

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Hodnocení výtrusů u kříženců sexuálních a
apomiktických druhů rodu *Dryopteris***

Bakalářská práce

Alžběta Férová

Školitel: RNDr. Libor Ekrt, Ph. D.

České Budějovice 2018

Férová A., 2018: Hodnocení výtrusů u kříženců sexuálních a apomiktických druhů rodu *Dryopteris*. [Evaluation of spores in hybrids of sexual and apomictic species of the genus *Dryopteris*., Bc. Thesis, in Czech] – 60 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace: Byla provedena revize apomixie u rodu *Dryopteris* na severní polokouli po oblast tropů. Dále byl vyhodnocen index abortace výtrusů u *D. affinis* a kříženců sexuálních a apomiktických druhů *D. ×critica*, *Dryopteris ×complexa*, *Dryopteris ×alpirsbachensis*. Byla změřena velikost výtrusů u *Dryopteris ×complexa*.

Anotation: A revision of apomixis within the genus *Dryopteris* was performed in the northern hemisphere to the tropic region. In addition, the spore abortion index was evaluated in *D. affinis* and hybrids of sexual and apomictic species *D. ×critica*, *Dryopteris ×complexa*, *Dryopteris ×alpirsbachensis*. The spore size of *Dryopteris ×complexa* was measured.

Klíčová slova: rod *Dryopteris*, apomixie, kříženci, index abortace výtrusů, velikost výtrusů

Keywords: genus *Dryopteris*, apomixis, hybrids, spore abortation index, spore size

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 12. 12. 2018

.....

Alžběta Férová

Poděkování

V první řadě děkuji svému školiteli Liboru Ekrtovi za uvedení do problematiky a za vedení mé bakalářské práce. Dík patří také Ondřeji Hornychovi za pomoc s určováním indexu abortace výtrusů a za kultivaci výtrusů. Děkuji Petru Kouteckému za analýzu velikosti výtrusů. Za pomoc při sběru vzorků v Německu děkuji Liboru Ekrtovi a Ondřeji Hornychovi. Dále děkuji prof. H. W. Bennertovi, A. Pigottovi a S. Jessenovi za poskytnutí vzorků *Dryopteris ×complexa* z Německa, Anglie a Itálie. Velký dík patří mé rodině za podporu po celou dobu studia.

Obsah

1 Úvod.....	1
2 Cíle práce	3
3 Literární rešerše	3
1.1 Co je apomixie?	3
1.2 Apomixie u kapradin	4
1.2.1 Apogamie.....	4
1.2.2 Aposporie.....	5
1.3 Apomixie u zástupců rodu <i>Dryopteris</i>	6
1.4 Křížení sexuálních a apomiktických druhů	6
4 Materiály a metody	10
4.1 Revize apomiktických zástupců rodu <i>Dryopteris</i> na severní polokouli (po tropy).....	10
4.2 Hodnocení kvality výtrusů.....	12
4.2.1 Index abortace výtrusů.....	12
4.2.2 Velikost výtrusů.....	13
4.3 Kultivace výtrusů.....	14
5 Výsledky	14
5.1 Revize apomiktických zástupců rodu <i>Dryopteris</i> na severní polokouli (po tropy).....	14
5.2 Hodnocení kvality výtrusů u kříženců	17
5.2.1 Index abortace výtrusů.....	17
5.2.2 Velikost výtrusů.....	21
5.3 Kultivace výtrusů.....	24
6 Diskuze	25
6.1 Revize apomiktických zástupců rodu <i>Dryopteris</i> na severní polokouli (po tropy).....	25

6.2 Hodnocení kvality výtrusů.....	26
6.2.1 Index abortace výtrusů.....	27
6.2.2 Velikost výtrusů.....	28
7 Závěr.....	29
8 Seznam použitých zdrojů.....	31
8.1 Literatura.....	31
8.2 Internetové zdroje.....	37
8.3 Software.....	37
9 Přílohy.....	38

1 Úvod

Kapradiny stejně jako semenné rostliny v minulosti podstoupily několik polyploidizačních událostí (Clark et al. 2016). Větší množství kapradin 31% jsou však nedávné polyploidie, u krytosemenných se jedná pouze o 15% (Wood et al. 2009). Počet chromozomů je u kapradin velmi rozdílný, nejmenší počet je znám u *Salvinia natans* $2n = 18$, naopak nejvyšší známé chromozomové číslo v celé rostlinné říši má *Ophioglossum reticulatum* $2n = 1440$. Homosporické kapradiny obecně mají vysoký počet chromozomů (Klekowski and Baker 1966; Leitch and Leitch 2012, 2013, Barker 2013; Henry et al. 2015). Mezi počtem chromozomů a velikostí genomu je u kapradin prokázána pozitivní korelace (Clark et al. 2016). Vysoké chromozomové číslo je u kapradin zásadní pro udržení genetické variability (Klekowski and Baker 1966), z důvodu převládajícího selfingu v životním cyklu u nedávných polyploidů.

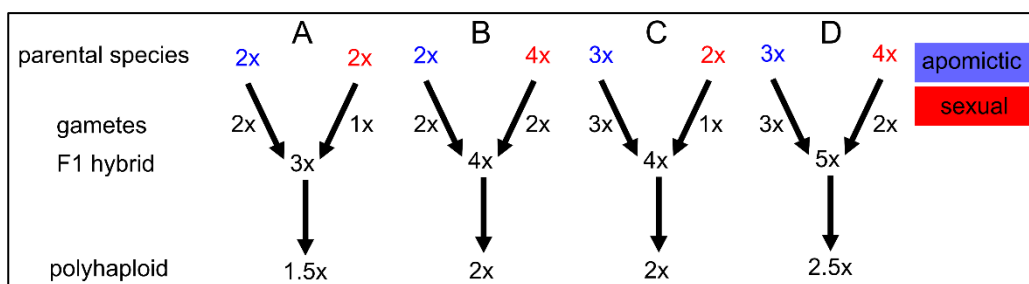
Kapradiny se mohou rozmnožovat pohlavně anebo nepohlavně. Apomixie u kapradin je specifický způsob nepohlavního rozmnožování. Teoretickými aspekty apomixie se zabýval Lovis (1977), zde je uveden odhad, že ca 10% kapradin je apomiktických (Lovis 1977). Podle nejnovější studie, založené na konkrétních datech jsou apomiktické však asi 3% kapradin (Liu et al. 2012). U kapradin při apomixii dochází k chybám v průběhu sporogeneze a vznikají tak abortované, nebo vyvinuté výtrusy s neredukovanou ploidií. Sporofyt poté vzniká z tkáně gametofytu bez splynutí gamet (Ranker and Haufler 2008, Grusz 2016).

Na gametofytu apomiktických kapradin se mohou utvářet funkční antheridia. Recentně bylo dokonce zjištěno, že zřejmě vzácně některé apomiktické druhy jsou schopny předávat genetickou informaci i maternálně (Hori et al. 2018 c). Tato skutečnost jim umožňuje křížení se sexuálními druhy kapradin (Grusz et al. 2009). Kříženci mají zvýšenou ploidií a kromě abortovaných, vytvářejí i vyvinuté výtrusy (Schneller 1975, Dryer et al. 2012, Ekrt and Koutecký 2016).

Dříve se předpokládalo, že apomixie je slepá evoluční linie, protože při ní nedochází ke splynutí gamet a tím si jednotlivé druhy udržují neměnnou

genetickou informaci (Ranker and Haufler 2008, Grusz 2016, Hori 2017). U velkého množství apomiktických druhů však byla zjištěna morfologická i genetická variabilita. Recentně však bylo u *Dryopteris varia* komplexu zjištěno, že apomiktické triploidní druhy obsahují část genomu pocházející z diploidních sexuálních druhů. Zřejmě tedy vznikly křížením apomiktických a sexuálních druhů, přičemž získaly genetickou variabilitu ze sexuálních druhů (Hori et al. 2018 a). Obecně křížení sexuálních a apomiktických druhů dává vznik potomstvu se zvýšenou ploidií (Grusz 2016). Apomiktické druhy jsou nejčastěji triploidní, avšak mohou být i jiných ploidních sádek (Wood et al. 2009, Chao et al. 2012, Liu et al. 2012). Tuto skutečnost vysvětluje ve své studii Lin et al. (1995), který navrhl teorii cyklického křížení (hybridization cycle hypothesis) (Lin et al. 1995). Při své práci zjistil, že apomiktické triploidní druhy (na případě *Dryopteris pacifica*) mohou dát výjimečně vzniknout nejen triploidům, ale díky nepravidelné meióze i diploidům (Lin et al. 1992). Touto cestou tedy zřejmě může docházet ke snížení ploidity. Vzniklé triploidi se pak mohou křížit se sexuálními diploidi, obohatit tak svůj genom, a toto křížení může dát opět vznik triploidům (Lin et al. 1995). Mechanismus vzniku diploidů z triploidů však dosud nebyl u dalších druhů, kromě *D. pacifica*, potvrzen. Některé apomiktické taxony kapradin jsou však zřejmě schopny generovat nové ploidity (Ekrt and Koutecký 2016). Tento mechanismus není dosud dostatečně prozkoumán a zdokumentován, proto vyžaduje další studium. Tato problematika ve spojení s metodami průtokové cytometrie představuje vhodný objekt studia k odhalení obecných mechanismů geneze ploidity u kapradinových apomiktů.

Tato bakalářská práce přímo navazuje na problematiku studovanou a částečně publikovanou školitelem (Ekrt and Koutecký 2016). Tématicky i metodicky ji rozšiřuje v části hodnocení kvality výtrusů u studovaných pentaploidních rostlin *Dryopteris ×critica* (*D. borrieri* × *D. filix-mas*) v další generaci a nově ji rozšiřuje o podobné studium výtrusů tetraploidního křížence *Dryopteris ×complexa* (*D. affinis* × *D. filix-mas*). Je předpokládáno, že tento kříženec *Dryopteris ×complexa* by mohl také vytvářet dva typy výtrusů. A dát tak vznik tetraploidním i diploidním rostlinám viz schéma (Obr 1). Pokud by se tento předpoklad potvrdil, a následně vzniklí jedinci by byli životaschopní, byl by objeven nový mechanismus zpětné diploidizace vysokých polyploidů u kapradin.



Obr. 1: Teoretické schéma nejpravděpodobnější podoby křížení apomiktických a sexuálních druhů kapradin, za předpokladu vzniku polyhaploidů (Ekrt and Koutecký 2016).

2 Cíle práce

Cíle této bakalářské práce lze stručně shrnout do následujících bodů:

1. Literární revize apomiktických zástupců v rámci rodu *Dryopteris* v oblasti severní polokoule (po hranici tropů).
2. Hodnocení kvality výtrusů pentaploidních kříženců *Dryopteris* \times *critica* vypěstovaných z rostliny z volné přírody a porovnání s matečnou rostlinou
3. Sběr a hodnocení kvality výtrusů tetraploidních kříženců *Dryopteris* \times *complexa*. Existuje více typů (velikostí) výtrusů u tohoto křížence?
4. Přípravné práce pro magisterskou diplomovou práci. Napěstování gametofytů/sporofytů z výtrusů apomiktických druhů (*D. borrieri*, *D. affinis*) a tetraploidního křížence *Dryopteris* \times *complexa*.

3 Literární rešerše

1.1 Co je apomixie?

Slovo apomixie pochází z řečtiny a znamená (apo = bez, mixis = míchání/sex) bez sexu (Winkler 1920). Jedná se tedy o způsob nepohlavního rozmnožování, které se nachází u méně než 1% krytosemenných rostlin (Bicknell and Koltunow 2004, Krahulcová et al. 2009, Becks and Alavi 2015) a také u kapradin (Manton 1950, Grusz 2016). Apomixii můžeme rozlišovat na fakultativní (indukovanou) a obligátní. Indukovaná apomixie se vyskytuje u sexuálně se rozmnožujících rostlin za nepříznivých podmínek, například v umělém prostředí in vitro (Ranker

and Haufler 2008). U kapradin je však hojnější obligátní apomixie (Asker and Jerling 1992). V novějších studiích se u apomixie, v rámci kapradin, rozlišují dva různé procesy, a to apogamie a aposporie (Ranker and Haufler 2008, Grusz 2016).

1.2 Apomixie u kapradin

Teoretickými aspekty apomixie u kapradin se zabývala například práce Lovis 1977. V této studii je uveden odhad, že přibližně 10% kapradin se rozmnožuje prostřednictvím apomixie (Lovis 1977). V novějších studiích založených na konkrétních datech se uvádí, že apomiktické jsou nejméně 3% kapradin (Liu et al. 2012). Apomixie je v rámci kapradin rozložena nerovnoměrně a vznikla nezávisle na sobě několikrát za sebou. Většina z apomiktických druhů, téměř 70%, spadá do čeledí *Pteridaceae* a *Dryopteridaceae* (Liu et al. 2012). Zdá se, že u těchto čeledí je výskyt apomixie úzce spjat s polyploidizací, většina taxonů jsou nedávná polyploidia. Apomiktické druhy jsou převážně triploidní (Wood et al. 2009, Chao et al. 2012, Liu et al. 2012)

1.2.1 Apogamie

Při apogamii dochází k modifikacím v průběhu sporogeneze, v jejichž důsledku vznikají neredukované spory tzv. diplospory. Tento proces se dříve také nazýval agamosporie. (Manton 1950, Lovis, 1977, Walker 1979, Gastony and Windham 1989). Jedná se o spory, které mají dvojnásobný počet chromozomů než obvyklou cestou vzniklé haploidní spory, mají tedy stejnou ploidii, jako sporofyt. Z těchto diplospor klíčí gametofyt, jehož pletivo dává vzniknout sporofytu, bez splynutí gamet (Ranker and Haufler 2008, Grusz 2016). Na prothalliu většinou nejsou vyvinuta archegonia, nebo jsou nefunkční. Samčí antheridia však mohou být funkční, což právě umožňuje křížení apomikticky a sexuálně se rozmnožujících druhů (Döpp 1955, Walker 1979, Gastony and Windham 1989, Windham and Yatskievych 2003, Regalado Gabancho et al. 2010, Liu et al. 2012). Zatímco u sexuálně se rozmnožujících druhů sporogeneze zahrnuje čtyři mitotická dělení a po nich následující dvě meiotická dělení. Výsledkem sexuální sporogeneze je tvorba 64 výtrusů ve výtrusnici, přičemž výtrusy vzhledem

k redukčnímu mitotickému dělení mají poloviční ploidii než sporofyt (Raghavan 1989). U apomiktických druhů však vznikají abortované nebo výtrusy s neredukovanou ploidii tzv. diplospory. Ke vzniku diplospor mohou vést dvě různé cesty.

Nejběžnějším způsobem vzniku diplospor u kapradin je tzv. sporogeneze Döpp-Mantonové (Döpp 1932, Manton 1950), při sporogenezi řádně proběhnou první tři mitotické dělení. Čtvrtá mitóza probíhá, ale není kompletní, v jejím průběhu nedochází k jadernému ani buněčnému dělení. Výsledkem jsou tedy buňky s dvojnásobným počtem chromozomů. Poté probíhá meiotické dělení. Döpp-Mantonové sporogeneze generuje 32 spor ve sporangiu s dvojnásobnou ploidii (oproti sexuálním druhům), čímž vznikají právě uvedené diplospory (Döpp 1932, Manton 1950).

Druhým méně častým způsobem je tzv. Braithwaitova sporogeneze (Braithwaite 1964). Sporogeneze začíná čtyřmi kompletními mitotickými děleními. V následujícím meiotickém dělení, avšak nedochází ke správnému párování chromozomů a tvorbě bivalentů. V důsledku tedy opět dochází ke vzniku 32 neredukovaných spor v jednom sporangiu (Braithwaite 1964). Nejběžnějšími praktickými metodami u kapradin, jak zjistit, že daný taxon je sexuálně se rozmnožující nebo apomiktický je spočítání výtrusů ve výtrusnici: 64 výtrusů/výtrusnice u sexuálních druhů vs. 32 výtrusů/výtrusnice u apomiktických druhů anebo zjištění velikosti genomu gametofytu a sporofytu: u sexuálních druhů je gametofyt s poloviční chromozomovou sádkou, než sporofyt u apomiktických druhů jsou chromozomové sady (tedy i ploidie a velikost genomu) stejné (Ranker and Haufler 2008).

1.2.2 Aposporie

Druhým spíše okrajovým apomiktickým procesem u kapradin je aposporie. Při aposporii nedochází k tvorbě výtrusů, základem pro vznik gametofytu je samotné pletivo sporofytu (Ranker and Haufler 2008). Na prothalliu může dojít k vývoji archegonií a antheridií, což umožňuje sexuální rozmnožování. Jedinci vzniklí touto cestou mají dvojnásobnou ploidii, než rostliny vzniklé klasickým pohlavním rozmnožováním (Raghavan 1989, Asker and Jerling 1992). Tento

způsob rozmnožování není v přirozených podmínkách častý, setkat se s ním lze spíše při umělé kultivaci rostlin (Raghavan 1989).

1.3 Apomixie u zástupců rodu *Dryopteris*

Rod *Dryopteris* je jedním z 26 rodů čeledi *Dryopteridaceae*. Počet druhů v rodu *Dryopteris* se u různých autorů liší. Což je způsobeno, pokračujícím výzkumem některých kritických skupin jako např. *Dryopteris affinis* agg., *D. varia* agg. Monografem rodu *Dryopteris* je před více než 30 lety uváděno 225 druhů (Fraser-Jenkins 1986). Nová klasifikace však uvádí až 400 druhů (PPG I 2016). Jedná se o druhý rod kapradin vůbec (hned za rodem *Pteris*) kde se vyskytuje největší podíl apomiktických druhů. V čeledi *Dryopteridaceae* bylo zaznamenáno asi 87 apomiktických druhů (Liu et al. 2012). Do rodu *Dryopteris* pak spadá 58 apomiktických druhů (Liu et al. 2012).

