

Nejdůležitější výsledky revise československých rukví (*Rorippa* SCOP. em. REICHENB.)

Die wichtigsten Ergebnisse der Revision
tschechoslowakischer Sumpfkressen (*Rorippa* SCOP. em. REICHENB.)

Pavel T o m š o v i c

Botanický ústav ČSAV, Průhonice u Prahy

Došlo 10. ledna 1968

Abstract — A taxonomic revision of the genus *Rorippa* SCOP. em. REICHENB. in Czechoslovakia revealed the species *R. amphibia* (L.) BESS., *R. austriaca* (CR.) REICHENB., *R. islandica* (OEDER ex MURR.) BORB., *R. silvestris* (L.) BESS., *R. pyrenaica* (LAM.) REICHENB. and inter-specific hybrids *R. amphibia* × *R. austriaca*, *R. amphibia* × *R. silvestris*, *R. austriaca* × *R. silvestris*. The following most important results are now published: the keys to the determination of plants in various phases of development and to the individual species the most important synonyms, the world distribution as well as the distribution in Czechoslovakia (incl. maps) and phytocoenological and ecological characteristics.

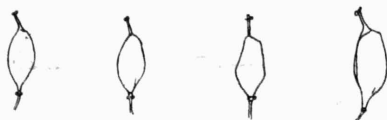
Rod *Rorippa* je jeden z taxonomicky komplikovaných rodů čeledi křížatých. Na našem území, hlavně v oblastech teplomilné květeny, je rozmanitost typů rukví velmi značná. Proto byl rod *Rorippa* předmětem pozornosti mnoha botaniků, kteří u nás působili. Nové taxony popsali nebo kritické poznámky o rodu publikovali bratři PRESLOVÉ, I. TAUSCH, J. F. KNAF, Ph. M. OPIZ, G. BECK, V. ROHLENA a další. Pro naši floristickou literaturu mělo největší význam zpracování ČELAKOVSKÉHO v Prodromu (1875, 1877), které celkem odpovídajícím způsobem zachytilo znaky čistých druhů i charakteristiku části kříženců. Pod jeho vlivem se u nás — na rozdíl od většiny jiných evropských zemí — již od konce minulého století oddělují i v běžných floristických pracích rody *Rorippa* a *Nasturtium* s. str.

Z pozdějších určovacích pomůcek uvádí hojně užívaný klíč DOMIN, PODPĚRA et POLÍVKA (1928) dobré rozlišovací znaky pro čisté druhy, ale obsahuje některé hybridní typy v hodnotě samostatných druhů. Rovněž nové zpracování v Dostálově Květeně (NOVÁK 1948) obsahuje několik „druhů“, patřících do hybridních rojů, a také určovací klíč znesnadňuje nevhodným výběrem znaků správné určení jednotlivých druhů a kříženců. To platí i o 1. a 2. vydání Klíče (DOSTÁL 1954, 1958).

V létech 1961—1965 jsem provedl taxonomickou revisi čs. druhů, která byla zpracována jako kandidátská disertační práce. Uveřejňovaná část výsledků je publikována pro informaci domácí botanické veřejnosti s ohledem na praktické rozpoznávání druhů a kříženců. Další partie — zhodnocení morfologických znaků, podrobná nomenklatura a popisy a hlavně morfologický, cytologický a experimentální rozbor kříženců — budou publikovány později po dokončení rozpracovaných výzkumů, které probíhají v taxonomickém oddělení Botanického ústavu ČSAV v Průhoních.

Rozsah rodu *Rorippa* bývá chápán různě. Nejčastěji bývá spojován s rodem *Nasturtium* s. str. do jednoho rodu pod jménem *Nasturtium*. Někdy bývá spojován s rodem *Armoracia*. Rod *Rorippa*

AM



AU



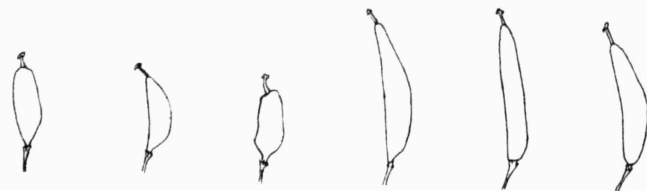
IS



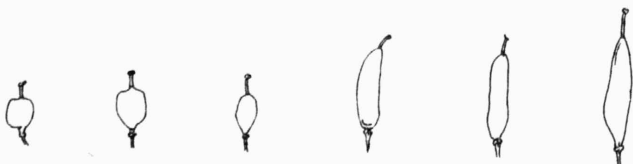
SI



AMxSI



AUxSI



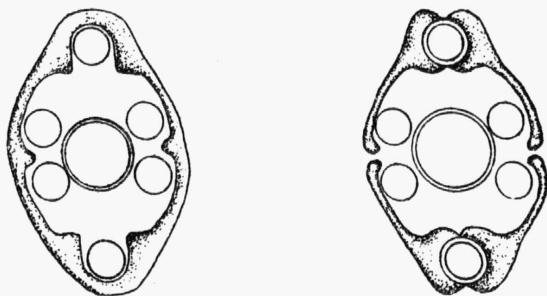
Obr. 1. Tvar plodů u druhů a kříženců rodu *Rorippa* (označené prvními dvěma písmeny druhového epiteta)

Fruchtform bei den Arten und Hybriden der Gattung *Rorippa* (bezeichnet mit den zwei ersten Buchstaben des spezifischen Epithetons)

SCOPOLI em. REICHENBACH je však zřetelně charakterisován proti těmto více nebo méně příbuzným rodům.

Rod *Nasturtium* R. BROWN s. str. se kromě celkového charakteru odlišuje listy téměř nebo úplně lichozpeřenými s úkrojky vždy celokrajnými, bílými korunními plátky, nepřítomností mediálních nektárií, šesulemi s patrným středním nervem (u rukví listy nedělené nebo různě dělené, ale vždy alespoň s úzkou částí čepele při středním žeburu, korunní plátky žluté, mediální nektaria vytvořena, střední nerv chloupní není vyniklý). Rod *Armoracia* FABR. je charakterisován korunními plátky bílými, 5—8 mm dlouhými a přítomností myrosinových buněk v listech podél svazků cévních i v mesofylu (u rukví kor. plátky žluté, většinou kratší než 5 mm, myrosinové buňky jen při cévních svazcích). Příbuzensky stojí rod *Armoracia* velmi blízko rukvím, naopak *Nasturtium* s. str. jeví vztahy spíše k rodu *Cardamine*. Spolu se všemi uvedenými rody patří rod *Rorippa* do trib. *Arabideae* subtrib. *Cardamininae*.

Podle výsledků provedené revise roste na území Československa pět druhů rodu *Rorippa*: *R. amphibia* (L.) BESS., *R. austriaca* (CR.) REICHENB., *R. islandica* (OEDER ex MURR.) BOB., *R. silvestris* (L.) BESS. a *R. pyrenaica* (LAM.) REICHENB. Kromě toho byli ve studovaném materiálu zjištěni kříženci *R. amphibia* × *R. austriaca*, *R. amphibia* × *R. silvestris* a *R. austriaca* × *R. silvestris*. Jejich základní morfologická charakteristika vyplývá z určovacích klíčů. Nejdůležitější synonyma, rozšíření a ekologická a fytoecologická charakteristika jednotlivých taxonů jsou podány v samostatných oddílech. Pojetí jednotek fytogeografického členění odpovídá systému, který byl vypracován pro účely Flory ČSR na základě návrhu prof. Dostála (cyklostyl. materiál, cf. DOSTÁL 1960). Názvy fytoecologických jednotek jsou užívány podle přehledu vegetačních jednotek ČSSR (HOLUB, HEJNÝ, MORAVEC et NEUHÄUSL 1967); pokud jsou použity názvy tam neuvedené, jsou opatřeny autorem a rokem.



Obr. 2. Schematické znázornění nektárií u *R. amphibia* (vlevo) a *R. silvestris* (vpravo)

Schematische Darstellung der Honigdrüsen bei *R. amphibia* (links) und *R. silvestris* (rechts)

Určovací klíče

Základní klíč používá znaků vegetativních, květních i plodních; je určen pro kvetoucí rostliny s mladými nedozrálými plody, což je fenologické stadium dosažitelné po největší část vegetační sezóny. Do základního klíče jsou zahrnuty všechny druhy, zjištěné na našem území, dále *R. kernerii*, která by se mohla u nás vyskytnout, a zjištění kříženci. Zařazení velmi variabilních kříženců do klíče je obtížné a je možné, že některé typy hybridních komplexů se pomocí klíče přesně neurčí. Zařazením jednotlivých hybridů na dvě místa v klíči je však větší část jejich variability pokryta.

Dále byly pro určení čtyř nejčastějších druhů vypracovány klíče pro sterilní rostliny, pro rostliny na počátku květu bez plodu a pro rostliny se zralými semeny bez květů.

Z á k l a d n í k l í č

1a Rostliny jednoleté, zř. dvouleté, plátky korunní nejvýše 2 mm dlouhé, kratší nebo stejně dlouhé jako kališní lístky, bledožluté — *R. islandica*

1b Rostliny vytrvalé, plátky korunní delší než 2 mm, zřetelně delší než kališní lístky, sytě žluté — 2.

2a Lodyžní listy nedělené, nejvýš různě hluboko zubaté nebo lyrovitě laločnaté — 3.

2b Lodyžní listy zřetelně dělené — 7.

- 3a Lodyha plná, $\pm$ dřevnatá, listy na ploše kratičkými chloupky drsné (viditelné jen silnou lupou nebo mikroskopem (obr. 4) — 4.
- 3b Lodyha dutá, $\pm$ křehká, listy na ploše lysé, nanejvýš na nervedech spodní strany a na řapíku makroskopickými trichomy chlupaté (obr. 4) — 5.
- 4a Plody kulovité, mnohonásobně ($5-7\times$) kratší než plodní stopka, čnělka $\pm$ zděli plodu — *R. austriaca*.
- 4b Plody oválné až čárkovité, několikrát ($2-3\times$) kratší než plodní stopka nebo též zděli stopky, čnělka zřetelně kratší než plod — *R. austriaca* $\times$ *R. silvestris* = *R. $\times$ armoracioides*.
- 5a Plody protáhlé, 5 i vícekrát delší než široké — *R. amphibia* $\times$ *R. silvestris* = *R. $\times$ barba-raeoides*.
- 5b Plody úzce elipsoidní až téměř kulovité, nejvýš $4\times$ delší než široké — 6.
- 6a Lodyžní listy se zřetelnými oušky, plody $1-2,5$ mm dlouhé, většinou nedozrávají — *R. amphibia* $\times$ *R. austriaca* = *R. $\times$ hungarica*.
- 6b Lodyžní listy širokou bází přisedlé, bez oušek (nejvýš s bazálními laloky), plody $2,5-5$ mm dlouhé — *R. amphibia*.
- 7a Lodyžní listy se zřetelnými oušky — 8.
- 7b Lodyžní listy bez oušek — 9.
- 8a Listy lysé nebo dlouhými chlupy ($0,5-1$ mm) řídce chlupaté, s úkrojky úzce čárkovitými, přibližně 1 mm širokými, ouška úzká a ostrá, jejich konce často odstávají od lodyhy, plody stejnotvaré, pravidelně elipsoidní, $3-4\times$ delší než široké, $\pm$ rovné — *R. pyrenaica* (obr. 5).
- 8b Listy na ploše kratičkými chloupky drsné, často jen peřenoklanné až peřenodílné, úkrojky vždy širší než 2 mm, ouška tupá, plody různotvaré, široce elipsoidní až podlouhlé, $2-8\times$ delší než široké, vzhůru obloukovitě zahnuté — 4b.
- 9a Lodyha plná, sbíhavě hranatá, plody čárkovité, $7-15\times$ delší než široké, stopka plodní kratší než plody — *R. silvestris*.
- 9b Lodyha dutá, $\pm$ oblá, plody elipsoidní až čárkovité, nejvýš $10\times$ delší než široké, stopky plodní delší než plod (zřídka stejně dlouhé) — 10.
- 10a Lodyha tenká (do $1,5$ mm), listové úkrojky při větenu stažené, k vrcholu rozšířené a tupě zakončené, celokrajné, plody na obloukovitě vzhůru zahnutých stopkách, málo variabilní, $4-6\times$ delší než široké, rovné, čnělka nejvýš 1 mm dlouhá — *R. kernerii*.
- 10b Lodyha silnější (přes 2 mm), listové úkrojky k vrcholu nerozšířené, zakončené $\pm$ ostře, zubaté, plody na stopkách $\pm$ rovných, velmi variabilní, elipsoidní až čárkovité, $2-10\times$ delší než široké, obloukovitě prohnuté, čnělka $1-2,5$ mm (zřídka kratší než 1 mm) — 5a.

