeč u Šumperka; 13.07.1949; Baudyš; OLM – **73. Hanušovicko-rychlebská vrchovina: 73a. Rychlebská vrchovina:** apud viam ad lapicidinal in pago Vápenná pr. opp. Žulová; 07.08.1956; Chrtěk st. et Spudilová; PRC – **73b. Hanušovická vrchovina:** Kouty n. D. [Kouty nad Desnou], 700 m n. m.; 07.1947; Šmarda J.; BRNM – Sobotín; 11.09.1935; Vaněček; PRC – Wenzelsdorf [Václavov]; 07.1927; Schenk; BRNM – Waltersdorf [Žleb]; 08.1875; Oborný A.; PRC – **73a. Rychlebská vrchovina/74a. Vidnavsko-osoblažská pahorkatina:** Bergov u Vlčic [osada Bergov JV od obce Vlčice]; 02.08.1967; Janáčková; PRC – **74. Slezská pahorkatina: 74a. Vidnavsko-osoblažská pahorkatina:** Mezi Javorníkem a Bílým Potokem; 06.08.1967; Janáčková; PRC – In pratis ad pagum Krásné loučky, 350 m n. m.; 09.09.1951; Černocho; BRNM – Město Albrechtice: louka u silnice směr Třemešná; 15.08.1968; Pavlík; OSM – **74b. Opavská pahorkatina:** Brumovice u Krnova: údolí potoka Čížiny, ca 340 m n. m.; 27.07.1957; Vicherek; BRNU – stráž u Hlučína; 07.08.1937; Veselý J.; PRC – při silnici Píšť-Chuchelná; 07.08.1937; Veselý J.; PRC – okraj louky kolem p.