Apomixie v tomto rodě byla studována především v rámci Evropského komplexu *Dryopteris affinis* agg (Manton 1950, Döpp 1955, Schneller 1975, Fraser-Jenkins 2007, Ekrt et al. 2009, Ekrt et al. 2010, Bär and Eschelmüller 2010, Schneller and Krattinger 2010, Ekrt and Koutecký 2016). Studie se zabývaly reprodukčními systémy (Manton 1950, Döpp 1955), klasifikací taxonů (Fraser-Jenkins 2007, Ekrt et al. 2009, Ekrt et al. 2010) křížením sexuálních a apomiktických taxonů (Bär and Eschelmüller 2010, Ekrt and Koutecký 2016) a genetickou variabilitou apomiktů (Schneller and Krattinger 2010). V Japonském komplexu *Dryopteris varia* byla studována retikulátní evoluce (Hori et al. 2014) a klasifikace druhů (Hori et al. 2018 a). V *Dryopteris* sect. *Erythrovariae* bylo studováno křížení apomiktů a sexuálů (Hori et al. 2018 c) a také cytotypy (Hori et al. 2018b).

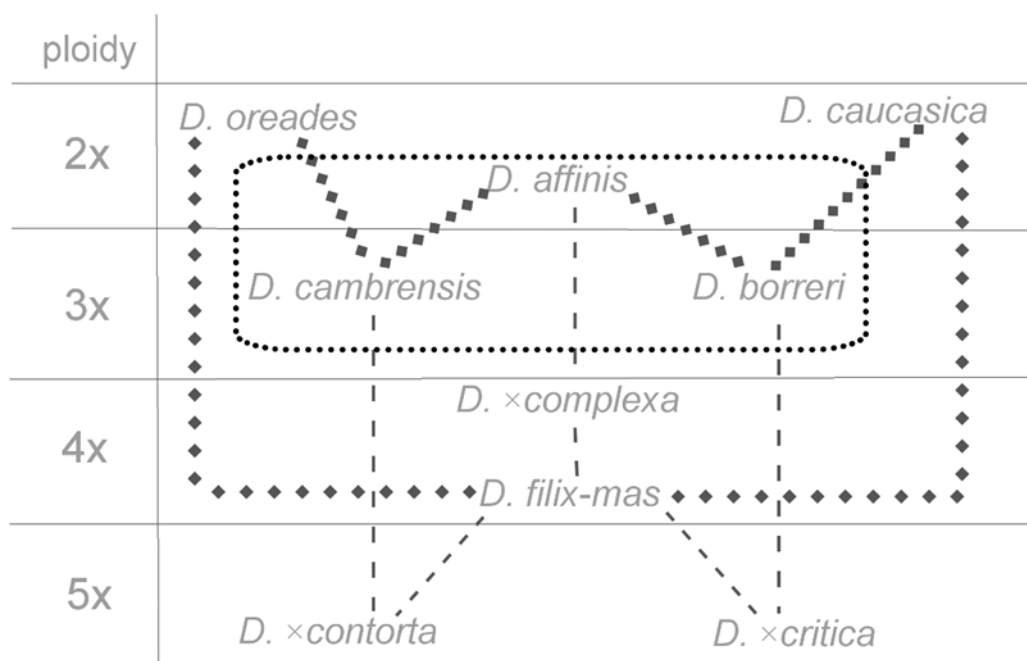
1.4 Křížení sexuálních a apomiktických druhů

U kapradin se mezi sebou běžně kříží sexuální druhy, avšak také apomiktické a sexuální druhy. Křížení mezi sexuálními taxony obvykle vede ke sterilitě (Reichstein 1981), situace při křížení sexuálních a apomiktických druhů je komplikovanější. Apomiktické druhy kapradin nedávají vzniknout funkčním archegoniím, ale mohou vytvářet funkční antheridia, která uvolňují

neredukované spermatozoidy (spermatozoidy mají stejnou ploidii jako sporofyt). Právě tato skutečnost umožňuje křížení apomiktů se sexuálně se rozmnožujícími druhy. Gametofyt sexuálního druhu je tedy samičí, zatímco samčí gamety jsou produkovány apomiktem. Recentně však bylo zjištěno, že i některé apomiktické druhy jsou schopny předávat genetickou informaci maternálně (Hori et al. 2018 c). Křížení sexuálních a apomiktických rostlin může dát vznik plodnému potomstvu, které má však zvýšenou ploidii (Gastony and Windham 1989, Fraser-Jenkins 2007, Grusz et al. 2009). Tito hybridi produkují abortované i dobře vyvinuté výtrusy (Schneller 1975, Dryer et al. 2012, Ekrť and Koutecký 2016).

Hybridizací mezi sexuálními a apomiktickými druhy se zabývalo více studií (Schneller 1975, Fraser-Jenkins 2007, Hori et al. 2014, Ekrť and Koutecký 2016, Freigang et al. 2017). Například triploidní *D. remota* se může křížit s tetraploidní sexuální *D. carthusiana*, vzniká tak pentaploid *D. ×alpirsbachensis* (Freigang et al. 2017). Sexuální tetraploid *D. filix-mas* spolu s triploidním apomiktem *D. pseudo-mas* může dát vzniknout pentaploidnímu kříženci *D. ×tavelii* (Schneller 1975).

V Evropě se nachází složitý, dosud ne zcela vyjasněný komplex apomiktických kapradin *D. affinis* agg, do kterého se většinou řadí 10 taxonů s několika podruhy o ploidii 2x, 3x (Fraser-Jenkins 2007). Komplex *D. affinis* agg. je rozšířen od Makaronézie a Velké Británie přes celou Evropu až na Kavkaz a severní Irán (Fraser-Jenkins 2007). Ve střední Evropě se tento komplex setkává se sexuálním taxonem *Dryopteris filix-mas*, který se vyskytuje především na severní polokouli (Meusel 1965). Tyto taxony se mezi sebou mohou křížit a dát vznik tetraploidním a pentaploidním hybridům. Ekrť et al. (2009) rozlišuje tři křížence *D. ×critica*, *D. ×complexa* a *D. ×contorta* viz schéma (Obr 2). *D. ×complexa* a *D. ×contorta* jsou tetraploidní hybridy. Hybrid *D. ×complexa* je potomek diploidního apomiktického *D. affinis* a *D. filix-mas*, *D. ×contorta* je hybridem mezi apomiktickým triploidem *D. cambrensis* a *D. filix-mas* (Fraser-Jenkins 2007, Ekrť et al. 2009).



Obr. 2: Evoluční vztahy mezi taxony *Dryopteris affinis* agg. a *Dryopteris filix-mas* v centrální Evropě. - - - nedávný kříženci; — předpokládání historický kříženci; _ _ _ *D. affinis* agg. (Ekrt et al. 2009).

Studie Ekrt and Kouček (2016) se zaměřila na podrobné studium pentaploidního hybridu *D. x critica*, potomka triploidního *D. borrieri* a tetraploidního *D. filix-mas*. U dvou experimentálních rostlin byla studována kvalita a velikost výtrusů a tvorba gametofytů. Většina výtrusů u rostlin byla abortovaných, asi okolo 89–94% (Ekrt and Kouček 2016). V rámci dobře vyvinutých výtrusů byly zaznamenány překvapivě dvě velikosti, menší výtrusy okolo délky 33 μm a větší 47-51 μm (Ekrt and Kouček 2016). U experimentálních rostlin bylo zjištěno, že všechny typy výtrusů mohou být vytvořené dokonce v rámci jediné výtrusnice. Následně byla průtokovou cytometrií byla zjištěna velikost genomu gametofytů (a v některých případech i vzniklých sporofytů) u potomků hybridu *D. x critica* a byly zaznamenány dvě velikosti genomu, jedna odpovídá pentaploidům a druhá byla poloviční. Nabízí se jednoduché vysvětlení, větší výtrusy jsou neredukované a vzniklé gametofyty mají tedy větší velikost genomu, jsou pentaploidní. Zatímco malé výtrusy jsou redukováné, a proto mají poloviční velikost genomu (Ekrt and Kouček 2016).

Podobně dvě velikosti výtrusů zaznamenala také studie z Indie v čeledi *Pteridaceae* (Khare and Kaur 1985). Ta se zabývala problémem sporogeneze

v rámci *Pteris vittata* komplexu. Studie se zaměřila na pentaploidního hybrida, zřejmě potomka tetraploida a hexaploida (Khare and Kaur 1985). Výsledkem sporogeneze jsou běžně výtrusy v tetradě. V některých případech však proběhne pouze jediné meiotické dělení a vznikají tak dyády výtrusů. Výtrusy v dyádách jsou větší než výtrusy v tetradách (Khare and Kaur 1985), což jistě souvisí s množstvím genetické informace v nich obsažených (Ekrt and Koutecký 2016).

Práce Hori et al. (2014) se věnuje retikulární evoluci v rámci apomiktického *Dryopteris varia* komplexu a jeho příbuzných sexuálních druhů. Vztahy mezi druhy zjišťovali pomocí molekulární analýzy, kde jako jaderný marker byla použita *PgiC* sekvence. Apomiktické druhy měly sekvence *PgiC* pocházejících z různých kladů, což napovídá jejich hybridnímu původu. Některé apomiktické druhy v komplexu vznikají hybridizací dvou diploidních sexuálních druhů. Druhy *D. bissetiana* a *D. saxifragivaria* vznikly křížením *D. saxifraga* a *D. sp.* 'protobissetiana'. Křížení *D. varia* s *D. sp.* 'protobissetiana' dává vznik *D. pacifica* (α). Další apomiktické druhy vznikají křížením diploidního apomiktického druhu spolu s diploidním sexuálním druhem. Mezi takové druhy patří *Dryopteris kobayashii* hybrid mezi apomiktickým *D. bissetiana* a sexuálním *D. chinensis*, *Dryopteris sacrosancta* vznikl pravděpodobně křížením *D. pacifica* (α) spolu se sexuálním *D. chinensis*. Křížením apomiktického *D. pacifica* (α) a sexuálního *D. caudipinna* dává vznik *D. pacifica* (γ), dalším druhem je *D. pacifica* (β) hybrid apomiktického *D. bissetiana* a sexuálního *D. varia*, nebo také apomiktického *D. pacifica* (α) spolu se sexuálním *D. saxifraga*. Podle této studie diploidní apomiktické druhy jsou mateřské při křížení se sexuálními druhy. Protože za předpokladu, že apomiktické druhy jsou otcovské, ke vzniku některých hybridů by byl třeba neznámý apomiktický kmen z *D. varia* komplexu (Hori et al. 2014).

Dříve se předpokládalo, že apomiktické druhy kapradin jsou slepá evoluční linie, která drží neměnnou genetickou informaci. Při apomixii totiž sporofyt vzniká z tkáně gametofytu bez splynutí gamet (Ranker and Haufler 2008, Grusz 2016, Hori 2017). V rámci apomiktů je však zaznamenána morfologická i genetická variabilita (Watano and Iwatsuki 1988, Suzuki and Iwatsuki 1990, Lin et al. 1995, Takamiya et al. 2001). Genetická variabilita může být vysvětlena tím, že

apomiktické druhy pochází ze sexuálních druhů (Gastony and Gottlieb 1985), segregací párujících se homologických chromozomů (Ishikawa et al. 2003) anebo křížením se sexuálními druhy (Walker 1962, Suzuki and Iwatsuki 1990). Recentně bylo u *Dryopteris varia* komplexu zjištěno, že apomiktické triploidní druhy obsahují část genomu pocházejícího ze sexuálních diploidních druhů. Zřejmě tedy vznikly křížením apomiktů se sexuálními, od kterých získaly genetickou variabilitu (Hori et al. 2018 a). Křížení sexuálních a apomiktických druhů dává vznik křížencům se zvýšenou ploidií (Gastony and Windham 1989, Fraser-Jenkins 2007, Grusz et al. 2009). Většina apomiktů je však triploidních, a vyšší ploidy nejsou časté (Liu et al. 2012). Existuje teorie cyklického křížení („hybridization cycle hypothesis“) (Lin et al. 1992, 1995). Teorie uvádí, že triploidní apomiktické druhy mohou prostřednictvím nepravidelné meiózy produkovat nejen triploidy, ale i diploidy. Což vede ke snížení ploidy. Tento proces byl však zatím zaznamenán pouze u *Dryopteris pacifica* (Lin et al. 1992). Touto cestou vzniklé apomiktické diploidy se mohou křížit se sexuálními diploidy, přičemž obohatí svůj genom. Křížením mohou vzniknout opět triploidy (Lin et al. 1995).

4 Materiály a metody

4.1 Revize apomiktických zástupců rodu

***Dryopteris* na severní polokouli (po tropy).**

Výchozím zdrojem dat pro revizi apomixie u rodu *Dryopteris* byla práce Liu et al. (2012), která studovala evoluci a distribuci apomixie u kapradin po celém světě. Součástí studie byl i souhrnný přehled apomiktických taxonů kapradin volně dostupný na internetu: Apomixis in Ferns (http://darwintree.cn/special_topic/fern/fern.jsp). Data zde byla zpracována do roku 2012, tedy postrádají informace za posledních šest let. Z publikovaného přehledu apomiktických taxonů byly vybrány ty, které se vyskytují na severní polokouli po hranici tropů. Taxony byly doplněny o sexuální a nové apomiktické taxony z oblasti severní polokoule až po hranici tropů. Primární hybridy byly

z analýzy vyloučeny. K jednotlivým taxonům byly přidány doplňující informace (způsob reprodukce, ploidie).

Informace byly čerpány ze souborných zdrojů: Flora Europaea (Tutin et al. 1964); Illustrierte Flora von Mitteleuropa (Dostál et al. 1984); The Pteridophytes of Mexico (Mickel et al. 2004); The Liverwort, Mosses and Ferns of Europe (Frey et al. 2006). Data byla doplněna z internetových zdrojů: Flora of North America (Montgomery and Wagner 1993); Flora of China (Gilman and Sundue 2013); The IUCN Red List of Threatened Species (Rouhan and Väre 2017); checklist (Hassler and Bernd 2018), chromozomových databází: CCDB (Rice et al. 2014); Tropicos (Tropicos.org 2018) a odborných článků: Fraser-Jenkins (1977), Fraser-Jenkins and Gibby (1986), Weng (1988), Lin et al. (1992), Lin et al. (1995), Nakato et al. (1995), Schneller et al. (1998), Lin et al. (2002), Ishikawa et al. (2003), Roux (2004), Xiang (2006), Reyes-Jaramillo (2008), Ekrt et al. (2009), Gregor and Hand (2009), Ekrt et al. (2010), Juslén et al. (2011), Jessen et al. (2011).

Souhrnný přehled všech zjištěných dat je uveden v tabulce (Příloha 2). Taxony jsou dle výskytu rozděleny do tří regionů, a to Evropa, Amerika a Asie. Taxon je uveden ve všech regionech, ve kterých se nachází. Pokud má druh více ploidii, je každá uvedena separátně v řádcích pod sebou. Získaná data byla sečtena, vyjádřena v procentech a graficky znázorněna pomocí výsečových grafů v programu Microsoft Excel 2016. Zastoupení apomiktů bylo nejprve vyjádřeno pro všechny taxony, u kterých byla dohledána cytologická data. Samovolně se reprodukcující taxony, jejichž chromozomová sádka je triploidní byly považovány za apomikty, jelikož triploidní druhy (nejedná-li se o primární křížence) nejsou schopny se reprodukovat sexuálně (Lovis 1977). Pokud u taxonu nebyla explicitně doložena v literatuře apomixie, byl daný taxon zařazen mezi „ostatní“. S největší pravděpodobností se jedná o sexuální taxony, ale jelikož experimentálně nebyl jejich reprodukční typ ověřen (nebo nebyly dosud dohledány literární údaje k této informaci), tak tato skupina byla formálně nazvána jako „ostatní“. Do kategorie „ostatní“ byly zařazeny i sexuální taxony. Následně bylo zastoupení apomiktů vyjádřeno pouze pro taxony, u kterých byl v literatuře uveden způsob reprodukce. V případě, že u jednoho taxonu jsou známy

oba způsoby reprodukce, byl daný taxon zahrnut mezi apomiktické i „ostatní“ či apomiktické i sexuální taxony. Pokud je u jednoho druhu zaznamenáno více ploidii, do vyhodnocení byly zahrnuty všechny ploidie.

4.2 Hodnocení kvality výtrusů

K analýze výtrusů bylo celkově použito 29 rostlin čtyř různých taxonů kapradí z rodu *Dryopteris* (Příloha 1). Jedná se o *Dryopteris affinis* a jeho křížence *Dryopteris ×complexa*, *Dryopteris ×critica* a nakonec *Dryopteris ×alpirsbachensis*. Přehled taxonů a základní informace o nich jsou uvedeny v tabulce (Tab. I) (Ekrt and Koutecký 2016, Jessen et al. 2017).

Tab. I: Taxony použité k analýze výtrusů a jejich charakteristika. Lokalizace jednotlivých rostlin viz Příloha 1.