Klíč k určení nekvetoucích rostlin

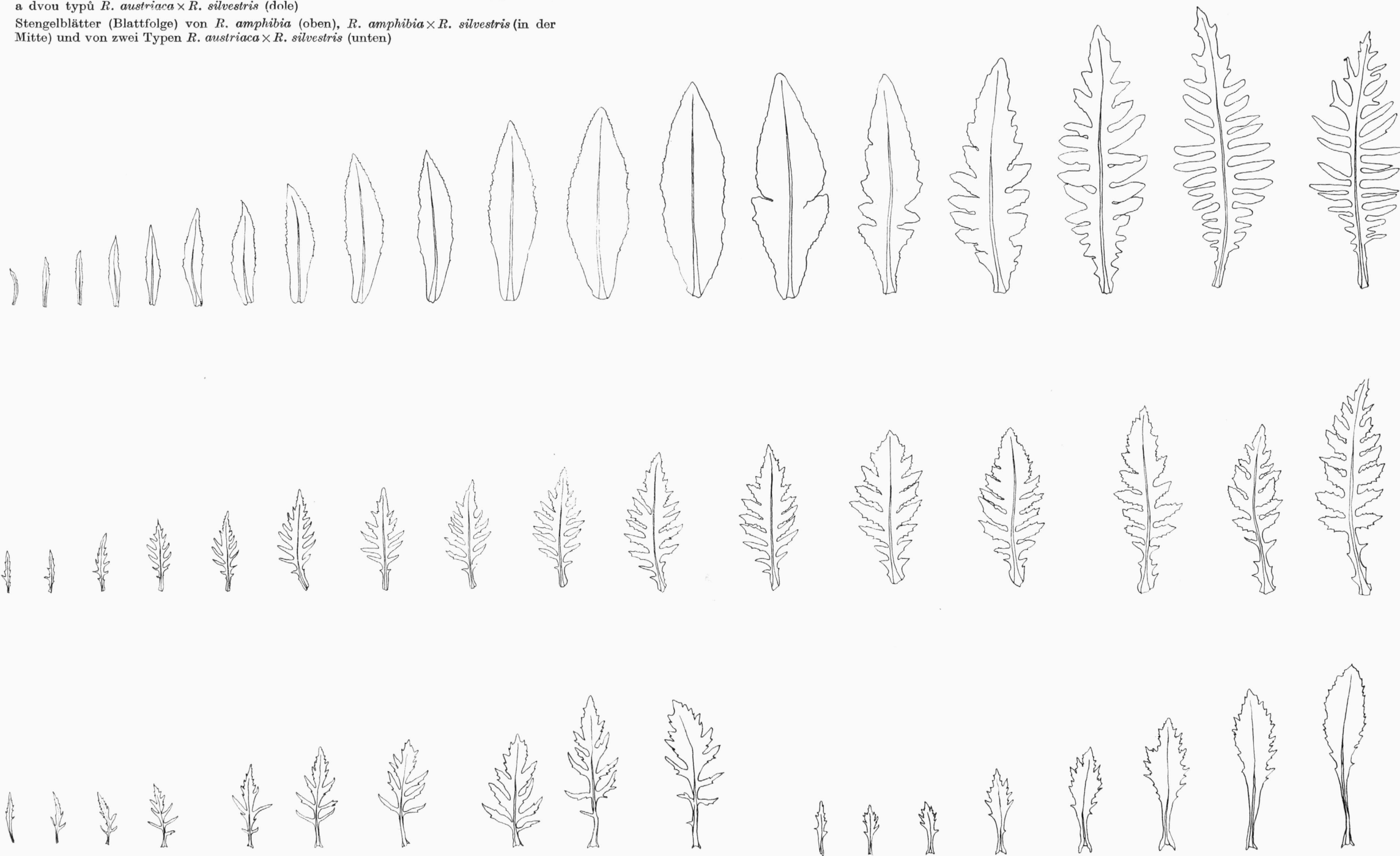
- 1a Střední lodyžní listy zřetelně dělené — 2.
- 1b Střední lodyžní listy nedělené nebo lyrovitě laločnaté — 3.
- 2a Rostliny jednoleté (zřídka dvouleté), lodyha ve střední části dutá, řapíky listů na bázi s ouškou, listy na okraji drobnými chlupy ($0,1-0,5$ mm) řídce brvitě — *R. islandica*.
- 2b Rostliny vytrvalé, lodyhy ve střední části plné, řapíky listů bez oušek, listy na okraji lysé — *R. silvestris*.
- 3a Lodyha ve střední části dutá, křehká, lodyžní listy nedělené nebo mělce lyrovitě nebo zpeřeně laločnaté, celokrajné nebo nepravidelně zubaté, lysé, hladké (zřídka s dlouhými chlupy na žebrech spodní strany — obr. 4), širokou bází přisedlé — *R. amphibia*.
- 3b Lodyha ve střední části plná, pevná (až dřevnatá), lodyžní listy vždy nedělené, $\pm$ pravidelně zubaté, po celé ploše kratičkými chloupky drsné (patrně silnou lupou nebo mikroskopem — obr. 4), na bázi výraznými, $\pm$ asymetrickými ouškami objímavé — *R. austriaca*.

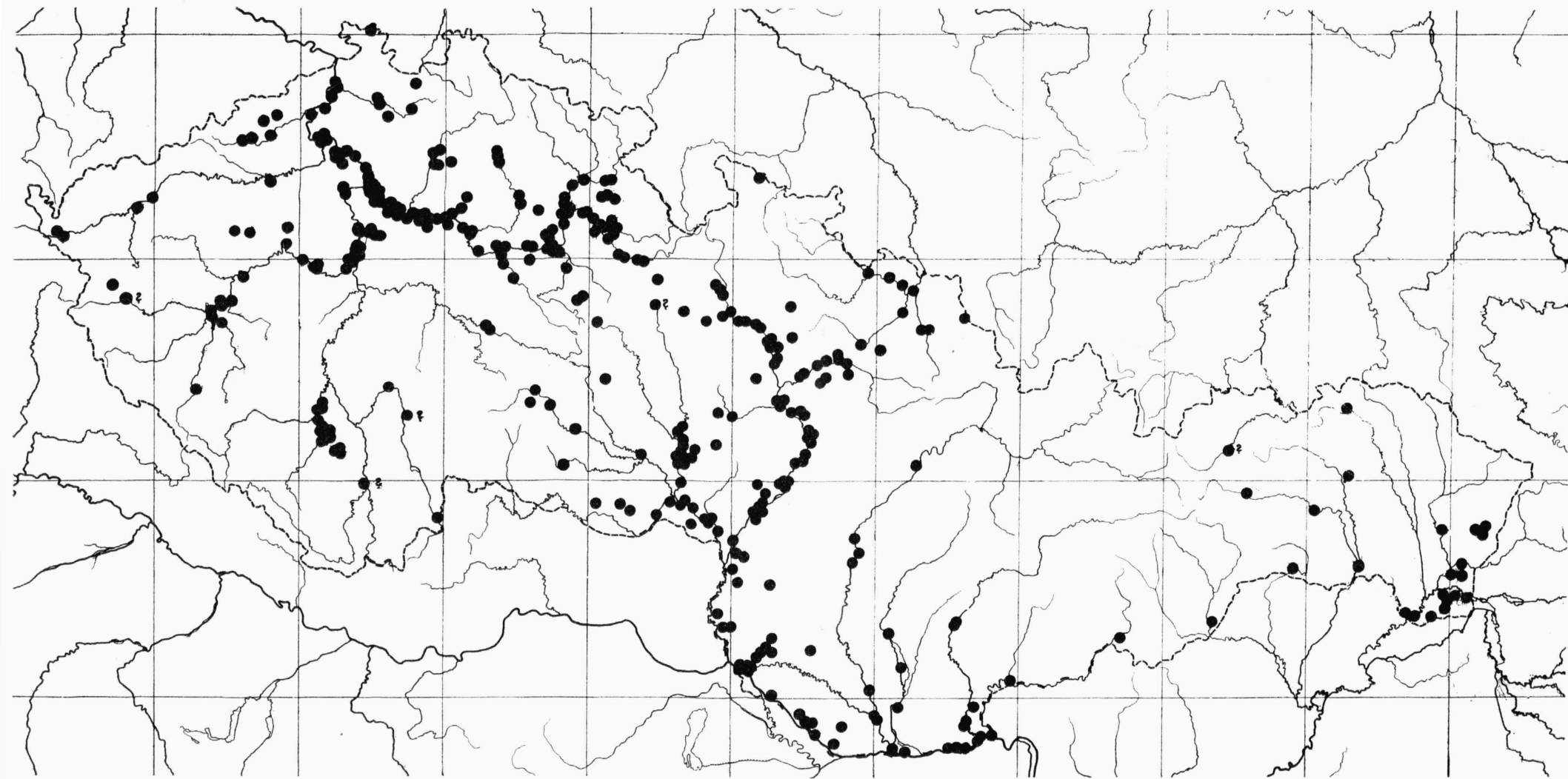
Klíč k určení kvetoucích rostlin bez plodů

- 1a Rostliny jednoleté, plátky korunní nejvýš 2 mm dlouhé, kratší nebo stejně dlouhé jako kališní lístky, bledozluté — *R. islandica*.
- 1b Rostliny vytrvalé, plátky korunní delší než 2 mm, zřetelně delší než kališní lístky, sytě žluté — 2.
- 2a Střední lodyžní listy zřetelně dělené, nektáříový prstenec v mediání rovině přerušovaný, se dvěma mediáními hrbolkami (obr. 2) — *R. silvestris*.
- 2b Střední lodyžní listy nedělené, nejvýš lyrovitě laločnaté, nektáříový prstenec souvislý s jedním mediáním hrbolkem (obr. 2) — 3.
- 3 stejné jako v klíči k určení nekvetoucích rostlin.

Obr. 3. Lodyžní listy (listová škála) *R. amphibia* (nahore), *R. amphibia* × *silvestris* (uprostřed)
a dvou typů *R. austriaca* × *R. silvestris* (dole)

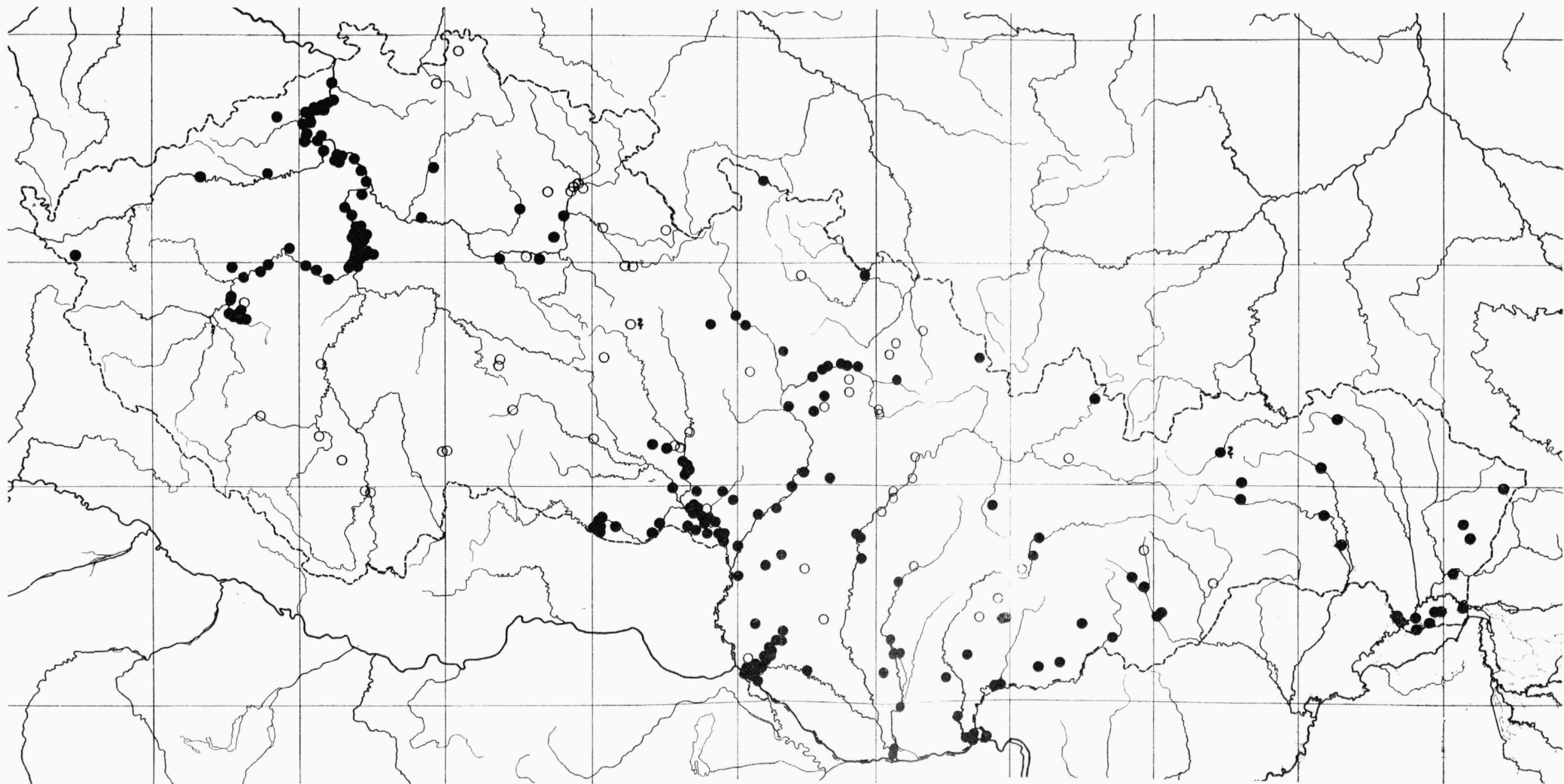
Stengelblätter (Blattfolge) von *R. amphibia* (oben), *R. amphibia* × *R. silvestris* (in der
Mitte) und von zwei Typen *R. austriaca* × *R. silvestris* (unten)