Opusta, u Kozmic, 225 m n. m.; 19.08.1980; Gebauerová; BRNU – okraj louky kolem p. Opusta, u Kozmic, 225 m n. m.; 19.08.1980; Gebauerová; BRNU – Krnov: loučky v intravilánu; 09.07.1989; Deyl Č.; OLM – Opava: in rudertatis (prius loca arenosa) apud vicum Kylešovice; 30.06.1972; Duda; OLM – Troppau [Opava]; s.dat.; s.coll.; BRNM – in pratis prope Zábřeh (Hlučín); 28.06.1954; Skřivánek; BRNM – **75. Jesenické podhůří**: Na svazích u Bruntálu; 08.1933; Otruba; OLM – Bruntál: In colle mumili inter agros infra urbem orient. a ferro-via; 09.09.1959; Hrabětová; BRNU – louky u Jívové; 10.1929; Laus; OSM – ad viam publicam in pag. Podlesí [Karlovo pod Pradědem, osada Podlesí V od obce], 700 m n. m.; 18.07.1973; Hrouda; LIM – Podlesí: mez na okraji lesa na Velkém Morgenlandu, 775 m n. m.; 04.08.1985; Bureš et Burešová; OLM – v lese u Karlovic (u Vrbna), 600 m n. m.; 27.07.1948; Kavka; MP, BRA – Apud rupes dict. Skála P. Marie, prope pag. Klokočůvek, ca. 343 m n. m.; 20.08.1955; Klásková et al.; PRC – Krasov: CHPV Krasovský kotel [asi 2,4 km S od kostela v obci]; 08.07.1988; Bureš; OLM – Krasov: svah pod silnicí proti PR Radim, asi 2,2 km V-VSV od kostela v centru obce, 440 m n. m.; 08.08.2001; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – Kapellenberg bei Kl. Mohrau [Malá Morávka]; 07.1932; Laus; OLM – pr. Kl. Mohrau [Malá Morávka]; 07.1934; Weber; OLM – podhorské louky u Malé Morávky; 07.1936; Weber; PRC – in pratis montanis ad pagum Malá Morávka; 29.06.1946; Skřivánek; BRNM – louky u Malé Morávky; 08.1949; Otruba; OLM – Malá Morávka; 17.09.1959; Roztomilý; OLM – Malá Morávka: u kostela, 640 m n. m.; 21.07.1972; Bureš et Burešová; OLM – Malá Morávka: polní cesta na Ranné, 800 m n. m.; 11.07.1988; Bureš; OLM – Beroun n. M. [Moravský Beroun]: horské louky; 07.1928; Laus; OSM – apud. pag. Brunzeif [Ryžoviště], ca 600 m n. m.; 06.07.1947; Dostál J.; PRC – Altstadt [Staré Město] b. Freudenthal [Bruntál]; 07.1930; Laus; OLM – Pochmühle bei Breitenau [Široká Niva, osada Pocheň]; 09.1912; Laus; PRC – Šternberk; 24.07.1948; Domin; PR – Zátor: louka při okraji lesa asi 1,5 km SZ od kostela v obci, 480 m n. m.; 08.08.2001; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – **76. Moravská brána: 76a. Moravská brána vlastní**: in collibus inter vicos Čertotín et Špičky prope opp. Hranice; 07.1942; Deyl M.; PR – Drahotusch [Drahotuše] bei Leipnik; 08.1907; Oborny A.; BRNM – In pratis ad viam ferram prope pag. Drahotusch [Drahotuše]; 08.1909; Petrak F.; BRNU – Bahndamm bei Drahotusch [Drahotuše]; 08.1909; Petrak; BRNU – in collibus Hluzovský kopec [nad obcí Hluzov] prope op. Hranice; 07.1942; Deyl M.; PR – Hranice: V od hlavního nádraží, trať "Důbrava"; 18.07.1957; Pospíšil; BRNM – Wiesen an der Betschwa bei Hustopetsch [Hustopeče nad Bečvou]; 08.1911; Petrak F.; BRNU – Choryně: na Stráži v lomu; 16.06.1934; Řičan; GM – kopec stráž u Chropyně [zřejmě omyl a má být Choryně], na mezi, c. 375 m n. m.; 29.08.1942; Pospíšil; PRC – Lichnov: u "Sosny", pikritový kopec; 28.08.1957; Pospíšil; BRNM – Loučka: meze J obce; 07.08.1957; Pospíšil; BRNM – na okraji lesa JV nad Loukovem, hoj. roztr.; 27.07.1967; Zavřel H.; BRNM – Waldrand b. Lejsky [Lýsky]; 28.09.1937; Laus; OLM – Neutilsckein [Nový Jičín]; 08.1909; Laus; BRNU – travnatý průhon východ. od Osíčka, asi 350 m n. m.; 08.08.1966; Zavřel H.; BRNM – Nový Jičín: okraj lesa na kopci Petřkovicá hůrka nad vsí Petřkovicemi, 550 m n. m.; 22.06.1930; Černocho; BRNM – Stramberg [Štramberk] ... Rohwinkel; 07.1896; coll.?: BRNM – Štramberk: na lukách při dráze do Veřovic; 22.08.1919; Schustler; PR – Mor. Beskydy: lesní palouky na hřebenu Javornickém nad Rožnovem. Nad Štramberkem; 22.08.1919; Schustler; PR – Kotouč u Štramberka [vrch Kotouč na J okraji města]; 07.1928, 07.1929; Otruba; BRNU, OLM – Kotouč u Štramberka; 07.1935; Krčan; MP, PRC – Weiter Berg b. Štramberg [Štramberk, vrch Bílá hora (557 m) SV od města]; 19.09.1937; Vaněček; PRC – In colle Bílá hora prope oppidum Štramberk; 23.09.1958; Deyl M.; PR – Štramberk: u cesty k Libotínu; 10.07.1952; Pospíšil; BRNM – **76b. Tršická pahorkatina**: wiesen b. Weska [Véska]; 08.1934; Laus; PRC – **78. Bílé Karpaty lesní**: pastvina 2 km V obce Bystřice p. L. [Bystřice pod Lopeníkem]; 19.07.1984; Tlusták; LIM – Návojná: CHŮ Pod horou, okraj louky