

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta



**Polyploidie u česneku kulovitého (*Allium rotundum* L.): srovnávací morfologie
a mikromorfologie, vliv ploidního stupně na schopnost sexuální reprodukce**

Polyploidy in *Allium rotundum* L.: comparative morphology and micromorphology, effect of
ploidy level on sexual reproduction

Bakalářská práce

Anna Kaupová

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie a ekologie
Forma studia: prezenční

Vedoucí práce: **RNDr. Martin Duchoslav, Ph.D.**

Olomouc 2024

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pouze za použití uvedené literatury.

V Olomouci dne

Podpis

Poděkování:

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému vedoucímu práce RNDr. Martinu Duchoslavovi, Ph.D. za trpělivé vedení, ochotu a cenné připomínky. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Lucii Kobrlové, Ph. D. za rady týkající se především praktické části. Mé poděkování také patří Mgr. Martině Oulehlové, Ph.D. a RNDr. Michalu Hronešovi, Ph.D. za pomoc při získávání morfometrických a mikromorfometrických dat. Dále bych chtěla poděkovat všem pracovníkům, kteří se podíleli na sběru rostlin v terénu a na získávání údajů ohledně jejich ploidního stupně.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Anna Kaupová

Název práce: Polyploidie u česneku kulovitého (*Allium rotundum* L.): srovnávací morfologie a mikromorfologie, vliv ploidního stupně na schopnost sexuální reprodukce

Typ práce: bakalářská

Pracoviště: Katedra botaniky, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci

Vedoucí práce: RNDr. Martin Duchoslav, Ph.D.

Rok obhajoby: 2024

Abstrakt:

Česnek kulovitý (*Allium rotundum* L.) je polyploidním komplexem, který tvoří celkem 6 ploidních stupňů. Tato práce se zabývá odlišnostmi v morfologických a mikromorfologických znacích a schopnosti sexuální reprodukce u třech z nich: tri-, tetra- a pentaploidů. Hlavním cílem bylo otestovat hypotézu gigas efektu a jeho účinku na různé vegetativní a generativní orgány rostlin a zjistit, zda je možné jednotlivé ploidní stupně od sebe odlišit pouze za použití morfologických a mikromorfologických znaků. Dalším cílem bylo porovnat schopnost sexuální reprodukce jednotlivých ploidních stupňů. Gigas efekt se projevoval u menší části studovaných znaků a i u těchto znaků nebyl jeho účinek příliš výrazný. Nejvíce se ploidní stupně odlišovaly v hustotě stomat, která se s rostoucím ploidním stupněm zmenšovala, což přímo souvisí se zvětšováním velikosti buněk (stomat). Schopnosti sexuální reprodukce, které byly posuzovány podle počtu květů a rozměrů semen, se mezi ploidními stupni nelišily.

Klíčová slova: *Allium rotundum*, morfometrika, srovnávací morfologie, mikromorfologie, polyploidie, ploidní stupně, sexuální reprodukce

Počet stran: 72

Počet příloh: 6

Jazyk: český

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Anna Kaupová

Title: Polyploidy in *Allium rotundum* L.: comparative morphology and micromorphology, effect of ploidy level on sexual reproduction

Type of thesis: bachelor

Department: Department of Botany, Faculty of Science, Palacký University, Olomouc

Supervisor: RNDr. Martin Duchoslav, Ph.D.

Year of presentation: 2024

Abstract:

Allium rotundum L. is a polyploid complex consisting of 6 ploidy levels. This thesis deals with differences in morphological and micromorphological traits and ability of sexual reproduction in tri-, tetra- and pentaploids. The main goal was to test the gigas effect hypothesis and its effect on various vegetative and generative organs and to find out, whether it is possible to distinguish the ploidy levels only using morphological and micromorphological traits. Another goal was to compare the ability of the ploidy levels to reproduce sexually. The gigas effect was shown in only a minority of studied traits and even in these traits its effect was small. The trait which displayed the largest variability between the ploidy levels was the stomatal density, which decreased with increasing ploidy level, this is directly related to the increase of size of stomatal guard cells. The ability to sexually reproduce, assessed through the number of flowers and the size of seeds, did not differ between ploidy levels.

Keywords: *Allium rotundum*, morphometrics, comparative morphology, micromorphology, polyploidy, ploidy levels, sexual reproduction.

