



Problematika hybridů zběhovce jehlancovitého (*Ajuga pyramidalis*) na některých jihočeských lokalitách

Hybrids of *Ajuga pyramidalis* in some localities in South Bohemia

Vojtěch Dolejšek⁽¹⁾ • Petr Koutecký⁽¹⁾

Abstract: This study analyses hybridization of *Ajuga pyramidalis* and *A. reptans* or *A. genevensis* at some localities in South Bohemia. Flow cytometry was used to examine the hybrids and parental species in order to detect the intensity of hybridization and possible backcrosses. Hybrids of *A. pyramidalis* and both other species were found. While *A. ×adulterina* (*A. genevensis* × *A. pyramidalis*) is rare, *A. ×pseudopyramidalis* (*A. pyramidalis* × *A. reptans*) is found at multiple sites and backcrossing to the parental species is present. The later hybrid seems to replace *A. pyramidalis* over the course of succession unless new suitable microhabitats are created by disturbance.

Key words: *Ajuga pyramidalis*, flow cytometry, hybrids.

Abstrakt: Příspěvek řeší problematiku hybridů zběhovce jehlancovitého (*Ajuga pyramidalis*) se zběhovcem plazivým a z. lesním (*A. reptans*, *A. genevensis*) na vybraných jihočeských lokalitách. Hybridní a rodičovské druhy byli vyšetřeni pomocí průtokové cytometrie s cílem dokumentovat intenzitu hybridizace a případné zpětné křížence. Byli nalezeni kříženci *A. pyramidalis* s oběma dalšími druhy. Zatímco *A. ×adulterina* (*A. genevensis* × *A. pyramidalis*) je vzácný, kříženec *A. ×pseudopyramidalis* (*A. pyramidalis* × *A. reptans*) byl nalezen na několika lokalitách, kde dochází ke zpětnému křížení s rodičovskými druhy. Tento kříženec zřejmě v průběhu sukcese postupně nahrazuje druh *A. pyramidalis*, pokud opakovanými disturbancemi nevznikají nová mikrokroviště vhodná pro tento druh.

Klíčová slova: zběhovce jehlancovitý (*Ajuga pyramidalis*), hybrid, průtoková cytometrie.

Úvod

Zběhovce jehlancovitý (*Ajuga pyramidalis* L.) je vytrvalá rostlina z čeledi hluchavkovité (*Lamiaceae*). Je to celoevropsky rozšířená rostlina s dosti disjunktním areálem roztrhaným do mnoha arel. Roste především v oceanické části Evropy a ve vysokých horách (např. Pyrenejích, Alpách a Karpatech) (Meusel & Jäger 1978). V České republice se vyskytuje vzácně. V Česku nalezneme více lokalit v jižních Čechách na Třeboňsku, v Blanském lese a na Písecku, dále na Karlovarsku a v Podkrusnohoří a ve Slavkovském lese, kde má druh v rámci České republiky nejpočetnější výskyt (P. Tájek 2006–2013 v databázi Pladias, Chytrý et al. 2021).

Zběhovce jehlancovitý je bylina s krátkým, někdy větveným oddenkem bez nadzemních výběžků. Tvoří kompaktní, někdy značně mohutnou listovou růžici. Květenství je klas lichopřeslenů podepřených výraznými listeny fialové barvy. Květy jsou nejčastěji fialové (Slavíková 2000), vzácně se vyskytují albinotiční jedinci nebo jedinci s květy růžovými (Dolejšek & Blahovec in Lepší & Lepší 2018). Klíčovými znaky, které z. jehlancovitý odlišují od našich dalších druhů, jsou: absence nadzemních výběžků, lodyhy chlupaté na všech 4 plochách, listy přízemní růžice krátce řapíkaté až přisedlé (odlišení od *A. reptans* L., který má lodyhy chlupaté na dvou protilehlých plochách a listy růžice dlouze řapíkaté), listy a listeny celokrajné až oddáleně laločnaté, horní listeny 2× delší než

¹⁾ Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, Katedra botaniky, Braňšovská 1760, CZ – 370 05 České Budějovice, e-mail: VojtaDolejssek@seznam.cz, kouta@prf.jcu.cz

květy (odlišeni od *A. genevensis* L., který má listeny často trojlaločné a horní listeny zdědí květů) (Chrtek 2019).

Roste ve světlých lesích a na pasekách, v lemech a příkopech lesních cest, obvykle na místech s nízkou konkurencí ostatních rostlin v důsledku předchozího narušení nebo na nově vzniklých stanovištích podobného charakteru (Boublík & Soukup in Lepší et al. 2013).

Zběhovec jehlancovitý patří mezi silně ohrožené druhy ČR – kategorie C2 podle tradičního systému (Grulich 2012), resp. kategorie EN podle IUCN kritérií (Grulich 2017), a je zařazen i mezi zvláště chráněnými druhy (příloha 2 vyhlášky 395/1992 Sb.) v kategorii silně ohrožených druhů. V jihočeském regionu je považován za kriticky ohrožený (Boublík & Soukup in Lepší et al. 2013).