u lesa ca 2 km SV obce, poblíž Náv. pot., ca 530 m n. m.; 17.07.1984; Elsnerová; GM – Starý Hrozenkov: osada Hutiska, louky SZ obce; 22.06.1977; Tlusták; LIM – **79. Zlínské vrchy**: Hrobice: stráž Z obce; 17.07.1985; Tlusták; LIM – in pratis montanis ad prelivit. orient. montis Javorník supra pag. Lidečko, loco Račné [osada Račné Z od obce Lidečko], 600 m n. m.; 28.09.1965; Dostál J.; PR – **80. Střední Pobečví: 80a. Vsetínská kotlina**: Bystřička: kopec Březina, smíš. les okolo trigonom., pískovec, hoj., 467 m n. m.; 20.08.1942; Pospíšil; PRC – Jablůnka: V obce u cesty na Sušnou, pískovec, porůznu, c. 600 m n. m.; 22.07.1942; Pospíšil; BRNM, PRC – Jablůnka: příkop u silnice k Valaš. Meziříčí asi 1 km severně k. 329 m, pískovec, několik trsů, 320 m n. m.; 29.08.1942; Pospíšil; BRNM – in graminosis ad decl. merid. loco Machula supra pag. Jablunka [Jablůnka]; 22.07.1942; Dostál J.; PRC – Rožnov [Rožnov pod Radhoštěm]; 23.07.1883; [Formánek]; BRNM – In der Umgebung von Rožnau [Rožnov pod Radhoštěm] gemain; 05.08.1891; Hanáček; BRNU – Rožnov pod Radh.: na travnatém svahu asi 400 m jihozápadně od města Rožnov, při silnici do obce Vidče, sklon k SZ, ve slítné půdě, porůznu, 390 m n. m.; 05.08.1943; Němec; PRC – okraj vozovky u parkoviště ČSAD u skanzenu [Rožnov pod Radhoštěm]; 13.08.1983; Kurka; CB – Bystřicko [okolí Valašské Bystřice]; 20.08.1942; Pospíšil; PRC – in collibus inter vicum Zašová et opp. Valašské Meziříčí; 06.1942; Deyl M.; PR – na lukách na Ptáčnici S od Vsackého Cábů [asi 3,6 km J-JZ od kostela v obci Valašská Bystřice], půda kamenitá (pískovec), asi 800 m n. m.; 11.08.1942; Zavřel H.; PRC – Zubří ad Rožnov in pratis prope Zašová; 19.07.1929; Krist; BRNU – ad Zubří s./fl. Bečva, loco Háje [osada Na Háji], 400 m n. m.; 08.1927 – **80b. Veřovické vrchy**: Zubří ad Rožnov; 08.1927, 07.1929; Krist; BRNU – Zubří ad Rožnov in pratis l. d. Hůrka; 07.1929; Krist; BRNU – Úbočí u Frenštátu: U chaty "Vlčina" [Z od nádraží ve městě], asi 400 m n. m.; 12.09.1955; Horák; PR – Horečky Wald bei Framstadt [osada Horečky nad Z okrajem města Frenštát pod Radhoštěm]; s.dat.; Hanáček; BRNU – lesní pahorek na hřebenu Javorníku nad Rožnovem [Rožnov pod Radhoštěm, hřeben Velkého Javorníku (918 m) S-SSV města]; 22.08.1919; Schustler; PR – lesní palouky na hřebenu Javornickém nad Rožnovem. Nad Veřovicemi [Velký Javorník (918 m), VJV obce]; 22.08.1919; Schustler; PR – Zubří ad Rožnov in pratis, l. d. Březovec [osada Březovice SZ od města]; 07.1929; Krist; BRNU – Zubří: Pádoly, okraj smíšeného lesíka, ca 510 m n. m. [osada Pádoly S od města]; 27.08.1983; Trávníček J.; BRNU – **81. Hostýnské vrchy**: všechny údaje – **82. Javorníky**: – V. Karlovice: údolí Babská [asi 5,7 km VSV od nádraží v obci Velké Karlovice], pískovec, u potoka pořádku, c. 650 m n. m.; 23.08.1944; Pospíšil; BRNM, PRC – Hovězí: vrch Galov, k. 546, 1,5 km JZ obce; 18.08.1979; Tomášek; GM – Karolinka: Hrubá Stanovnice, 1 km J obce; 28.07.1979; Tomášek; GM – Nový Hrozenkov: Stolečný vrch k. 960, hřebenová louka, 6 km JV obce; 16.08.1979; Tomášek; GM – in pratis ad decl. orient. montis Cáb, solo argilloso, ca 780 m n. m.; 09.08.1961; Dostál J.; PRC – Velké Karlovice: na lukách; 10.08.1925; Řičan; PRC – Vel. Karlovice: vrch 1071 při cestě na Ustringl [Velký Javorník 1071,5 m na hranici se Slovenskem]; 07.07.1927; Řičan; GM – Vel. Karlovice: při zemské hranici pod Pindulou [Lemešná, asi 7–8 km V od nádraží]; 07.07.1927; Řičan; GM – Vel. Karlovice: údolí Hanzlůvka [údolí k osadě Malá Hanzlůvka], pískovec, u cesty, ca. 600 m n. m.; 28.08.1941; Pospíšil; BRNM, PRC – Velké Karlovice: vrch Oslovíček S želez. stanice, pískovec, na mezi, c. 700 m n. m.; 06.08.1943; Pospíšil; BRNM, PRC V. Karlovice: Prislop, horská louka 4,5 km JJV obce; 07.07.1979; Tomášek; GM – V. Karlovice: louka nad žel. zastávkou; 01.09.1979; Tomášek; GM – V. Karlovice: Lopušná k. 914, mýtina, 4,5 km JV obce; 01.09.1979; Tomášek; GM – V. Karlovice: Bukovina, pastvina, 5,5 km JV obce; 14.07.1979; Tomášek; GM – Javorníky: horská louka na kótě 1055; 04.09.1976; Tomášek; GM – V. Karlovice: u cesty na Pindulu [sedlo a vrch Lemešná, asi 7–8 km V od nádraží]; s.dat.; Řičan; BRNU, PRC – **83. Ostravská pánev**: Oderberg: Hof. Schönigel [Bohumín: část Nový Bohumín]; 29.08.1931; Schmeja; PRC – Havířov I: u