Number of pages: 72

Number of appendices: 6

Language: Czech

Obsah

| | | |
|-------|--|----|
| 1 | Polyploidie | 2 |
| 1.1 | Typy polyploidie | 2 |
| 1.2 | Vznik polyploida | 3 |
| 1.3 | Vliv polyploidie na fenotyp rostlin | 4 |
| 1.3.1 | Morfologie | 4 |
| 1.3.2 | Ekologie a geografie | 5 |
| 1.3.3 | Rozmnožování | 7 |
| 2 | Studijní systém | 9 |
| 2.1 | Rod <i>Allium</i> | 9 |
| 2.2 | Sekce <i>Allium</i> | 11 |
| 2.3 | <i>Allium rotundum</i> | 11 |
| 3 | Rostlinný materiál | 14 |
| 4 | Postup práce | 15 |
| 4.1 | Práce s rostlinným materiálem | 15 |
| 4.1.1 | Vegetativní znaky měřené na pokusném pozemku | 15 |
| 4.1.2 | Květy | 15 |
| 4.1.3 | Semena a počty květů | 16 |
| 4.2 | Sběr dat z fotografií a skenů a práce s otiskovými preparáty | 16 |
| 4.2.1 | Papily | 16 |
| 4.2.2 | Stomata | 17 |
| 4.2.3 | Generativní znaky | 17 |
| 4.3 | Zpracování dat | 18 |
| 5 | Výsledky | 23 |
| 5.1 | Kvantitativní znaky | 23 |
| 5.1.1 | Vegetativní znaky měřené na pokusném pozemku | 28 |
| 5.1.2 | Papily | 30 |
| 5.1.3 | Stomata | 31 |
| 5.1.4 | Generativní orgány | 34 |
| 5.2 | Kvalitativní znaky | 37 |
| 5.2.1 | Vegetativní znaky měřené na pokusném pozemku: povrch listu | 38 |
| 5.2.2 | Papily | 39 |
| 5.2.3 | Květy | 42 |
| 6 | Diskuze | 46 |
| 6.1 | Vegetativní znaky měřené na pokusném pozemku | 47 |
| 6.2 | Papily | 47 |

| | | |
|-----|------------------------|----|
| 6.3 | Stomata | 48 |
| 6.4 | Generativní znaky..... | 48 |
| 7 | Závěr | 50 |
| 8 | Seznam literatury..... | 52 |
| 9 | Přílohy..... | 62 |

Cíle práce

Polyploidie je stav buňky či organismu charakterizovaný znásobením počtu sad chromozomů v jádře. Může způsobovat změny v morfologických, fyziologických a tím i ekologických vlastnostech organismu. U rostlin představuje jeden ze zdrojů genetické variability a způsob, jakým mohou rostliny diverzifikovat a obsazovat nové ekologické niky. Česnek kulovitý (*Allium rotundum*) je polyploidní komplex zahrnující 6 známých ploidních stupňů. Tato bakalářská práce má následující cíle:

- provést rešerši informací o polyploidii, jejích základních rozeznávaných typech a významu pro fenotyp rostlin,
- popsat typické morfologické znaky charakterizující rod česnek (*Allium*), podrobnější popis věnovat sekci *Allium* a druhu česnek kulovitý (*A. rotundum*),
- posoudit vliv polyploidie na velikost a morfologii celé rostliny i jejích jednotlivých orgánů na příkladu tří ploidních stupňů česneku kulovitého pěstovaného v podmínkách pokusné zahrady (tzv. common garden),
- zkoumat vliv polyploidie na schopnost sexuálního rozmnožování studovaných ploidních stupňů.

Teoretická část

1 Polyploidie

Polyploidie neboli celogenomová duplikace (WGD; whole-genome duplication) je stav, kdy má organismus v tělních buňkách více než dvě sady chromozomů (termín se může vztahovat k organismu i k buňce). Polyploidie byla zjištěna u rostlin, živočichů i hub, nicméně nejčastěji je zkoumána u rostlin (Mable, 2004; Albertin a Marullo, 2012). Masterson (1994) odhaduje, že polyploidizace v minulosti proběhla u cca 70 % druhů krytosemenných. Podle novější studie (Jiao a kol., 2011) proběhla polyploidizace krátce před odštěpením nahosemenných rostlin od krytosemenných, dále před odštěpením několika skupin souhrnně označovaných jako „bazální krytosemenné“ od skupiny zahrnující jednoděložné a pravé dvouděložné (eudicots). U nejbližšího společného předka pravých dvouděložných proběhla genomová triplikace, tedy ztrojnásobení počtu chromozomů. Další genomové duplikace proběhly u linie vedoucí k dnešním jednoděložným a u některých linií vedoucích k dnešním dvouděložným. U recentních druhů krytosemenných je však polyploidie méně rozšířená, polyploidní druhy tvoří u jednoděložných 31,7 % a u dvouděložných 17,7 % (Otto a Whitton, 2000). Důvodem je, že v průběhu evoluce došlo v mnoha liniích k postupné ztrátě funkce kopií genů či chromozomů následkem jejich zániku, „umlčení“ genů epigenetickými mechanismy, přesouvání úseků chromozomů v rámci jednoho chromozomu i mezi nimi či spojování chromozomů dohromady (Lysak a kol., 2006). Druhy, které tímto způsobem ztratily kopie chromozomů získané polyploidizací, se nám dnes jeví jako diploidní, proto se tyto procesy nazývají termínem (re-)diploidizace (Edger a Pires, 2009). V současnosti převládá názor, že v evoluční historii všech recentních skupin rostlin alespoň jednou proběhla celogenomová duplikace (Heslop-Harrison a kol., 2022).