Obr. 5. Rozšíření *R. amphibia* v ČSSR
 Verbreitung von *R. amphibia* in der ČSSR

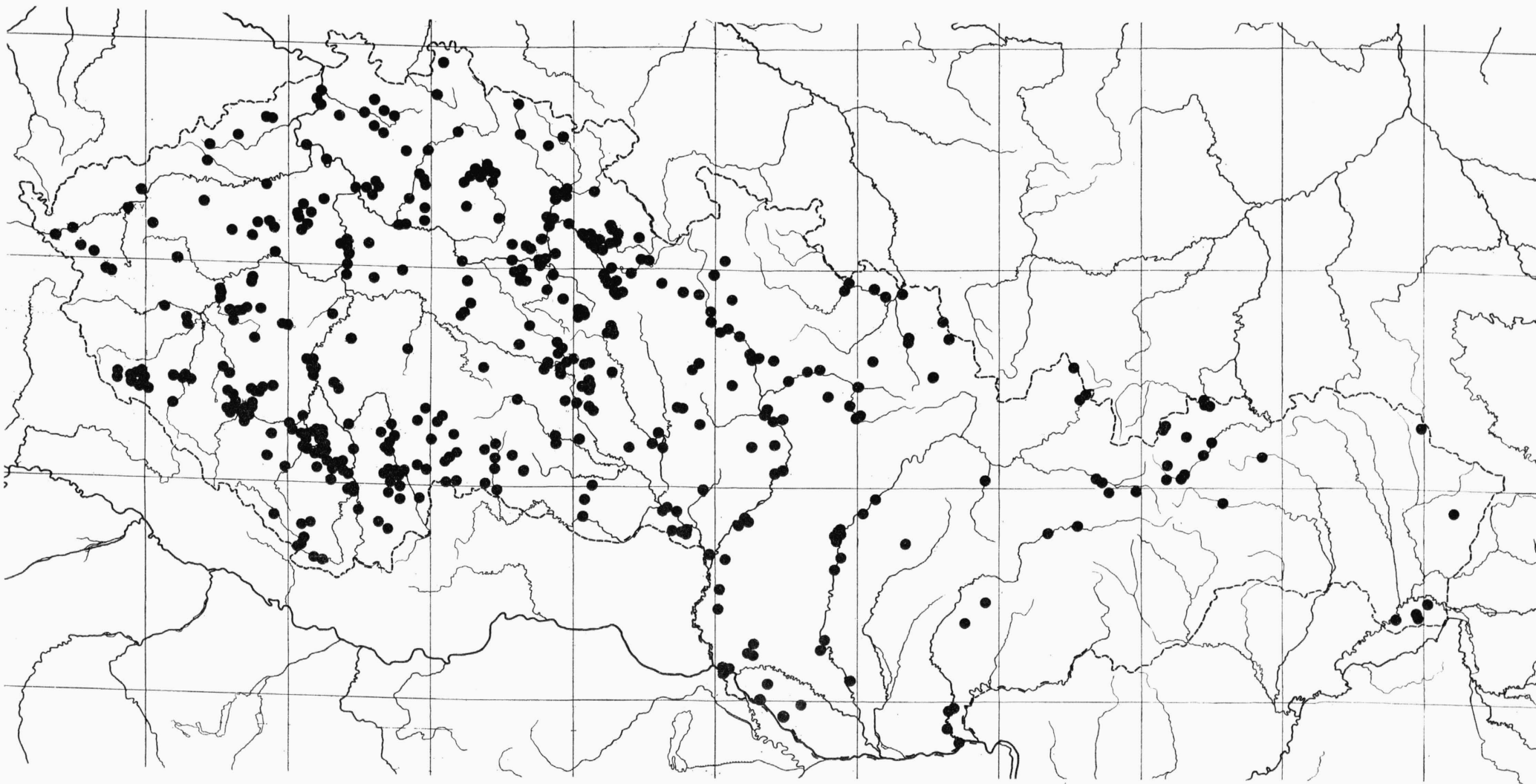
P. Tomšovic: Nejdůležitější výsledky revise československých rukví (*Rorippa* SCOP. em. REICHENB.)



Obr. 7. Rozšíření *R. austriaca* v ČSSR:
Verbreitung von *R. austriaca* in der ČSSR:

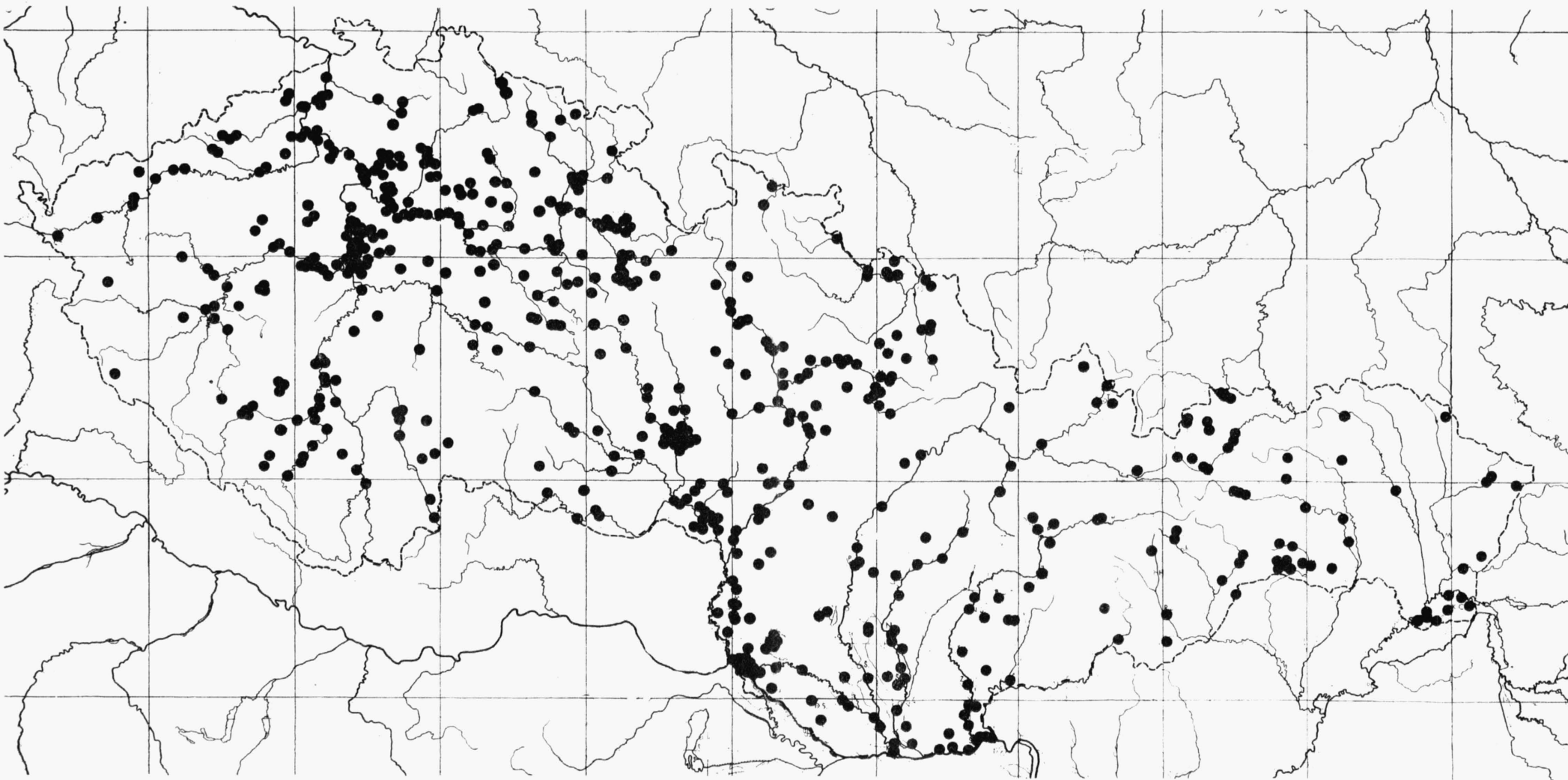
○ adventivní výskyt — adventives Vorkommen
● ostatní lokality — übrige Fundorte

P. Tomšovic: Nejdůležitější výsledky revise československých rukví (*Rorippa* SCOP. em. REICHENB.)



Obr. 8. Rozšíření *R. islandica* v ČSSR
Verbreitung von *R. islandica* in der ČSSR

P. Tomšovic: Nejdůležitější výsledky revise československých rukví (*Rorippa* SCOP. em. REICHENB.)



Obr. 10. Rozšíření *R. silvestris* v ČSSR
Verbreitung von *R. silvestris* in der ČSSR

Klíč k určení plodných rostlin bez květů

- 1a Listy nedělené, po celé ploše kratičkými chloupky drsné, plody kulovité, mnohonásobně kratší než plodní stopky, čnělka $\pm$ stejně dlouhá jako plod — *R. austriaca*.
- 1b Listy dělené nebo nedělené, bez krátkých chloupků na ploše, plody $\pm$ protáhlé, čnělka zřetelně kratší než plod — 2.
- 2a Lodyžní listy nedělené nebo lyrovitě nebo zpeřeně laločnaté, plody několikrát kratší než plodní stopka, čnělka nejvýš $2,5 \times$ kratší než plod, semena v průměru kolem 1 mm (0,7 až 1,1 mm) — *R. amphibia*.
- 2b Lodyžní listy dělené, plody delší nebo stejně dlouhé jako plodní stopka, čnělka nejméně $4 \times$ kratší než plod, semena v průměru kolem 0,7 mm (0,5–0,8 mm) — 3.
- 3a Rostliny jednoleté s lodyhou ve střední části dutou, plody 4–7 mm dlouhé, $\pm$ válcovité, $2\text{--}6 \times$ delší než široké, na konci náhle zúžené, semena světle okrová, velmi jemně bradavčitá silně lesklými hrbolky (obr. 9) — *R. islandica*.
- 3b Rostliny vytrvalé s lodyhou ve střední části plnou, plody 6–15 mm dlouhé, $\pm$ čárkovité, mnohokrát delší než široké, na koncích zvolna zúžené, semena rezavě hnědá, velmi jemně síťovaná (důlkovaná) — *R. silvestris*

Rorippa amphibia (L.) BESS.