hřiště; 07.09.1968; Pavlík; OSM – Havířov: dosti hojná na louce u řeky Lučina; 18.07.1971; Burša; OSM – Horní Bludovice: silnice od Těrlicka; 22.09.1968; Pavlík; OSM – levý břeh Odry JV od Jístebníku; 29.06.1977; Plocek; LIM – Lhotka u Ostravy: na sever. úpatí haldy Dolu Oskar; 30.06.1973; Kilián; OSM – Ostrava: u rudných hald; 06.08.1964; Šmarda J.; BRNM – Ostrava-Hranečník: železničné násep z haldoviny; 06.09.1968; Vašíčková; OSM – Ostrava-Hranečník: svah nad tratí mezi křovinami; 10.09.1968; Vašíčková; OSM – Ostrava-Vítkovice: svah Polanecké spojky; 25.08.1968; Vašíčková; OSM – Petřkovic u Ostravy: na travnaté stráni na vrchu Urx (Landek); 07.1970; Kilián; OSM – Ostrava-Vítkovice: rudiště VŽKG, upravený prostor blízko druhé vrátnice, 219 m n. m.; 15.08.1972; Sedláčková K.; BRNU – Ostrava-Kunčičky: bývalá uhelná halda na břehu druhé vypařovací nádrže, 219 m n. m.; 17.08.1972; Sedláčková K.; BRNU – Ostrava-Vítkovice: rudiště VŽKG, travnatá plocha blízko první vrátnice, 219 m n. m.; 15.07.1972; Sedláčková K.; BRNU – Ostrava: trávník na S okraji parku Komenského sady, asi 1,3 km V-VSV od hlavního nádraží, 210 m n. m.; 14.07.2001; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – Petřvald: žel. násep k dolu Fučík; 14.08.1968; [Vašíčková]; OSM – Šenov-Podlesí: nová silnice na Petřvald; 14.08.1968; Vašíčková; OSM – Studénka: ruderální porost mezi silničkou a žel. tratí asi 0,6 km V od nádraží, 225 m n. m.; 15.09.2001; Koutecký; CBFS, herb. P. Koutecký – Šenov-Podlesí: kopec u tratě; 14.08.1968; Vašíčková; OSM – Šenov-škola: u silnice na Havířov; 07.09.1968; Pavlík; OSM – Šenov-Škrbeň [Skrbeň]: okraj silnice; 04.09.1968; Vašíčková; OSM – Těrlicko: cesta k přehradě; 20.09.1968; Pavlík; OSM – **84. Podbeskydská pahorkatina: 84a. Beskydské podhůří**: všechny údaje.