1.1 Typy polyploidie

Podle počtu kompletních sad chromozomů rozlišujeme u polyploidů různé ploidní stupně: nejnižší je triploid – buňka/organismus se třemi sadami chromozomů, následuje tetraploid se čtyřmi sadami chromozomů, pentaploid, hexaploid atd. Jedinci stejného druhu, kteří se navzájem odlišují počtem chromozomů, se označují jako cytotypy. Počet chromozomů (chromozomové číslo) se označuje písmenem x a značí počet chromozomů v jedné sadě neboli v jedné redukované, haploidní gametě. Číslo před x znamená počet kompletních chromozomových sad (ploidii). Zápis $2n = 3x = 24$ tedy znamená, že se jedná o triploidní somatickou buňku s celkem 24 chromozomy, tedy s 8 chromozomy v každé sadě.

Polyploidie se podle původu obou složek genetického materiálu dělí na autopolyploidii a allopolyploidii. Při autopolyploidii polyploid vznikne z gamet pocházejících od rodičů stejného druhu nebo prostřednictvím somatického zdvojení (viz níže). Allopolyploidie je polyploidie spojená s mezidruhovou hybridizací. Allopolyploid může vzniknout splynutím gamet jedinců různých druhů. Rodiče allopolyploida mohou být diploidi, auto- či allopolyploidi, podmínkou však je, aby alespoň jedna gameta, z níž má allopolyploid vzniknout, byla neredukovaná. Dále

může allopolyploid vzniknout splynutím redukovaných gamet jedinců různých druhů a následným somatickým zvojením buněk embrya (Ramsey a Schemske, 1998; Bennett, 2004; Soltis a kol., 2015).

Podle doby trvání polyploidie v dané linii se také rozlišuje paleopolyploidie, kdy k polyploidizaci došlo v relativně vzdálené evoluční minulosti, neopolyploidie, kdy k ní došlo v relativně blízké minulosti, a mezopolyploidie, což je mezistupeň předchozích dvou typů. Reese a Williams (2019) pak definují neopolyploidii jako duplikaci genomu buď u daného jedince, nebo u jeho předka, jenž náležel do téhož druhu. Konkrétní znaky, podle kterých lze organismus přiřadit k jednomu z těchto třech typů polyploidie, zmiňuje Mandáková a Lysak (2018). Paleopolyploidi mají téměř stejné množství genů a jejich kopií jako jejich dávní diploidní předci a jsou tedy v pokročilém stadiu rediploidizace, dále je u nich nejobtížnější rozpoznat složky genomu od obou rodičů. U paleopolyploidů se také průběh meiózy nejvíce podobá meióze u diploidů. Mesopolyploidi se od paleopolyploidů liší tím, že původní složky genů jsou u nich mnohem lépe rozeznatelné. Neopolyploidi mají přesně troj- a vícenásobek počtu chromozomů obsažených v haploidní gametě rodičů. Dále je u nich nejsnazší rozlišit obě složky genomu, a pokud se jedná o allopolyploida, druhy, ke kterým náleželi jeho rodiče, s největší pravděpodobností stále existují.

1.2 Vznik polyploida

Jedním a patrně nejčastějším ze způsobů vzniku polyploida je splynutí gamet, z nichž alespoň jedna musí být neredukovaná - má tedy stejný počet chromozomových sad jako somatické buňky rodičovského organismu (Mason a Pires, 2015). Neredukované gamety vznikají v přírodě následkem odchylek v různých fázích meiotického dělení (Brownfield a Köhler, 2011). Kreiner a kol. (2017a) zkoumali, jak častá je produkce neredukovaných gamet u 22 druhů čeledi *Brassicaceae*. Jedna rostlina bez ohledu na druh vyprodukovala průměrně 1,93 % neredukovaných gamet, zkoumaný druh pak 2,52 %. Výrazná většina $2n$ gamet byla vyprodukována malým počtem jedinců, jen u 6,7 % jedinců byla jejich produkce vyšší než 5 %. Výsledky této studie souhlasí s přehledovou prací vytvořenou stejnými autory, podle které většina studií na toto téma zjistila průměrnou produkci 0,1 – 2 % $2n$ gamet na jedince (Kreiner a kol., 2017b)

Produkce $2n$ gamet může být zvýšena vystavení rostliny stresu způsobeného výkyvy teplot, nevyhovující koncentrací živin v půdě, nedostatkem vody či mechanickým poškozením způsobeným herbivorií (Ramsey a Schemske, 1998). Vystavení tomelu japonského (*Diospyros kaki*) teplotě 42 °C po dobu 4 h zvýší produkci $2n$ pylu na 22,04 %, naproti tomu kontrolní rostliny produkovaly 0,37 % $2n$ pylu (Yini a kol., 2019). Relativně vysokou produkcí $2n$ gamet se vyznačují mezidruhové hybridy. Ramsey a Schemske (1998) porovnávali podíly vytvořených $2n$ gamet u nehybridních druhů a hybridů, zjištěné předchozími studiemi. U hybridů bylo 27,52 % gamet neredukovaných, u nehybridních druhů jich bylo jen 0,56 %. Uměle lze ke zvýšení tvorby $2n$ gamet využít chemikálie, jako jsou kolchicin, oxid dusnatý, oryzalin, kofein či trifluralin (Younis a kol., 2014).