Taxon	Počet vzorků	Ploidie	Způsob reprodukce
<i>Dryopteris affinis</i>	6	2x	apomixie
<i>Dryopteris ×critica</i>	17	5x	hybrid apomikt × sexuál (<i>D. borrieri</i> × <i>D. filix-mas</i>)
<i>Dryopteris ×complexa</i>	5	4x	hybrid apomikt × sexuál (<i>D. affinis</i> × <i>D. filix-mas</i>)
<i>Dryopteris ×alpirsbachensis</i>	1	5x	hybrid apomikt × sexuál (<i>D. remota</i> × <i>D. carthusiana</i>)

4.2.1 Index abortace výtrusů

K vyhodnocení míry abortace výtrusů byly použity listy kapradů z herbářových položek (Příloha 1). Výtrusy byly odebrány z částí listu, kde jich bylo větší množství. Z každého listu byly odebrány dva vzorky. Jeden z horní a druhý ze spodní části listu, aby se zamezilo zkreslení výsledku z důvodu analýzy výtrusů z nestandardní části listu. Výtrusy byly pomocí špičaté pinzety uvolněny z listu a

přeneseny na podkladové sklíčko k mikroskopu. Vždy při použití nového vzorku bylo sklíčko vyčištěno, aby nedošlo ke kontaminaci. Vyhodnocování bylo provedeno pod mikroskopem (Olympus CX 31) s použitým zvětšením 400x. Z každého vzorku bylo analyzováno 500 výtrusů, tedy 1000 výtrusů na jeden list. Pod mikroskopem byly rozlišovány výtrusy abortované a výtrusy vyvinuté. Při analýze byl každý výtrus zaznamenán maximálně jedenkrát.

Při analýze výtrusů byla zaznamenána každá stovka výtrusů. A pro každou byl vypočítán index abortace (SAI) (Hornych 2016). Následně byl index abortace vypočten pro celou rostlinu, tedy pro 1000 spor. Index abortace byl vyjádřen v procentech.

Nejprve byl testován rozdíl indexu abortace mezi *D. affinis*, *D. ×critica* a *D. ×complexa*. Data byla vyhodnocena pomocí neparametrického Kruskal-Wallisova testu a vícenásobného porovnání p hodnot. Dále byl pro vyhodnocení dat použit dvouvýběrový t-test, jehož předpoklad byl testován pomocí F-testu. Pomocí dvouvýběrového t-testu byl testován rozdíl mezi hybridními druhy navzájem. Pro použití všech testů byly použity hodnoty indexu abortace výtrusů vždy transformované pomocí funkce arcsin. Nakonec byla rovněž porovnána mateřská rostlina *D. ×critica* a z ní apomikticky vzniklá druhá generace *D. ×critica* (pro tuto práci označené M = mateřská, P = potomstvo). Tyto data nebylo možné vyhodnotit pomocí t-testu z důvodu nerovnoměrného počtu vzorků. Porovnání taxonů bylo graficky znázorněno pomocí box & whisker plot. K vyhodnocení dat byl použit program Statistica 12, verze 12.0 (StatSoft Inc. 2018).

4.2.2 Velikost výtrusů

Velikost výtrusů byla měřena u pěti rostlin *Dryopteris ×complexa* z herbářových položek (Příloha 1). Výtrusy byly pomocí špičaté pinzety uvolněny z listu a přeneseny na podkladové sklíčko k mikroskopu. Při použití nového vzorku bylo sklíčko vždy vyčištěno, aby nedošlo ke kontaminaci. Měření bylo provedeno pod mikroskopem (Olympus CX 31) s použitým zvětšením 400x. U každého vzorku bylo k měření použito 199 vyvinutých výtrusů. U výtrusů byla změřena délka exospory v μm pomocí měřítka v okuláru. Každý výtrus byl měřen maximálně

jedenkrát. Měření bylo analyzováno jako směs výtrusů tří typů velikostí pomocí softwaru R, verze 3.4.3 (R Core Team 2017). Data byla modelována jako směs tří Gaussových křivek za použití `normalmixEM` funkce z `mixtools` balíčku pro R (Benaglia et al. 2009). Naměřená data byla vyhodnocena pro každou z pěti rostlin zvlášť, a nakonec souborně pro všechny rostliny.

4.3 Kultivace výtrusů

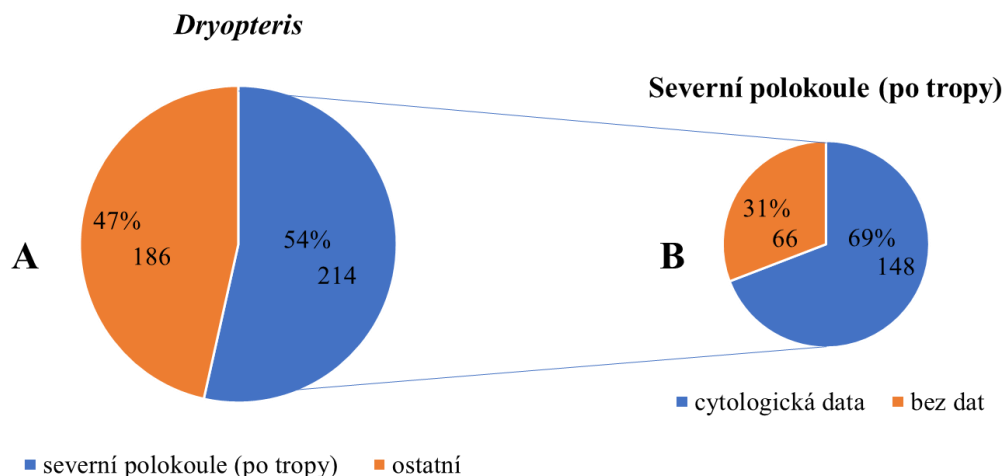
Na kultivaci byly použity výtrusy rostlin *Dryopteris ×complexa*, *Dryopteris affinis* a *Dryopteris borrieri*. Výtrusy byly získány z herbářových položek. Před vysetím byly výtrusy *Dryopteris affinis* a *Dryopteris borrieri* 2 minuty sterilizovány v 10% roztoku Sava. U *Dryopteris ×complexa* byla sterilizace vynechána z důvodu malého množství a nejisté životaschopnosti výtrusů. Následně byla centrifugací odstraněna sporangia a další zbytečný materiál. Roztok se Savem byl poté několikrát zředěn, aby se jeho obsah snížil na zanedbatelnou hodnotu. Výsledný roztok s výtrusy byl pipetou přenesen do petriho misek. Petriho misky obsahovaly 1% roztok agarů obohacený o 1/4 koncentraci základního MS roztoku (Murashige and Skoog 1962). Gametofyty byly pěstovány při pokojové teplotě osvětleny bílým světlem 12 hodin denně.

5 Výsledky

5.1 Revize apomiktických zástupců rodu

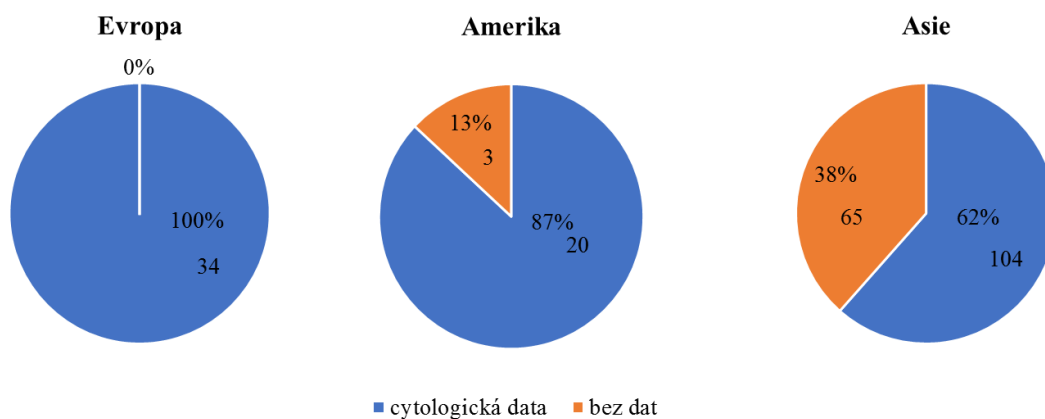
Dryopteris na severní polokouli (po tropy).

Do rodu *Dryopteris* se řadí 400 druhů (PPG I 2016). Na základě revize dostupné literatury bylo na severní polokouli dohledáno 214 taxonů, které představují 54% uváděné druhové diverzity rodu. Pro většinu z nich 69% (148 taxonů) se podařilo získat cytologická data (Obr. 3).



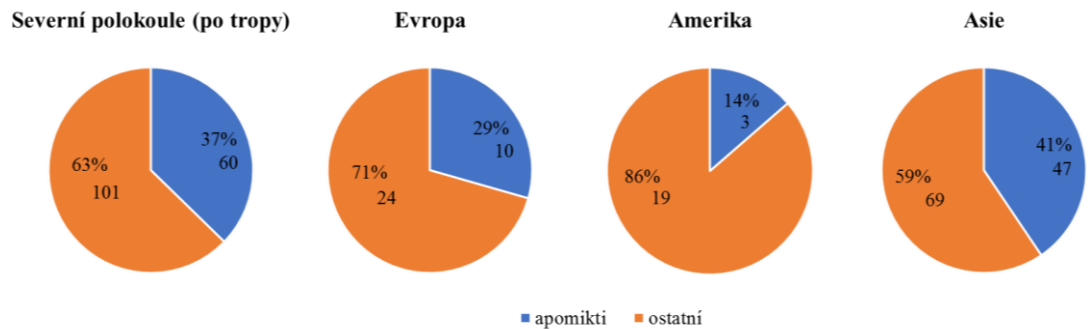
Obr. 3: Přehled získaných dat v kontextu celkové známé druhové diverzity rodu *Dryopteris*. A= dohledaný datový soubor pro zástupce na severní polokouli (po tropy), B = získaná cytologická data pro dohledané taxony na severní polokouli (po tropy).

Studovaná oblast byla rozdělena do tří regionů, a to Evropa, Amerika a Asie. Pro všechny taxony v Evropě byla získaná cytologická data. Pro americké taxony byla data získaná pro 87% (20 taxonů). V Asii jsou cytologická data známa pouze pro 62% (104 taxonů) (Obr. 4).



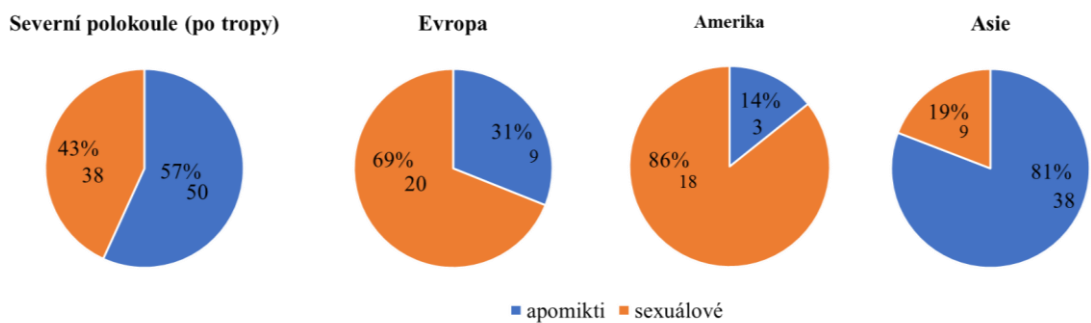
Obr. 4: Podíl taxonů v rodu *Dryopteris* s dohledanými cytologickými daty pro jednotlivé regiony.

Z všech taxonů, pro které byla zjištěna cytologická data, zaznamenaných na severní polokouli, je 37% (60 taxonů) apomiktických. Nejmenší zastoupení apomiktů je v Americe 14% (3 taxony). V Evropě je 29% (10 taxonů) apomiktů. A nejvíce 41% (47 taxonů) se jich nachází v Asii (Obr. 5).



Obr. 5: Zastoupení apomiktických taxonů (pro které byla zjištěna cytologická data) na severní polokouli (po tropech) celkem a v jednotlivých regionech.

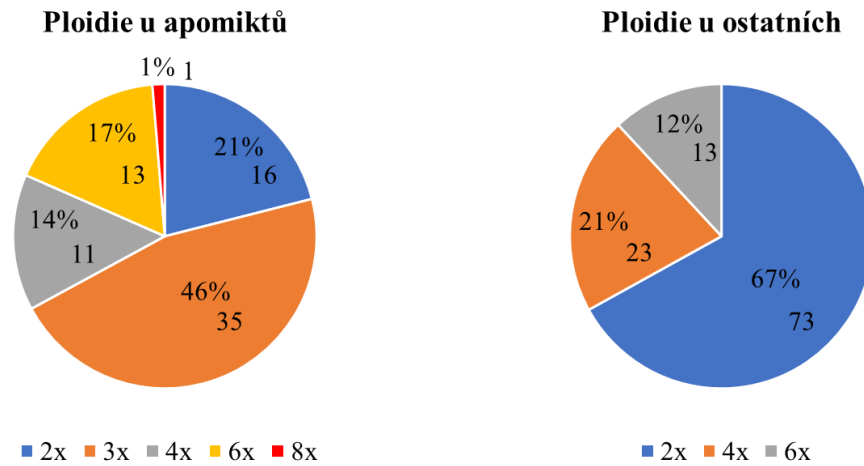
Ze všech taxonů, pro které byl dohledán způsob reprodukce, zaznamenaných na severní polokouli, je 57% (50 taxonů) apomiktických. Nejméně apomiktů je v Americe 14% (3 taxony). V Evropě je 31% (9 taxonů) apomiktů. A nejvíce apomiktických taxonů 81% (38 taxonů) se nachází v Asii (Obr. 6).



Obr. 6: Zastoupení apomiktických taxonů (pro které byl dohledán způsob reprodukce) na severní polokouli (po tropech) celkem a v jednotlivých regionech.

Nejvíce apomiktických druhů (pro které byla zjištěna cytologická data) je triploidních 46% (35 druhů). Méně časté jsou diploidní 21% (16 druhů), hexaploidní 17% (13 druhů) a tetraploidní 14% (11 druhů) druhy. Zaznamenan byl i jeden oktoploid. U „ostatních“ taxonů převažují diploidi 67% (73 druhů).

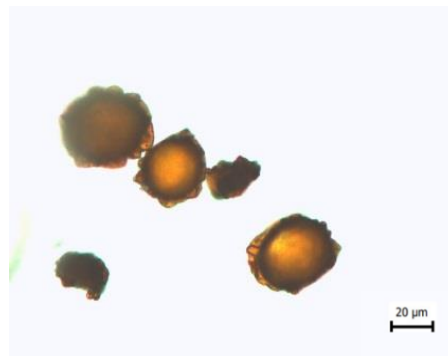
Další zjištěné ploidie jsou tetraploidi 21% (23 druhů) a hexaploidi 12% (13 druhů) (Obr. 7).



Obr. 7: Distribuce ploidí u apomiktických a „ostatních“ druhů u rodu *Dryopteris* na severní polokouli (po tropy).

5.2 Hodnocení kvality výtrusů u kříženců

Při vyhodnocování kvality výtrusů byly rozlišovány abortované a vyvinuté výtrusy (Obr 8).



Obr. 8: Abortované a vyvinuté výtrusy *Dryopteris* × *complexa*.

5.2.1 Index abortace výtrusů

Index abortace výtrusů byl vypočítán z dat získaných pro 29 rostlin. Hodnoty indexu abortace výtrusů jsou uvedeny v procentech. Jeho hodnoty pro jednotlivé vzorky jsou uvedeny v Tab. II.

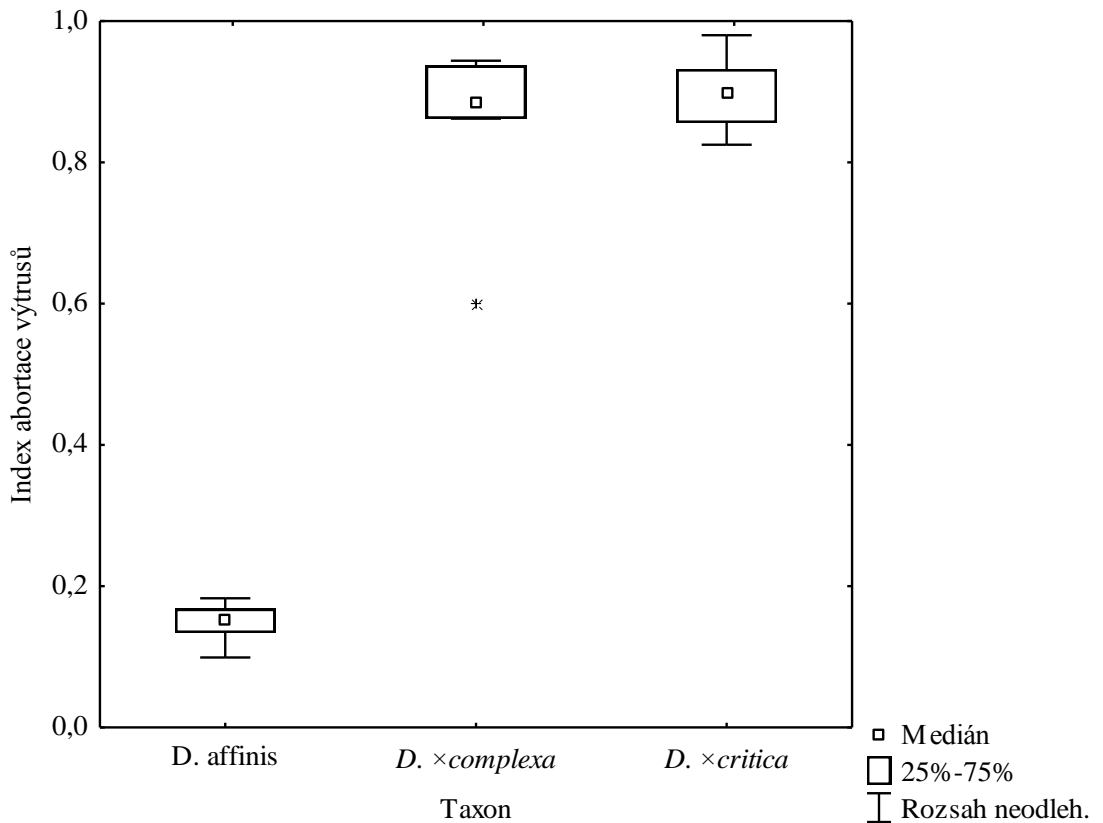
Tab. II: Hodnoty indexu abortace výtrusů (SAI) vyjádřené v procentech pro jednotlivé vzorky.