Oreofytikum: 91. Žďárské vrchy: všechny údaje – **93. Krkonoše: 93c. Rýchory**: na lesní louce těsně pod okrajem lesa při cestě z Horního Maršova na Rýchory, 850 m n. m.; 02.08.1961; Šourek; PR – **97. Hrubý Jeseník**: všechny údaje – **99. Moravskoslezské Beskydy: 99a. Radhoštské Beskydy**: všechny údaje.

b) Lokalizace údajů, které byly původně zařazeny mezi nelokalizovatelné:

Česko: Termofytikum: 21. Haná: 21a. Hanácká pahorkatina: Medlovice: stráž pod lesem Kopanina; 10.09.1977; Tlusták; LIM – **21b. Hornomoravský úval**: Žel. most u části Nové Sady [Olomuc, Nové Sady]; 05.08.1935; Kvapilík; OLM.

Mezofytikum: 71. Drahanská vrchovina: 71b. Drahanská plošina: Litovel s Hradisko u o. Vražná [Vražné]; 19.09.1943; Matátek; PRC – **73. Hanušovicko-rychlebská vrchovina: 73b. Hanušovická vrchovina**: apud vlam prope pag. Brušinov [Dolní Bušinov], loco Beerhof [asi 2 km S od kostela v obci Maletín]; 29.08.1934; Hejny E.; PRC – **80. Střední Pobečví: 80a. Vsetínská kotlina**: Jablůnkovské Javorníky, louka k Cábů [vrch Cáb (841,1 m), asi 4,7 km JJZ od obce Valašská Bystřice, označení Jablůnkovské Javorníky se vztahuje k obci Jablůnka, nikoliv k městu Jablůnkov]; 07.1922; Novák; PRC – **81. Hostýnské vrchy**: Vsetín, in silva Poschlá [asi 3 km Z od středu města; v diplomové práci (Koutecký 2003) je nesprávně uvedeno „Posehlá“ místo „Poschlá“]; 15.08.1882; Bubák; PRC – **84. Podbeskydská pahorkatina: 84a. Beskydské podhůří**: Okres Frýdek. V celé oblasti na lukách, průhonech, mezích polních cest aj. hojně rozšířená, kvet. celé léto až pozdě do podzimu; 10.08.1944; Talpa; PRC – Frývald [Příbor] meze a pastviny okolní; s.dat.; Matějček; PRC.

Oreofytikum: 97. Hrubý Jeseník: Reihwiesen [Rejvíz]; 08.1915; Laus; OLM – **98. Nízký Jeseník**: Beroun [Moravský Beroun]: louky u Pfaffenbergu; 07.1931; Otruba; BRNU – Mor. Beroun [Moravský Beroun]: Sommerauwiesen.; 09.1949; Otruba; OLM.

Centaurea phrygia

a) V diplomové práci nebyly rozlišovány cytotypy (poddruhy) *C. phrygia* a byly uvedeny společně. Rozlišení je zde:

Centaurea phrygia subsp. *erdneri*

Česko: Všechny údaje z fytogeografických celků 75. Jesenícké podhůří, 76. Moravská brána (76a. Moravská brána vlastní, 76b. Tršická pahorkatina), 78. Bílé Karpaty lesní, 80. Střední Pobečví (80a. Vsetínská kotlina, 80b. Veřovické vrchy), 82. Javorníky, 97. Hrubý Jeseník, 99. Moravskoslezské Beskydy (99a. Moravskoslezské Beskydy).

Dále následující údaje: **84. Podbeskydská pahorkatina, 84a. Beskydské podhůří**: Malá Stolová, 530 m n. m. [Čeladná: úpatí vrchu Malá Stolová]; 01.08.1949; Žáček; OSM – Wiesen des Ondřejník bei Freidland [Frýdlant]; 19.07.1902; [Teuber]; BRNM – Nad Velkými Kunčicemi p. R. [Kunčice pod Ondřejníkem]; 09.08.1921; Podpěra; BRNU – Skalitz [Skalice] nächst Freideck; 08.1911; Hruby; PRC – Vlhké vřesoviště na pobřeží potoka Lomné p. Radhoštěm; 22.07.1932; Švestka; BRNM – na okraji křovin u silnice v obci Horní Třanovice, cca 310 m n. m.; 18.07.1972; Liberdová; BRNU.

Centaurea phrygia subsp. *phrygia*

Všechny údaje z fytogeografických celků 3. Podkrušnohorská pánev, 6. Džbán, 15. Východní Polabí (15c. Pardubické Polabí), 25. Krušnohorské podhůří (25a. Krušnohorské podhůří vlastní), 47. Šluknovská pahorkatina, 48. Lužická kotlina (48a. Žitavská kotlina), 56. Podkrkonoší (56a. Železnobrodské Podkrkonoší), 63. Českomoravské mezihoří (63a. Žambersko), 67. Českomoravská vrchovina, 69. Železné hory (69b. Sečská vrchovina), 73. Hanušovicko-rychlebská vrchovina (73b. Hanušovická vrchovina), 74. Slezská pahorkatina (74a. Vidnavsko-osoblažská pahorkatina), 83. Ostravská pánev, 85. Krušné hory, 87. Brdy, 93. Krkonoše (93a. Krkonoše lesní).

Dále následující údaje: **41. Střední Povltaví**: Bechyně: V okolí hojná [možná záměna sched, protože tato rostlina v okolí Bechyně pravděpodobně hojná nikdy nebyla a na schedě byla určení „*Centaurea jacea*“, která tam skutečně hojná je]; 1959; Illín; PR – **84. Podbeskydská pahorkatina, 84a. Beskydské podhůří**: Mh. [= Mähren]. Friedland [Frýdlant nad Ostravicí]; 09.1901; Rothe K.; BRNU.