Dalším způsobem, jak může vzniknout polyploid, je somatické zdvojení, narušení procesu mitózy, kdy výsledkem je buňka s dvojnásobným počtem sad chromozomů mateřské buňky. V případě, že dojde k duplikaci genetického materiálu a zároveň úplně chybí fáze cytokineze, jedná se o endoreduplikaci. Endoreduplikace může u jedné buňky probíhat i mnohokrát za sebou, čímž se může velikost buňky mnohonásobně zvětšit (viz dále). Tento proces často probíhá např. u buněk kořenových vlásků, endospermu či hypokotylu mladých rostlin a u trichomů (Lee a kol., 2009). Větší povrch kořenových vlásků spojený s endoreduplikací umožňuje rychlejší absorpci vody. Buňky endospermu s větším množstvím DNA slouží pravděpodobně jako zásoba nukleotidů pro klíčení a růst mladé rostliny. V buňkách hypokotylu probíhá díky endoreduplikaci intenzivnější syntéza látek potřebných pro růst, rostlina klíčící ze semena, které se nachází pod povrchem půdy, tak rychleji dosáhne slunečního světla (Lee a kol., 2009).

Dále je možné docílit zmnožení genetického materiálu somatické buňky či embrya uměle, a to podobnými způsoby jako u gamet: vystavením náhlé výrazné změně teploty (D'Amato, 1997), nebo ošetřením chemickou látkou, nejčastěji kolchicinem nebo oryzalinem (Madani a kol., 2021). Umělé indukce polyploidie se hojně využívá v zemědělské produkci, takto upravené rostliny totiž velice často získají vlastnosti výhodné pro člověka (Madani a kol., 2021), jako větší velikost květů (He a kol., 2016; Manzoor a kol., 2018), plodů (Rêgo a kol., 2011; Sabooni a Gharaghani, 2022) i celé rostliny (Zhang a kol., 2018; Hassanzadeh a kol., 2020), redukce počtu semen a tím zvýšení podílu dužniny v plodu (Stanys a kol. 2006; Rêgo a kol., 2011), větší tolerance vůči stresovým podmínkám (Talebi a kol., 2021; Correia a kol., 2023) nebo zvýšený obsah některých sekundárních metabolitů (Zhang a kol., 2018; Hassanzadeh a kol., 2020).

1.3 Vliv polyploidie na fenotyp rostlin

1.3.1 Morfologie

Asi nejčastěji zmiňovaným znakem ve studiích zabývajících se morfologickými rozdíly mezi ploidními stupni je velikost. Polyploidie má větší rozměry, ať už se jedná o velikost celé rostliny či jejích jednotlivých orgánů. Hypotéza, která se snaží vysvětlit tento jev, říká, že s rostoucím množstvím genetického materiálu v jádře roste i velikost buněk, a tudíž i rostlinných orgánů a celého těla. Variabilita v množství DNA v jádře však může být způsobená kromě polyploidie i různým počtem chromozomů v jedné sadě. Změny ve fenotypu, které mají základ ve změně množství DNA jakýmkoli mechanismem, se nazývají souhrnně nukleotypický efekt (Snodgrass a kol., 2016), zvětšování buněk a orgánů v souvislosti s polyploidí se pak nazývá gigas efekt (Becker, 2022). V některých případech byla získaná data skutečně v souladu s předpokladem a velikost měřeného orgánu se s rostoucím ploidním stupněm zvětšovala. Bigl a kol. (2019) zkoumali závislost velikosti celého těla na ploidním stupni u druhu *Potentilla puberula* (Rosaceae). Velikost těla s rostoucí ploidí mírně rostla.

Jindy však byl vliv ploidního stupně na velikost buněk a orgánů malý, nekonzistentní, negativní, nebo nebyl žádný. Becker (2022) srovnával průměry pylových zrn, délky stomat a

velikosti epidermálních buněk u diploidů a polyploidů 24 druhů rodu *Oxalis* (Oxalidaceae) a u polyploidů nerozlišoval jednotlivé ploidní stupně. Gigas efekt se projevoval na všech zkoumaných znacích jen velice slabě. Fialová a kol. (2014) zjistili, že hexaploidní jedinci druhu *Allium oleraceum* (Amaryllidaceae) jsou menší než tetraploidi a pentaploidi, jejichž výška byla podobná, a že překryvy v rozmezích velikostí mezi různými cytotypy jsou poměrně velké. U druhu *Vaccinium ovatum* (Ericaceae) měly v prvním roce tříletého výzkumu ze tří cytotypů (diploid, mixoploid tvořený di- i tetraploidními buňkami, tetraploid) největší objem plodů tetraploidi. V následujících dvou letech však byl objem plodů tetraploidů ze všech cytotypů nejmenší (Neill a Contreras, 2022).

Případy, kdy WGD nemá vliv na velikost rostliny, nebo je tento vliv negativní, jsou však ojedinělé, jak zjistili Porturas a kol. (2019). Výsledky většiny studií zahrnutých do této metaanalýzy hypotézu gigas efektu potvrdily, genomová duplikace u neopolyploidů způsobuje zvětšení velikosti buněk a orgánů rostliny o 20 – 25 %.