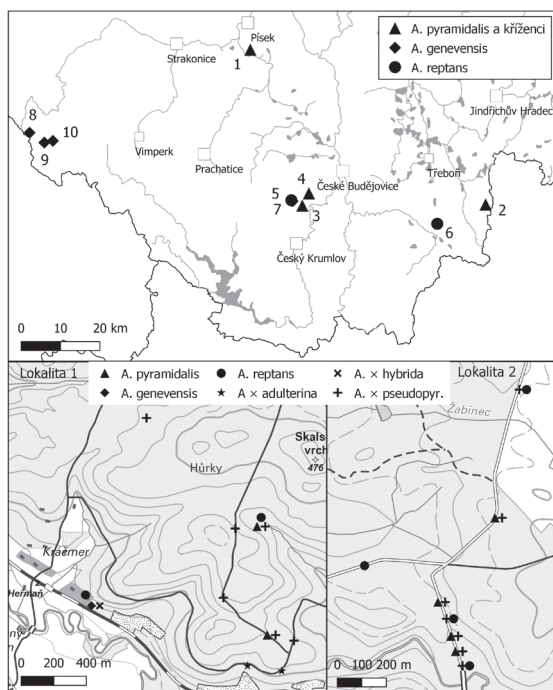
Zběhovec jehlancovitý se kříží s oběma dalšími druhy našich zběhovců ze sekce *Ajuga* (*A. genevensis*, *A. reptans*) za vzniku hybridů *A. ×pseudopyramidalis* Schur (*A. pyramidalis* × *A. reptans*); ve starší literatuře uváděn i pod synonymem *A. ×hampeana* A. Braun & Vatke) a *A. ×adulterina* Wallr. (*A. genevensis* × *A. pyramidalis*) (Chrtek 2019). Všechny tři druhy zběhovců mají stejné chromozomové číslo ($2n = 32$), hybridizace tudíž není blokována jejich odlišnou ploidíí (Chrtek 2019). V České republice jsou kříženci zaznamenáváni vzácně. Kříženec *A. ×pseudopyramidalis* je podle databáze Pladias (Chytrý et al. 2021) udáván ze Slavkovského lesa a od Chomutova, dále pak z Písecka (Putim) a Třeboňska (Františkov, Novosedly nad Nežárkou). Více vyskytů je zaznamenáno na území Blanského lesa v okolí Křemže (Dolejšek 2017). Kříženec je zřejmě částečně přehlížený. Kříženec *A. ×adulterina* je nalézán ještě vzácněji. Jeho výskyt byl zaznamenán opět ve Slavkovském lese a na Písecku (Putim).

Původní popisy kříženců nejsou, co se týče morfologie hybridů, příliš obsažné (Wallroth 1840, Schur 1853, Vatke 1872). Z území jižních Čech dává popis hybridů *A. ×pseudopyramidalis* Slaba (1972) z lesa Hůrky u Putimi. Slaba uvádí, že hybridi jsou dokonale fertillní a dochází ke zpětnému křížení, čímž vzniká hybridní roj s převahou znaků od *A. pyramidalis*, ve kterém je obtížné rodičovský druh *A. pyramidalis* spolehlivě odlišit. Pro F_1 hybridy udává tyto znaky: celá lodyha je hustě chlupatá až vlnatá, listy jsou na obou stranách drsně chlupaté, rostlina tvoří dva až čtyři lysé nadzemní výběžky zakončené listovou růžicí s květenstvím, listeny 2× delší než květy, vrcholové listeny tvoří chocholku, listy celokrajné, na líci tmavozelené, na rubu světlejší, přizemní listy dlouze řapíkaté (Slaba 1972). Dále uvádí, že kříženci jsou v F_1 generaci velmi statní, zpětnou hybridizací se zmenšují. Podobnou zkušenost zaznamenal první autor při zpracovávání problematiky druhu *A. pyramidalis* na Křemežsku v rámci Středoškolské odborné činnosti (SOČ; Dolejšek 2017). Kříženci *A. ×pseudopyramidalis* byli zaznamenáni na více lokalitách a byli velmi morfologicky proměnliví. Často je prozrazovala přítomnost jednoho až pěti lysých až řídce chlupatých nadzemních výběžků kulatého průměru ukončených listovou růžicí či květenstvím. Výběžky často kořenovaly v uzlinách. Květenství byla velmi dlouhá (až 25 cm), květy byly modřejší než u *A. pyramidalis* a poměrně větší. Listeny byly lesklejší a velké (až 4 cm). Rostliny byly do různé míry chlupaté, oproti popisu Slaby (1972) byli nalezeni i téměř lysí jedinci. Dále byli zaznamenáni kříženci, jejichž povšechný vzhled byl blízký *A. pyramidalis*, byli ovšem lysejší a na svrchní straně listů tmavší a lesklejší. Tito kříženci netvořili nadzemní výběžky a byli velmi proměnliví v poměrech délky a šířky listů a listenů, v celkové velikosti a v hustotě odění. Někteří z těchto hybridů měli bázi lodyhy pod listovou růžicí mírně protaženou (do cca 5 cm). I zde se předpokládala zpětná hybridizace a vznik hybridního roje. Pokusy o nalezení morfologických znaků, které hybridy spolehlivě odliší od *A. pyramidalis*, selhaly. Jako potenciálně perspektivní se jevil znak chlupatosti nitky tyčinek (*A. pyramidalis* je má mít zcela lysé, *A. reptans* pak žláznaté), hybridi mnohdy měli nitky tyčinek žláznaté, ale byli v tomto znaku příliš proměnliví, než aby mohl být znak spolehlivě použit. Znak se ukázal být nespolehlivý i proto, že někteří jedinci *A. pyramidalis* mají nitky tyčinek řídce žláznatě chlupaté (Slavíková 2000, Dolejšek 2017, Dolejšek nepubl.). Situaci ještě komplikovala skutečnost, že delší dobu přistínění jedinci *A. pyramidalis* byli lysejší a celkově protáhlejší v květenstvích a podobali se tím pádem hybridům. Odlišení hybridů bylo ale možné pomocí průtokové cytometrie (Dolejšek 2017).