Nelokalizovatelné údaje: Česko: Nord-Böhmen; s.dat.; Reichard; PR, SLO – Nord-Böhmen; s.dat.; Handschke; PRC – Bez. [Bezirk] Kaaden: Lindholze im Stakd. [nejisté čtení]; 30.07.1928; Kunz; OLM – Kaaden: Liredkorn im Wald; 07.1928; Kunz; OSM – Na mýtině při cestě z Nového Světa do Karlova; 08.1910; Schustler; PR – Ö.-Schlesien [Ö = Österreich]: häufig um Adřou [zřejmě nepřesné čtení] auf Wiesen an der Weichsel in der Beskiden der Karpaten; 27.09.1900; [Teuber]; BRNM – Zwickau; s.dat.; Kleis; PRC – Wiese um Niedermühlteich; 30.08.1880; s.coll.; PRC.

Centaurea jacea × *C. oxylepis*

Lokalizace údajů, které byly původně zařazeny mezi nelokalizovatelné:

Česko: Termofytikum: 18. Jihomoravský úval: 18b. Dolnomoravský úval: Mrtvé rameno Moravy jižně od Baťova [Otrokovic] u žel. mostu přes Moravu, hojně; 28.07.1943; Krístek; PRC – **21. Haná: 21a. Hanácká pahorkatina**: Travnatá stráž pod trianglem na Křebu nad Semičkou [Senička] u Litovle, 300 m n. m.; 28.08.1941; Hejny E.; PRC – **Mezofytikum:**

72. Zábřežsko-uničovský úval: Hohendorf [Zábřeh, tj. Hohenstadt], auf Wiesen an den Sazawa [Moraská Sázava]; 08.1905; nečitelný; BRNM – **81. Hostýnské vrchy:** na louce na S úbočí Bečky [vrch Bečka (705 m) asi 3,5 km VSV od obce Rusava], půda písčítá (pískovec), hoj. roztr., asi 650 m n.m.; 28.07.1941; Zavřel H.; PRC.

Centaurea jacea* × *C. oxylepis* × *C. phrygia

a) V diplomové práci byly údaje o rostlinách *C. oxylepis* × *C. phrygia* zahrnuty pod *C. oxylepis* a stejně tak jejich kříženci s *C. jacea* byli zahrnuti pod *C. ×fleischeri* (*C. jacea* × *C. oxylepis*). Během dalšího studia se ukázalo, že to není nesprávné a je lépe tyto údaje uvádět zvlášť. Jde o následující údaje:

Česko: Termofytikum: 15. Východní Polabí: 15c. Pardubické Polabí: V křoví u silnice mezi Vinary a Mravínem; 28.08.1940; Pulchart; PRC [část údajů] – **21. Haná: 21b. Hornomoravský úval:** louky u Křelova, 240 m n. m.; 02.08.1942; Otruba; PRC – Rašelinné louky u Černovíra [Olomouc, část Černovír]; 08.1936; Weber; PRC.