	<i>Dryopteris affinis</i>	<i>Dryopteris ×critica</i>	<i>Dryopteris ×complexa</i>	<i>Dryopteris ×alpirsbachensis</i>	Označení vzorků
SAI 1 (%)	15,2	93,8	94,4	99,5	1, 4, 16, 1
SAI 2 (%)	16,8	88,4	93,7		30, 5, 6
SAI 3 (%)	15,4	89,8	60,0		7, 20, 1
SAI 4 (%)	13,4	92,0	86,2		5, 24, VB
SAI 5 (%)	09,9	95,4	88,4		4, 23, 2
SAI 6 (%)	18,3	94,8			3, 1
SAI 7 (%)		90,5			3
SAI 8 (%)		93,2			26 (mateřská)
SAI 9 (%)		85,2			24 (1)
SAI 10 (%)		98,0			1 (2)
SAI 11 (%)		89,1			3 (3)
SAI 12 (%)		91,4			16
SAI 13 (%)		83,5			2
SAI 14 (%)		82,5			20 (1)
SAI 15 (%)		85,6			23 (1)
SAI 16 (%)		86,3			24 (1)
SAI 17 (%)		85,5			14
Průměr	14,8	89,7	84,5	-	
S. D.	2,9	4,5	14,2	-	

Nejnižší míru indexu abortace výtrusů má apomikt *D. affinis* (průměr 14,8%). Vyšší hodnotu má *D. ×critica* (průměr 89,7%) a jen o málo nižší je průměrný index abortace výtrusů u hybridu *D. ×complexa* (průměr 84,5%). Téměř všechny výtrusy abortované má *Dryopteris ×alpirsbachensis* index abortace je zde 99,5%.

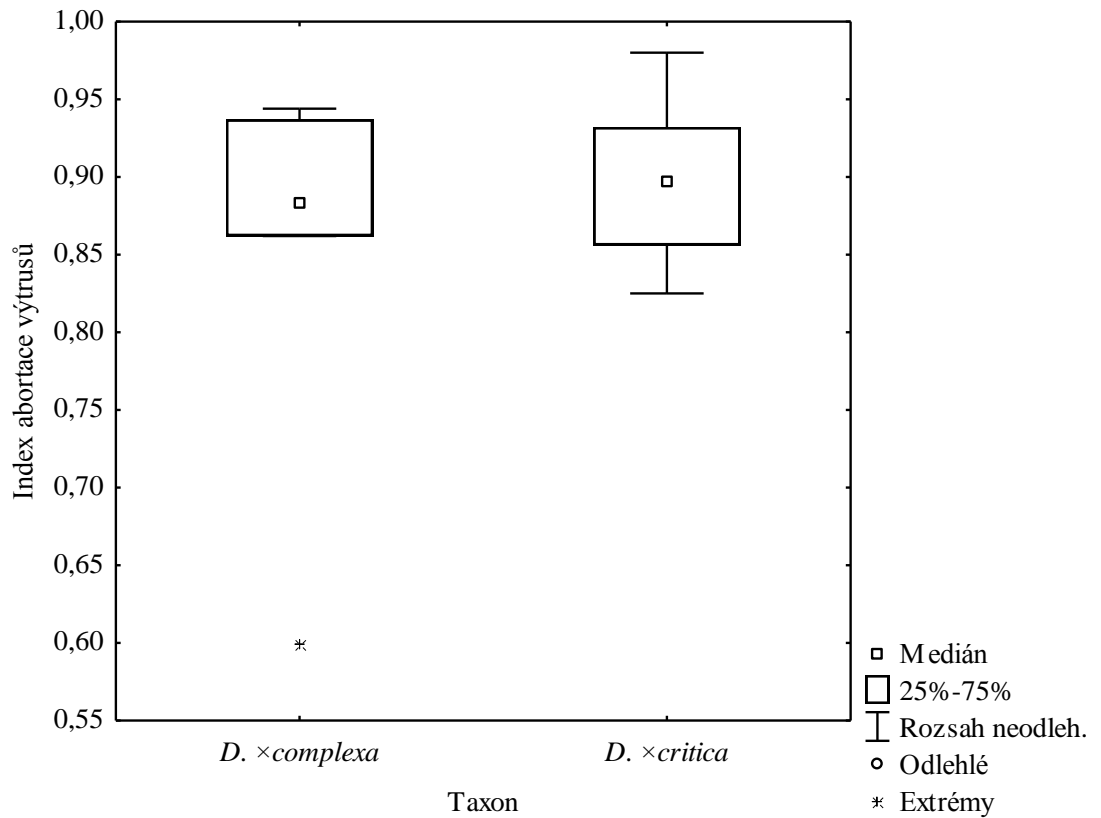
Nejprve byl porovnán index abortace výtrusů apomiktického druhu *D. affinis* a hybridních druhů *D. ×critica* a *D. ×complexa*. Tyto druhy se od sebe průkazně odlišují (Kruskal-Wallisův test na 95 % hladině významnosti: $H(2, N = 28) =$

13,720, $p < 0,001$). Podle vícenásobného porovnání p hodnot se od sebe průkazně odlišuje *D. affinis* a *D. ×complexa* ($p = 0,024$), *D. affinis* a *D. ×critica* ($p = 0,0008$). Mediány indexu abortace jsou *D. ×complexa* 88,4%, *D. ×critica* 89,8% a *D. affinis* 15,3% (Obr. 9).



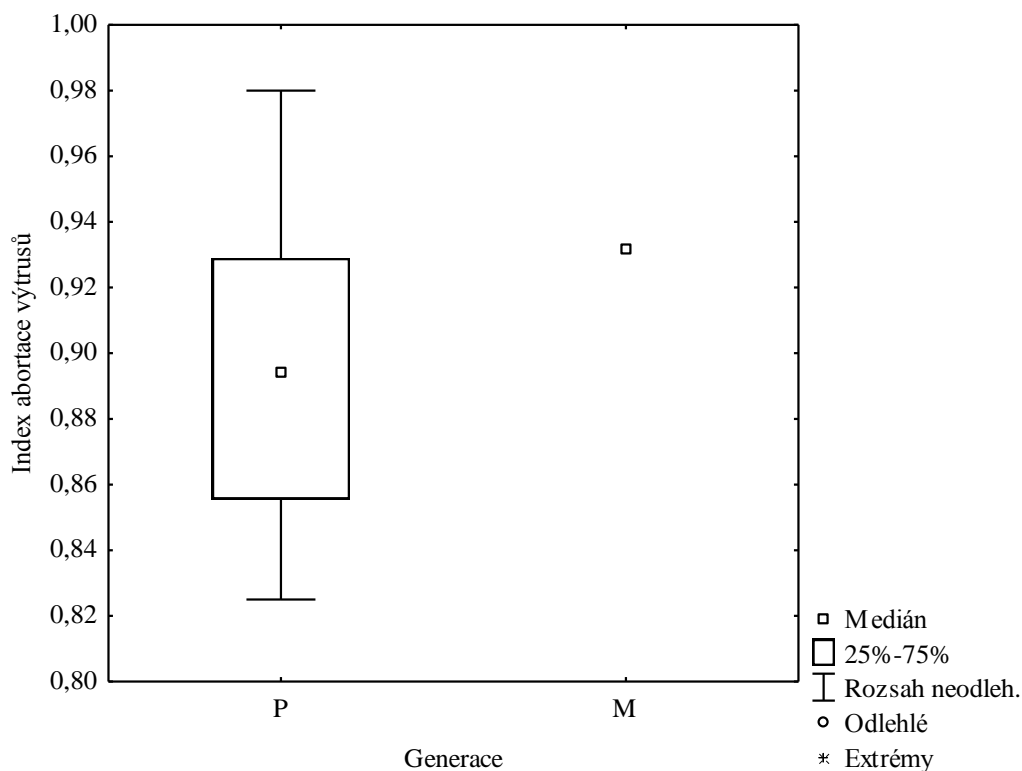
Obr. 9: Porovnání indexu abortace výtrusů *D. affinis* a *D. ×critica* a *D. ×complexa*.

Následně byly porovnány indexy abortace výtrusů obou kříženců navzájem. Mezi kříženci se hodnoty průkazně neliší (dvouvýběrový t-test na 95% hladině významnosti: $t = -1,108$, $p = 0,28$, při 20 stupních volnosti). Mediány indexu abortace výtrusů si jsou, blízké *D. ×complexa* 88,4% a *D. ×critica* 89,8% (Obr. 10).



Obr. 10: Porovnání indexu abortace výtrusů mezi *D. ×critica* a *D. ×complexa*.

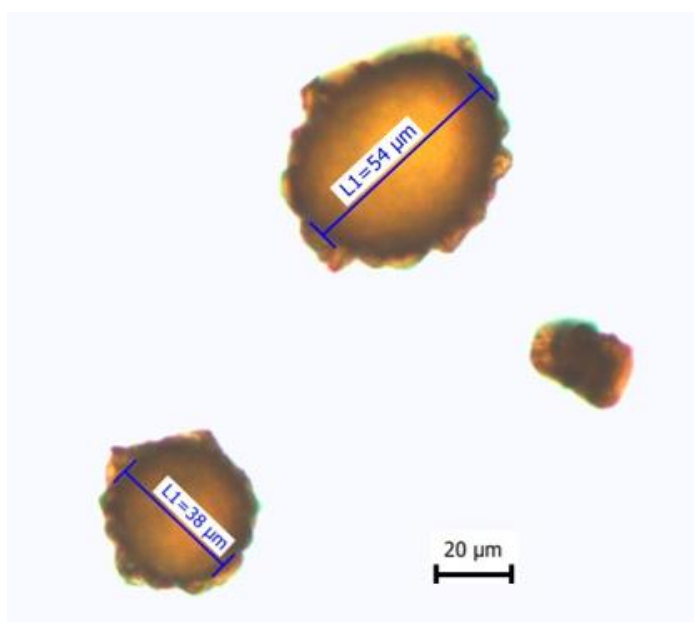
Nakonec byla porovnána mateřská rostlina *D. ×critica* (M) se svým apomikticky vzniklým potomstvem (P). Medián pro potomstvo je 89,5% a hodnota matečné rostliny je 93,2%. (Obr. 11)



Obr. 11: Porovnání indexu abortace výtrusů (SAI) mezi matečnou *D. ×critica* (M) a jejím potomstvem (P).

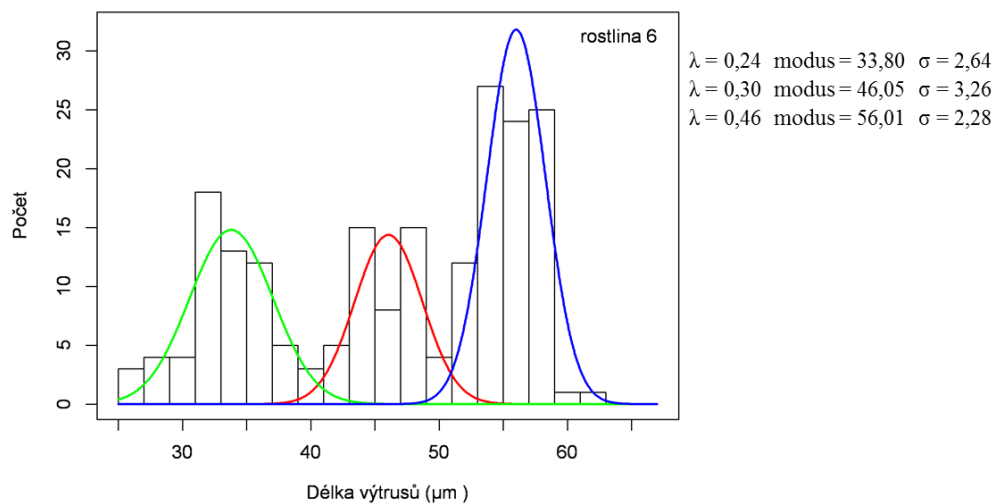
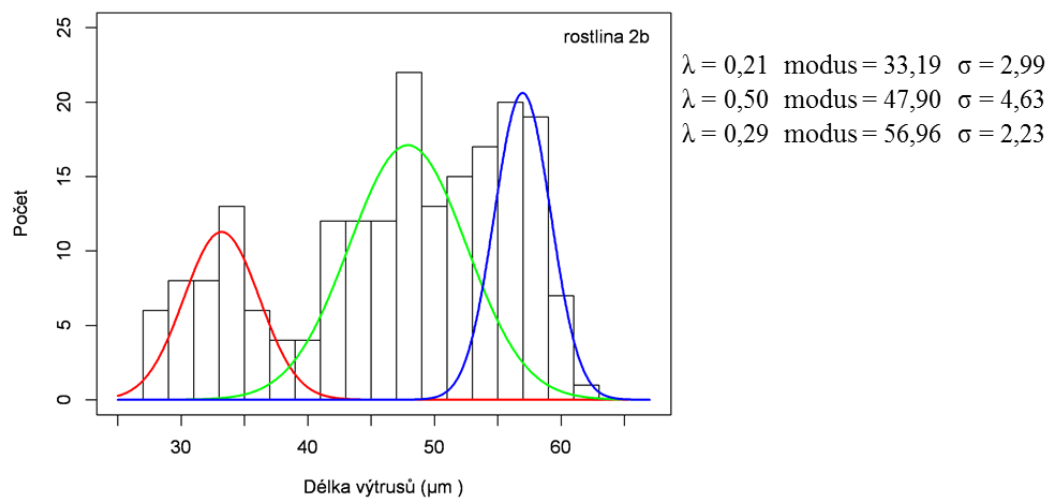
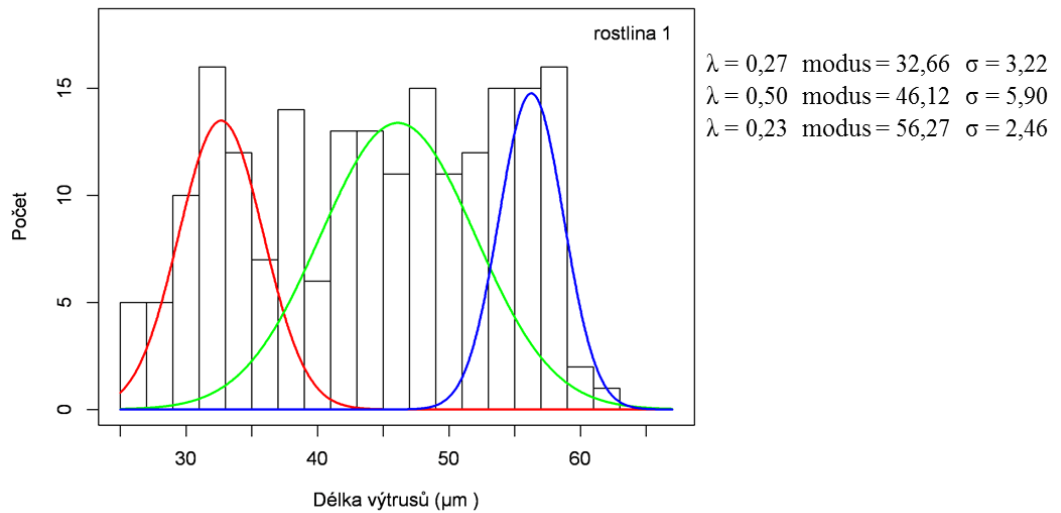
5.2.2 Velikost výtrusů

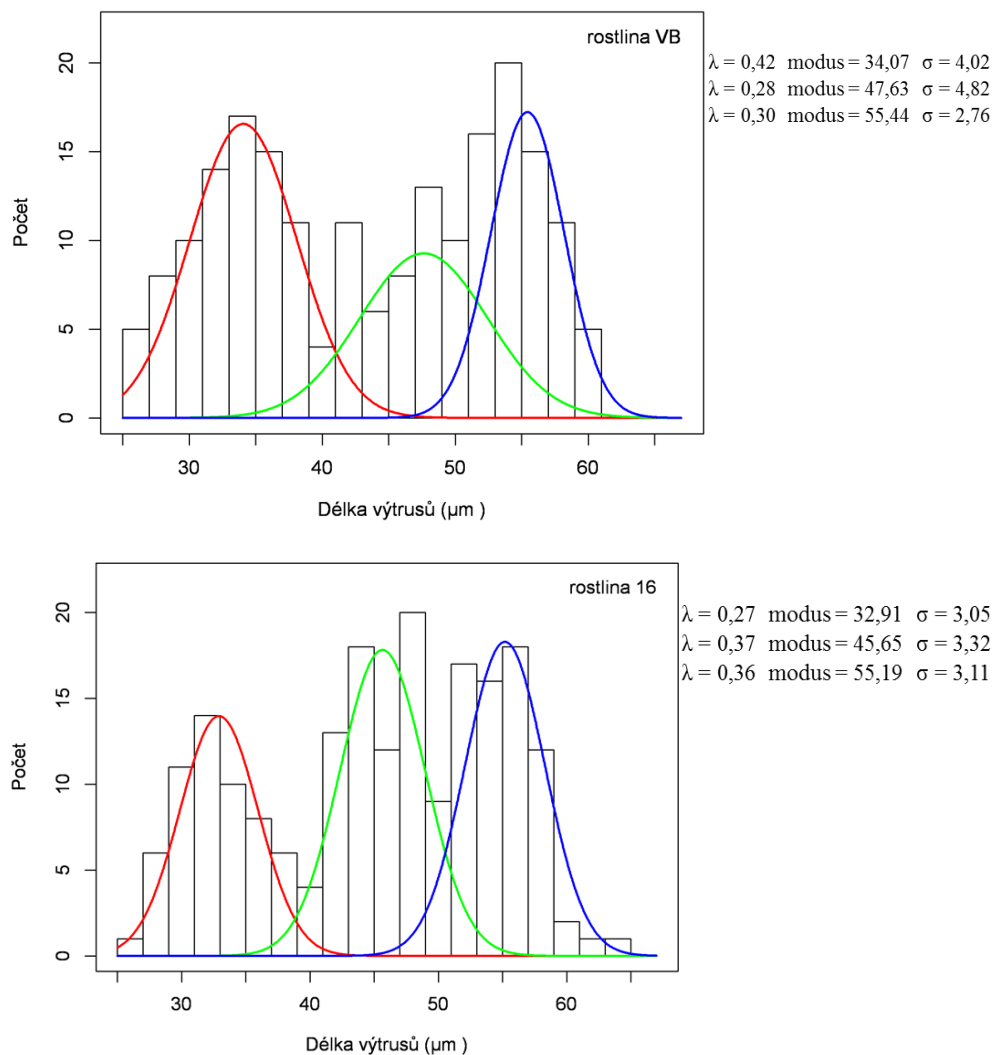
U pentaploidního křížence *D. ×complexa* byly zaznamenány různé velikosti vyvinutých výtrusů (Obr. 12).