Ajuga pyramidalis se od *A. reptans* i *A. genevensis* liší ve velikosti genomu (rozdíl činí podle použitého barvíva asi 14–20 %), zatímco zbylé druhy (*A. reptans* a *A. genevensis*) jsou si navzájem dosti podobné (rozdíl asi 3 %) (Šmarda et al. 2019). Tato skutečnost umožňuje odlišit primární křížence *A. pyramidalis* od obou rodičů pomocí průtokové cytometrie, a detekovat alespoň část zpětných kříženců. Cílem naší práce proto bylo prostudovat známé lokality s výskytem kříženců *A. pyramidalis*, stanovit rozsah hybridizace a zda dochází ke zpětnému křížení, a porovnat data o velikosti genomu s morfologií rostlin.

Metodika

Sběr probíhal ve třech oblastech se známým výskytem *A. pyramidalis* a kříženců: v širším okolí obce Křemže na Českokrumlovsku (2016, 2017), v komplexu lesa Hůrka mezi obcemi Putim a Heřmaň na Písecku (2020) a v lesích východně od obce Františkov u Suchdolu nad Lužnicí (2020).



Obr. 1 – Mapa studovaných lokalit. V horní části obrázku je znázorněna poloha lokalit na schématické mapě jižních Čech, v dolní části jsou znázorněny podrobně lokality 1 (les Hůrky u Putimi) a 2 (býv. Nová Ves u Františkova), kde byly rostliny sbírány na více místech. Jednotlivé druhy a kříženci jsou rozlišeny různými symboly; v přehledové mapě jsou vyznačeny pouze rodičovské druhy, lokality s výskytem *A. pyramidalis* ale byly vždy smíšené (spolu s *A. reptans*, *A. genevensis* a kříženci, viz detailní mapky). Mapový podklad – Data50, 2022 © Český úřad zeměměřický a katastrální, www.cuzk.cz.

Fig. 1 – Map of sampled localities. Top: schematic map of the South Bohemian Region showing the localities. Bottom: Detailed maps of the two localities (1 – Hůrky forest near Putim village, 2 – former Nová Ves village by Františkov village) where plants have been collected at several sites. Species and hybrids are distinguished using different symbols; on the upper map, at sites marked as *A. pyramidalis* the other taxa (*A. reptans*, *A. genevensis* and hybrids) co-occurred, see the detailed maps. Map background – Data50, 2022 © The Czech Office for Surveying, Mapping and Cadastre, www.cuzk.cz.

Všechny navštívené lokality *A. pyramidalis* a jeho kříženců byly již známé. Na lokalitách byl sbírán materiál z populací nalezených během jednotlivých návštěv, výzkum si nekladal za úkol důkladně zmapovat oblast. Je tedy pravděpodobné, že na lokalitách nebyla část populací nalezena a vyšetřena. Materiál rodičovských druhů byl pro porovnání sbírán i na jiných lokalitách, kde se kříženci nevyskytují (Obr. 1). Do měření byli zahrnuti také kříženci mezi *A. reptans* a *A. genevensis* (*A. ×hybrida* A. Kern.). Z každé rostliny byl odebírán jeden list či listen do uzavíratelného plastového pytlíku, zároveň byly zaměřeny souřadnice pomocí ručního přístroje GPS (Garmin eTrex 30x) a zaznamenána morfologie jedince (výška, přítomnost nadzemních výběžků, tvar listů a listenů, odění). Morfologie rostlin posloužila k předběžnému určení. Sebraný materiál byl skladován v ledničce a co nejdříve analyzován průtokovým cytometrem. Pro vybrané jedince (alespoň jeden na každý druh nebo křížence a lokalitu) byl pořízen herbářový doklad, který je uložen v herbáři Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity (mezinárodní zkratka CBFS).

V následujícím seznamu lokalit uvádíme popis lokalizace, typ stanoviště, souřadnice, nadmořskou výšku, zeměpisné souřadnice (WGS 84), jména sběratelů, datum sběru a počet všech jedinců (fertilních i sterilních dohromady). U lokalit č. 1–3, kde byly rostliny sbírány na několika místech, uvádíme za charakteristikou lokality podrobnější popis každé dílčí plochy. Rostliny jsou do taxonů zařazeny na základě morfologie.

Ajuga pyramidalis

1) Heřmaň (okres Písek): příkopy a okraje lesních cest a další narušená místa v jižní část lesa Hůrka mezi obcemi Heřmaň a Putim; V. Dolejšek, P. Koutecký & M. Soukup; 15. 5. 2020: okraj lesní asfaltové cesty asi 1,39 km SV od žel. zastávky, 49°14'50,9"N, 14°09'29,2"E, 425 m n. m., 1 ks – okraj lesní asfaltové cesty asi 1,45 km V od žel. zastávky, 49°14'29,4"N, 14°09'32,3"E, 420 m n. m., 3 ks.