Mezofytikum: 60. Orlické opuky: Levý břeh Zdobnice u Pekla nad Zdobnicí; 29.07.1936; Pulchart; PRC – **61. Dolní Poorličí: 61b. Týništský úval:** mezi Časticemi a les a Rašovicemi; 15.08.1939; Řičan; PRC – na lukách u Týniště [Týniště nad Orlicí]; 08.1920, 08.1921, 08.1922; Rohlena; PRC – **62. Litomyšlská pánev:** v "Ruláku" u Osíku; 04.09.1909; Obdržálek; PRC – In pratis ad Sloupnice; 10.09.1902, 29.08.1904; Fleischer; PRC – v Končinách u silnice naproti hospodě [Sloupnice, osada Končiny J od obce]; 27.08.1909; Obdržálek; PRC – v Končinách na mezi u silnice; 27.07.1909; Obdržálek; PRC – **63. Českomoravské mezihoří: 63c. Střední Poorličí:** Andrlův Chlum [vrch asi 2,4 km JV od středu města Ústí nad Orlicí (559,3 m)], in silvis ad margines viaeum, 410-430 m n. m.; 24.09.1941; Domin; PRC – **63e. Poličko:** V příkopu silnice z Poličky do Jedlové; 06.08.1940; Pulchart; PRC – **63f. Českotřebovský úval:** na lukách u Ústí n/Orl. [Ústí nad Orlicí]; 08.1922; Rohlena; PRC – **67. Českomoravská vrchovina:** Bobrová; s.dat.; Servít; PRC – Proseč: na kraji smrkového lesa pod Toulcovými maštalem [skály Toulcovy maštale V od obce]; 14.08.1940; Pulchart; PRC – **71. Drahanská vrchovina: 71a. Bouzovská pahorkatina:** In pratis herbosis apud oppidum Litovel vicum Mladeč versus, in alluviis, copiose, ca 250 m s. m.; 19.08.1933; Novák F. A.; PRC – Louky u Čunína, 340 m n. m.; 07.1943; Otruba; OLM, PRC – Keřnatá stráň na vrchu Hradisko u obce Vražné, vápenec, často, c. 480 m n. m.; 19.09.1943; Matátko; PRC – **72. Zábřežsko-uničovský úval:** Červenka prope Litovel: in limitibus agrorum ad viam ferream prope stationem.; 24.07.1943; Pulchart; PRC – remízky severozápadně od Červenky, cca 235 m n. m.; 16.07.1977; Nováková M.; BRNU – Suchá louka mezi cukrovarem v Litovli a tzv. Studánkou, 235 m n. m.; 02.09.1941; Hejný E.; PRC – Lesní louka proti Třem Dvorům u Litovle, 230 m n. m.; 04.09.1941; Hejný E.; PRC – **73. Hanušovicko-rychlebská vrchovina: 73b. Hanušovická vrchovina:** lom (rula?) mezi Bludovem a Radomilovem u Šumperka; 29.09.1934; Hejný E.; PRC – Zoptau [Sobotín] bei Mährisch Schönberg [Šumperk]; 07.1895; coll.?.; BRNM – Altstadt [Staré Město]; 08.1913; Laus; PRC – u silnice na kraji rudy u Šumperka; 06.1934; Hejný E.; PRC – Wenzelsdorf [Václavov]; Wegränder; 08.1910; Schenk; BRNM – Wäldiken am Hutberge bei Gr. Ullersdorf [Velké Losiny]; 10.08.1876; Oborny A.; PRC – **74. Slezská pahorkatina: 74a. Vidnavsko-osoblažská pahorkatina:** Weidenau [Vidnava]; an der Straße nach Stahlowitz [Stachlovic]; 1910; Hruby; BRNU – Mezi Žulovou a Černou vodou; 03.08.1967; Janáčková; PRC – **74b. Opavská pahorkatina:** Palhanec u Opavy (výslunná stráňka); 21.06.1951; Šmarda J.; BRNM – **75. Jesenické podhůří:** Dvorce u Moravského Berouna: travnaté porosty při cestě s červenou značkou na JV okraji obce; 10.07.1989; Štěpánková; CB – V údolí Bystřice u Hrubé Vody; 07.1905; Podpěra; BRNU – meze od Hůzové [Huzová] k Chabičovu; 04.08.1948; Domin; PR – In fossa apud. pag. Dvořiško prope viam ex opp. Odry in pag. Dobešov, in declivitate sept.-orient.; s.dat.; Klásková et al.; PRC – Pohoř: pastvina nad lesem u silnice k Pohoří; 18.09.1957; Pospíšil; BRNM – meze na lesnatých kopečích směrem k Lipině [SZ od města Šternberk]; 24.07.1948; Domin; PR – **76. Moravská brána: 76a. Moravská brána vlastní:** Jezernice: "Na rovinách"; 18.09.1957; Pospíšil; BRNM – Mor. Beskydy: lesní palouky na hřebenu Javornického nad Rožnovem. Nad Štramberkem; 22.08.1919; Schustler; PR – Valšovice: okraj lesa revíru; 24.07.1957; Pospíšil; BRNM – **78. Bílé Karpaty lesní:** Brumov-Bylnice: louky ve svahu Pláňavy ca 1 km JZ od žel. st. Bylnice, ca 400 m n. m.; 23.06.1982; Elsnerová; GM – Radějov: Koutky; 19.06.1929; Podpěra; BRNU – **80. Střední Pobečví: 80a. Vsetínská kotlina:** Jablunka [Jablůnka] u nádraží; s.dat.; Novák; PRC – Rožnov pod Radh. [Rožnov pod Radhoštěm]; na louce asi 500 m jihozápadně od města Rožnov, mírný sklon k JZ, slítnitá půda, porůznu, 400 m n. m.; 06.08.1943; Němec; PRC – in collibus inter vicum Zašová et opp. Valaš. Meziříčí; 06.1942; Šmarda J.; PR – na travnaté mýtině na již. úbočí Vsackého Cábů [vrch Cáb (841,1 m), asi 4,7 km JJZ od obce Valašská Bystřice], půda kamenitá (pískovec) , asi 700 m n. m.; 21.08.1942; Zavřel H.; PRC – Zubří: in pratis ad Zašová; 19.07.1929; Krist; BRNU – **81. Hostýnské hory:** u Bystřice pod Hostýnem , výslunné pastevní louky na temenech, 750 m n. m.; 1959; Kubát F.; PR – travnatá stráň Na Jančích V nad Chvalčovem, hoj. roztr., asi 500 m n. m.; 21.08.1974; Zavřel H.; BRNM – **82. Javorníky:** Jablunka [Jablůnka]: Cáb [vrch Cáb (841,1 m), asi 4,7 km JJZ od obce Valašská Bystřice]; s.dat.; Novák; PRC – Vel. Karlovice [Velké Karlovice]: vrch Oslovíček S želez. stanice, pískovec, na mezi, c. 700 m n. m.; 06.08.1943; Pospíšil; PRC – Vel. Karlovice; s.dat.; Řičan; BRNM – **83. Ostravská pánev:** všechny údaje – **84. Podbeskydská pahorkatina: 84a. Beskydské podhůří:** všechny údaje.