Obr. 12: Velký a malý vyvinutý výtrus *D. ×complexa*.

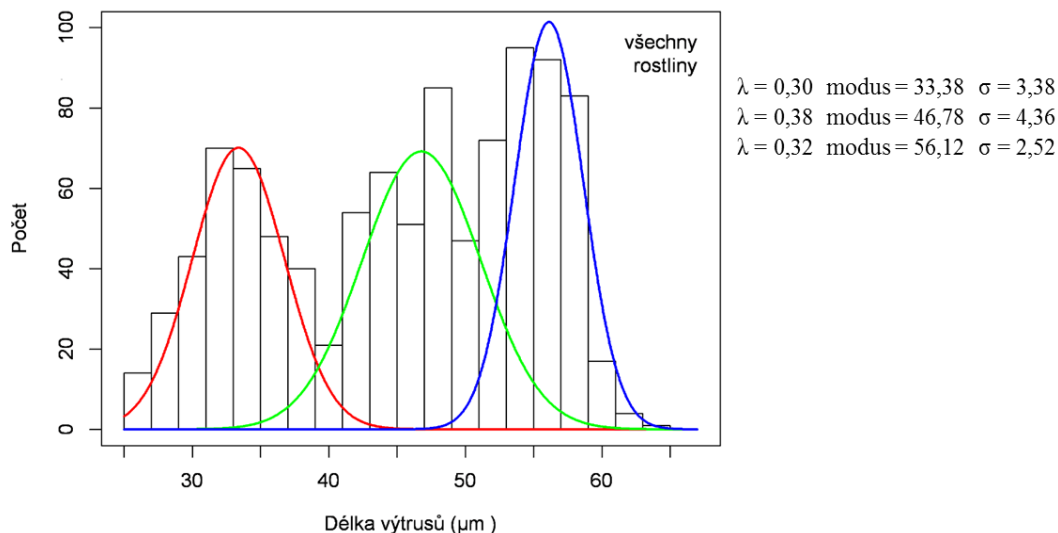
Velikosti výtrusů a jejich zastoupení u jednotlivých rostlin bylo vyjádřené pomocí histogramů. U všech rostlin byly zaznamenané výtrusy o třech velikostních kategoriích (Obr. 13).





Obr. 13: Velikost vyvinutých výtrusů a jejich zastoupení u jednotlivých rostlin *D. ×complexa*.

Poté byly velikosti výtrusů a jejich zastoupení vyjádřeno souhrnně pro všech pět rostlin *D. ×complexa*. *D. ×complexa* má tři velikostní kategorie výtrusů, malé výtrusy jsou v průměru dlouhé 33,7 μm , střední 46,8 μm , a nakonec velké výtrusy o délce 56,1 μm . Nejvíce výtrusů náleží do střední velikostní kategorie 38%, nejméně do malé 30%, výtrusů největší velikosti je 32% (Obr. 14).

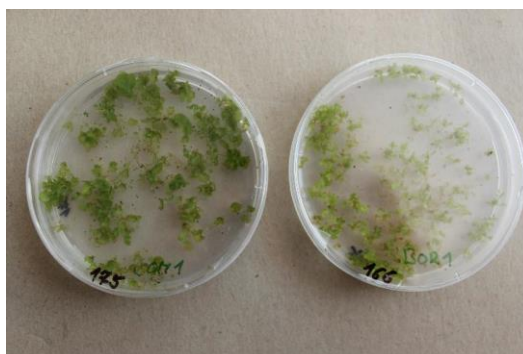


Obr. 14: Velikost vyvinutých výtrusů a jejich zastoupení souhrnně pro všechny rostliny *D. ×complexa*.

5.3 Kultivace výtrusů

Výtrusy byly vysazeny a jsou pěstovány. Avšak z důvodu pomalého růstu gametofytů a následně i sporofytů kapradin bude jejich analýza pomocí průtokového cytometru až součástí navazující magisterské práce.

Výtrusy mají přibližně 60% klíčivost. Dávají vznik životaschopným gametofytům i sporofytům (Obr. 15).



Obr. 15: Ilustrativní fotografie z kultivací gametofytů a sporofytů *D. ×complexa* a *Dryopteris borrieri*.

6 Diskuze

6.1 Revize apomiktických zástupců rodu

Dryopteris na severní polokouli (po tropy).

V této práci bylo v oblasti severní polokoule po hranici tropů zaznamenáno 214 taxonů, což je 54% z celkové diverzity rodu *Dryopteris* podle PPG I (2016). Pro většinu z nich 69% (148 taxonů) byla zjištěna cytologická data. V tomto ohledu je nejvíce prozkoumána Evropa, ve které jsou známa data pro všechny taxony, v Americe poté pro 87% (20 taxonů). V Americe nejsou cytologická data známa pro tři mexické taxony, z nichž jeden je apomikt a u dvou není způsob reprodukce znám (Mickel et al. 2004, Reyes-Jaramillo et al. 2008). Nejméně informací je známo z Asie 62% (104 taxonů), kde se také nachází nejvíce taxonů (169) rodu *Dryopteris*.

Z taxonů zaznamenaných ve studované oblasti, pro která jsou známa cytologická data je 37%, tedy 60 taxonů apomiktických. Pokud u taxonu nebyla explicitně doložena v literatuře apomixie, byl daný taxon zařazen mezi „ostatní“. S největší pravděpodobností se jedná o sexuální taxony, ale jelikož experimentálně nebyl jejich reprodukční typ ověřen (nebo nebyly dosud dohledány literární údaje k této informaci), tak tato skupina byla formálně nazvána jako „ostatní“. Výjimkou byli triploidní typy, u kterých byla předpokládána apomixie, protože (kromě primárních kříženců) nejsou schopni reprodukovat se pohlavní cestou (Lovis 1977). Z taxonů s doloženým způsobem reprodukce je apomiktických 57%, 50 taxonů. Studie Liu et al. (2012) uvádí v přehledu volně dostupném na internetu (Apomixis in Ferns [http://darwintree.cn/special_topic/fern/fern.jsp]) 56 apomiktických taxonů z oblasti celého světa. Do přehledu apomiktů v této studii (Liu et al. 2012) byly také zahrnuty i triploidní typy, u kterých apomixie nebyla doložena. Je tedy zřejmé, že apomiktických druhů je pravděpodobně více, než studie Lin et al. (2012) uvádí. Dále bylo zjišťováno zastoupení apomiktických taxonů v rámci regionů. Nejprve pro všechny taxony se známými cytologickými daty. Nejvíce apomiktů 41%, tedy 47 taxonů, se nachází v Asii, což je vývojová oblast rodu *Dryopteris*. V Evropě je apomiktických 29%, 10 taxonů. V Americe

navzdory předpokladům, se také nachází 3 apomiktické taxony (14%). Z taxonů, u kterých byla v literatuře uvedena apomixie se nejméně nachází v Americe 14% (3 taxony). V Evropě je 31% (9 taxonů) apomiktů. A nejvíce 81% (38 taxonů) se nachází v Asii. Z obou přístupů vyplývá, že nejvíce apomiktů se vyskytuje v Asii a nejméně v Americe, kde je počet apomiktů v obou případech totožný. V Evropě se množství apomiktických taxonů téměř neliší (9 a 10 taxonů). Největší rozdíl je patrný v Asii (47 a 38 taxonů), kde u velkého množství taxonů není zjištěn způsob reprodukce. V tomto regionu je zjištěno i nejmenší procento cytologických dat (62%), je tedy zřejmé, že zvláště zde je potřebné další studium.

V Japonsku byla zkoumána diverzifikace kapradin vzhledem k ekologickým podmínkám (Tanaka et al. 2014). Korelace výskytu apomiktů se zeměpisnou šířkou či délkou nebyla prokázána. Výskyt apomiktů podél zeměpisné šířky je však průkazně pozitivně korelován s teplotou, srážkami a sezónností srážek. Podél zeměpisné délky je poté pozitivně korelován s teplotou (Tanaka et al. 2014).

Dřívější studie uvádí, že většina apomiktických druhů kapradin je triploidních (Wood et al. 2009, Chao et al. 2012, Liu et al. 2012). Což se potvrdilo i u rodu *Dryopteris*, většina 46%, 35 druhů ze zaznamenaných apomiktů jsou triploidi. Překvapivě hojné (21%, 16 druhů) jsou diploidní apomiktické druhy. Apomiktické druhy jsou dále také hexaploidní (17%, 13 druhů), tetraploidní (14%, 11 druhů) a zaznamenán byl i jeden oktoploid. U ostatních druhů naprosto převažují diploidi 67%, 73 druhů. Další cytotypy jsou tetraploidi (21%, 23 druhů) a hexaploidi (12%, 13 druhů).

6.2 Hodnocení kvality výtrusů

Kvalita výtrusů byla hodnocena u vybraného apomiktického druhu *D. affinis* a u jeho kříženců (*D. ×critica* a *D. ×complexa*) se sexuálním druhem *D. filix-mas*. Hodnocení kvality výtrusů bylo také provedeno a dalšího křížence sexuálního a apomiktického druhu, a to *Dryopteris ×alpirsbachensis*.

6.2.1 Index abortace výtrusů

Index abortace výtrusů (SAI) byl vyhodnocen pro apomiktického diploida *D. affinis*, což je rodičovský druh kříženců *D. ×critica* a *D. ×complexa*. U *D. affinis* byl SAI, dle očekávání, nejnižší (průměr 14,8%, medián 15,3%). Podobná hodnota SAI (průměr 13,4%) byla zaznamenána pro tři rostliny *D. affinis* v práci Hornych (2016). Kříženci apomiktických a sexuálních druhů mají SAI výrazně vyšší. Téměř všechny výtrusy abortované měla *Dryopteris ×alpirsbachensis*, kříženec apomiktické *D. remota* a sexuální *D. carthusiana*, index abortace výtrusů u ní byl 99,5%. Dřívější studie uvádí 80–90% abortovaných výtrusů (Jessen 2017). Kříženci *D. ×critica* (průměr 89,7%, medián 89,8%) a *D. ×complexa* (průměr 84,5%, medián 88,4%) měli SAI nižší, nepříliš odlišné. Míra abortace výtrusů se tedy u různých typů kříženců může výrazně lišit. Je pravděpodobné, že míra abortace výtrusů se může zvyšovat s (ne)příbuzností křížících se rodičovských taxonů a odpovídá tak (ne)kompatibilitě chromozomů při párování.

Index abortace výtrusů (SAI) mateřské rostliny *D. ×critica* byl 93,2%. Postup pro stanovení indexu abortace výtrusů byl totožný s postupem použitým v pracích Ekrt and Kouček (2016) a Hornych (2016), Hornych and Ekrt (2017), které měřily SAI u totožné rostliny. Hodnoty indexu abortace výtrusu pentaploidního křížence *D. ×critica* mohou být tedy mezi sebou porovnány. Nejnižší změřený index abortace výtrusů byl 93,1% (Hornych and Kouček 2017). V této práci byl změřen téměř totožný SAI, a to 93, 2%. Vyšší hodnota 93, 6% byla naměřena ve studii Ekrt and Kouček (2016) a nejvyšší míra abortace 97,3% byla stanovena v práci Hornych (2016). Všechny měření SAI se však výrazně neodlišují, což potvrzuje správnost a možnou opakovatelnost měření. Hodnota SAI mateřské rostliny *D. ×critica* (M) byla porovnána s rostlinami z další generace (P, medián SAI byl 89,5%), SAI se mezi generacemi průkazně neliší.

Stejně jak u pentaploidní *D. ×critica*, byly u tetraploidního křížence *D. ×complexa* také zaznamenány abortované i vyvinuté výtrusy. Průměrné hodnoty indexu abortace výtrusů se mezi těmito taxony průkazně neliší (*D. ×complexa*: průměr 84,5%, medián 88,4%; *D. ×critica*: průměr 89,7%, medián 89,8%).

Avšak v rámci kříženců se u některých rostlin může SAI výrazně lišit. U jednoho vzorku *D. ×complexa* byl zaznamenán překvapivě nízký SAI, a to 60,0% (vzorek 1).

6.2.2 Velikost výtrusů

Ve studii Ekrť and Koutecký (2016) byl uveden předpoklad, že kříženec *D. ×complexa* by teoreticky, podobně jako *D. ×critica* mohl vytvářet vyvinuté výtrusy o dvou velikostech. Tedy apomiktickou cestou vzniklé neredukované výtrusy (diplospory) a klasickou sporogenezi redukované výtrusy. U tetraploidního křížence by se jednalo o neredukované tetraploidní a redukované diploidní výtrusy (Obr. 1). Pokud by se potvrdilo, že malé výtrusy jsou diploidní, odhalil by se tak nový, poměrně unikátní způsob zpětné diploidizace u kapradin. Příklad zpětné diploidizace byl dosud zaznamenán pouze u *D. pacifica*, kdy triploidní apomiktické rostliny, díky chybám ve sporogenezi, dávají kromě triploidům vznik i diploidům (Lin et al. 1992). Data z této studie jsou poměrně robustní, jelikož ploidy u rostlin *D. pacifica* byla zjišťována počítáním chromozomů (Lin et al. 1992). Při měření vyvinutých výtrusů *D. ×complexa* však byly překvapivě zaznamenány nikoliv dvě předpokládané, ale tři velikostní kategorie (průměr: malé 33,7 μm; střední 46,8 μm; velké 56,1 μm). Nabízí se možné vysvětlení, že chybami při sporogenezi dochází, kromě očekávaných abortovaných výtrusů a výtrusů dvou velikostí, také potenciálně ke vzniku triploidních výtrusů. Tento výsledek je však potřeba ověřit změřením velikosti genomu gametofytů/sporofytů vypěstovaných z těchto výtrusů, což bude provedeno pomocí průtokového cytometru v rámci navazující magisterské práce. Přesný mechanismus geneze výtrusů střední velikosti si dosud neumíme přesně vysvětlit. K tomu by bylo zapotřebí cytologické studium párování chromozomů a následné sporogeneze. Pokud by se tato skutečnost potvrdila, mohlo by se jednat o nový mechanismus sporogeneze u kapradin (Manton 1950, Braithwaite 1964).

Existence více typů výtrusů u jednotlivých taxonů, je známa i z jiných čeledí kapradin. Do čeledi s největším počtem apomiktických taxonů *Pteridaceae* patří pentaploidní kříženec sexuálního a apomiktického taxonu z *Pteris vittata* komplexu. Kříženec produkuje výtrusy v tetrádách nebo také výtrusy větší

velikosti uspořádané v dyádách (Khare and Kaur 1985). Avšak i u jiných čeledí byly zaznamenány dvě velikosti výtrusů. V čeledi *Aspleniaceae* je znám druh *Asplenium hallbergii*, který dává na jedné rostlině vznik sporangiím, které tvoří 32 nebo 64 výtrusů (Dyer et al. 2012). Podle počtu výtrusů na výtrusnici se u kapradin rozlišuje rostlina sexuálně se rozmnožující s redukovanými výtrusy (64) od rostliny rozmnožující se apomikticky s neredukovanými výtrusy (32) (Manton 1950, Grusz 2016). Lze tedy předpokládat, že výtrusy vzniklé různým typem sporogeneze mohou být různě velké, a tedy i tvořit potomstvo o různé ploidii.