2) Františkov (okres Jindřichův Hradec): podél asfaltové cesty od mostu přes Dračici asi 2,2 km V od obce po bývalou Novou Ves, asi 2,7 km SV od obce, V. Dolejšek & P. Koutecký, 6. 5. 2020: při lesní cestě asi 2,14 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'44,1"N, 14°57'59,5"E, 480 m n. m., 1 ks – při lesní cestě asi 2,13 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'46,1"N, 14°57'58,6"E, 480 m n. m., 1 ks – při lesní cestě asi 2,08 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'50,6"N, 14°57'56,0"E, 480 m n. m., 3 ks – býv. Nová Ves, asi 2,38 km VSV od autobusové zastávky v obci, 48°54'01,7"N, 14°58'07,4"E, 500 m n. m. 3 ks.

3) Křemže (okres Český Krumlov): mýtiny v lese JZ od samoty Na Borech a J od Borského rybníka, asi 2,2 – 2,7 km VJV od kostela v obci (sv. Michala): asi 355 m JZ od samoty Na Borech J od Borského ryb., 9. 7. a 24. 8. 2016, 48°53'52,9"N, 14°20'1,1"E, 510 m n. m., 12 ks (lokalita již zanikla).

Ajuga ×pseudopyramidalis

1) Heřmaň (okres Písek): příkopy a okraje lesních cest a další narušená místa v jižní část lesa Hůrka mezi obcemi Heřmaň a Putim; V. Dolejšek, P. Koutecký & M. Soukup; 15. 5. 2020: okraj lesní asfaltové cesty asi 1,62 km VJV od žel. zastávky, 49°14'28,3"N, 14°09'40,4"E, 410 m n. m., 4 ks – okraj lesní asfaltové cesty asi 1,45 km V od žel. zastávky, 49°14'29,4"N, 14°09'32,3"E, 420 m n. m., 4 ks – okraj lesní asfaltové cesty asi 1,15 km V od žel. zastávky, 49°14'36,8"N, 14°09'19,0"E, 435 m n. m., 3 ks – okraj lesní asfaltové cesty asi 1,26 km VSV od žel. zastávky, 49°14'50,5"N, 14°09'22,6"E, 440 m n. m., 3 ks – okraj lesní asfaltové cesty asi 1,39 m SV od žel. zastávky, 49°14'50,9"N, 14°09'29,2"E, 430 m n. m., 4 ks – při lesní silnici asi 1,20 km SSV od žel. zastávky, 49°15'12,4"N, 14°08'55,7"E, 430 m n. m., 3 ks.

2) Františkov (okres Jindřichův Hradec): podél asfaltové cesty od mostu přes Dračici asi 2,2 km V od obce po bývalou Novou Ves, asi 2,7 km SV od obce, V. Dolejšek & P. Koutecký, 6. 5. 2020: při lesní cestě asi 2,17 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'42,2"N, 14°58'00,9"E, 480 m n. m., 1 ks – při lesní cestě asi 2,14 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'44,1"N, 14°57'59,5"E, 480 m n. m., 5 ks – při lesní cestě asi 2,13 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'45,8"N,

14°57'58,6"E, 480 m n. m., 1 ks – při lesní cestě asi 2,12 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'48,4"N, 14°57'57,7"E, 485 m n. m., 2 ks – při lesní cestě asi 2,09 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'50,6"N, 14°57'56,0"E, 485 m n. m., 6 ks – býv. Nová Ves, asi 2,38 km VSV od autobusové zastávky v obci, 48°54'01,7"N, 14°58'07,4"E, 500 m n. m., 3 ks – býv. Nová Ves, asi 2,13 km VSV od autobusové zastávky v obci, 48°53'46,1"N, 14°57'58,6"E, 480 m n. m. 2 ks – býv. Nová Ves, asi 2,65 km SV od autobusové zastávky v obci, 48°54'18,6"N, 14°58'12,3"E, 495 m n. m., 2 ks.

3) Křemže (okres Český Krumlov): mýtiny v lese JZ od samoty Na Borech a J od Borského rybníka, asi 2,2 – 2,7 km JV od kostela v obci (sv. Michal), asi 520 m J od samoty Na Borech J od Borského rybníka, 48°53'41,0"N, 14°20'09,8"E, 495 m n. m., V. Dolejšek, 9. 7. 2016, 8 ks (lokalita již zanikla).

4) Vrábče (okres České Budějovice): lem lesní cesty asi 0,73 km S od železniční zastávky, 48°55'26,761"N, 14°21'28,033"E, 510 m n. m., V. Dolejšek, 4. 9. 2017, 6 ks (lokalita již zanikla).

Ajuga ×adulterina

1) Heřmaň (okres Písek): příkopy a okraje lesních cest a další narušená místa v jižní části lesa Hůrka mezi obcemi Heřmaň a Putim; V. Dolejšek, P. Koutecký & M. Soukup; 15. 5. 2020: okraj cesty asi 1,39 km VJV od žel. zastávky, 49°14'23,3"N, 14°09'26,3"E, 400 m n. m., 1 ks – okraj lesní cesty asi 1,6 km VJV od žel. zastávky, 49°14'22,3"N, 14°09'36,7"E, 405 m n. m., 1 ks.