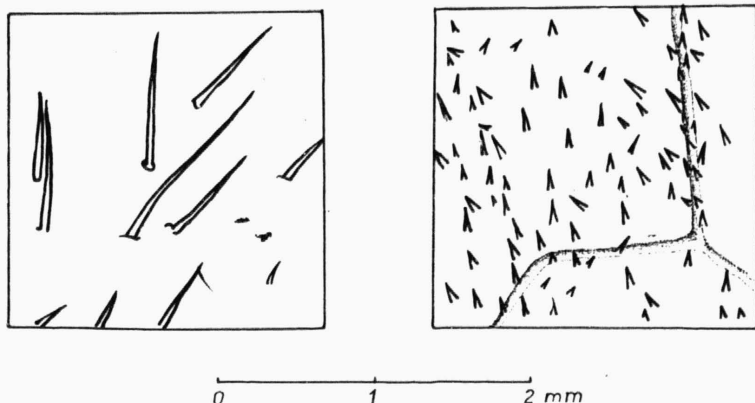
BESSER Enum. pl. Volhyn. 27, 1822.

Syn.: *Sisymbrium amphibium* LINNÉ Sp. Pl. 657, 1753. — *Nasturtium amphibium* (L.) R. BROWN in ARTON Hort. kew. ed. 2, 4 : 110, 1812. — *Sisymbrium stoloniferum* J. S. et C. B. PRESL Fl. čech. 137, 1819.

Rozšíření

R. amphibia je rozšířena v celé Evropě kromě nejsevernější části a nejjižnějších částí středomořských poloostrovů, dále v západní Sibiři po 60° sev. šířky a po Bajkal na východě, ve střední Asii na jih po Balchašské a Aralské jezero a po Kavkaz, Arménskou SSR a severní Turecko. Ojedinelé výskyty jsou v jižním Turecku, v Sýrii, v Iráku a v Alžírsku. Zdomácnělá je v severní Americe (severovýchodní a střední USA, jihovýchodní Kanada).

V Československu je tento druh rozšířen hlavně v aluviích středních a dolních toků řek a v rozsáhlejších nížinách (fytogeografická oblast Pannonicum a obvod Subcarpaticum silesiacum — obr. 5). Jeho hlavní rozšíření nepře-



Obr. 4. Odění spodní strany listů u *R. amphibia* (vlevo) a *R. austriaca* (vpravo)
Behaarung der Blattunterseite bei *R. amphibia* (links) und *R. austriaca* (rechts)

sahuje 300 m n. m. (nížina a nižší stupeň pahorkatiny), roztroušeně se vyskytuje ve vyšší pahorkatině (300—500 m n. m.). Nejvyšší doložené nálezy jsou z nadmořské výšky 500 m (Mirošov na Českomoravské vysočině, Domášov v Jeseníku), literární údaje i z 630 m (Svratka ve Žďárských vrších) a z 625 m (Kežmarok). Údaje z rybníků u Vel. Meziříčí (HRUBÝ 1935) ve výšce 540 až 560 m pokládám za velmi pochybné. Klimaticky je hlavní oblast výskytu *R. amphibia* teplejší (průměrná roční teplota 8—10°) a zhruba odpovídá oblastem s vyšší kontinentalitou (HOUBEK 1963).

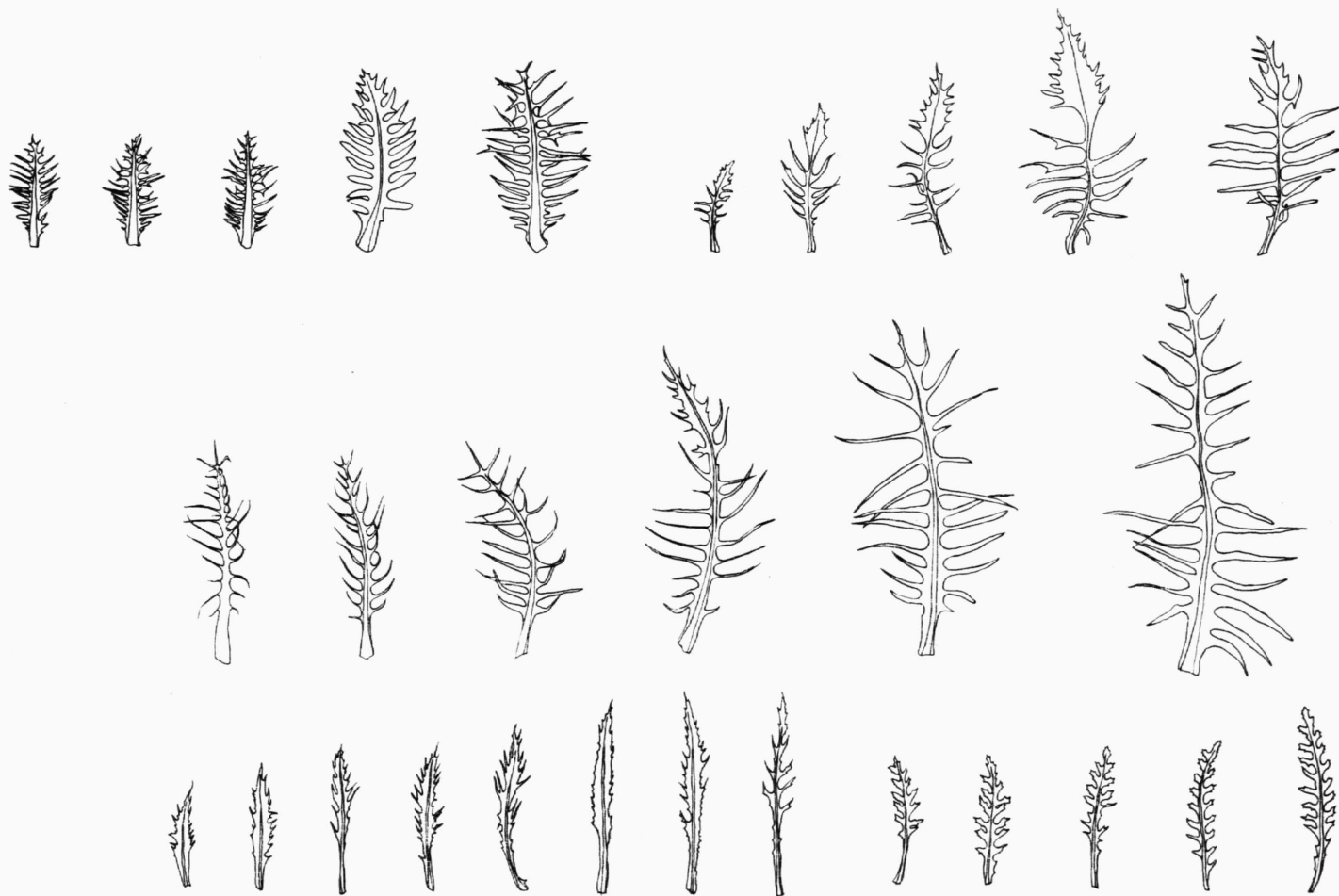
Ekologie a fytocenologie

R. amphibia je vázána na stanoviště s dostatečnou zásobou vody, alespoň po část roku zaplavená; jsou to hlavně polohy v aluviích řek, kde dochází během roku k silnému kolísání hladiny, ke kterému je dobře přizpůsobena (KOPECKÝ 1965). Hydrofáze nastává zpravidla v zimním a jarním období. Při dlouhotrvajícím zaplavení vysokým sloupcem vody vytváří trvale sterilní ekomorfosy. Jinak vykvétá koncem hydrofáze a v limosní fázi od konce května do poloviny července. Semena přináší od konce června do konce července při přechodu z limosní do terestrické fáze. V terestrické fázi snáší dobře úplné vyschnutí půdy; přečkává ji ve vegetativním stavu nebo jen v podzemních orgánech a v semenech. Pokud jde o půdu, vyskytuje se především na jemnozrnných sedimentech (bahno, jíl), písčitém a hrubším usazeninám se vyhýbá. Srovnání s geologickými a pedologickými mapami potvrzuje, že se nejvíce vyskytuje v oblasti rozsáhlejších holocénních náplavů. Tam kde se vyskytuje při potociích a řekách bez rozsáhlejšího aluvia, je její výskyt často v souvislosti s jílovitými půdami. Půdy, které osidluje, jsou většinou živinami bohaté, humosní. Také vodní nádrže, u nichž se vyskytuje, jsou zpravidla eutrofní.

Na našem území osidluje *R. amphibia* hlavně dva typy stanovišť: jednak břehy stojatých vod (tůňe, stará říční ramena) bez intensivnějšího vlivu tekoucí vody, jednak břehy a náplavy pod občasným, ale silným vlivem proudící vody. Z fytocenologického hlediska jsou to stanoviště společenstev třídy *Phragmitetea* (BALÁTOVÁ 1963). Optimum svého rozvoje má *R. amphibia* na okrajích periodických stojatých vod v sublitorálních společenstvech svazu *Oenathion aquaticae*. S ubývajícím vlivem hydrofáze v dalších pobřežních zónách ubývá i zastoupení *R. amphibia*. Tak ve vlastních rákosinách (svaz *Phragmition communis*) je dosti hojná, zvláště pokud jsou prosvětlené, takže bývá někdy uváděna jako svazový charakteristický druh (ELLENBERG 1963). Méně je zastoupena i ve společenstvech vysokých ostřic (řád *Magnocaricetalia*). Konečně proniká i do vlhkých variant prosvětlených lužních společenstev (svazy *Salicion triandrae* a *Salicion albae*).

Poněkud atypický je výskyt *R. amphibia* v rákosinách, lemujících rybníky. Kolísání vodní hladiny je ve srovnání se stanovišti v aluviích nepatrné a také konkurenční podmínky jsou pro ni nepříznivé. Proto je tento typ výskytu spíš výjimečný.

Výskyt *R. amphibia* při tekoucích vodách spadá většinou do společenstev svazu *Phalaridion arundinaceae*, hlavně *Rorippo-Phalaridetum* KOPECKÝ 1961 ze středních a dolních toků; vytváří vlastní subasociaci, osidlující jemnozrnné náplavy (KOPECKÝ et HEJNÝ 1965). I když je pro toto společenstvo význačná, domnívám se, že její výskyt zde je v poměru k výskytu ve stojatých vodách druhotný. Nasvědčuje tomu kromě kvantitativně menšího zastoupení v porůčních rákosinách hlavně běžná hybridizace s *R. silvestris*



Obr. 6. Různé typy primárních listů *R. amphibia* (nahore a uprostřed) a *R. austriaca* (dole)

Verschiedene Formen der Primärblätter von *R. amphibia* (oben und in der Mitte) und von *R. austriaca* (unten)

(viz str. 35). Někdy výskyt *R. amphibia* přesahuje i do svazu *Sparganio-Glycerion*.

Na rozdíl od ostatních rukví nepřechází *R. amphibia* ve větším měřítku do druhotných společenstev. Ze silně narušených biotopů buďto mizí, nebo zůstává ve fragmentech původních společenstev v odvodňovacích příkopech, na regulačních hrázích řek apod.

Heterofylie

Prízemní a spodní lodyžní listy u *R. amphibia* jsou výrazně odlišné od vyšších lodyžních listů. Zatímco horní listy jsou nedělené (nejvýš lyrovitě laločnaté), přízemní jsou hluboce peřenosečné, s úkrojky čárkovitými (u ponořených listů až nitkovitými) celokrajnými, někdy s jedním až dvěma velkými zuby (obr. 6). Směrem k vrcholu listu se hloubka zářezů někdy zmenšuje, takže vzniká souvislá terminální část čepele, hluboce nepravidelně zubatá. Hloubka dělení přízemních listů se směrem vzhůru po lodyze zmenšuje, až přecházejí postupně v celistvé lodyžní listy (obr. 3). Tyto dělené listy bývají označovány jako primární (GLÜCK 1911). Pokud jde o dobu vzniku, tvoří se primární listy na začátku vegetačního období (v kultuře na suchu v březnu až květnu). V další fázi vývoje se vytvářejí listy méně dělené až postupně zcela nedělené. Primární listy odumírají a mizí, ve vodním prostředí se mohou zachovat déle než na suchu. Nová fáze tvorby primárních listů začíná na podzim, po odumření celé nadzemní části (září až listopad).

