

Jak častý je hybridní koniklec Hackelův?

Koniklece (rod *Pulsatilla*) patří mezi nápadné, časně zjara kvetoucí rostliny otevřených stanovišť. V naší květeně se vyskytuje pět původních druhů, všechny jsou však vzácné a mizejí, a proto figurují mezi zvláště chráněnými rostlinami. Hlavní příčinu jejich ústupu lze spatřovat v sukcesních změnách na stanovištích (především zarůstání) v důsledku upuštění od tradičních forem obhospodařování. Na příhodných lokalitách, na nichž mohou růst pohromadě různé druhy konikleců, přistupuje další riziko a tím je mezidruhové křížení. Nebezpečí hybridizace spočívá zejména v jejím často obtížném odhalení, které se neobejde bez použití moderních botanických technik. Ty se ukázaly být velice užitečné i při studiu našeho nejčastěji udávaného hybridního taxonu – koniklece Hackelova.

Koniklece se představují

Rod koniklec zahrnuje asi 30 druhů vytrvalých trsnatých rostlin z čeledi pryskyřníkovitých (*Ranunculaceae*), které se vyskytují především v mírném pásu severní polokoule. Celkový areál rodu zhruba vymezuje 30. rovnoběžka a severní polární kruh, přičemž centrum diverzity leží ve střední a východní Asii, zejména v pohoří Ťan-šan. Většina konikleců je výskytem vázána na vyšší polohy, ačkoli druhy naší květeny se tomuto pravidlu často vymykají.

Koniklece jsou velice dekorativní byliny, jejichž vegetativní části obvykle hustě pokrývají dlouhé trichomy. Listy vyrůstají v přízemní růžici, bývají složené (vzácně jen trojčetné) a plně se vyvíjejí zpravidla až po odkvětu. Stonek je zakončen jedním velkým květem a nese trojici listenů tvořících tzv. brakteol. Okvětní lístky středo-evropských druhů mají většinou různě intenzivně fialovou barvu, v rodu však najdeme i druhy kvetoucí bíle, žlutavě, nachově či červeno-hnědě. Květy obsahují velké množství tyčinek, vnější bývají přeměněny v nektária. Plodem je nažka zakončená dlouhým chlupatým přívěskem.

Odborné jméno *Pulsatilla* je odvozeno od latinského slova *pulso*, tj. způsobující intenzivní průjmy. Pravděpodobně se vztahuje k jedovatosti těchto rostlin, které v čerstvém stavu obsahují hořkou glykozidickou látku ranunkulin, jejímž rozkladem vzniká jedovatý protoanemonin. Sušením se však jedovatost ztrácí. České jméno koniklec vzniklo ze staročeského poniklec, což označovalo rostlinu s květy poniklými, tedy k zemi skloněnými neboli nicími. Původní označení poniklec zůstalo zachováno ve slovenštině.

Zatímco rozpoznání rodu většinou nečiní potíže, o určování jednotlivých druhů to již neplatí. Pro koniklece totiž bývá charakteristická značná morfologická variabilita, která se projevuje na úrovni jednotlivých taxonů i v rámci populací. Jednu z příčin vysoké proměnlivosti (minimálně

v evropském prostoru) je možné hledat v postglaciální historii druhů, kdy následkem klimatických změn došlo k fragmentaci jejich areálů a samostatnému vývoji populací, v nichž se v průběhu času nahromadily drobné morfologické rozdíly. Variabilita konikleců navíc často mívá tzv. klinální charakter (odráží gradient prostředí), kdy dochází k postupné změně určitého znaku nebo souboru znaků např. v závislosti na geografické poloze. Vzdálené populace se tak mohou morfologicky výrazně lišit, bývají však spojeny plynulou řadou přechodných typů. Taxonomické hodnocení takové proměnlivosti bývá obtížné a snaha o její podchytení vedla u konikleců k popisu velkého množství vnitrodruhových taxonů (poddruhů, variet).