Ajuga reptans

1) Heřmaň (okres Písek): příkopy a okraje lesních cest a další narušená místa v jižní části lesa Hůrka mezi obcemi Heřmaň a Putim; V. Dolejšek, P. Koutecký & M. Soukup; 15. 5. 2020: trávník při silnici na jižním okraji lesa asi 0,37 km VJV od žel. zastávky, 49°14'35,2"N, 14°08'39,0"E, 380 m n. m., 3 ks – okraj lesní asfaltové cesty asi 1,39 km SV od žel. zastávky, 49°14'50,9"N, 14°09'29,2"E, 425 m n. m., 3 ks.

2) Františkov (okres Jindřichův Hradec): podél asfaltové cesty od mostu přes Dračici asi 2,2 km V od obce po bývalou Novou Ves, asi 2,7 km SV od obce, V. Dolejšek & P. Koutecký, 6. 5. 2020: při lesní cestě asi 1,8 km VSV od autobusové zastávky v obci, 48°53'55,4"N, 14°57'41,3"E, 480 m n. m., 3 ks – při lesní cestě asi 2,12 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'48,4"N, 14°57'57,7"E, 485 m n. m., 1 ks – při lesní cestě asi 2,17 km V od autobusové zastávky v obci, 48°53'42,2"N, 14°58'00,9"E, 475 m n. m., 1 ks – býv. Nová Ves, asi 2,65 km SV od autobusové zastávky v obci, 48°54'18,6"N, 14°58'12,3"E, 495 m n. m., 3 ks.

5) Křemže (okres Český Krumlov): vlhký trávník asi 0,49 km Z od hřbitovní kaple v obci v údolí Křemežského potoka, 48°54'30,4"N, 14°17'50,9"E, 500 m n. m., V. Dolejšek, 10. 7. 2016, 6 ks.

6) Petříkov (okres České Budějovice): okraj lesní cesta při naučné stezce na Červené blato, asi 0,60 km VSV od odbočky cesty z hlavní silnice v býv. Jiřkově Údolí, 48°51'18,9"N, 14°47'58,3"E, 480 m n. m., P. Koutecký, 23. 5. 2020, 3 ks.

Ajuga genevensis

1) Heřmaň (okres Písek): příkopy a okraje lesních cest a další narušená místa v jižní část lesa Hůrka mezi obcemi Heřmaň a Putim; V. Dolejšek, P. Koutecký & M. Soukup; 15. 5. 2020: trávník při silnici na J okraji lesa asi 0,37 km VJV od žel. zastávky, 49°14'35,2"N, 14°08'39,0"E, 380 m n. m., 3 ks.

7) Křemže (okres Český Krumlov): suchá stráň nad Křemežským potokem asi 0,29 km ZSZ od kostela na návsi, soukromá zahrada, 48°54'23,0"N, 14°18'5,3"E, 505 m n. m., V. Dolejšek, 10. 7. 2016, 3 ks.

8) Prášily (okres Klatovy): okraj asfaltové cesty ve vrcholové části Poledníku, asi 0,33 km J od jeho vrcholu, J od obce, 49°03'40,1"N, 13°23'47,3"E, 1295 m n. m., P. Koutecký, 16. 9. 2020, 2 ks.

9) Modrava (okres Klatovy): okraj asfaltové cesty asi 0,42 km SV od turistického rozcestníku u býv. Javoří Pily, SZ od obce, 49°02'20,1"N, 13°26'50,4"E, 1070 m n. m., P. Koutecký, 22. 8. 2020, 3 ks.

10) Modrava (okres Klatovy): okraj asfaltové lesní cesty asi 0,54 km SZ od vrcholu Adamovy hory, SZ od obce, 49°02'33,8"N, 13°28'36,7"E, 1050 m n. m., P. Koutecký, 22. 8. 2020, 1 ks.

Ajuga* ×*hybrida

1) Heřmaň (okres Písek): příkopy a okraje lesních cest a další narušená místa v jižní část lesa Hůrka mezi obcemi Heřmaň a Putim; V. Dolejšek, P. Koutecký & M. Soukup; 15. 5. 2020: trávník při silnici na jižním okraji lesa, asi 0,37 km VJV od žel. zastávky, 49°14'35,2"N, 14°08'39,0"E, 380 m n. m., 3 ks.

Relativní velikost genomu (tj. poměr studovaného vzorku vůči internímu standardu) byla stanovena metodou průtokové cytometrie na cytometru Sysmex CyFlow Space s 365 nm UV-LED jako zdrojem světla. Pro přípravu vzorku byla použita standardní dvoustupňová metodika s pufrý Otto I a II (např. Doležel et al. 2007) a fluorescenčním barvivem DAPI. Jako standard byla použita sedmikráska chudobka (*Bellis perennis* L.). Naměřená data byla zpracována v programu FloMax (dodáván spolu s přístrojem) a dále vyhodnocena pomocí programu R (R Core Team 2021).