Problematika tvorby různých typů výtrusů dosud není u kapradin zcela vyjasněná a otevírá široké možnosti pro další studium. Potvrzení předpokladu různé ploidie výtrusů u kříženců sexuálních a apomiktických druhů rodu *Dryopteris* bude proto součástí navazující magisterské práce.

7 Závěr

1. V oblasti severní polokoule po tropy bylo dohledáno 214 taxonů, což činí 54% z celkové diverzity rodu *Dryopteris*. Cytologická data byla zjištěna pro 60% z nich. Z dohledaných taxonů, pro které jsou známa cytologická data, je 37% (60 taxonů) apomiktických, v Evropě 29% (10 taxonů), v Americe 14% (3 taxony), v Asii 41% (47 taxonů). U apomiktů je většina 46% (35 druhů) triploidních. U „ostatních“ druhů převažují 67% (73 druhů) diploidní druhy. Z taxonů, u kterých byl zjištěn způsob reprodukce, je 57% (50 taxonů) apomiktických, v Evropě 31% (9 taxonů), v Americe 14% (3 taxony) a v Asii 81% (38 taxonů).
2. Pentaploidní kříženec *Dryopteris* × *critica* z druhé generace vytváří abortované i vyvinuté výtrusy v obdobném poměru jako mateřská rostlina. Průměrná abortace výtrusů rostlin druhé generace (P) je 89,7%. Jednotlivé rostliny se však mohou v abortaci výrazně lišit. Nejnižší změřená míra abortace je 82,5% a nejvyšší je 98,0%.
3. Tetraploidní kříženec *Dryopteris* × *complexa* vytváří abortované i vyvinuté výtrusy. Průměrná míra abortace výtrusů je 84,5%. V rámci

vyvinutých výtrusů byly zaznamenány překvapivě tři velikostní kategorie (průměr: malé 33,7 μm ; střední 46,8 μm ; velké 56,1 μm)

4. Byly vysety výtrusy druhé generace z tetraploidního křížence *Dryopteris* \times *complexa* do kultivace na agar. Bylo zjištěno, že jsou vitální, mají ca 60% klíčivost a jsou schopní vytvářet gametofyty i sporofyty. Jejich analýza průtokovým cytometrem bude záležitostí navazující magisterské práce.

8 Seznam použitých zdrojů

8.1 Literatura

- Asker SE, Jerling L. 1992. Apomixis in plants. Boca Raton: CRC Press.
- Barker MS. 2013. Karyotype and genome evolution in Pteridophytes. In: Greilhuber J, Doležel J, Wendel JF, eds. Plant genome diversity, vol. 2. Wien: Springer: 245–253.
- Bär A, Eschelmüller A. 2010. Farnstudien: Einige pentaploide bastarde von *Dryopteris filix-mas* mit triploiden Vertretern der *Dryopteris*-Gruppe. Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 80: 119–140.
- Becks L, Alavi Y. 2015. Using microevolution to explain the macroevolutionary observations for the evolution of sex. In: Serrelli E, Gontier N, eds. Macroevolution. Switzerland: Springer: 279.
- Benaglia T, Chauveau D, Hunter DR, Young D. 2009. Mixtools: an R package for analyzing finite mixture models. Journal of Statistical Software 32: 1–29.
- Bicknell RA, Koltunow AM. 2004. Understanding apomixis: Recent advances and remaining conundrums. Bierhorst DW, 1975. The Plant Cell 16: 228–245.
- Braithwaite AF. 1964. A new type of apogamy in ferns. New Phytologist 63: 293–305.
- Clark J, Hidalgo O, Pellicer J, Liu H, Marquardt J, Robert Y, Christenhusz M, Zhang S, Gibby M, Leitch IJ, Schneider H. 2016. Genome evolution of ferns: evidence for relative stasis of genome size across the fern phylogeny. New Phytologist 210: 1072–1082.
- Dostál J, Fraser-Jenkins CR, Reichstein T. 1984. *Dryopteris*. In: Kramer KU eds. Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Berlin and Hamburg: Verlag Paul Parey 3 (1/1): 136–169.
- Döpp W. 1932. Die apogamie bei *Aspidium remotum* Al. Br. Planta 17: 87–152.
- Dyer RJ, Savolainen V, Schneider H. 2012. Apomixis and reticulate evolution in the *Asplenium monanthes* fern complex. Annals of Botany 110: 1515–1529.
- Ekrt L, Trávníček P, Jarolímová V, Vít P, Urfus T. 2009. Genome size and morphology of the *Dryopteris affinis* group in Central Europe. Preslia 81: 261–280.

- Ekrt L, Štech M, Lepší M, Boublík K. 2010. Rozšíření a taxonomická problematika skupiny *Dryopteris affinis* v České republice (Distribution and taxonomy of the *Dryopteris affinis* group in the Czech Republic). *Zprávy České botanické společnosti* 45: 25–52.
- Ekrt L, Koutecký P. 2016. Between sexual and apomictic: Unexpectedly variable sporogenesis and production of viable polyhaploids in the pentaploid fern of the *Dryopteris affinis* agg. (*Dryopteridaceae*). *Annals of Botany* 117: 97–106.
- Fraser-Jenkins CR. 1977. Three species in the *Dryopteris villarii* aggregate (Pteridophyta, Aspidaceae). *Candollea* 32: 305–319.
- Fraser-Jenkins CR. 1986. A classification of the genus *Dryopteris* (Pteridophyta: *Dryopteridaceae*). *Bulletin of the British Museum (Botany)* 14: 183–218.
- Fraser-Jenkins CR, Gibby M. 1986. A new *Dryopteris* hybrid from Spain. *Fern Gazette* 13: 113–115.
- Fraser-Jenkins CR. 2007. The species and subspecies in the *Dryopteris affinis* group. *Fern Gazette* 18: 1–26.
- Freigang J, Zenner G, Bujnoch W, Jessen S, Magauer M. 2017. *Dryopteris* × *alpirsbachensis*, hybr. nov. – erster Nachweis der Naturhybride zwischen *Dryopteris carthusiana* und *Dryopteris remota* (*Dryopteridaceae*, Pteridophyta). *Kochia* 10: 11–33.
- Frey W, Frahm JP, Fischer E, Lobin W. (eds). 2006. *The Liverworts, Mosses and Ferns of Europe*. England. Harley Books. ISBN 0 946589 704.
- Gastony GJ, Gottlieb LD. 1982. Evidence for genetic heterozygosity in a homosporous fern. *Amer. Journal of Botany*. 69: 643–647.
- Gastony GJ, Windham MD. 1989. Species concepts in Pteridophytes: the treatment and definition of agamosporous species. *American Fern Journal* 79: 65–77.
- Gilman AV, Sundue MA. 2013. Flora of China 2-3. Lycopodiaceae through Polypodiaceae. *American Fern Journal* 103 (4): 245–250.
- Gregor T, Hand R. 2009. Chromosomenzahlen von farn – und samenpflanzen aus Deutschland 4. *Kochia* 4: 37–46.
- Grusz AL, Windham MD, Pryer KM. 2009. Deciphering origins of apomictic polyploids in the *Cheilanthes yavapensis* complex (*Pteridaceae*). *American Journal of Botany* 96: 1636–1645.
- Grusz AL. 2016. A current perspective on apomixis in ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54 (6): 656–665.

- Henry TA, Bainard JD, Newmaster SG. 2015. Genome size evolution in Ontario ferns (Polypodiidae): evolutionary correlations with cell size, spore size, and habitat type and an absence of genome downsizing. *Genome* 57: 555–566.
- Hori K, Akitaka T, Fujimoto K, Kato J, Ebihara A, Watano Y, Murakami N. 2014. Reticulate evolution in the apogamous *Dryopteris varia* complex (*Dryopteridaceae*, subg. *Erythrovariae*, sect. *Variae*) and its related sexual species in Japan. *Journal of Plant Research* 127: 661–684.
- Hori K. 2017. Analyses of reticulate evolution in the apogamous species of the *Dryopteris varia* complex (*Dryopteridaceae*) using five nuclear genetic markers. PhD. Thesis. Graduate School of Science and Engineering, Tokyo Metropolitan University. Tokyo, Japan.
- Hori K, Ebihara A, Murakami N. 2018a. Revised Classification of the Species within the *Dryopteris varia* Complex (*Dryopteridaceae*) in Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 69 (2): 77–108.
- Hori K, Zhou X, Shao W, Yan YH, Wang RX, Murakami N. 2018b. New Diploid Sexual Cytotypes of *Dryopteris* sect. *Erythrovariae* (*Dryopteridaceae*) in China. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 69 (2): 127–133.
- Hori K, Zhou X, Yan YH, Inoue Y, Murakami N. 2018c. Evidence for Maternal Ability in Hybridization of Apogamous Fern Species: *Dryopteris tsushimense* K. Hori N. Murak. and *D. subtsushimense* K. Hori and N. Murak. (*Dryopteridaceae*), New Tetraploid Apogamous Pteridophytes of Hybrid Origin from Tsushima, Japan. *Acta Phytotaxonomica et Geobotanica* 69 (3): 143–160.
- Hornych O. 2016. Analysis of spore abortion in ferns. Mgr. Thesis. Faculty of Science, University of South Bohemia. České Budějovice, Czech Republic.
- Hornych O, Ekrt L. 2017. Spore abortion index (SAI) as a promising tool of evaluation of spore fitness in ferns: an insight into sexual and apomictic species. *Plant Systematics and Evolution* 303 (4): 497–507.
- Chao YS, Liu HY, Ching YC, Chiou WL. 2012. Polyploidy and speciation in *Pteris* (*Pteridaceae*). *Journal of Botany* 2012: 1–6.
- Ishikawa, H, Ito M, Watano Y, Kurita S. 2003. Electrophoretic evidence for homoeologous chromosome pairing in the apogamous fern species *Dryopteris nipponensis* (*Dryopteridaceae*). *Journal of Plant Research* 116: 165–167.
- Jessen S, Bujnoch W, Zenner G, Stark Ch. 2011. *Dryopteris lacunosa* – eine neue Art des *Dryopteris-affinis*-Aggregats (*Dryopteridaceae*, Pteridophyta). *Kochia* 5: 9–31.

- Jessen S, Magauer M, Freigang J, Zenner G, Bujnoch W. 2017. *Dryopteris* *×alpirsbachensis*, hybr. nov. – erster Nachweis der Naturhybride zwischen *Dryopteris carthusiana* und *Dryopteris remota* (*Dryopteridaceae*, Pteridophyta). *Kochia* 10: 11–33.
- Juslén A, Väre H, Wikström N. 2011. Relationships and evolutionary origins of polyploid *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) from Europe inferred using nuclear *pgiC* and plastid *trnL-F* sequence data. *Taxon* 60 (5): 1284–1294.
- Khare PB, Kaur S. 1985. Sporogenesis in *Pteris vittata* Linn. *Indian Fern Journal* 2: 62–64.
- Klekowski EJ, Baker HG. 1966. Evolutionary significance of polyploidy in the Pteridophyta. *Science* 153: 305–307.
- Krahulcová A, Rotreklová O, Krahulec F, Rosenbaumová R, Plačková I. 2009. Enriching ploidy level diversity: the role of apomictic and sexual biotypes of *Hieracium* subgen. *Pilosella* (*Asteraceae*) that coexist in polyploid populations. *Folia Geobotanica* 44 (3): 281–306.
- Leitch AR, Leitch IJ. 2012. Ecological and genetic factors linked to contrasting genome dynamics in seed plants. *New Phytologist* 194: 629–646.
- Leitch IJ, Leitch AR. 2013. Genome size diversity and evolution in land plants. In: Leitch IJ, Greilhuber J, Doležel J, Wendel JF, eds. *Plant genome diversity*, vol. 2, physical structure, behaviour and evolution of plant genomes. Wien: Springer-Verlag: 307–322.
- Lin SJ, Kato M, Iwatsuki K. 1992. Diploid and triploid offspring of triploid agamosporous fern *Dryopteris pacifica*. *Journal of Plant Research* 105: 443–452.
- Lin SJ, Kato M, Iwatsuki K. 1995. Electrophoretic variation of the apogamous *Dryopteris varia* group (*Dryopteridaceae*). *Journal of Plant Research* 108: 451–456.
- Lin SJ, Zhang HR, Iwatsuki K, Lu HS. 2002. Cytotaxonomic study of ferns from China II. Species of Fujian. *The Journal of Japanese Botany* 77:129–138.
- Liu HM, Dyer RJ, Guo ZY, Meng Z, Li JH, Schneider H. 2012. The evolutionary dynamics of apomixis in ferns: a case study from polystichoid ferns. *Journal of Botany*: 1–11.
- Lovis JD. 1977. Evolutionary patterns and processes in ferns. *Advances in Botanical Research* 4: 229–415.
- Manton I. 1950. *Problems of cytology and evolution in the Pteridophyta*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Meusel H, Jäger E, Weinert E. 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Vol. 1. Jena: G. Fischer.
- Mickel JT, Smith AR. 2004. The Pteridophytes of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden. USA. The New York Botanical Garden Press 88: 282–315 and 826–843.
- Montgomery JD, Wagner WH. 1993. *Dryopteris*. – In: Flora of North America Editorial Committee (eds), Flora of North America north of Mexico 2. New York. Oxford University Press.
- Murashige T, Skoog F. 1962. A Revised Medium for Rapid Growth and Bio Assays with Tobacco Tissue Cultures. *Physiologia Plantarum* 15 (3): 473–497.
- Nakato N, Kato M, Liu BD. 1995. A cytotaxonomic study of some ferns from Jiangsu and Zhejiang provinces, China. *The Journal of Japanese Botany* 70: 194–204.
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophods and ferns. *Journal of Systematics and Evolution* 54 (6): 563–603.
- Raghavan V. 1989. Developmental biology of fern gametophytes. New York: Cambridge University Press.
- Ranker TA, Haufler CH. 2008. Biology and evolution of ferns and lycophytes. Cambridge: Cambridge University Press.
- Regalado Gabancho L, Prada C, Gabriel y Galán JM. 2010. Sexuality and apogamy in the Cuban *Asplenium auritum-monodon* complex (Aspleniaceae). *Plant Systematics and Evolution* 289: 137–146.
- Reichstein T. 1981. Hybrids in European Aspleniaceae (Pteridophyta). *Botanica Helvetica* 91: 89–139.
- Reyes-Jaramillo I, Camargo-Ricalde SL, Aquihuatl-Ramos MA. 2008. Mycorrhizal-like interaction between gametophytes and young sporophytes of the fern *Dryopteris muenchii* (Filicales) and its fungal endophyte. *Revista de Biología Tropical* 56 (3): 1101–1107.
- Rice A, Glick L, Abadi S, Einhorn M, Kopelman NM, Salman-Minkov A, Mayzel J, Chay O, Mayrose I. 2014. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist*.
- Roux JP. 2004. *Dryopteris gorgonea* (Pteropsida: *Dryopteridaceae*), a new species from the Cape Verde Islands. *Bothalia* 34 (1): 32–35.

- Schneller J. 1975. Untersuchungen an einheimischen Farnen, insbesondere der *Dryopteris filix-mas*-Gruppe. 2. Teil, Cytologische Untersuchungen. Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft 85: 1–17.
- Schneller J, Holderegger R, Gugerli F, Eichenberger K, Lutz E. 1998. Patterns of genetic variation detected by RAPDs suggest a single origin with subsequent mutations and long-distance dispersal in the apomictic fern *Dryopteris remota* (*Dryopteridaceae*). American Journal of Botany 85 (7): 1038–1042.
- Schneller J, Krattinger K. 2010. Genetic composition of Swiss and Austrian members of the apogamous *Dryopteris affinis* complex (*Dryopteridaceae*, *Polypodiopsida*) based on ISSR markers. Plant Systematics and Evolution 286: 1–6.
- Suzuki T, Iwatsuki K. 1990. Genetic variation in agamosporous fern *Pteris critica* L. in Japan. Heredity 65: 221–227.
- Takamiya M, Ohta N, Yatabe Y, Murakami N. 2001. Cytological, morphological, genetic, and molecular phylogenetic studies on intraspecific differentiations within *Diplazium doederleinii* (Woodsiaceae: pteridophyta). International Journal of Plant Sciences 162: 625–636.
- Tanaka T, Isaka Y, Hattori M, Sato T. 2014. Ecological and phylogenetic approaches for diversification of apogamous ferns in Japan. Plant Systematics and Evolution 300: 2041–2050.
- Tutin TG, Heywood VH, Burges NA, Valentine DH, Walters SM, Webb DA. 1964. Volume 1 Lycopodiaceae to Platanaceae. Flora Europaea. London: Cambridge University Press: 498.
- Walker TG. 1979. The cytogenetics of ferns. In: AF Dyer, ed. The experimental biology of ferns. London: Academic Press: 87–132.
- Watano Y, Iwatsuki K. 1988. Genetic variation in the ‘Japanese apogamous form’ of the fern *Asplenium unilaterale* Lam. Botanical Magazine Tokyo 101: 213–222.
- Weng RF. 1988. Cytological observations on *Dryopteris* of East Asia. Proceedings of the ISSP: 141–144.
- Windham MD, Yatskievych G. 2003. Chromosome studies of cheilanthoid ferns (*Pteridaceae: Cheilanthes*) from the western United States and Mexico. American Journal of Botany 90: 1788–1800.
- Winkler H. 1920. Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis im Pflanzen- und Tierreiche. Jena: G. Fischer.

Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, Mayrose I, Greenspoon PB, Rieseberg LH. 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. PNAS 106 (33): 13875–13879.

Xiang J. 2006. Chromosome numbers of 13 species in the genus *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) from Yunnan, China. Acta Phytotaxonomica Sinica 44 (3): 304–319.

8.2 Internetové zdroje

Hassler M, Bernd S. 2018. Checklist of Ferns and Lycophytes of the World. (Online). (cit. 2018-11-23). Dostupné z: <https://worldplants.webarchiv.kit.edu/ferns/index.php>.

Rouhan G, Väre H. 2017. *Dryopteris ardechensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e. T98141659A98141662. (Online). (cit. 2018-11-24). Dostupné z <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T98141659A98141662.en>.

Tropicos.org. 2018. Missouri Botanical Garden, St. Louis, MO, USA. (Online). (cit. 2018-6-01). Dostupné z <http://www.tropicos.org>".

8.3 Software

Promicra s r. o. 2018. QuickPHOTO CAMERA. version 3.2. Internet access: www.promicra.com.

R Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. version 3.4.3. Internet access: <https://www.R-project.org/>.

StatSoft, Inc. 2018. STATISTICA (data analysis software system), version 12.0. Internet access: www.statsoft.com.

9 Přílohy

Příloha 1: Souhrnný přehled lokalit všech vzorků použitých v bakalářské práci. Vzorky, u kterých je lokalita označena kurzívou jsou původem z uvedené lokality, avšak vypěstované in vitro v kultivaci.

Taxon	Lokalita	Stát	Souřadnice	Datum sběru	Ploidie	Sběratel	Označení vzorku	
<i>Dryopteris affinis</i>	North-Westphalia, Ennepetal	Německo	51°18'12.781"N 7°24'51.739"E	2017	2x	H. W. Bennert	1	
<i>Dryopteris affinis</i>	Yorkshire Dales Horton in Ribblesdale	Anglie	54°08'48.6"N 02°17'09.8"W	2014	2x	L. Ekrť	30	Kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris affinis</i>	North-Westphalia, Ennepetal	Německo	51°18'12.781"N 7°24'51.739"E	2017	2x	H. W. Bennert	7	
<i>Dryopteris affinis</i>	North-Westphalia, Ennepetal	Německo	51°18'12.781"N 7°24'51.739"E	2017	2x	H. W. Bennert	5	
<i>Dryopteris affinis</i>	North-Westphalia, Ennepetal	Německo	51°18'12.781"N 7°24'51.739"E	2017	2x	H. W. Bennert	4	
<i>Dryopteris affinis</i>	North-Westphalia, Ennepetal	Německo	51°18'12.781"N 7°24'51.739"E	2017	2x	H. W. Bennert	3	
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika	48°52'56"N 13°49'53"E	13.9. 2004	5x	L. Ekrť	26	Mateřská rostlina kultivace Telč, odběr 2017

<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	4	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	5	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	20	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	24	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	23	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	1	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	3	In vitro, kultivace

	<i>od vrcholu kopce Stožec</i>							Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	<i>Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec</i>	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	24(1)	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	<i>Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec</i>	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	1(2)	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	<i>Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec</i>	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	3(3)	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	<i>Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec</i>	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	16	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	<i>Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec</i>	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	2	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	<i>Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec</i>	Česká republika		2017	5x	L. Ekrt	20(1)	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017

<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrť	23(1)	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrť	24(2)	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×critica</i>	Šumava, rezervace Stožec asi 750 m V od vrcholu kopce Stožec	Česká republika		2017	5x	L. Ekrť	14	In vitro, kultivace Telč, odběr 2017
<i>Dryopteris ×complexa</i>	Schwarzwald Mts, Breitenau	Německo	47°55'57"N 008°02'32"E	27. 6.2017	4x	L. Ekrť	16	
<i>Dryopteris ×complexa</i>	North Rhine-Westphalia, Ennepetal	Německo	51°18'12.181"N 7°24'51.739"E	2017	4x	H. W. Bennert	6	
<i>Dryopteris ×complexa</i>	North Rhine-Westphalia, Ennepetal	Německo	51°18'12.181"N 7°24'51.739"E	2017	4x	H. W. Bennert	1	
<i>Dryopteris ×complexa</i>	NP Snowdonia, Llanelyd, Wales	Anglie	52°45'31.970"N 3°54'9.456"W	2017	4x	A. Pigott	VB	
<i>Dryopteris ×complexa</i>	Schwarzwald Mts, Breitenau	Německo	47°55'57"N 008°02'32"E	27. 6.2017	4x	L. Ekrť	2	
<i>Dryopteris ×alpirsbachensis</i>	Mezi Ponte Tresa a Luino, 270 m n. m.	Itálie	45°59'20"N 8°47'05"E	19. 6. 2014	5x	S. Jessen	1	Kultivace Chemnitz, odběr 2018

Příloha 2: Souhrnný přehled taxonů a cytotypů rodu *Dryopteris* na severní polokouli po hranici tropů. Taxony jsou rozděleny do tří regionů, a to Evropa, Amerika, Asie. S = sexuální, A = apomikt, červeně = způsob reprodukce nebyl explicitně doložen v literatuře

Taxon	Popsáno	S/A	Typ apomixie	Ploidie	Chromozomové číslo (2n)	Reference	Poznámky
Evropa (včetně Makaronézie a Kavkazu)							
<i>Dryopteris tyrrhena</i>	Fraser-Jenk.	S		2x	164	Frey et al. 2006, Juslén et al. 2011, Rouhan and Väre 2017, Hassler and Bernd 2018	<i>Dryopteris</i> × <i>cebennae</i> , allotetraploid
<i>Dryopteris ardechensis</i>	Fraser-Jenk.	S		4x	164	Frey et al. 2006, Rouhan and Väre 2017, Hassler and Bernd 2018	(<i>D. affinis</i> × <i>D. tyrrhena</i>), allotetraploid
<i>Dryopteris fragrans</i>	(L.) Schott	S		2x	82	Tutin et al. 1964, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006, Gilman and Sundue 2013	Přesah Amerika a Asie
<i>Dryopteris cristata</i>	(L.) A. Grey	S		4x	164	Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006	Přesah Amerika a Asie
<i>Dryopteris filix-mas</i>	(L.) Schott	S		4x	164	Tutin et al. 1964, Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1992, Mickel et al. 2004, Gilman and Sundue 2013	Segmentální allotetraploid, přesah Amerika a Asie
<i>Dryopteris affinis</i>	Fraser-Jenk.	A	obligátní	2x	82	Fraser-Jenkins 2007, Ekrt et al. 2009, Ekrt et al. 2010, Schneller and Krattinger 2010, Hassler and Bernd 2018	Nejasná poddruhová problematika, subsp. dle Fraser-Jenkins 2007 nebyly zahrnuty
<i>Dryopteris borrieri</i>	(Newm.) Oberh. & Tavel	A		3x	123	Ekrt et al. 2010, Hassler and Bernd 2018	

<i>Dryopteris cambrensis</i>	Fraser-Jenk.	A		3x	123	Frey et al. 2006, Gregor and Hand 2009, Ekrt et al. 2010, Hassler and Bernd 2018, Tropicos.org 2018	(<i>D. affinis</i> × <i>D. oreades</i>); nejasná poddruhovú problematika, subsp. dle Fraser-Jenkins 2007 nebyly zahrnuty
<i>Dryopteris lacunosa</i>	S.Jess., Zenner, Chr.Stark & Bujnoch	A	obligátní	3x	123	Jessen et al. 2011, Hassler and Bernd 2018	
<i>Dryopteris pseudodisjuncta</i>	(Tavel ex Fras. -Jenk.) Fras. -Jenk.	A		3x	123	Fraser-Jenkins 2007	
<i>Dryopteris schorapanensis</i>	Askerov	A		3x	123	Fraser-Jenkins 2007	<i>D. affinis</i> subsp. <i>persica</i> Fras. -Jenk.
<i>Dryopteris pontica</i>	(Fras. -Jenk.) Fras. -Jenk.	A		3x	123	Fraser-Jenkins 2007	<i>D. affinis</i> subsp. <i>pontica</i> Fras. -Jenk.
<i>Dryopteris iranica</i>	Fras. -Jenk.	A		3x	123	Fraser-Jenkins 2007	<i>D. affinis</i> subsp. <i>coriacea</i>
<i>Dryopteris oreades</i>	Fomin	S		2x	82	Dostál et al. 1984, Frey et al. 2006	<i>D. abbreviata</i>
<i>Dryopteris crispifolia</i>	Rasbach, Reist. & Vida	S		2x	82	Frey et al. 2006, Rice et al. 2014	
<i>Dryopteris aitoniana</i>	Pichi. Serm.	S		2x	82	Frey et al. 2006, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris elongata</i>
<i>Dryopteris aemula</i>	(Aiton) Kuntze	S		2x	82	Tutin et al. 1964, Frey et al. 2006	
<i>Dryopteris liliana</i>	Golitsyn, Askerov	S		2x	82	Frey et al. 2006, Juslén et al. 2011, Hassler and Bernd 2018,	<i>D. aemula</i> ssp. <i>liliana</i>
<i>Dryopteris villarii</i>	Bellardi Woyn. ex Schinz & Thell.	S		2x	82	Dostál et al. 1984, Frey et al. 2006	<i>D. rigida</i>
<i>Dryopteris villarii</i>	Bellardi Woyn. ex Schinz & Thell.	S		4x	164	Tutin et al. 1964	

<i>Dryopteris submontana</i>	Fraser-Jenk.	S		4x	164	Frey et al. 2006, Tropicos.org 2018	<i>D. mindshelkensis</i>
<i>Dryopteris pallida</i> subsp. <i>pallida</i>	(Bory) C.Chr. ex Maire Petitm.	S		2x	82	Fraser-Jenkins 1977, Frey et al. 2006, Tropicos.org 2018	
<i>Dryopteris pallida</i> subsp. <i>balearica</i>	(Litard.) Fraser-Jenk.	S		2x	82	Fraser-Jenkins 1977, Frey et al. 2006, Tropicos.org 2018	<i>D. villarii</i> ssp. <i>balearica</i> , <i>D. rigida</i> var. <i>Balearica</i>
<i>Dryopteris carthusiana</i>	(Vill.) H. P. Fuchs	S		4x	164	Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	Alotetraploid, přesah Amerika a Asie
<i>Dryopteris expansa</i>	(C. Presel) Fraser-Jenk & Jermy	S		2x	82	Tutin et al. 1964, Frey et al. 2006, Hassler and Bernd 2018	<i>D. assimilis</i> , přesah Amerika a Asie
<i>Dryopteris guanchica</i>	Gibby & Jermy	S		4x	164	Frey et al. 2006, Rice et al. 2014	
<i>Dryopteris remota</i>	(A. Braun ex. Döll) Druce	A	obligátní	3x	123	Dostál et al. 1984, Schneller et al. 1998, Frey et al. 2006,	Nejspíše alotriploid
<i>Dryopteris intermedia</i> subsp. <i>maderensis</i>	Fraser-Jenk.	S		2x	82	Frey et al. 2006, Tropicos.org 2018	
<i>Dryopteris intermedia</i> subsp. <i>azorica</i>	(H. Christ) Jermy	S		2x	82	Frey et al. 2006, Tropicos.org 2018	
<i>Dryopteris dilatata</i>	(Hoffm.) A. Gray	S		4x	164	Frey et al. 2006, Tutin et al. 1964	<i>Dryopteris alexeenkoana</i> – takto popsáno na Kavkazu
<i>Dryopteris caucasica</i>	(A. Braun) Fraser-Jenk. & Corley	S		2x	82	Frey et al. 2006, Rice et al. 2014	Přesah Asie
<i>Dryopteris corleyi</i>	Fraser-Jenk.	S		4x	164	Fraser-Jenkins and Gibby 1986, Frey et al. 2006, Tropicos.org 2018	
<i>Dryopteris oligodonta</i>	(Desv.) Pichi. Serm.	S		2x	82	Frey et al. 2006, Rice et al. 2014	
<i>Dryopteris azorica</i>	(Christ) Alston	A		2x	82	Rice et al. 2014	
<i>Dryopteris gorgonea</i>	Roux 2004	S		4x	164	Roux 2004, Frey et al. 2006	Možná vyhynulý

Amerika							
<i>Dryopteris fragrans</i>	(L.) Schott	S		2x	82	Tutin et al. 1964, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006, Gilman and Sundue 2013	Přesah Evropa a Asie
<i>Dryopteris cinnamomea</i>	(Cavanilles) C. Christensen	S		2x	82	Montgomery and Wagner 1993, Mickel et al. 2004, Hassler and Bernd 2018,	<i>Dryopteris athyrioides</i> , <i>Dryopteris glandulifera</i> , <i>Dryopteris mexicana</i>
<i>Dryopteris intermedia</i>	(Muhlenberg ex Willdenow) A. Gray	S		2x	82	Montgomery and Wagner 1993	
<i>Dryopteris carthusiana</i>	(Vill.) H. P. Fuchs	S		4x	164	Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	Přesah Evropa a Asie
<i>Dryopteris expansa</i>	(C. Presl) Fraser – Jenks. & Jermy	S		2x	82	Montgomery and Wagner 1993	Přesah Evropa a Asie
<i>Dryopteris campyloptera</i>	(Kunze) Clarkson	S		4x	164	Montgomery and Wagner 1993	
<i>Dryopteris marginalis</i>	(L.) A. Gray	S		2x	82	Montgomery and Wagner 1993	
<i>Dryopteris arguta</i>	(Kaulfuss) Maxon	S		2x	82	Montgomery and Wagner 1993, Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	(L.) Schott	S		4x	164	Tutin et al. 1964, Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1992, Mickel et al. 2004, Gilman and Sundue 2013	Přesah Evropa a Asie
<i>Dryopteris ludoviciana</i>	(Kunze) Small	S		2x	82	Montgomery and Wagner 1993	Endemit jihovýchodní USA

<i>Dryopteris goldiana</i>	(Hooker ex Goldie) A. Gray	S		2x	82	Montgomery and Wagner 1993	
<i>Dryopteris celsa</i>	(W. Palmer) Knowlton	S		4x	164	Montgomery and Wagner 1993	
<i>Dryopteris clintoniana</i>	(D. C. Eaton) Dowell	S		6x	246	Montgomery and Wagner 1993	
<i>Dryopteris cristata</i>	(L.) A. Gray	S		4x	164	Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006	Přesah Evropa
<i>Dryopteris futura</i>	A. R. Sm.	S		2x	82	Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris karwinskyana</i>	(Mett.) Kuntze	S		2x	82	Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris knoblochii</i>	A. R. Sm.					Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris muenchii</i>	A. R. Sm.	A				Mickel et al. 2004, Reyes-Jaramillo et al. 2008	
<i>Dryopteris nubigena</i>	Maxon & C. V: Morton					Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris patula</i>	(Sw.) Underw	S		2x	82	Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris pseudofilix-mas</i>	(Fée) Rothm.	A		3x	123	Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris rossii</i>	C. Chr.	S		2x	82	Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris wallichiana</i>	(Spreng) Hyl.	A		3x	123	Mickel et al. 2004	
<i>Dryopteris wallichiana</i>	(Spreng) Hyl.	S		4x	164	Mickel et al. 2004	
Asie							
<i>Dryopteris hendersonii</i>	(Beddome) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Nothoperanema</i> (Tagawa) Li Bing Zhang

<i>Dryopteris shikokiana</i>	(Makino) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nothoperanema</i> (Tagawa) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris grandifrons</i>	Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nothoperanema</i> (Tagawa) Li Bing Zhang; <i>Nothoperanema giganteum</i>
<i>Dryopteris squamiseta</i>	(Hooker) Kuntze					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nothoperanema</i> (Tagawa) Li Bing Zhang; <i>Dryopteris atrosetosa</i> , <i>Dryopteris trichorhachis</i>
<i>Dryopteris diacalpioides</i>	(Ching) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nothoperanema</i> (Tagawa) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris exstipellata</i>	(Ching & S. H. Wu) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Acrophorus</i> (C. Presl) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris wusugongii</i>	Li Bing Zhang, Taxon					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Acrophorus</i> (C. Presl) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris wuzhaohongii</i>	Li Bing Zhang, Taxon					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Acrophorus</i> (C. Presl) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris emeiensis</i>	(Ching) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Acrophorus</i> (C. Presl) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris nodosa</i>	(C. Presl) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Acrophorus</i> (C. Presl) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris paleolata</i>	(Pichi Sermolli) Li Bing Zhang	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Acrophorus</i> (C. Presl) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris acrophorus</i>	Li Bing Zhang, Taxon					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Acrophorus</i> (C. Presl) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris annamensis</i>	(Tagawa) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang

<i>Dryopteris medogensis</i>	(Ching & S. K. Wu) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris kungiana</i>	Li Bing Zhang, Taxon					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris adscendens</i>	(Ching ex S. H. Wu)					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris christensenae</i>	(Ching) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris diacalpe</i>	Li Bing Zhang, Taxon					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris pseudocaenopteris</i>	(Kunze) Li Bing Zhang	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris pseudocaenopteris</i>	(Kunze) Li Bing Zhang	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris hookeriana</i>	(T. Moore) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Diacalpe</i> (Blume) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris peranema</i>	Li Bing Zhang, Taxon	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Peranema</i> (D. Don) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris zhuweimingii</i>	Li Bing Zhang, Taxon					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Peranema</i> (D. Don) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris hasseltii</i>	(Blume) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Acrorumohra</i> (H. Itô) Li Bing Zhang & H. He
<i>Dryopteris diffracta</i>	(Baker) C. Christensen					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Acrorumohra</i> (H. Itô) Li Bing Zhang & H. He
<i>Dryopteris subreflexipinna</i>	M. Ogata					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Acrorumohra</i> (H. Itô) Li Bing Zhang & H. He
<i>Dryopteris sphaeropteroides</i>	(Baker) C. Christensen					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopsis</i> (Holttum & P. J. Edwards) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris maximowicziana</i>	(Miquel) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopsis</i> (Holttum & P. J. Edwards) Li Bing Zhang

<i>Dryopteris clarkei</i>	(Baker) Kuntze					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopsis</i> (Holttum & P. J. Edwards) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris transmorrisonense</i>	(Hayata) Hayata					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopsis</i> (Holttum & P. J. Edwards) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris apiciflora</i>	(Wallich ex Mettenius) Kuntze	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Dryopsis</i> (Holttum & P. J. Edwards) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris kawakamii</i>	Hayata	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopsis</i> (Holttum & P. J. Edwards) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris heterolaena</i>	C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopsis</i> (Holttum & P. J. Edwards) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris dulongensis</i>	(S. K. Wu & X. Cheng) Li Bing Zhang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopsis</i> (Holttum & P. J. Edwards) Li Bing Zhang
<i>Dryopteris dehuaensis</i>	Ching, Fl. Fujian	A				Lin et al. 2002, Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris sordidipes</i>	Tagawa	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris xunwuensis</i>	Ching & K. H. Shing					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris amurensis</i>	Christ	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris formosana</i>	(Christ) C. Christensen	A		6x	246	Gilman and Sundue 2013, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris yongdeensis</i>	W. M. Chu ex S. G. Lu					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris pacifica</i>	(Nakai) Tagawa	A	smíšená	6x	246	Weng 1988, Lin et al. 1992, Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris immixta</i>	Ching	A		6x	246	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris varia</i>	(Linnaeus) Kuntze	A	obligátní	6x	246	Weng 1998, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris varia</i>	(Linnaeus) Kuntze	A	obligátní	4x	164	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins

<i>Dryopteris varia</i>	(Linnaeus) Kuntze	A	obligátní	3x	123	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris varia</i>	(Linnaeus) Kuntze	A	obligátní	2x	82	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris varia</i>	(Linnaeus) Kuntze	A	obligátní	4x	ca 148	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris varia</i>	(Linnaeus) Kuntze	A	obligátní	2x	ca 74	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris saxifraga</i>	H. Itô	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris saxifraga</i>	H. Itô	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris setosa</i>	(Thunberg) Akasawa	A	smíšená	2x	82	Lin et al. 1995, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris bissetiana</i> (Baker) C. Chr.
<i>Dryopteris setosa</i>	(Thunberg) Akasawa	A	smíšená	3x	123	Lin et al. 1995, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris bissetiana</i> (Baker) C. Chr.
<i>Dryopteris setosa</i>	(Thunberg) Akasawa	A	smíšená	4x	164	Lin et al. 1995, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris bissetiana</i> (Baker) C. Chr.
<i>Dryopteris sacrosancta</i>	Koidzumi	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris sacrosancta</i>	Koidzumi	A		3x	123	Nakato et al. 1995, Rice et al. 2014, Hassler and Bernd 2018	<i>Dryopteris sect. Variae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris lepidorachis</i>	C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris tsoongii</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris kinkiensis</i>	Koidzumi ex Tagawa	A		4x	164	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris simasakii</i> var. <i>simasakii</i>	(H. Itô) Kurata	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris simasakii</i> var. <i>paleacea</i>	(H. Itô) Kurata	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Erythrovariae</i> H. Itô

<i>Dryopteris changii</i>	(Bentham) C. Christensen ex Ching	A	smíšená	6x	246	Nakato et al. 1995, Lin et al. 2002, Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô, <i>Dryopteris championii</i>
<i>Dryopteris decipiens</i> var. <i>decipiens</i>	(Hooker) Kuntze	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris decipiens</i> var. <i>diplazioides</i>	Christ) Ching	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris liboensis</i>	P. S. Wang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris fuscipes</i>	C. Christensen	A	smíšená	6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô, <i>Dryopteris confertipinna</i>
<i>Dryopteris ryo-itoana</i>	Kurata	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris erythrosora</i>	(D. C. Eaton) Kuntze	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris erythrosora</i>	(D. C. Eaton) Kuntze	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris erythrosora</i>	(D. C. Eaton) Kuntze	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris erythrosora</i>	(D. C. Eaton) Kuntze	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris hondoensis</i>	Koidzumi	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Erythrovariae</i> H. Itô
<i>Dryopteris gemmifera</i>	S. Y. Dong					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris gymnosora</i>	(Makino) C. Christensen	A	smíšená	6x	246	Nakato et al. 1995, Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris indusiata</i>	Makino & Yamamoto ex Yamamoto	A		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris indusiata</i>	Makino & Yamamoto ex Yamamoto	A		6x	246	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris tenuicula</i>	C. G. Matthew &	A		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Indusiatae</i> S. G. Lu, <i>Dryopteris purpurella</i>

	Christ in Lecomte						
<i>Dryopteris tenuicula</i>	C. G. Matthew & Christ in Lecomte	A		8x	328	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu, <i>Dryopteris purpurella</i>
<i>Dryopteris submarginata</i>	Rosenstock	A		4x	164	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris submarginata</i>	Rosenstock	A		6x	246	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris guangxiensis</i>	S. G. Lu					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris tenuipes</i>	(Rosenstock) Serizawa					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris subtriangularis</i>	(C. Hope) C. Christensen	A		6x	246	Gibby 1985, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris assamensis</i>	(C. Hope) C. Christensen & Ching	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris integriloba</i>	C. Christensen	A	smíšená	4x	164	Gibby 1985, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris integriloba</i>	C. Christensen	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris tahmingensis</i>	Ching	A				Lin et al. 2002, Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris labordei</i>	(Christ) C. Christensen	A		6x	246	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris labordei</i>	(Christ) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris pseudosparsa</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Indusiatae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris blanfordii</i> subs p. <i>blanfordii</i>	(C. Hope) C. Christensen	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Remotae</i> Fraser-Jenkins

<i>Dryopteris blanfordii</i> subs <i>p. nigrosquamosa</i>	(Ching) Fraser- Jenkins					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Remotae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris goeringiana</i>	(Kuntze) Koidzum	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Remotae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris gonggaensis</i>	H. S. Kung					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Remotae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris reflexosquamata</i>	Hayata	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Splendentes</i> Fraser- Jenkins
<i>Dryopteris kwanzanensis</i>	Tagawa					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Splendentes</i> Fraser- Jenkins
<i>Dryopteris sikkimensis</i>	(Beddome) Kuntze					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Splendentes</i> Fraser- Jenkins
<i>Dryopteris splendens</i>	(Hooker) Kuntze	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Splendentes</i> Fraser- Jenkins
<i>Dryopteris rubrobrunnea</i>	W. M. Chu					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Splendentes</i> Fraser- Jenkins
<i>Dryopteris pulvinulifera</i>	(Beddome) Kuntze	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Purpurascences</i> Fraser- Jenkins
<i>Dryopteris polita</i>	Rosenstock	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nephrocystis</i> H. Itô
<i>Dryopteris subexaltata</i>	(Christ) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nephrocystis</i> H. Itô; <i>Dryopteris hayatae</i>
<i>Dryopteris yoroi</i>	Serizawa	A		2x	82	Xiang 2006, Gilman and Sundue 2013, Tropicos 2018	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nephrocystis</i> H. Itô
<i>Dryopteris cacaina</i>	Tagawa	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nephrocystis</i> H. Itô, <i>Dryopteris yakusilvicola</i>
<i>Dryopteris sparsa</i>	(D. Don) Kuntze	A		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nephrocystis</i> H. Itô
<i>Dryopteris sparsa</i>	(D. Don) Kuntze	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nephrocystis</i> H. Itô
<i>Dryopteris sparsa</i>	(D. Don) Kuntze	A		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris</i> sect. <i>Nephrocystis</i> H. Itô

<i>Dryopteris melanocarpa</i>	Hayata	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Nephrocystis</i> H. Itô
<i>Dryopteris melanocarpa</i>	Hayata	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Nephrocystis</i> H. Itô
<i>Dryopteris scottii</i>	(Beddome) Ching ex C. Christensen	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris liangkvangensis</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris cyclopelidiformis</i>	C. Christensen					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris hangchowensis</i>	Ching	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris handeliana</i>	C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris tasiroi</i>
<i>Dryopteris namegatae</i>	(Sa. Kurata) Sa. Kurata	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris dickinsii</i>	(Franchet & Savatier) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris dickinsii</i>	(Franchet & Savatier) C. Christensen	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris pycnopteroides</i>	(Christ) C. Christensen	A		4x	164	Gibby 1985, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris pycnopteroides</i>	(Christ) C. Christensen	A		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris subpycnopteroides</i>	Ching ex Fraser-Jenkins					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins

<i>Dryopteris cycadina</i>	(Franchet & Savatier) C. Christensen	A		3x	123	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris cycadina</i>	(Franchet & Savatier) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris stenolepis</i>	(Baker) C. Christensen	A		2x	82	Kato et al. 1992, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris commixta</i>	Tagawa	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris atrata</i>	(Wallich ex Kunze) Ching	A		6x	246	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris atrata</i>	(Wallich ex Kunze) Ching	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris wuyishanica</i>	Ching & P. S. Chiu					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris thibetica</i>	(Franchet) C. Christensen					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris lunanensis</i>	(Christ) C. Christensen					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris microlepis</i>	(Baker) C. Christensen					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris paralunanensis</i>	W. M. Chu ex S. G. Lu					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris subatrata</i>	Tagawa	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris pseudolunanensis</i>	Tagawa					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris jiucaipingensis</i>	P. S. Wang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris conjugata</i>	Ching	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Hirtipedes</i> Fraser-Jenkins

<i>Dryopteris panda</i>	(C. B. Clarke) Chris	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pandae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris yui</i>
<i>Dryopteris tokyoensis</i>	(Matsumura ex Makino) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pandae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris costalisora</i>	Tagawa					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Pandae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris woodsiiisora</i>	Hayata	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pandae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris zinongii</i>
<i>Dryopteris woodsiiisora</i>	Hayata	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pandae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris zinongii</i>
<i>Dryopteris himachalensis</i>	Fraser-Jenkins			3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pandae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris alpicola</i>	Ching & Z. R. Wang					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Pandae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris chrysocoma</i>	(Christ) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pandae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris parachrysocoma</i>
<i>Dryopteris whangshangensis</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Fibrillosae</i> Ching
<i>Dryopteris pulcherrima</i>	Ching	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Fibrillosae</i> Ching
<i>Dryopteris yigongensis</i>	Ching	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Fibrillosae</i> Ching
<i>Dryopteris yigongensis</i>	Ching	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Fibrillosae</i> Ching
<i>Dryopteris squamifera</i>	Ching & S. K. Wu					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Fibrillosae</i> Ching
<i>Dryopteris redactopinnata</i>	Soumen K. Basu & Panigrahi	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Fibrillosae</i> Ching
<i>Dryopteris sinofibrillosa</i>	Ching	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Fibrillosae</i> Ching

<i>Dryopteris fibrillosissima</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Fibrillosae</i> Ching
<i>Dryopteris monticola</i>	(Makino) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris lepidopoda</i>	Hayata	A	smíšená	4x	164	Gibby 1985, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris montigena</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris latibasis</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris yungtzeensis</i>	Ching	A		2x	82	Xiang 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris habaensis</i>	Ching	A		2x	82	Xiang 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris rosthornii</i>	(Diels) C. Christensen	A	smíšená	2x	82	Xiang 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris rosthornii</i>	(Diels) C. Christensen	A	smíšená	3x	123	Xiang 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris neorosthornii</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris wallichiana</i> <i>var. wallichiana</i>	(Sprengel) Hylander	A	smíšená	2x	82	Xiang 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris sect. Dryopteris, Dryopteris paleacea</i>
<i>Dryopteris wallichiana</i> <i>var. wallichiana</i>	(Sprengel) Hylander	A	smíšená	3x	123	Xiang 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014, Tropicos.org 2018	<i>Dryopteris sect. Dryopteris, Dryopteris paleacea</i>
<i>Dryopteris wallichiana</i> <i>var. kweichowicola</i>	(Ching ex P. S. Wang) S. K. Wu					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris coreano-montana</i>	Nakai	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>
<i>Dryopteris filix-mas</i>	(Linnaeus) Schott	S		4x	164	Tutin et al. 1964, Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1992, Mickel et al. 2004, Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i> , přesah Evropa a Amerika
<i>Dryopteris crassirhizoma</i>	Nakai	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Dryopteris</i>

<i>Dryopteris barbiger</i>	(T. Moore ex Hooker) Kuntze	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris tingiensis</i>	Ching & S. K. Wu ex Fraser-Jenkins					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris komarovii</i>	Kossinsky					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris fragrans</i>	(Linnaeus) Schott	S		2x	82	Tutin et al. 1964, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006, Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu, přesah Evropa, Amerika
<i>Dryopteris alpestris</i>	Tagawa	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris acutodentata</i>	Ching	A	smíšená	2x	82	Xiang 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris acutodentata</i>	Ching	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris serratodentata</i>	(Beddome) Hayata	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris serratodentata</i>	(Beddome) Hayata	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris serratodentata</i>	(Beddome) Hayata	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Caespitosae</i> S. G. Lu
<i>Dryopteris nobilis</i> var. <i>nobilis</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris nobilis</i> var. <i>fenigiana</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris basisora</i>	Christ	A		3x	123	Gibby 1985, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris pseudovaria</i>
<i>Dryopteris fructuosa</i>	(Christ) C. Christensen	A		3x	123	Gibby 1985, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins

<i>Dryopteris juxtaposita</i>	Christ	A	smíšená	2x	82	Gibby 1985, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris odontoloma</i>
<i>Dryopteris juxtaposita</i>	Christ	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris odontoloma</i>
<i>Dryopteris lachoongensis</i>	(Beddome) B. K. Nayar & S. Kaur	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris lachoongensis</i>	(Beddome) B. K. Nayar & S. Kaur	A		3x	123	Xiang 2006, Rice et al. 2014, Hassler and Bernd 2018	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris sericea</i>	C. Christensen					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris lacera</i>	(Thunberg) Kuntze	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris peninsulae</i>	Kitagawa	S		4x	164	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris uniformis</i>	(Makino) Makino	A	smíšená	4x	164	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris pseudouniformis</i>
<i>Dryopteris uniformis</i>	(Makino) Makino	A	smíšená	6x	246	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins, <i>Dryopteris pseudouniformis</i>
<i>Dryopteris nyingchiensis</i>	Ching					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris sublacera</i>	Christ	A		3x	123	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris sublacera</i>	Christ	S		6x	246	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Pallidae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris subimpresca</i>	Loyal	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Marginatae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris marginata</i>	(C. B. Clark) Christ	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Marginatae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris caroli-hopei</i>	Fraser-Jenkins	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Marginatae</i> Fraser-Jenkins

<i>Dryopteris cochleata</i>	(Buchanan-Hamilton ex D. Don) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Marginatae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris porosa</i>	Ching	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Marginatae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris pteridoformis</i>	Christ					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Marginatae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris angustifrons</i>	(Hooker) Kuntze					Gilman and Sundue 2013	<i>Dryopteris sect. Marginatae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris carthusiana</i>	(Villars) H. P. Fuchs	S		4x	164	Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Lophodium</i> (Newman) C. Christensen ex H. Itô in Nakai & Honda, <i>Dryopteris spinulosa</i> , přesah Evropa a Amerika,
<i>Dryopteris expansa</i>	(C. Presl) Fraser-Jenkins & Jermy	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Lophodium</i> (Newman) C. Christensen ex H. Itô in Nakai & Honda, <i>Dryopteris assimilis</i> , přesah Evropa a Amerika
<i>Dryopteris gymnophylla</i>	(Baker) C. Christensen	S		2x	82	Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Aemulae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris chinensis</i>	(Baker) Koidzumi	A	obligátní	3x	123	Weng 1988, Gilman and Sundue 2013, Rice et al. 2014	<i>Dryopteris sect. Aemulae</i> Fraser-Jenkins
<i>Dryopteris liyangensis</i>	Ching & Y. C. Lan	A		3x	ca 120	Nakato et al. 1995, Rice et al. 2014	
<i>Dryopteris nipponensis</i>	Koidz.	A		3x	123	Ishikawa et al. 2003, Rice et al. 2014	
<i>Dryopteris caucasica</i>	(A. Braun) Fraser-Jenk. & Corley	S		2x	82	Frey et al. 2006, Rice et al. 2014	Přesah Evropa
<i>Dryopteris cristata</i>	(L.) A. Grey	S		4x	164	Dostál et al. 1984, Montgomery and Wagner 1993, Frey et al. 2006	Přesah Evropa a Amerika