Je pravděpodobné, že na vzniku klinální variability se podílelo i vzájemné křížení jednotlivých taxonů. Reprodukčně-izolační bariéry mezi mnoha druhy konikleců totiž bývají jen slabě vyvinuty, což pramení z jejich blízké fylogenetické příbuznosti či shodného základního chromozomového čísla. V rámci rodu nalezneme dvě ploidní úrovně – diploidní a tetraploidní. Zatímco hybridizace mezi různými ploidiemi bývá relativně vzácná, druhy stejné ploidie se zpravidla kříží velice ochotně. Experimentálně se podařilo zkřížit prakticky všechny evropské druhy z podrodu *Pulsatilla* se stejnou ploidií a o četnosti hybridizace svědčí i to, že počet hybridních kombinací udávaných z přírody výrazně převyšuje počet popsaných rodičovských druhů. Křížení podporuje také skutečnost, že koniklece mívají podobné ekologické nároky, díky čemuž se na téže lokalitě může vyskytovat více různých druhů.

Druhy české květeny

Na území naší republiky najdeme pět původních druhů konikleců a historicky jsou uváděni i tři kříženci (Skalický 1988). Bez výjimky jde o rostliny ustupující, které na mnoha místech výskytu již zcela vymizely a přežívající populace bývají oproti minulosti početně výrazně oslabeny (u kriticky ohrožených druhů je nezdědka tvoří jen několik posledních jedinců). Ohrožení konikleců spočívá ve změnách ve způsobu obhospodařování (upuštění od kosení a pastvy) a s tím spojeným zarůstáním lokalit a v celkové eutrofizaci stanovišť následkem používání umělých hnojiv, imisí atd. Negativní vliv má i okus zvířaty a trhání květů nebo vyrývání rostlin.

Na pastviny nad horní hranici lesa v Krkonoších se váže ohrožený k. bílý (*P. scherfelii*), dobře poznatelný podle bílé vnitřní strany okvětních lístků a hlavně listenů, které se podobají listům přízemní růžice. Od zbývajících našich konikleců je tento druh vývojově izolovaný – patří do samostatného podrodu *Preonanthus*. Bělavé květy má i kriticky ohrožený k. jarní (*P. vernalis*), který na našem území vykazuje velice netypický charakter rozšíření: jednak se vyskytuje v subalpínském stupni ve Velké Kotlině v Jeseníkách a v Čertově zahrádce v Krkonoších, jednak roste (či spíše roste) v pahorkatině zejména jižních Čech. Počet lokalit, které se v nižších polohách dochovaly až do dneška, lze bohužel spočítat na prstech jedné ruky. Mezi kriticky ohrožené patří také k. otevřený (*P. patens*; viz obr. na 2. str. obálky), který dosud přežívá zhruba na 15 lokalitách v severozápadních, severních a středních Čechách (s nejpočetnějšími populacemi v Doupovských horách a v Českém středohoří). K jeho charakteristickým znakům náležejí trojčetné přízemní listy se širokými úkrojky lístků a velké, vzpřímené světle fialové květy. V době květu se podobá silně ohroženému k. velkokvětému (*P. grandis*), který však má odlišné listy a roste pouze na Moravě, s těžištěm výskytu v panonské části jižní

1 K typickým znakům koniklece lučního českého (*Pulsatilla pratensis* subsp. *bohemica*) patří menší zvonkovité a dolů skloněné květy s tmavě fialovými okvětními lístky.

Moravy. Stejný stupeň ohrožení vykazuje k. luční český (*P. pratensis* subsp. *bohémica*, obr. 1), který se z našich druhů vyskytuje na největším počtu lokalit v severní polovině Čech a na jižní Moravě. Vyznačuje se relativně drobnými tmavě fialovými, vzácně až tmavě karmínovými květy a úzkými úkrojky listů i listenů. Rozkvetlé květy jsou převislé, později se květní stopka napřimuje. Tento koniklec je jedním z rodičovských druhů všech tří hybridních kombinací udávaných z našeho území. Zatímco kříženci s k. jarním a k. velkokvětým jsou doloženi výjimečně, na vzniku valné většiny našich hybridních konikleců se jako druhý rodič podílel k. otevřený.