Oreofytikum: 91. Žďárské vrchy: Nové Město na Moravě: na okrajích lesních asi 0,5 km JZ od studnické vápenky [osada Studnice S od města]; 03.08.1955; Smejkal; BRNU – **97. Hrubý Jeseník:** všechny údaje – **99. Moravskoslezské Beskydy: 99a. Radhošské Beskydy:** Ostravice-Bílá: šterkovité břehy potoka Bílá, alluv. náplavy, 540 m n. m.; 13.08.1943; Talpa; PRC – Bílá: nádraží; 29.08.1959; Vodička; OSM – Dolní Lomná: prales Mionší; 04.09.1968; Vašíčková; OSM – in pratis montani supra pagum Horní Bečva; 17.08.1940; Skřivánek; PRC – U Ostravice; 07.1943; Trapl; PRC.

Nelokalizované údaje: louka v údolí Olbramického potoka [zřejmě v okolí u Litomyšle, kde tento autor působil]; 19.08.1908; Obdržálek; PRC.

b) Lokalizace údajů, které byly původně zařazeny mezi nelokalizovatelné:

Česko: Mezofytikum: 80. Střední Pobečví: 80a. Vsetínská kotlina: Jablůnkovské Javorníky: Lány [Jablůnkovské je odvozeno od jména obce Jablůnka, nikoliv Jablůnkov]; 08.1903; Novák; PRC – Jablůnkovské Javorníky: u Kušenku; s.dat.; Novák; PRC – **Oreofytikum: 97. Hrubý Jeseník:** Reihwiesen [Rejvíz]; 08.1915; Laus; OLM.

Centaurea jacea* × *C. phrygia

Lokalizace údajů, které byly původně zařazeny mezi nelokalizovatelné:

Česko: Mezofytikum: 76. Moravská brána: 76a. Moravská brána vlastní: Berggeist u Teplíc [Teplice nad Bečvou]; 16.07.1905; Čoka; BRNU.

Příloha 4

KOUTECKÝ P. (2007): Morphological and ploidy level variation of *Centaurea phrygia* agg. in the Czech Republic, Slovakia and Ukraine. – *Folia Geobotanica* 42: 77–102

Abstract:

Centaurea phrygia agg. was studied in part of Central Europe (Czech Republic, Slovakia and Ukraine) to evaluate its karyological and morphological variation. Three ploidy levels were found: diploid (*C. pseudophrygia*, *C. stenolepis* and several populations of *C. phrygia* s.str.), tetraploid (*C. oxylepis* and several populations of *C. phrygia* s.str.), and triploid (very rare, only single individuals). Only one taxon, *C. phrygia* s.str., comprises populations of two ploidy levels, but they seem to be geographically separated. Multivariate morphometric analysis confirmed the separation of the four taxa; the length and the width of appendages of middle involucre bracts, visibility of appendages of inner involucre bracts, the length and the width of an involucre, and the length/width ratio of middle cauline leaves are the most important discriminant characters. Several populations intermediate between two species (either *C. pseudophrygia* and *C. stenolepis* or *C. oxylepis* and *C. phrygia* s.str.) were found. Their possible origin from introgressive hybridization is discussed considering their morphology (intermediate between putative parental species), chromosome numbers (always the same as in putative parents), and distribution (both spatially and ecologically more or less intermediate between distribution ranges of putative parents). A determination key for the four studied species, including intermediates, is also presented.