S velikostí buněk přímo souvisí i jejich hustota. Mezi velikostí genomu a hustotou buněk se předpokládá negativní závislost, což se potvrdilo u *Buddleja macrostachya* (Buddlejaceae), u hexaploidů byla signifikantně vyšší hustota stomat než u dodekaploidů (Chen a kol., 2009).

V souvislosti s polyploidii jsou zkoumány také kvalitativní znaky, a to s různými výsledky. 2x a 4x variety *Hedychium villosum* z čeledi Zingiberaceae (zázvorovité) se od sebe nelišily ve tvaru ani barvě květů (Fei a kol., 2010). U pětiprstky žežulníku (*Gymnadenia conopsea*, Orchidaceae) mají tetra- a oktaploidi velmi podobné zbarvení, ale výrazně se liší vůní (Jersáková a kol., 2009).

WGD má tendenci se více projevovat u neopolyploidů než u paleopolyploidů. Důvodem může být kromě rediploidizace skutečnost, že paleopolyploidi měli mnohem více času přizpůsobit se podmínkám prostředí, ve kterém žijí, selekční tlaky vytvářené vnějšími faktory tedy mají na jejich fenotyp větší vliv než velikost genomu. Studie zabývající se vlivem polyploidie na morfologické vlastnosti rostlin tedy často probíhají na uměle indukovaných polyploidech pěstovaných ve stejných, kontrolovaných podmínkách, a tak je možné zanedbat environmentální vlivy (Bigl a kol., 2019).

1.3.2 Ekologie a geografie

Změny v některých morfologických, fyziologických a anatomických vlastnostech rostliny způsobené polyploidii mohou mít za následek posuny v jejich ekologických nárocích, vyšší cytotypy tak mohou obývat prostředí, ve kterých je schopnost přežití jejich diploidních příbuzných výrazně snižena (Ramsey a Schemske, 2002; Rice a kol., 2019; van de Peer, 2021). Niky diploidů a polyploidů téhož druhu se mohou lišit jak v tom, jaké množství zdrojů vyžadují k přežití, tak v tom, jaká rozmezí hodnot na ně působících vnějších faktorů či jaké frekvence disturbancí dokážou tolerovat.

Velká část dodnes zjištěných genomových duplikací, které proběhly u dávných předků dnešních rostlin z různých skupin, se datuje do období výrazných globálních změn klimatu, jako jsou například období masového vymírání (van de Peer, 2021). Jedním z možných vysvětlení je, že v podmínkách nestálých či jinak nepříznivých pro diploidy může polyploidie představovat

značnou výhodu. V případě, že u polyploida proběhne škodlivá mutace, stále mu zbývá více než jedna verze daného genu, která zůstala nepostižená. Mutantní alela má menší šanci, že se projeví, vzhledem k malé pravděpodobnosti vzniku recesivního homozygota (Ramsey a Schemske, 2002). Polyploidi (především allopolyploidi) také mohou vytvářet gamety s výrazně větším množstvím kombinací genů, což zvyšuje schopnost linie se adaptovat na nové podmínky (van de Peer, 2017).

Konkrétním příkladem účinku polyploidie na fitness rostliny je zvýšení tolerance vůči nedostatku vody. Rozdílné niky jednotlivých cytotypů byly zjištěny například u vrbovky úzkolisté (*Chamerion angustifolium*, Onagraceae). Její tetraploidi mají ve srovnání s diploidy širší cévy, což jim umožňuje lépe vstřebávat vodu z vysychající půdy (Maherali, 2009). Thompson a kol. (2014) na základě dat o klimatických podmínkách v místech výskytu jednotlivých populací *Ch. angustifolium* sestrojili modely nik pro populace složené jen z diploidů, jen z tetraploidů a pro populace obsahující oba cytotypy. Tetraploidní populace podle těchto modelů obývaly teplejší a sušší prostředí než populace diploidní, obsah vody v půdě v prostředí obývaném smíšenými populacemi byl v rané části vegetační sezóny podobnější prostředí diploidů a v pozdnější fázi více připomínal prostředí tetraploidů. Podobné výsledky přinesla i studie (Hao a kol. 2013) na severoamerickém druhu lebedy (*Atriplex canescens*, Amaranthaceae). U diploidů byla zjištěna vyšší efektivita vodního transportu v rostlině při dostatku vody, avšak hexaploidi byli výrazně odolnější vůči kavitaci, tj. vzniku bublin vzduchu v trachejích a následnému přerušení vodního sloupce a znemožnění dalšího transportu vody po rostlině, což se děje právě následkem nedostatku vody v půdě. Tetraploidi pak vykazovali střední míru efektivit vodního transportu i odolnosti vůči kavitaci.

Faktorem, který má největší vliv na rozšíření nejen polyploidů, ale obecně všech organismů, je pravděpodobně teplota. Metaanalýza (Rice a kol., 2019) shromáždila data týkající se celosvětového rozšíření více než 26 tis. druhů krytosemenných rostlin s cílem zjistit, ve kterých biogeografických oblastech mají největší podíl z místní flóry neopolyploidní druhy. Byl zde nalezen trend rostoucího podílu polyploidních druhů s rostoucí zeměpisnou šířkou i nadmořskou výškou, tj. s klesající teplotou. Ze 14 typů světových biotopů má nejvyšší podíl polyploidních druhů tundra, následovaná tajgou, travnatými biotopy mírného pásu a horskými loukami. Nejnižší podíl polyploidů byl zjištěn ve vlhkých tropických a subtropických lesích.