Původně byl vznik dělených listů pokládán za důsledek růstu, resp. založení ve vodním prostředí (např. VELENOVSKÝ 1907). Prodlužování a zužování, případně větší stupeň dělenosti submersních orgánů je u vodních rostlin běžným zjevem. Experimentálně bylo zjištěno, že tento jev je vyvoláván hlavně společným působením snížené světelné intensity a zvýšeného tlaku (GESSNER 1955). U rukví (a u příbuzných rodů) se však nejedná o přímé ovlivnění vodním prostředím, jak ukazuje vznik dělených listů na suchu. Vytváření primárních dělených listů je zde součástí biologického cyklu rostliny; vzniklo pravděpodobně jako ekomorfotická adaptace k periodickému zaplavení, která se v průběhu vývoje stala dědičnou. Proto také není oprávněné odlišování infraspecifických taxonů podle výskytu heterofylie (nejčastěji *Nasturtium amphibium* a *indivisum* Dc., a β *variifolium* Dc. Popisy těchto taxonů, které mluví o „spodních a středních listech dělených“, „jen nejspodnějších listech dělených“ a „všech listech nedělených“, zachycují pouze časová stadia, ovlivněná také ekologií stanoviště.

Primární dělené listy se vytvářejí podle stejných zákonitostí také u *R. austriaca*. Jsou poněkud jiného tvaru než u *R. amphibia* (obr. 6), jejich vytváření je omezeno na kratší dobu a proto jsou méně nápadné. Také všichni kříženci těchto dvou druhů tvoří dělené primární listy (*R. amphibia* × *R. silvestris* — obr. 3).

Rorippa austriaca (CR.) REICHENB.

REICHENBACH Deutschl. Fl. 1 : 84, 1837.

Syn.: *Nasturtium austriacum* CRANTZ Stirp. austr. 1 : 15, 1762. — *Camelina austriaca* (CR.) PERSOON Syn. 2 : 191, 1807. — *Leiolobium austriacum* (CR.) OPIZ Seznam 58, 1851.

Rozšíření

R. austriaca je ponticko-panonský typ se silnou tendencí k adventivnímu pronikání k západu. Oblast přirozeného rozšíření sahá od Uralu, západního Kazachstanu, Předkavkazí a Zakavkazí a východního Turecka přes jižní a střední část evropského SSSR, Bulharsko, Rumunsko, Maďarsko a srbské a chorvatské nížiny po východní část Dolního Rakouska a do jižního (nebo

alespoň jihovýchodního) Polska. Adventivní výskyt je znám z ostatních částí Rakouska, severního Polska, z jižní části Skandinávie, Anglie, Irska, Dánska, Holandska, Belgie, celého Německa, střední Francie, Švýcarska a Itálie. Mimo Evropu byla zavlečena do USA (New York, New Jersey, Wisconsin).

Na území ČSSR dosahuje *R. austriaca* severozápadní hranice svého rozšíření, nebo přesněji řečeno, její původní areál přechází v oblast adventivního výskytu. Je rozšířena převážně v porůčí větších toků v oblasti Pannonicum (obr. 7). Má výraznější teplomilný charakter než *R. amphibia* v tom smyslu, že jádro výskytu *R. austriaca* leží v xerothermních okresech (podoblast Eu-pannonicum) a že méně (většinou adventivně) přesahuje do subpanonských a subherceynských okresů. Nadmořská výška hlavního rozšíření nepřesahuje 250 m n. m. (nížiny), ojedinělý adventivní výskyt je i v pahorkatině a nižším podhůří do 600 m. Nejvyšší doložené údaje jsou z Českomoravské vysočiny 615 m (Nové Město n. Mor.), z Orlických hor 580 m (nádraží Rokytnice), ze západních Beskyd 585 m (Ústie n. Priehr.) a ze Spišské kotliny 550 m (Levoča). Sběr HAZSLINSKÉHO (1839) s označením „Kesmák“ by se snad mohl vztahovat na Kežmarok (maď. Kesmark), což by byla nejvyšší lokalita u nás — 620 m. Klimaticky je oblast pravděpodobně původního výskytu charakterisována roční průměrnou teplotou nad 8° v Čechách a na Moravě a nad 9° na Slovensku. Výrazně se shoduje s oblastí vyšší kontinentality.

Vzhledem k ruderální povaze stanovišť *R. austriaca* není vždy dobře patrné, kde je její výskyt původní a kde je adventivní. Celkem nesporně původní je na jižní Moravě a na jižním a východním Slovensku, kde se vyskytuje v přirozených nebo alespoň málo porušených podmínkách. V ostatních oblastech jsou aluvia řek tak změněna lidskou činností, že se tu žádná přirozená společenstva s *R. austriaca* nezachovala. Proto předpokládám původnost výskytu pro ta území, jejichž květena má celkově teplomilný charakter, a odkud je větší množství údajů (také starých, před intenzivnějším ovlivněním aluvií).

Na Slovensku patří k takovým územím horní Pohornádí (Velká Lodiná, Spišská Nová Ves), kde výskyt *R. austriaca* navazuje na rozšíření v Košické nížině. Na Moravě je mimo panonskou oblast *R. austriaca* pravděpodobně původní v jižní části Hané a na dolní Bečvě. Lokality na střední a horní Bečvě, v severní části Moravské brány a na Ostravsku mají již převážně adventivní charakter. V Čechách je největší nahromadění lokalit na dolní Berounce, v pražské kotlině a v Polabí od soutoku s Vltavou. Vzhledem k tomu, že je to území výrazně xerothermní s vyzníváním panonské vegetace, pokládám zde výskyt *R. austriaca* za původní. Pozoruhodné je, že ve středním Polabí, které by jejím nárokům celkem vyhovovalo, je vzácná. Již POLÁK (1880) výslovně uvádí, že v této oblasti chybí. Ve východním Polabí je častější, ale již na adventivních stanovištích. Také výskyt na Plzeňsku by se mohl pokládat za původní; je možné spojení s výskytem na dolní Berounce přes roztroušené lokality na středním toku.

Ekologie a fytocenologie

Ekologická amplituda *R. austriaca* je velmi široká, což znesnadňuje stanovení jejího původního biotopu, resp. společenstva, odkud se rozšířila na druhotná stanoviště. Hluboký kořenový systém jí umožňuje osidlovat i polohy, kde hladina spodní vody leží velmi hluboko. Na druhé straně může růst i na stanovištích s převládající hydrofází. V aluviích se silně porušenou vegetací přechází na poloruderální či ruderální stanoviště, takže je nesnadné určit, jde-li o původní výskyt na druhotném stanovišti (apofyt) nebo o adventivní zavlečení (neofyt.) Adventivně proniká i na lokality, značně vzdálené

od aluvií; v posledních letech se intensivně šíří, přičemž často sleduje železniční trati.

Heterofylie *R. austriaca*, shodná s *R. amphibia*, ukazuje přizpůsobení ke krátké hydrofázi. Hydrofázi i limosní fázi v jarním období přechází ve vegetativním stavu. Větší část vegetačního cyklu probíhá v terestrické fázi; na druhotných stanovištích roste často trvale v terestrických podmínkách. Podle sledování v kultuře kvete od první poloviny června do konce července, zralá semena přináší od druhé poloviny července do začátku srpna. Pokud jde o půdu, nejeví žádné výrazné nároky.

Fytocenologické zařazení *R. austriaca* lze provést jen s určitou pravděpodobností. Společenstva aluviálních poloh, v nichž se hojně vyskytuje, patří do svazů *Deschampsion caespitosae* (= *Agrostion albae* Soó 1933) a *Alopecurion pratensis* na jedné straně a svazu *Senecion fluviatilis* (= *Convolvulion sepium* Tx. apud OBERD. 1949) na straně druhé. Do prvních dvou svazů patří společenstva zaplavovaných luk pannonské oblasti. Silně přeplovované společenstvo *Agrostidetum albae* UJVÁROSI 1941 obsahuje *R. austriaca* ve ve značném množství. Méně hojná je ve společenstvu *Alopecuretum pratensis* EGGLEER 1933, kde také dochází k intensivní hybridisaci s *R. silvestris*, což nesvědčí pro její původnost v tomto společenstvu. Hlavní druhy těchto společenstev jsou — na rozdíl od *R. austriaca* — poléhavé a mělkokořenné.

Společenstva svazu *Convolvulion sepium* lemuji v málo narušených podmínkách lužní křoviny; často bývají obohacena o neofyty, k nimž patří v západní Evropě i *R. austriaca*. Někdy nahrazují též vykáčený lužní les. Ekologické adaptace *R. austriaca* — hluboký kořenový systém, vzpřímený růst, někdy s tendencí k popínání — svědčí pro to, že se vyvinula na polohách s hlubší hladinou spodní vody a mimo dosah přeplovování prudce tekoucí vodou. Tím se shoduje s druhy svazu *Convolvulion sepium* a proto nejspíš zde musíme hledat východisko pro její další šíření. Pro nedostatečnou znalost společenstev tohoto svazu je však nemožné stanovit to s větší určitostí.

Také v dalším společenstvu s hojnějším výskytem *R. austriaca*, as. *Rorippa austriaca*—*Agropyrum repens* Tx. 1950 ze svazu *Agropyro-Rumicion crispi*, svědčí její rozsáhlá hybridisace s *R. silvestris* proti její původnosti. Extrémní je výskyt *R. austriaca* na stanovištích s větším vodním sloupcem ve svazu *Oenanthion aquaticae* (VICHEREK 1962b).

Druhotná společenstva, v nichž se *R. austriaca* u nás vyskytuje, jsou dvojího typu: Na rudérálních stanovištích jsou to společenstva svazů *Sisymbrium officinalis* a *Euarction*, a to buď v sušších polohách aluvia nebo mimo ně (zvláště hojně v iniciálních stadiích se sníženou konkurencí na čerstvě uvolněné půdě). Na okrajích luk, v příkopech apod. jsou to ochuzené partie kulturních luk svazu *Arrhenatherion elatioris*. Do agrofytocenos proniká u nás jen zřídka. Obiloviny zcela potlačují její růst; příznivější podmínky má v okopaních. Pro hlubokou kořenovou soustavu a intensivní vegetativní rozmnožování je to plevel velice vytrvalý, při správné agrotechnice (hlavně hluboká orba) se však nemůže příliš rozšířit. Na mezích a v okrajových částech polí se však udržuje celá desetiletí (např. Jezbiny u Jaroměře).

***Rorippa islandica* (OEDER) BORB.¹⁾**

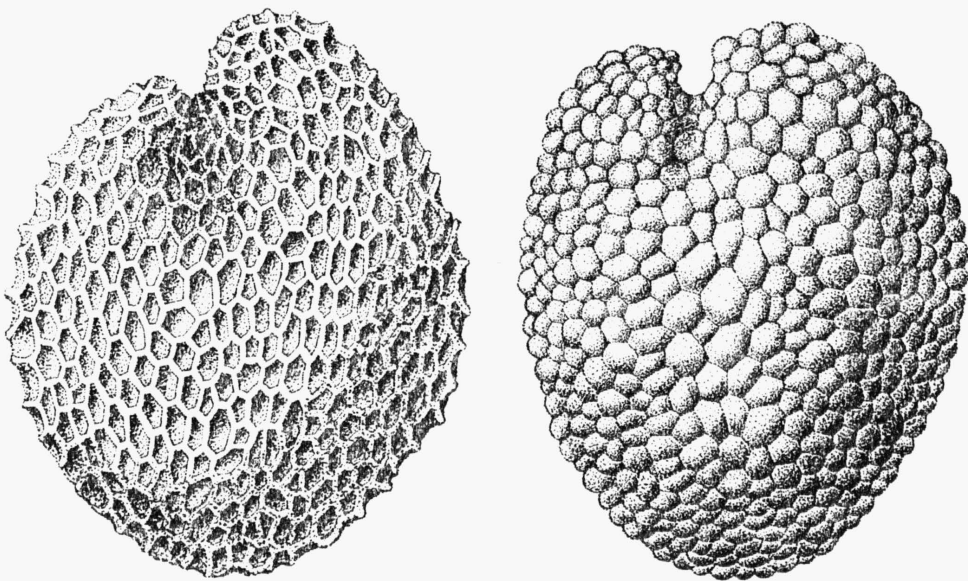
BORBÁS Balaton Fl. 2 : 392, 1900.

Syn.: *Sisymbrium islandicum* OEDER ex MURRAY N. Coment Soc. Sci. gotting. 3 : 81, 1773. — *Sisymbrium palustre* POLLICH Hist. Pl. Palatin. 2 : 230, 1777. — *Nasturtium palustre* DE CANDOLLE Syst. nat. veg. 2 : 191, 1821. — *Rorippa palustris* BESSER Enum. Pl. Volhyn. 27, 1822.