Hybrid mezi k. lučním českým a k. otevřeným se jmenuje k. Hackelův (*P. ×hackelii*) a poprvé byl rozpoznán právě na území Čech, konkrétně v Českém středohoří. Z vrchu Hradiště u Litoměřic ho r. 1815 popsal rakouský botanik, entomolog a geolog Johann Emanuel Pohl. Hybridní jedinci zpravidla vykazují intermediární znaky mezi rodiči, bývají však značně variabilní, což znemožňuje podat jednotný morfologický popis. Za klíčové jsou považovány mírně skloněné sytě červenofialové středně velké květy a přechodný tvar listů přízemní růžice. Kříženci by většinou měli být sterilní, ačkoli v literatuře lze nalézt údaje o nálezu plodných jedinců (pokud skutečně šlo o hybridy).

Postupně byl vyskyt k. Hackelova hlášen i z dalších míst Českého středohoří (např. Tobiášův vrch, Třešňovec, Skalka, Kamýk, Holý vrch, Mariánský vrch), Doupovských hor (Dubový a Humnický vrch, Havraň, Prostřední vrch atd.), Středního Povltaví (Závist u Zbraslavi) nebo Ralsko-bezdězké tabule (Bělá pod Bezdězem). Další lokality se uvádějí ze Slovenska, Německa a Polska.

Jak spolehlivě odhalit křížence?

Hybridní jedinci byli dosud určováni výhradně na základě morfologie. Tento přístup však bývá do značné míry subjektivní a závislý na předchozích zkušenostech a často nedovoluje jednoznačnou determinaci rostlin. Velkou vnitropopulační variabilitu navíc můžeme pozorovat i na mnoha lokalitách s výskytem jediného druhu koniklece (např. jedinci k. lučního s květy jen mírně skloněnými nebo s výrazně světlejšími okvětními lístky). Ve smíšených populacích bývá situace ještě méně přehledná a podrobným sledováním lze odhalit celou řadu přechodných morfotypů, z nichž některé jsou intermediární, zatímco jiné se blíží jednomu či druhému rodiči (obr. 3). Stanovit příčinu této variability (zda jde o primární hybridy, zpětné křížence nebo extrémní jedince rodičovských druhů) a jednotlivé morfotypy jednoznačně klasifikovat pak většinou bývá mimo možnosti klasického morfologického přístupu.

V morfologicky variabilních skupinách lze případnou hybridizaci jednoznačně prokázat většinou jen s pomocí druhově specifických molekulárních nebo karyologických markerů. Při studiu k. Hackelova nám však klasická karyologie příliš nepomůže, neboť oba rodičovské druhy vykazují stejný počet chromozomů ($2n = 16$). Nevýhodou molekulárních technik bývá časová i finanční náročnost, která neumož-



ňuje zpracování rozsáhlých populačních vzorků. Ukázalo se však, že k. luční český i k. otevřený se navzdory shodnému počtu chromozomů liší jejich velikostí a tedy celkovým obsahem jaderné DNA, přičemž velikost genomu k. otevřeného je zhruba o 20 % menší. Zjištěný rozdíl je více než dostatečný pro odhalení primárních i případných zpětných kříženců mezi oběma druhy. Pomocí průtokové cytometrie (Živa 2005, 1: 46–48) lze množství jaderné DNA snadno a rychle stanovit a zjistit tak taxonomickou příslušnost jednotlivých rostlin na lokalitách. Předností cytometrického přístupu při studiu vzácných druhů je také skutečnost, že tato metodika je nedestruktivní, pro analýzu postačuje několik málo milimetrů listového pletiva.