Toleranci polyploidů konkrétního druhu vůči nízkým teplotám se věnuje například Tossi a kol. (2022). U *Plumbago auriculata* (Plumbaginaceae) byli uměle indukovaní tetraploidi schopni lépe snášet chlad než diploidi, což autoři vysvětlují lepší schopností fotosyntetického pigmentu fotosystému II u tetraploidů absorbovat sluneční záření. Naopak u tetraploidů *Dioscorea zingiberensis* (Dioscoreaceae) byla zjištěna větší tolerance vůči vysokým teplotám než u diploidů, což bylo posuzováno na základě aktivity antioxidantů, která byla za zvýšených teplot vyšší u 4x (Zhang a kol., 2010).

Polyploidie dále může způsobovat změny ve fenologii, tedy v načasování jednotlivých fází života rostliny (Ramsey a Ramsey, 2014). Nejčastěji bylo v této souvislosti pozorováno zpomalení růstu a následné opoždění doby kvetení, jako např. u *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae, Corneillie a kol., 2019) nebo u *Limonium sinuatum* (Plumbaginaceae, Mori a

kol., 2021). V některých případech však vyšší ploidní stupně v rámci druhu kvetly naopak dříve než nižší. Tetraploidi ovsíku vyvýšeného *Arrhenatherum elatius* (Poaceae) dokončily kvetení ještě před začátkem kvetení diploidů (Petit a kol., 1997).

1.3.3 Rozmnožování

Výskyt více než dvou sad chromozomů v jednom jádře u autopolyloidů znamená, že na každém místě jsou více než dva homologní chromozomy. Během profáze I. meiotického dělení, kdy by diploidní buňka vytvářela bivalenty, se v polyploidní buňce může spojit více chromozomů a vytvořit multivalent. Jeden chromozom také může zůstat volný, takový se pak označuje jako univalent. Gameta vzniká z buňky, která obsahovala uni- nebo multivalenty, má pak o minimálně jeden chromozom méně či více, než by byl její obvyklý počet. Organismus, který poté vznikne z takovéto gamety, se označuje jako aneuploidní a obvykle má ve srovnání s euploidními příbuznými sníženou fitness (Dujardin a Hanna, 1988; Zhang a kol., 2013).

Allopolyploidi mají také více než dvě sady chromozomů, avšak každá z nich pochází od rodiče náležejícího k odlišnému druhu rostliny. Jádro pak obsahuje nejen homologní, ale i homeologní chromozomy. Schopnost homeologních chromozomů se párovat pak závisí na tom, jak blízce příbuzné jsou si druhy, k nimž náleželi rodiče allopolyploida. Čím blíže jsou si příbuzné, tím je stupeň homologie a tedy i schopnost spojovat se a vytvořit multivalent u homeologních chromozomů vyšší. Pokud jsou si druhy obou rodičů evolučně dostatečně vzdálené, homeologní chromozomy se spolu párovat nemohou. Během profáze I se tak párují pouze homologní chromozomy, což více připomíná meiózu u diploidů (Svačina a kol., 2020).

Kromě komplikovaného průběhu meiózy, jejíž výsledek u polyploidů závisí na náhodě mnohem častěji než u diploidů, je další překážkou v pohlavním rozmnožování těchto organismů jev zvaný minority cytotype exclusion (MCE). Čím méně je v populaci jedinců daného cytotypu, tím je menší šance, že budou oplozeni gametou jedince stejného cytotypu. Roste tak šance, že budou oplozeni gametou většinového, tj. odlišného cytotypu, kterým je nejčastěji diploid. Pokud je tedy polyploid (např. tetraploid, tvořící $2n$ gamety), oplozen diploidem, tvořícím n gamety, vznikne triploid, který je ve většině případů sterilní a dále tedy nemůže produkovat potomstvo ani jednoho cytotypu a tím snižuje schopnost přežití a šíření polyploida (Levin, 1975).

Na základě výše zmíněných hypotéz o nízké úspěšnosti pohlavního procesu u polyploidů bývá polyploidie často spojována s nepohlavním rozmnožováním, tedy s apomixií (vývoj rostliny z neoplozeného vajíčka se stejným počtem chromozomů, jako je somatická buňka rodiče, Kolarčík a kol., 2023), samoopylením (Soltis a kol., 2014), či vegetativním rozmnožováním (Herben a kol., 2017). U hybridních topolů (*Populus* sp., Salicaceae) byla schopnost allotriploidů rozmnožovat se pohlavně menší než u diploidů, což bylo posuzováno podle klíčivosti pylových zrn, která byla u polyploidů nižší (Zhang a kol., 2023). Mezi polyploidy je pak nepohlavní rozmnožování častější u cytotypů s lichým počtem sad chromozomů (Kolář a kol., 2017), což potvrdili např. Kolarčík a kol. (2023) u tří druhů jeřábu (*Sorbus* sp., Rosaceae). Triploidní cytotyp, na rozdíl od obou tetraploidních, vytvářel nepravidelná, nefunkční pylová zrna. Také u hlohu (*Crataegus* sp., Rosaceae) se $2x$ rozmnožovali převážně sexuálně, zatímco

3x produkovali téměř výhradně apomiktická semena. U 4x bylo nalezeno 9 % semen vzniklých sexuální cestou, zbytek byla semena apomiktická (Kolarčík a kol., 2022).