Rozšíření

R. islandica je kosmopolitní druh. Její areál lze charakterisovat takto: v mírném pásmu je obecná na severní polokouli, řidká na jižní; v subtropickém pásmu, zvláště v aridních oblastech chybí nebo je řidká; v tropech chybí nebo je ojedinělá.

V Československu je rozšířena v celém území kromě horských poloh (obr. 8). Hlavní jádro jejího výskytu leží v pahorkatině a v podhůří mezi 250 a 600 m n. m. (odpovídá fytogeografickým podoblastem Subhercynicum a zčásti Subpannonicum). Zřídka se vyskytuje nad 600 m: nejvyšší výskyt v Čechách je na Šumavě ve výši 700—770 m (Želnavá, Mladoňov, Polná,



Obr. 9. Semena *R. silvestris* (vlevo) a *R. islandica* (vpravo)

Samen von *R. silvestris* (links) und *R. islandica* (rechts)

Lipenská nádrž), v Krkonoších (Špindlerův Mlýn 700 m, Harrachov 710 m) a na Českomoravské vysočině (Svratka 630 m), na Slovensku ve Slovenských Beskydech (Oravská Polhora 720 m), v Nízkých Tatrách (750—800 m) a ve Vysokých Tatrách (800—1000 m). V nížinách pod 250 m se rovněž vyskytuje, ale je podstatně řidší. Klimaticky jsou oblasti hlavního výskytu drsnější a shodují se s územími suboceánického charakteru (cf. HOUBEK 1963). Většina těchto oblastí má velké množství rybníků, což podporuje hojný výskyt *R. islandica*, ale neplatí to všude. Mimo rybníční oblasti je častá např.

¹⁾ Po odevzdání rukopisu k tisku vyšla práce B. JONSELLA (Studies in the North-West European Species of *Rorippa* s. str. — Symb. bot. ups. 19/2 : 1—222, 1968); její výsledky nejsou v rozporu se závěry tohoto článku s jedinou výjimkou. JONSELL zjistil, že druh *R. islandica* se skládá ze dvou dobře definovaných druhů: diploidní *R. islandica* (OEDER) BOBÁS s rozšířením zhruba arkticko-alpínsko-sibiřským a tetraploidní *R. palustris* (L.) BESS. s kosmopolitním rozšířením. První druh v Československu nebyl zjištěn, veškerý studovaný materiál odpovídá morfologicky i tetraploidním počtem chromosomů ($2n = 32$) druhu *R. palustris*.

v Poorličí, v oblasti Poličky a Hlinska, na horní Oravě a v podhůří Vysokých Tater.

Ekologie a fytoecenologie

Primární stanoviště *R. islandica* jsou vázána na obnažené břehy řek a vodních nádrží. Druhotná stanoviště jsou vždy značně vlhká. Období dlouhé hydrofáze přechází v semenech, klíčí teprve po opadnutí vody v li-mosní fázi, ve které probíhá větší část jejího vývoje. Teprve dozráváním plodů a semen končí její vývoj v terestrické fázi. Její fenologie je určována dobou obnažení půdy, takže její vývoj může začít kdykoliv mimo zimní období (u příliš pozdě vzešlých jedinců pochopitelně se celý cyklus nedokončí). Podle sledování v kultuře začíná kvést asi 3 měsíce po výsevu a semena přináší asi 1½ měsíce po rozkvětu.

Trváním je *R. islandica* normálně jednoletá. Za výjimečných podmínek může přezimovat a být plodná i podruhé. Údaj některých flór, že je dvouletá až vytrvalá, není správný alespoň pro středoevropské podmínky. V atlantickém klimatu s mírnou zimou mohou být dvouleté rostliny hojnější a snad by mohly vegetovat i více let.

R. islandica roste stejně na bahnitých, jílovitých i písčitých půdách bez ohledu na kyselost, je však dost výrazně nitrofilní. Pozoruhodný je výskyt na místech s nepatrným množstvím minerální půdy, např. plovoucí trámy, staré lodky nebo též polštáře odumřelých rostlin. Z fytoecenologického hlediska se *R. islandica* vyskytuje hlavně ve společenstvech svazu *Bidention tripartiti*, který obsahuje pionýrská společenstva obnažených břehů a je také charakteristickým druhem stejnojmenného řádu. Rovněž hojná je v ekologicky blízkých společenstvech svazu *Nanocyperion flavescens*. Společenstva obou těchto svazů, často mosaikovitě promíchána, jsou velmi rozsáhle vyvinuta na obnažených dnech letných rybníků, kde se *R. islandica* vyskytuje masově (KLÍKA 1935, NEUHÄUSL 1959). Často přechází do volnějších porůčních rákosin svazu *Phalaridion*, ojediněle také do lužních lesů, pokud jsou dostatečně prosvětlené. Jako plevel se vyskytuje pro svou světlo-milnost pouze v okopaninách na dostatečně vlhkých polích nebo v zahradách. Hospodářsky není nebezpečná, má význam pouze jako indikátor nadměrně vlhkých půd. Proniká též na ruderalní stanoviště, většinou v aluviu nebo na lokálně zamokřených polohách.

Rorippa silvestris (L.) BESS.

BESSER Enum. Pl. Volhyn. 27, 1822.

Syn.: *Sisymbrium silvestre* L. Sp. Pl. 657, 1753. — *Nasturtium silvestre* (L.) R. BROWN in AITON Hort. kew. ed. 2, 4 : 110, 1812.

Rozšíření

R. silvestris je rozšířena v celé Evropě kromě nejsevernější a nejjihuější části na východě až po Ural. Zavlečená a zdomácnělá je v Severní Americe (USA: hlavně severových. státy, Kanada: jihovýchodní část; Grónsko). Dále byla ojediněle zavlečena do severní Afriky a jižní Ameriky.

V ČSSR je rozšířena hlavně v nížině a v pahorkatině do 500 m n. m. (obr. 10), tj. ve fytogeografické oblasti Pannonicum, řidčeji v Subhercyniku a v karpatských předhůřích. Většinou sleduje velké i menší řeky, často i na horních tocích. Přes 500 m vystupuje jen zřídka, a to převážně na ruderalních

stanovištích. Nejvyšší doložený výskyt je znám z Vysokých Tater (Štrbské pleso 1300 m), z Rudohoří (Jáchymov 600 m) a Žďárských vrchů (Nové Město n. Mor. 600 m).

Ekologie a fytocenologie

Původní výskyt *R. silvestris* je omezen na říční aluvia, kde osidluje převážně polohy kolem středního stavu vody, které jsou pod občasným přímým vlivem tekoucí vody. Větší část jejího vývoje probíhá v terrestrické fázi s dostatečnou vlhkostí, krátkou hydrofází přechávká v podzemních orgánech. V teplejších oblastech vytváří při déle trvajícím přepravení submersní ekomorfosy s protáhlými aerenchymatickými lodyhami a s řídkými, silně redukovanými listy.

Fenologický rytmus je značně ovlivněn kolísáním vodního stavu. První lodyhy jsou často přepraveny sedimenty z letní záplavy, poléhají a vyhánějí další výhonky, které dozrávají teprve koncem léta. Pokud dozrají první plody, lodyhy po vysemenění odumrou; na konci léta vyraží nové květonosné lodyhy, plody na nich však zpravidla nedozrávají. V kultuře začíná kvést v 1. polovině června a kvete do konce července, semena přináší od poloviny července do poloviny srpna.

Může se vyskytovat na různých substrátech bez ohledu na zrnitost, v přirozených podmínkách dává však přednost hrubším náplavům (písek, štěrk). Vždy je vázána na půdy bohaté dusíkem. Ve srovnání s ostatními druhy je poměrně méně světlomilná, a proto se může uplatnit i na mírně zastíněných stanovištích.

Původní společenstva, v nichž se dá hledat zdroj šíření *R. silvestris* do sekundárních, jsou silně narušena. Těžiště jejího výskytu v aluviálních nivách leží ve společenstvech svazu *Agropyro-Rumicion crispi*, jehož je svazovým charakteristickým druhem. Jinak proniká více či méně do všech společenstev se značnou vlhkostí; nejčastěji do společenstev lesknice (svaz *Phalaridion arundinaceae*), kde vytváří vlastní facii na okraji a na rozvolněných místech, a do vlhkých záplavových luk svazu *Deschampsion caespitosae*. Dostí častá je také v lužních lesích a pobřežních křovinách (svazy *Salicion triandrae* a *Salicion albae*) alespoň poněkud prosvětlených. Mimo aluvia je *R. silvestris* zastoupena v přirozených společenstvech slanisek, hlavně ze svazu *Juncion gerardi*.

Na místech úvodních společenstev přechází *R. silvestris* hojně do sekundárních společenstev, jako typický upofyt. Na ruderální stanoviště přechází s ostatními druhy *Agropyro-Rumicion crispi*, ať už v aluviích nebo na vlhkých polohách mimo ně. Má však větší odolnost proti suchu a proto může pronikat i na stanoviště ruderálních společenstev svazu *Sisymbrium officinalis*. Na sešlapávaných stanovištích (svaz *Polygonion avicularis*) je také dosti hojná, často jen ve vegetativním stavu.

Kromě toho proniká jako plevel do agrofytocenos, a to jak do okopanin, tak pro svou relativně menší světlomilnost i do obilovin. Je význačným druhem plevelové asociace *Rorippa silvestris-Chenopodium polyspermum* KÖHLER 1961 ze svazu *Eupolygono-Chenopodium polyspermi* na vlhkých polích. Přesahuje i do sušších poloh do plevelových fytocenos svazu *Panico-Setarion* (např. v Polabí — KROPAČ nepubl.). I když je to z našich rukví nejrozšířenější plevel, při správné agrotechnice (hlavně dostatečně hluboká orba) se nestává obtížným. Pouze v lesních školkách, kde se půda nemůže po několik let dostatečně obracet, je hospodářsky škodlivá (LOKVENC 1964).

Rorippa pyrenaica (LAM.) REICHENB. (Tab. VI.)

REICHENBACH Deutschl. Fl. 1 : 571, 1837.

Syn.: *Myagrum pyrenaicum* LAMARCK Encycl. méth., Bot. 1 : 571, 1783. — *Nasturtium pyrenaicum* (LAM.) R. BROWN in AITON Hort. kew. Ed. 2, 4 : 110, 1812. — *Rorippa stylosa* (PERS.) MANSFELD et Rothmaler Ber. deutsch. bot. Ges. 58a : 113, 1940.

R. pyrenaica je rozšířena v jihovýchodní a jihozápadní Evropě, přičemž mezi oběma částmi areálu je zřetelný hyát v západní části Jugoslávie a v rakouských Alpách. U nás se vyskytuje pouze v nejvýchodnější části státu v Nízkých Poloninách (podrobněji viz Tomšovic 1965, kde je též mapa). Zavlečená byla nalezena na středním Slovensku na železniční trati u Kremnice. Na našem území roste na travnatých svazích pahorkatinných až podhorských poloh, někdy též na sušších terasách v údolí potoků (250—800 m n. m.). Přesnější fytoocenologické zařazení našich lokalit nelze zatím provést (lokality jsem sám nenavštívil a literatura chybí); nejbližší lokality v Rumunsku patří hlavně do společenstev svazu *Danthonio-Stipion stenophyllae*, za jehož význačný druh je *R. pyrenaica* pokládána (Soó 1949).

Rorippa kernerii MENYHART, halofyt nížin při karpatském oblouku (panonská v Maďarsku a v Jugoslávii, valašská a moldavská v Rumunsku, dále v Makedonii a snad i v Bulharsku), nebyla u nás dosud zjištěna (cf. Tomšovic 1965). Vyskytuje se výhradně na půdách se zvýšeným obsahem solí. V sousedním Maďarsku je téžistiště jejího výskytu ve společenstvech svazů *Beckmannion eruciformis* a *Bolboschoenion maritimi* Soó 1933 s dostatečnou vlhkostí s určitou hydrofází v jarním období. Do sušších společenstev svazu *Juncion gerardi* proniká málo. Tato společenstva jsou na našem území vyvinuta v ochuzených variantách (VICHEREK 1962a). Poměrně nejlepší podmínky pro možný výskyt *R. kernerii* jsou v Potiské nížině na východním Slovensku.