Výsledky

Většina pozorovaných kříženců se jevila na základě morfologie jako *A. ×pseudopyramidalis* (Obr. 2), jeho rodičovské druhy se také na všech studovaných lokalitách vyskytovaly společně nebo v těsné blízkosti. Pouze dva jedinci nalezení v lese Hůrka u Heřmaně nesli znaky, které ukazovaly spíš



Obr. 2 – *Ajuga* ×*pseudopyramidalis*, bývalá Nová Ves u Františkova, okraj lesní cesty (foto P. Koutecký 2020).

Fig. 2 – *Ajuga* ×*pseudopyramidalis*, former Nová Ves village near Františkov village, by a forest road (photo by P. Koutecký 2020).



Obr. 3 – *Ajuga* × *adulterina*, les Hůrky u Putimi, okraj lesní cesty (foto P. Koutecký 2020).

Fig. 3 – *Ajuga* × *adulterina*, Hůrky forest near Putim village, by a forest road (photo by P. Koutecký 2020).

na původ v hybridizaci *A. pyramidalis* s *A. genevensis* (*A.* × *adulterina*) (Obr. 3). Tyto rostliny rostly izolovaně (bez přítomnosti dalších kříženců nebo rodičovských druhů v bezprostředním okolí) v nejnižší části lokality, ve vzdálenosti asi 100–200 m od jižního okraje lesa, kde jsou vhodné podmínky pro výskyt *A. genevensis* (námi sbíraná populace tohoto druhu pak leží na stejném okraji lesa 1 km západoseverozápadně). Na jižním okraji lesa Hůrka v populaci *A. genevensis* vzdálené několik desítek metrů od nejbližšího porostu *A. reptans* jsme také pozorovali několik rostlin, které jsou s největší pravděpodobností kříženci těchto dvou druhů (tj. *A.* × *hybrida*). Tyto rostliny byly nápadně mohutné (vyšší než oba rodičovské druhy), měly celkový vzhled a zubaté listy podobné *A. genevensis*, ale zároveň měly krátké výběžky a rozkvétaly, podobně jako nedaleká populace *A. reptans*, zatímco druh *A. genevensis* na stejném stanovišti nebyl ještě plně vzrostlý a měl pouze mladá poupata.

Tab. 1 – Relativní velikost genomu (poměr intenzity fluorescence ke standardu *Bellis perennis*) zjištěná metodou průtokové cytometrie. Taxony jsou seřazeny podle stoupající průměrné hodnoty relativní velikosti genomu a jsou uvedeny základní popisné statistiky (N – počet jedinců, SD – směrodatná odchylka, min – minimální hodnota, max – maximální hodnota).

Tab. 1 – Relative genome size (ratio of fluorescence intensity of the sample to the internal standard, *Bellis perennis*) based on flow cytometry results. Taxa are sorted according to the mean value of the relative genome size and basic descriptive statistics are added (N – number of individuals, SD – standard deviation, min – minimal value, max – maximal value).

Taxon	N	Průměr / Mean	SD	min	max
<i>A. pyramidalis</i>	26	0.618	0.012	0.596	0.648
<i>A. ×pseudopyramidalis</i>	55	0.656	0.019	0.613	0.687
<i>A. ×adulterina</i>	2	0.667	0.002	0.665	0.669
<i>A. genevensis</i>	12	0.704	0.007	0.695	0.717
<i>A. ×hybrida</i>	3	0.712	0.002	0.711	0.714
<i>A. reptans</i>	23	0.714	0.018	0.685	0.749

Tabulka 1 shrnuje získaná data o relativní velikosti genomu. Zatímco rozdíl mezi *A. reptans* a *A. genevensis* je malý (1%) a rozsah jejich variability se překrývá, druh *A. pyramidalis* se od obou výrazně liší (o 15.4%, resp. 13.8%). Kříženci mají průměrné hodnoty intermediární mezi rodiči.

Rozdělení relativní velikosti genomu je znázorněno na obrázku 4. Kříženec *A. ×pseudopyramidalis* (jediný z kříženců, pro kterého máme dostatek dat) je nápadně variabilní a jeho relativní velikosti genomu se částečně překrývají s oběma rodiči, celkově je rozdělení posunuto směrem k *A. pyramidalis* a i průměrná hodnota vychází o něco nižší než by odpovídalo polovině rozdílu mezi rodiči. Je proto pravděpodobné, že dochází ke zpětné hybridizaci s oběma rodiči, ale častěji s *A. pyramidalis*. Zároveň je možné, že i rozsah variability obou rodičů je mírně nadhodnocený a ovlivněný zpětnou hybridizací.

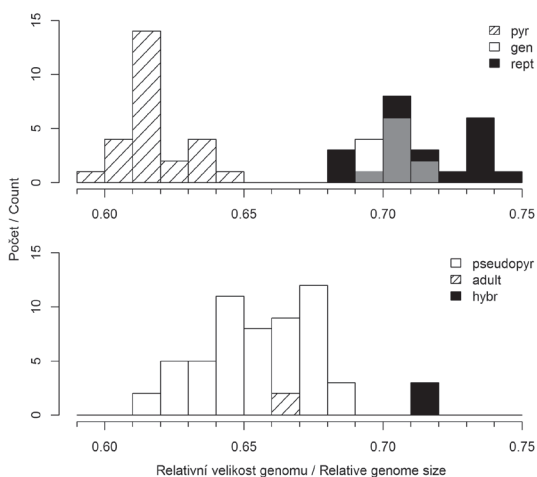
Prvotní určení rostlin v terénu bylo většinou v souladu s měřením relativní velikosti genomu. V některých případech ale není podle velikosti genomu možné detekovat zpětné hybridy, kteří byli takto určení morfologicky, ale velikostí genomu se již neliší od *A. pyramidalis*.