V některých případech však mohou polyploidi projevovat zmenšenou schopnost nepohlavního rozmnožování, jak bylo zjištěno např. u jahodníku (*Fragaria vesca*, Rosaceae). Neotetraploidi tvořili méně stolonů a jejich klonální potomci byli menší a méně početní než diploidi (van Drunen a Husband, 2018).

2 Studijní systém

2.1 Rod *Allium*

Allium L. (česnek) je rod jednoděložných bylin náležejících do řádu Asparagales (APG IV, 2016), který byl v minulosti různými autory zařazován do různých čeledí: Liliaceae (Claus, 1944; De Wilde-Duyfjes, 1976), Amaryllidaceae (Traub, 1968) a Alliaceae (Stearn, 1978). V roce 1998 byl vytvořen systém klasifikace krytosemenných rostlin The Angiosperm Phylogeny Group (APG, 1998), který vychází z molekulárních dat a v němž měl rod *Allium* svou vlastní čeleď Alliaceae. Ve třetí aktualizaci tohoto systému (APG III, 2009) byl rod přesunut do čeledi Amaryllidaceae, kde zůstal i v poslední aktualizaci (APG IV, 2016).

Rod *Allium* se řadí do podčeledi Allioideae (Ulcaj, 2022) a tribu Allieae (Hanelt, 1990), dělí se na 15 podrodů (*Allium*, *Amerallium*, *Anguinum*, *Butomissa*, *Caloscordum*, *Cepa*, *Cyathophora*, *Melanocrommyum*, *Microscordum*, *Nectaroscordum*, *Porphyroprason*, *Polyprason*, *Reticulobulbosa*, *Rhizirideum* a *Vvedenskya*) a 72 sekcí (Friesen a kol., 2006) a zahrnuje více než 1000 druhů (POWO, 2023).

Do rodu *Allium* se řadí geofytní byliny dorůstající výšky mezi 12 a 120 cm, šlechtěné varianty póru zahradního (*A. ampeloprasum* var. *porrum*) mohou dorůstat až 1,5 m (de Wilde-Duyfjes, 1976). S výjimkou několika málo dvouletých druhů, např. cibule kuchyňské (*A. cepa*, Lee a kol. 2013) či póru zahradního (*A. porrum*, Boscher, 1981) se jedná o vytrvalé byliny. Voní po česneku či cibuli (Krahulec a Duchoslav, 2010). Kolem báze stonku u většiny druhů listy dužnatí a vytváří podzemní zásobní a obnovovací orgán cibuli, obalenou několika vrstvami membránovitých, vláknitých či kožovitých šupin z uschlých listů (Hanelt, 1990). Výjimkou jsou druhy patřící do podrodu *Rhizirideum* a část druhů podrodu *Amerallium*, které vytváří oddenek (Kamenetsky, 1996). U těchto druhů se listy přeměňují na zásobní orgány jen vzácně (Fritsch, 2001). Cibule u některých druhů, např. u česneku kuchyňského (*Allium sativum*), může být tvořena zdužnatělými pupeny (Krahulec a Duchoslav, 2010). Z cibule vyrůstají adventivní kořeny bez hlavního kořene. Stonek je typu stvol, listy však u některých druhů tvoří kolem stonku pochvy, což vytváří dojem lodyhy. Stonek je oblý až hranatý, plný nebo dutý (Krahulec a Duchoslav, 2010), až po začátek květenství nevětvený. Někdy může stonek chybět a prýt je tak tvořen pouze listy. Listy se objevují před začátkem kvetení (Fritsch, 2001). Jsou dlouhé, čárkovité, kopinaté až vejčité, ploché, zalomené do tvaru V, nebo trubcovité (Krahulec a Duchoslav, 2010). Žilnatina je rovnoběžná (Kaplan a kol., 2019). Mezi listovou pochvou a čepelí může být zúžení, které vytváří „řapík“ (Hanelt, 1990). Okraje mohou být lemovány papilami. Stvol je zakončen jedním hustým, většinou kulovitým až polokulovitým, oboupohlavným květenstvím typu lichookolík, v němž u některých druhů vznikají pacibulky (Fritsch, 2001; Krahulec a Duchoslav, 2010; Kaplan a kol., 2019). Před rozkvětem je květenství obalené tenkým, průsvitným, blanitým toulcem. 3četné, homochlamydní, aktinomorfni květy na stopkách mají 6 volných či u báze srostlých okvětních lístků s 1-3 žilkami. Květní stopky jsou většinou stejně dlouhé (Kaplan a kol., 2019). Okvětní lístky jsou šídlovité, čárkovité, vejčité až obvejčité a zbarveny mohou být fialově, růžově, bíle, či vzácněji žlutě nebo modře (Hanelt, 1990; Krahulec a Duchoslav, 2010). Vnitřní okvětní lístky jsou často širší než vnější. Gyneceum