Dosavadní cytometrické analýzy více než 500 jedinců ze smíšených populací obou druhů prokázaly přítomnost hybridního k. Hackelova na třech lokalitách: Tobiášově vrchu u Kozel, Holém vrchu u Kundratic v Českém středohoří a na Humnickém vrchu v Doupovských horách. Zatímco na obou lokalitách Českého středohoří byla vždy nalezena jen jediná hybridní rostlina, na Humnickém vrchu rostl větší počet kříženců a zdá se, že představuje těžiště výskytu k. Hackelova v České republice (obr. 2). Koniklec Hackelův se však nepodařilo ověřit na jeho typové lokalitě (vrch Hradiště, který hostí již jen zbytkovou populaci k. otevřeného), ani na vrchu Havraň, odkud býval v minulosti pravidelně udáván. Nelze vyloučit, že přechodné morfotypy kdysi pozorované na této lokalitě ve skutečnosti představovaly mezní případ variability rodičovských druhů. O problematice rozlišení k. Hackelova svědčí mimo jiné fakt, že někteří cytometricky potvrzení hybridní jedinci byli na lokalitě předběžně určeni jako jeden nebo druhý rodičovský druh.

Co již víme a co ještě vědět chceme

Na základě současných poznatků můžeme shrnout, že ke vzniku a uchycení hybridních jedinců dochází ve smíšených populacích k. otevřeného a k. lučního českého jen vzácně. Na studovaných lokalitách, z nichž byl k. Hackelův v minulosti udáván, kříženci tvořili pouze asi 3 % všech analyzovaných rostlin. Vždy navíc šlo

2 Hybridní koniklec Hackelův (*P. ×hackelii*) na své nejbohatší známé české lokalitě – Humnickém vrchu v Doupovských horách

3 Netypický jedinec koniklece lučního českého s většími a jen málo skloněnými květy, který by na základě morfologie mohl být nesprávně považován za hybrida (Tobiášův vrch, České středohoří). Snímky J. Sudy

o primární hybridy, zpětné křížení s rodičovskými druhy se zatím prokázat nepodařilo. Zjištěné poznatky o četnosti a dynamice hybridizace jsou důležité pro praktickou ochranu těchto vzácných druhů. V případě, že by křížení bylo časté nebo dávalo vzniknout hybridním rojům, smíšené populace by představovaly riziko pro zachování geneticky čistých jedinců – docházelo by v nich k postupné erozi genofondu rodičovských druhů. Takový scénář na našich lokalitách nastětu (alespoň prozatím) nehrozí a prioritou v ochraně tak zůstává vhodný management biotopů (rozvolňování porostů, odstraňování náletových dřevin atd.).

Jednoznačné potvrzení existence hybridního k. Hackelova s sebou přináší řadu otázek. Jedním z cílů dalšího výzkumu je nalézt takovou kombinaci morfologických znaků, která by dovolila spolehlivé určení kříženců i bez znalosti velikosti genomu. Cenné poznatky může přinést i detailní studium prostorové struktury smíšených populací a hledání případných rozdílů v ekologických preferencích hybrida. Velkou neznámou zůstává fertilita hybridních rostlin (vitalita pylu, produkce nažek nebo jejich klíčivost), stejně jako kompetiční schopnosti k. Hackelova v porovnání s rodičovskými druhy. V neposlední řadě je potřeba zjistit směr hybridizace – který z rodičovských druhů slouží jako rostlina mateřská a který jako dárcé pylu.

Lokality s více druhy konikleců tedy mohou být modelovým systémem pro studium mikroevolučních procesů v populacích vzácných druhů, přičemž získané poznatky najdou uplatnění při formulování optimální ochranné strategie. Výzkum i praktická ochrana tak sledují společný cíl – zachování těchto pozoruhodných rostlin v naší květeně pro další generace.