Diskuse

Průtokovou cytometrií se podařilo potvrdit skutečnost, že F1 hybridy *A. ×pseudopyramidalis* se zpětně kříží s rodiči a vzniká tak postupně hybridní roj. Směr hybridizace je častěji k *A. pyramidalis*, což je patrné na Obr. 4 z posunu relativní velikosti hybridů směrem k tomuto druhu. Hybridy jsou značně morfologicky proměnliví, přičemž jedinci s odlišnou morfologií (např. s postranními výběžky i bez nich) mají podobnou relativní velikost genomu. Zpětní hybridy, morfologicky nejobdobnější *A. pyramidalis*, měli často relativní velikost genomu posunutou k tomuto rodiči, takže jsme částečnou korelaci velikosti genomu a morfologie pozorovali. Je také pravděpodobné, že rozmezí variability jedinců klasifikovaných jako rodičovské druhy je částečně ovlivněno introgresí, která již není morfologicky detekovatelná. Pak by rozdíly mezi rodiči byly ještě o několik procent vyšší, než udává tabulka. Ve shodě s touto domněnkou jsou zejména hodnoty pro *A. reptans* – hodnoty ze spodního rozmezí tohoto druhu (relativní velikost genomu < 0,71) pochází pouze ze společných lokalit s *A. pyramidalis*. Je třeba ale vzít v úvahu možnou chybu měření a relativně malý počet rostlin. Pro potvrzení domněnky o introgresi do rodičovských druhů by bylo potřeba použít molekulární

Obr. 4 – Rozdělení relativní velikosti genomu jednotlivých druhů zběhovců (nahore; pyr – *A. pyramidalis*, gen – *A. genevensis*, rept – *A. reptans*) a jejich kříženců (dole; pseudopyr – *A. ×pseudopyramidalis*, adult – *A. ×adulterina*, hybr – *A. ×hybrida*). Taxony jsou odlišeny barvou a šrafováním; šedá barva u grafu pro druhy znázorňuje překryv hodnot mezi *A. genevensis* a *A. reptans*.

Fig. 4 – Distribution of relative genome size of measured species (top: pyr – *A. pyramidalis*, gen – *A. genevensis*, rept – *A. reptans*) and their hybrids (bottom: pseudopyr – *A. ×pseudopyramidalis*, adult – *A. ×adulterina*, hybr – *A. ×hybrida*). Taxa are depicted using different colours; grey shows an overlap of the values between *A. genevensis* and *A. reptans*.



metody (např. sekvenování). Tyto poznatky jsou v dobré shodě s pozorováními, která získal Slaba (1972) na základě morfologie. Stejně tak byl u hybridů pozorován heterozní efekt. Nejmohutnější rostliny byly vždy hybridní, a to včetně pravděpodobných hybridů *A. reptans* s *A. genevensis* (*A. ×hybrida*).

Pozorované ekologické nároky jednotlivých druhů a hybridů se opět shodují s popisem Slaby (1972). *Ajuga reptans* je vlhkomilnější, *A. pyramidalis* preferuje sušší podmínky, hybridi snášejí víceméně obojí, ale častěji je najdeme společně s *A. pyramidalis*. To také může určovat převažující směr hybridizace.

Ve všech navštívených oblastech s výskytem *A. pyramidalis* byli zaznamenáni i jeho kříženci a na některých lokalitách kříženci dokonce dominovali. Často šlo o sukcesně pokročilejší biotopy (resp. části širších lokalit), kde od poslední výrazné disturbance uplynulo více let. To může ukazovat na scénář, kdy *A. pyramidalis*, který je schopný lépe snášet sucha a je pravděpodobně náchylnější ke kompetici ostatní rostlin, osídlí po disturbancech nově vzniklá stanoviště jako první. Až postupně zarůstání a související změna mikroklimatických podmínek umožní výskyt vlhkomilnějšího druhu *A. reptans* a může docházet k hybridizaci. Odolnější a vitálnější (v důsledku heterozního efektu) hybridi postupně převládnu, dokud lokalita nezanikne či nedojde k razantním změnám, např. k nové disturbance. Proti této domněnce ale částečně hovoří pozorování z Křemežska. Zde byl zaznamenán výskyt velkého počtu hybridů (zřejmě i zpětných) na čerstvé, jen několik let (cca 3 až 4 roky) staré, mýtině (lokalita 3, viz metodika) s nepříliš pokročilou sukcesí.

Lokalita na Křemežsku v průběhu výzkumu zanikly. Bylo to pravděpodobně způsobeno nepříznivými suchými roky (kolem r. 2018) v kombinaci s přílišným zarůstáním lokalit a konkurencí ze strany vyšších bylin a dřevin (většinou šlo o mýtiny již osázené mladými stromky).