Kříženci

Rozlišení uvedených pěti druhů by nedělalo potíže. Hlavní příčinou taxonomické obtížnosti rodu *Rorippa* je však mezidruhovná hybridisace. Studované druhy nejsou izolovány úplnou sterilní bariérou, tj. dávají mezi sebou alespoň částečně plodné křížence. Důsledkem toho je vznik polymorfních hybridních rojů, které mají vcelku přechodný charakter mezi rodiči.¹⁾ Na tento fakt poukazovaly již některé starší práce (NEILREICH 1852, 1859, z našeho území POLÁK 1880, FRÖHLICH 1914), založené na observační morfologické metodě. Přesto byly jednotlivé typy z těchto komplexů stále popisovány jako samostatné druhy nebo nižší taxony; tak postupoval také autor jediné monografické studie o rodu *Rorippa* BORBÁS v této studii (1879) i v řadě pozdějších prací. Jeho práce přes některé správné závěry spíš zatemnily než vyjasnily problematiku rodu v Evropě. Navíc byla často v praxi používána jména konfusně pro jedince z hybridních komplexů s různými rodiči. Některá z těchto jmen jsou zmíněna v odstavcích jednotlivých kříženců.

Druhy rukví nejsou dostatečně izolovány ani sterilní bariérou ani geograficky a tak si lze jejich diferenciaci vývojově vysvětlit převážně ekologickou izolací. Pro vznik hybridů jsou proto příznivé různým způsobem porušené biotopy, které tuto izolaci prolamují a umožňují setkání různých druhů. Taková stanoviště vznikají v říčních aluviálních nivách, kde je soustředěn původní výskyt rukví, hlavně v důsledku činnosti člověka velmi často. Na těchto stanovištích jsou také příznivé konkurenční podmínky pro udržení vzniklých hybridů. Naopak málo příznivá jsou relativně stabilizovaná a uzavřená společenstva; vznik a udržení kříženců je možné jen na jejich

¹⁾ Stručný přehled problematiky přirozené hybridisace viz TOMŠOVIC 1967.

okrajích nebo ve fázích, kde jsou na hranici své ekologické amplitudy. Z časté hybridisace druhu v určitém společenstvu lze také usuzovat, že druh je tu přítomen druhotně, mimo svůj původní ekotop, kde se diferencoval.

O ekologických nárocích kříženců rukví lze obecně říci, že jsou přechodné mezi nároky rodičů. V hybridních rojích lze pozorovat určitou korelaci mezi morfologickými a ekologickými vlastnostmi v příklonu k jednomu nebo druhému rodiči. V přírodě to má za následek postupnou zonaci jednotlivých typů podle měnících se podmínek prostředí (hlavně vlhkosti). Tato závislost byla někdy vysvětlována opačně, to jest, že určité podmínky vyvolávají vznik přechodných typů jako ekomorfos (BAUMANN 1911). O chybnosti tohoto vysvětlení se lze přesvědčit prostým přesazením do stejných podmínek, kde typy zůstávají více méně konstantní.

Kromě dále uvedených tří kříženců se z Evropy i z našeho území udává několik dalších. Jsou to hlavně hybridy, kteří mají jako jednoho rodiče *R. islandica*: $R. islandica \times R. silvestris = R. \times brachystyla$ (WALLR.) LAWALRÉE, $R. amphibia \times R. islandica = R. \times erythocaulis$ BORBÁS $R. austriaca \times R. islandica = R. \times neogradensis$ BORBÁS. V československých populacích, kde jsem speciálně sledoval eventuální podíl *R. islandica* v hybridech, jsem žádný nepochybný případ nenalezl, ani tam, kde rostly druhy těsně pohromadě. Vzhledem k tomu, že jsem navštívil omezený počet lokalit a že na herbářovém materiálu jsou znaky *R. islandica* obtížně rozlišitelné, považuji však existenci těchto kříženců i u nás za možnou. V každém případě by jejich výskyt musel být daleko vzácnější, než u tří zjištěných kříženců. Negativní výsledek při zjišťování hybridů *R. islandica* výslovně uvádějí FRÖHLICH (1914) z jižní Moravy a SOEST (1925) z Holandska.

Rorippa amphibia \times austriaca ($R. \times hungarica$ BORBÁS Tanáregyl. Közl. 15 : 197, 1877) se vyskytuje roztroušeně v říčních aluviích výhradně v oblastech překrývání obou druhů. Je méně variabilní než jiní kříženci, má vysoké procento deformovaného pylu a semena většinou nedozrávají. To vše spolu s roztroušeným ojedinělým výskytem ukazuje, že tyto druhy netvoří hybridní roje v takovém rozsahu, jako ostatní uvedené dvojice druhů. $R. \times hungarica$ roste u nás v podmínkách společenstev rákosin a vysokých ostřic.

Rorippa amphibia \times R. silvestris ($R. \times barbaraeoides$ (TAUSCH) ČELAK. Prodr. Fl. Böhm. 458, 1874 pro sp.) je hojná v porůčí větších řek, kde se setkávají rodičovské druhy, zřídka v oblastech, kde jeden z rodičů chybí. Je téměř plně plodná, jak ukazuje malé procento zakrnělého pylu a vysoká klíčivost semen. Proto vytváří hybridní roje, které bývají v silně porušených aluviálních územích velmi rozsáhlé. Do tohoto komplexu spadají z větší části typy, označované jako *R. anceps* (WAHL.) REICHENB., *R. prostrata* (BERG.) SCHINZ et THELL., *Nasturtium morisonii* TAUSCH a jiné. Ekologická amplituda tohoto hybrida pokrývá rozpětí mezi oběma rodiči. Na téže lokalitě jeví také zřetelnou fenologickou intermediaritu. Osidluje stanoviště přibližně kolem čáry středního stavu vody vždy s delší nebo kratší hydrofází. Nejčastější je v říčních korytě a v jeho blízkosti na stanovištích svazu *Phalaridion arundinaceae*, kde je počítána k charakteristickým svazovým druhům (KOPECKÝ 1961 jako *R. „terrestris“*). Na druhotných stanovištích těchto poloh, jako jsou např. navigační hráze, vytváří různé typy $R. amphibia \times R. silvestris$ celé porosty. Zřídka se vyskytuje v kontaktních společenstvech svazu *Bidention tripartiti* nebo *Agropyro-Rumicion crispi*. V daleko menším množství je tento kříženec zastoupen při stojatých vodách, hlavně ve společenstvech vysokých ostřic.

Rorippa austriaca \times R. silvestris ($R. \times armoracioides$ (TAUSCH) FUSS Fl. transsilv. exc. 47, 1866) provází většinou původní či adventivní výskyt

R. austriaca, která má v celém svém výskytu kontakt se širším rozšířením *R. silvestris*; jako jediný z kříženců se též sama šíří adventivně. Podobně jako předešlý kříženec je dosti plodná s malým procentem abortovaného pylu a dobrou klíčivostí a tvoří velmi variabilní hybridní roje. Sem patří typy, popsané jako *Camelina austriaca* β *foliis inciso-dentatis* J. et K. PRESL, *Nasturtium austriacum* β *lyratum* WALLROTH, *Nasturtium commutatum* OPIZ, *Rorippa terrestris* ČELAK. (*R. „terrestris“* v Květeně ČSR — NOVÁK 1948 — odpovídá hybridu *R. amphibia* $\times$ *silvestris*), *Rorippa Neilreichii* BECK a další. Ekologickými nároky se častěji blíží *R. austriaca*. Fytocenologicky spadá její primární výskyt hlavně do společenstev svazu *Alopecurion pratensis* (velmi hojně ve společenstvu *Alopecuretum pratensis* EGGLER 1933). Kromě toho přesahuje na sušší louky nebo do společenstev vysokých ostřic. Vyskytuje se též jako plevel v obilninách a jako ruderal na železničních tratích. Zcela odlišný typ výskytu představují lokality na písčitém substrátu na okrajích aluviálního území, např. písčité pole, okraje bcrů aj. Tato stanoviště jsou uváděna na řadě herbářových dokladů z Polabí a z jižní Moravy. Sám jsem ji nalezl u Vědomic u Roudnice ve společnosti psamofytních druhů svazu *Arposerion minimae*. V ekologickém ohledu jeví tento hybrid určitou diferenciaci od rodičovských druhů a zdá se, že ze všech studovaných kříženců rodu *Rorippa* pokročil nejdále ve vývinu v hybridogenní druh.

V silně porušených aluviálních územích lze často nalézt rostliny, které nelze spolehlivě zařadit k žádnému ze zmíněných kříženců. Vzhledem ke společnému výskytu všech rodičů a kříženců a k neúplné izolaci je možno předpokládat alespoň pro část z nich vznik zkřížením více než dvou druhů. Znaky jednotlivých druhů rukví se však neliší natolik, aby bylo možné určit rodičovskou kombinaci morfologickým rozbořem; tato otázka je řešitelná pouze experimentálně.

Zusammenfassung

1. Die Gattung *Rorippa* ist hauptsächlich durch gelbe Blüten, mediane Nektarien und Fruchtklappen ohne Mittelnerv gekennzeichnet; durch diese Merkmale wird sie von den Gattungen *Armoracia* FABR., *Nasturtium* R. BR. und weiteren Gattungen unterschieden. Die Gattung *Armoracia* ist mit den Sumpfkressen eng verwandt, dagegen steht die Gattung *Nasturtium* eher der Gattung *Cardamine* näher. In der Tschechoslowakei kommen fünf Arten der Gattung *Rorippa* vor, und zwar *R. amphibia*, *R. austriaca*, *R. islandica*, *R. silvestris*, *R. pyrenaica* und ihre Bastarde.

2. *R. amphibia* (L.) BESS. ist in ganz Europa (ausser im nördlichen und südlichen Teile) in in Westsibirien bis zum Baikalsee verbreitet, in Nordamerika und Nordafrika ist sie eingeschleppt. In der Tschechoslowakei kommt diese Art hauptsächlich auf Alluvien von Flussunterläufen in wärmeren Gebieten bis zu einer Seehöhe von 300 m vor. Ihre optimalen Standorte liegen an Ufern von stehenden Gewässern, auf langfristig überfluteten Lagen, die im Spätsommer austrocknen; sie kommt in Gesellschaften des Verbandes *Oenanthion aquaticae*, weniger häufig im Verbands *Phragmition communis* vor. Auf jüngeren Anschwemmungen von fließenden Gewässern besitzt diese Art einen bedeutenden Anteil in Beständen des Verbandes *Phalaridion arundinaceae*.

An der Basis und am unteren Stengel bildet *R. amphibia* stark abweichende primäre Blätter, die im Unterschied von den höherliegenden nichtgeteilten Blättern in verschiedenem Grade geteilt sind. Die primäre Blätter sind oft submers, ihre Bildung ist jedoch nicht durch eine direkte Einwirkung von Wasser bedingt; im Vorfrühling und im Herbst wachsen solche Blätter auch auf trockenen Standorten.

3. *R. austriaca* (CR.) REICHENB. ist eine pontisch-pannonische Art mit starker Tendenz zu einer adventiven Ausbreitung nach Mittel- und Westeuropa; ausser Europa ist sie in den USA eingeschleppt. Ihr ursprüngliches Vorkommen in der Tschechoslowakei ist auf Alluvien warmer Niederungen des pannonischen Gebietes beschränkt (Südmähren und Südslowakei, vielleicht auch Mittel- und Nordböhmen). Diese Art besiedelt höhere kurz überflutete Lagen der Alluvien, ursprünglich wahrscheinlich in Gesellschaften des Verbandes *Senecion fluviatilis* (*Convolvulion sepium* T. X. apud OBERG.); sie wächst häufig auf überfluteten Wiesen des Verbandes *Deschampsion caespitosae*. Ihr sekundäres Vorkommen liegt auf Ruderalstandorten in trockeneren Alluvien und sie dringt adventiv auch ausserhalb von Alluvien, im Hügelland bis auf 500 m vor, wobei sie häufig Bahnstrecken begleitet.

4. *R. islandica* (OEDER ex MURR.) BORBÁS ist meistens in den aussertropischen Zonen beider Erdhälften, hauptsächlich in der gemässigten Zone, verbreitet. In der Tschechoslowakei liegt der Schwerpunkt ihres Vorkommens in klimatisch rauheren Gebieten von Hügelland, meistens in Gebieten mit vielen (sub)ozeanischen Arten. Diese Art besiedelt entblösste Ufer von Gewässern. Böden ausgelassener Teiche und ähnliche Standorte; sie kommt in Gesellschaften der Verbände *Bidention tripartiti* und *Nanocyperion flavescentis* vor. Sie wächst auch auf Ruderalstandorten und als Unkraut auf feuchten Äckern (nur in Hackfrüchten); sie ist einjährig, selten zweijährig.

5. *R. silvestris* (L.) BESS. ist in ganz Europa ausser dem extremen Norden und Süden und im Osten bis zum Ural verbreitet. Eingebürgert ist sie in Nordamerika, vereinzelt auch anderswo verschleppt. In der Tschechoslowakei wächst sie entlang von Flüssen (auch an Flussoberläufen) mit einem primären Vorkommen auf meist grobkörnigen Anschwemmungen in Gesellschaften des Verbandes *Agropyro-Rumicion crispi*. Als Apophyt geht diese Art auf Ruderalstandorten und in Agrophytozöosen (Getreide und Hackfrüchte) über.

6. *R. pyrenaica* (Lam.) REICHENB. ist in Südwest- und Südosteuropa verbreitet; zwischen den beiden Arealteilen liegt ein deutlicher Hiatus in Westjugoslawien und in den österreichischen Alpen. In der Tschechoslowakei ist sie nur im nordöstlichen Zipfel der Slowakei in Gebiete der ostkarpatischen Flora vertreten (cf. TOMŠOVIČ 1965).

7. *R. kernerii* MENYHÁRT, ein Halophyt, welcher aus Ungarn, Jugoslawien und Rumänien bekannt ist, wurde in der Tschechoslowakei bisher nicht mit Sicherheit festgestellt; literarische Angaben beruhen auf irrtümlichen Bestimmungen oder sind nicht belegt (cf. TOMŠOVIČ 1965).

8. Auf Grund der Untersuchung von tschechoslowakischem Material wurde festgestellt, dass die hauptsächlichsten Ursachen der bei der taxonomischen Bearbeitung bestehenden Schwierigkeiten der Gattung in ihrer spontanen Hybridisierung liegen. Die verfolgten Arten sind nicht (oder nur teilweise) durch eine Sterilitäts-Barriere isoliert, d. h. sie ergeben untereinander fruchtbare Bastarde; es entstehen sehr veränderliche Hybridenschwärme, die zwischen den Eltern im ganzen einen Übergangscharakter aufweisen.

9. Da diese Arten neben der Sterilität der Hybriden auch keine geographische Isolierung aufweisen, haben sie sich offenkundig durch eine ökologische Isolierung differenziert. Für ein Entstehen von Hybriden ist daher eine Störung dieser Isolierung entscheidend; in Flusstälern, wo das ursprüngliche Vorkommen der Sumpfkresse-Arten konzentriert ist, entstehen durch menschliche Tätigkeit viele sekundäre Standorte, die ein gemeinsames Vorkommen von Arten, eine massenhafte Hybridisierung und auch ein Weiterbestehen der entstandenen Bastarde im Wettbewerb ermöglichen.

10. Im untersuchten Material wurden durch die morphologische Analyse und Beobachtung in der Kultur die folgenden Hybriden festgestellt: *Rorippa amphibia* × *R. austriaca* (*R. × hungarica* BORBÁS), *R. amphibia* × *R. silvestris* [*R. × barbaraeoides* (TAUSCH ČELAK) und *R. austriaca* × *R. silvestris* *R. × armoracioides* (TAUSCH) FUSS]. In der Literatur angeführte Hybriden mit *R. islandica* wurden nicht mit Sicherheit festgestellt. Ihr Vorkommen in der Tschechoslowakei ist möglich, sie werden jedoch wahrscheinlich viel seltener sein.

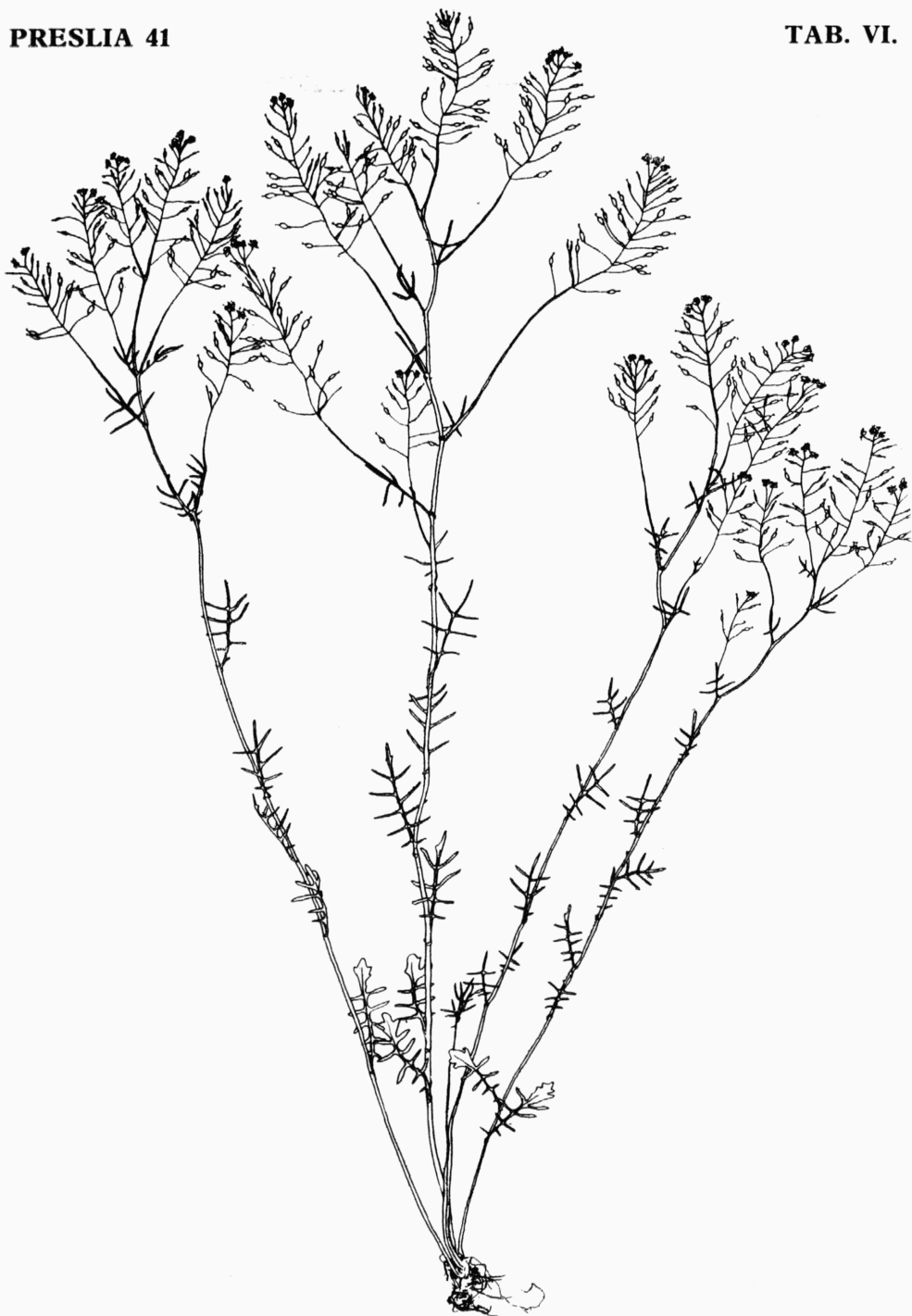
Literatura

- BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ E. (1963): Zur Systematik der europäischen Phragmitetea. — *Preslia* 35 : 118—122.
- BAUMANN E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). — *Arch. Hydrobiol. Planktonk.*, Suppl. 1 : 1—554.
- BORBÁS V. (1879): Floristikai adatok különös tekintettel a Roripákra. — *Magy. tudom. Akad. értek. természettud. Kör.* 9/15 : 1—64.
- ČELAKOVSKÝ L. (1875): Prodrömus der Flora von Böhmen (3). — Prag.
- (1877): Prodrömus květeny české (3). — Praha.
- DOMIN K., PODPĚRA J. et POLÍVKA F. (1928): Klíč k úplné květeně republiky československé. — Olomouc.
- DOSTÁL J. (1954): Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 1. — Praha.
- (1958): Klíč k úplné květeně ČSR, ed. 2. — Praha.
- (1960): The phytogeographical regional distribution of Czechoslovak Flora. — *Sborn. čs. Společ. zeměp.* 65 : 193—202.
- ELENBERG H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. — Stuttgart.
- FRÖHLICH A. (1914): Über den Bastard *Rorippa austriaca* × *silvestris*. — *Österr. bot. Z.* 44 : 120 bis 134.
- GESSNER F. (1955): Hydrobotanik I. Energiehaushalt. — Berlin.
- GLÜCK H. (1911): Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse 3. Die Uferflora. — Jena.

- HEJNÝ S. (1960): Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in der Slowakischen Tiefebene. — Bratislava.
- HOLUB J., HEJNÝ S., MORAVEC J. et NEUHÄUSL R. (1967): Übersicht der höheren Vegetationseinheiten der Tschechoslowakei. — Rozpravy ČSAV, ř. matem. přír. věd 77/3 : 1—75.
- HOUBEK J. (1963): Chorologický rozbor oceánské flory v Československu. — Ms., kandidát. disert. práce Bot. ústavu ČSAV Průhonice.
- HRUBÝ J. (1935): Das Teichgebiet von Gr. Mesritsch in W. Mähren. — Verh. naturf. Ver. Brünn 66 (1934) : 5—28.
- KLIKA J. (1935): Die Pflanzengesellschaften der entblößten Teichböden in Mitteleuropa. — Beih. bot. Centralbl. 53/B : 286—310.
- KÖHLER H. (1962): Vegetationskundliche Untersuchungen in der mitteldeutschen Ackerlandschaft. V. Ackerunkrautgesellschaften einiger Auengebiete an Elbe und Mulde. — Wiss. Z. Univ. Halle, math.-nat. 11 : 207—250.
- KOPECKÝ K. (1961): Fytoekologický a fytoocenologický rozbor porostů *Phalaris arundinacea* L. na náplavech Berounky. — Rozpravy ČSAV, ř. matem. přír. věd 71/6 : 1—105.
- (1965): Zur Ökologie der Makrophyten an Flussufern. — Preslia 37 : 246—263.
- KOPECKÝ K. et HEJNÝ S. (1965): Allgemeine Charakteristik der Pflanzengesellschaften des *Phalaridion arundinaceae*-Verbandes. — Preslia 37 : 53—78.
- LOKVENEC T. (1954): Rukev lesní, obtížný plevel lesních školek. — Les. práce 43 : 109—111.
- NEILREICH A. (1852): Über hybriden Pflanzen der Wiener Flora. — Verh. zool.-bot. Ver. Wien 1 : 114—131.
- (1859): Flora von Nieder-Österreich. — Wien.
- NEUHÄUSL R. (1959): Die Pflanzengesellschaften des südöstlichen Teiles des Wittingauer Beckens. — Preslia 31 : 115—147.
- NOVÁK F. A. (1948): Brassicaceae. — In: DOSTÁL J. et al.: Květena ČSR: 222—329.
- POLÁK K. (1880): Ueber Roripa-Formen der Flora von Böhmen. — Österr. bot. Z. 30 : 226, 227.
- SOEST J. L. (1925): Flora van Arnhem IV. — Nederl. kruidk. Archief 1925 : 97—137.
- SOÓ R. (1949): Les associations végétales de la Moyenne-Transsylvanie II. Les associations des marais, des prairies et des steppes. — Acta geobot. hung. 6/2 : 3—107.
- TOMŠOVIČ P. (1965): K výskytu dvou druhů rodu *Rorippa* na Slovensku. — Biológia, Bratislava, 20 : 622—626.
- (1967): Vlastnosti přirozených kříženců a jejich určování. — Zprávy čs. bot. Společ. 2 : 65—70.
- VELENOVSKÝ J. (1907): Srovnávací morfologie 2. — Praha.
- VICHEREK J. (1962a): Rostlinná společenstva jihomoravské halofytní vegetace. — Spisy přír. Fak. Univ. J. E. Purkyně Brno, řada L 17, č. 430, 1962/2 : 65—96.
- (1962b): Typy fytoceos aluviální nivy dolního Podýjí se zvláštním zaměřením na společenstva luční. — Folia Fac. Sci. nat. Univ. purkyn. Brno: 3/5 : 1—113.

Recensent: J. Holub

V příloze viz tab. VI.



Rorippa pyrenaica, habitus

P. Tomšovic: Nejdůležitější výsledky revise československých rukví (*Rorippa* SCOP em. REICHENB.).