Za zvláštní zmínku stojí les Hůrka mezi Putím a Heřmaní. Kromě toho, že jde o velmi dlouho známou lokalitu *A. pyramidalis* (již od 19. století, Čelakovský 1881) s dlouhodobým výskytem křížence *A. ×pseudopyramidalis* (Slaba 1972), je tato lokalita pozoruhodná tím, že zde na poměrně malém prostoru několika kilometrů čtverečních rostou všechny tři naše druhy *Ajuga* sect. *Ajuga* a našli jsme zde i všechny tři jejich hybridní kombinace.

Poděkování

Poděkování patří panu M. Soukupovi za ochotnou pomoc se sběrem zběhovců u Heřmaně na Písecku. Za pomoc se sběrem a lokalizací zběhovců na Křemežsku patří poděkování P. Lepšímu,

kterému také děkujeme za pomoc při vyřizování výjimek ze zákona (SR/0010/JC/2019-3, KUJCK 28383/2019), umožňujících sběr zběhovce jehlancovitého.

Literatura

- Boublík K., Soukup M. (2013): *Ajuga pyramidalis* L. – zběhovec jehlancovitý – In: Lepší P., Lepší M., Boublík K., Štech M., Hans V. (eds) (2013): Červená kniha květeny jižní části Čech. pp. 48–49, Jihočeské muzeum v Českých Budějovicích, České Budějovice.
- Čelakovský L. (1881): Prodromus der Flora von Böhmen. IV. – Arch. Naturwiss. Landesdurforsch. Böhm., sect. 3a, fasc. 4: 693–955.
- Dolejšek V. (2017): Zběhovec jehlancovitý na Křemežsku a v přilehlých oblastech. – Ms., 42 p. [Středoškolská odborná činnost, depon. in: V. Dolejšek, Křemže].
- Doležel J., Greilhuber J. & Suda J. (2007): Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – Nature Protocols 2: 2233–2244.
- Gulich V. (2012): Red List of vascular plants of the Czech Republic: 3rd edition. – Preslia 84: 631–645.
- Gulich V. (2017): Červený seznam cévnatých rostlin ČR. – Příroda 35: 75–132.
- Chrtek J. jun. (2019): *Ajuga* L. – zběhovec – In: Kaplan Z., Danihelka J., Chrtek J. jun., Kirschner J., Kubát K., Štech M., Štěpánek J. (eds) (2019): Klíč ke květeně České republiky, Ed. 2, pp. 866–867, Academia, Praha.
- Chytrý M., Danihelka J., Kaplan Z., Wild J., Holubová D., Novotný P., Řezníčková M., Rohn M., Dřevojan P., Grulich V., Klimešová J., Lepš J., Lososová Z., Pergl J., Sádlo J., Šmarda P., Štěpánková P., Tichý L., Axmanová I., Bartušková A., Blažek P., Chrtek J. Jr., Fischer F. M., Guo W.-Y., Herben T., Janovský Z., Konečná M., Kühn I., Moravcová L., Petřík P., Pierce S., Prach K., Prokešová H., Štech M., Těšitel J., Těšitelová T., Večeřa M., Zelený D. & Pyšek P. (2021): Pladias Database of the Czech Flora and Vegetation. – Preslia 93: 1–87. – URL: <https://doi.org/10.23855/preslia.2021.001> (přístup 6. 3. 2022).
- Lepší M., Lepší P. (red.) (2018): Nálezy zajímavých a nových druhů v květeně jižní části Čech XXIV. – Sbor. Jihočes. Muz. v Čes. Budějovicích, Přír. vědy 58: 5–26.
- Meusel H., Jäger E. (1978): Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Band II. Gustav Fischer, Jena: karte 731A. – URL: <http://chorologie.biologie.uni-halle.de//choro/map.php?SearchString=ajuga+pyramidalis&Spec=Ajuga+pyramidalis&Text=373&Map=371a&Volume=II&Sort=1&Lang=D> (přístup 11.3.2022).
- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. – URL: <https://www.R-project.org> (přístup 24. 2. 2022).
- Schur F. (1853): Sertum Florae Transilvaniae. – Verhandlungen und Mitteilungen des Siebenbürgischen Vereins für Naturwissenschaften zu Hermannstadt 4: 59–60.
- Slaba R. (1972): *Ajuga pyramidalis* L. a *Ajuga xhampeana* Braun et Vatke na Písecku. – Zprávy České botanické společnosti, Praha 7: 99–102.
- Slavíková Z. (2000): *Ajuga* L. – zběhovec – In: Slavík B. (ed.) (2000): Květena České republiky. 6., pp. 557–561, Academia, Praha.
- Šmarda P., Knápek O., Březinová A., Horová L., Grulich V., Danihelka J., Veselý P., Šmarda J., Rotreklová O. & Bureš P. (2019) Genome sizes and genomic guanine+cytosine (GC) contents of the Czech vascular flora with new estimates for 1700 species. – Preslia 91: 117–142.
- Vatke G. C. W. (1872): *Ajuga hampeana* A. Br. et Vatke, Bastard von *A. pyramidalis* und *reptans*. – Oesterreichische botanische Zeitschrift 22: 357–358.
- Wallroth K. F. W. (1840): Erster Beitrag zur Flora Hercynica. – Linnaea: Ein Journal für die Botanik in ihrem ganzen Umfange 14: 591–592.

Došlo: 14. 3. 2022
Přijato: 24. 5. 2022