je synkarpní s nákoutní placentací, jeho 3 plodolisty jsou tedy srostlé se zachovanými přehrádkami a vajíčka se nachází v jejich vnitřních koutech (Vinter, 2006; Krahulec a Duchoslav, 2010). Semeník je svrchní, z jeho báze vyrůstá 1 čnělka. Blizna je paličkovitá nebo 3laločná. Andreceum tvoří 6 tyčinek, které jsou často rozšířené (Krahulec a Duchoslav, 2010; Kaplan a kol., 2019). Nitky vnějších tyčinek mají jednoduchý tvar. Nitky vnitřních tyčinek mohou být také jednoduché, nebo u nich může z každé strany vyrůstat jeden zub. Příklady druhů, jejichž vnitřní tyčinky mají nitky se zuby, jsou *A. atroviolaceum*, a *A. filidens* z podrodu *Allium* a *A. flavidum* a *A. clathratum* z podrodu *Reticulatobulbosa* (Jang a kol., 2024). Prašníky jsou introrzní neboli směřující do středu květu. U bází květních stopek často vyrůstají palisty. Plodem je tobolka (*capsula*) složená ze tří pouzder, každé pouzdro vzniká přeměnou jednoho plodolistu semeníku. Tobolka se otevírá puknutím švů, které probíhají podélně středem každého pouzdra (Krahulec a Duchoslav, 2010). Každé pouzdro obsahuje obvykle 1-2 semena (výjimkou je podrod *Melanocrommyum*, jehož druhy mají v tobolce většinou více než 2 semena, De Wilde-Duyfjes, 1976; Ohri a kol., 1998). Ta jsou po dozrání černá, většinou trojúhelníkovitá, vejcovitá či kapkovitá, více či méně zploštělá (De Wilde-Duyfjes, 1976; Fritsch, 2001; Krahulec a Duchoslav, 2010).

Zástupci rodu *Allium* se rozmnožují pohlavně semeny. Všechny druhy jsou entomogamní. Většina druhů je protandrických, tyčinky tedy dozrávají dříve než pestík. Vnitřní tyčinky dozrávají dříve než vnější. (de Wilde-Duyfjes, 1976; Krahulec a Duchoslav, 2010). K vegetativnímu rozmnožování slouží dceřiné cibulky oddělující se z hlavní cibule nebo pacibulky vyrůstající z květenství (Karpavičiene, 2017). U některých druhů (*A. ramosum*, *A. nutans*, *A. senescens*) byla zaznamenána apomixie (Kim a kol., 1999; Yamashita a kol., 2012)

Rod *Allium* se vyskytuje převážně v mírném a subtropickém pásmu severní polokoule: jeho areál zahrnuje Evropu, Asii, severní Afriku a Severní Ameriku. Na jižní polokouli byl nalezen jediný druh, jihoafrický druh *A. dregeanum*. Výskyt pažitky pobřežní (*A. schoenoprasum*) byl zaznamenán v subpolárním podnebném pásmu (De Wilde-Duyfjes, 1976; Hanelt, 1990). Druhově nejbohatší oblastí je jihozápadní a střední Asie (Fritsch, 2001). Většina druhů rodu *Allium* se vyskytuje na suchých, slunných a teplých stanovištích, jako jsou stepi, polopouště, skály, skalnaté a křovinaté stráně či suché louky (Hanelt, 1990; Krahulec a Duchoslav, 2019). Lesy jsou hlavním stanovištěm česneku medvědího (*A. ursinum*), může zde také růst česnek ořešec (*A. scorodoprasum*) nebo česnek viničný (*A. vineale*). Většina druhů rodu *Allium* jsou xerofyty, proti ztrátě vody jsou chráněny tak dobře, že i jejich herbářové položky mohou nějakou dobu pokračovat ve svém vývoji, pokud nejsou důkladně vysušené. Výsledkem jsou atypické formy morfologických znaků, např. tvaru květu či tobolky. Z toho důvodu často nelze herbářové položky u tohoto rodu správně determinovat (Fritsch, 2001). Mnoho druhů rodu *Allium* je pěstovaných jako kulturní plodiny. Základní chromozomová čísla u druhů rodu *Allium* jsou $x = 7-11$, nejčastější je $x = 8$. Asi 3,7 % druhů zahrnuje polyploidy pouze jednoho ploidního stupně a u asi 30,6 % druhů existuje uvnitř jednoho druhu více ploidních stupňů (Han a kol. 2020).

2.2 Sekce *Allium*

Sekce *Allium* náleží do největšího podrodu v rámci rodu *Allium*, do podrodu *Allium*. Tato sekce má vejčité až kulovité cibule. Dceřiné cibulky mohou chybět, avšak může jich být i velký počet. Mohou být kulovité, půlkulovité či protáhlé a zašpičatělé, hnědé, nažloutlé, nebo tmavě fialové. Vnější vrstvy cibule jsou membránovité nebo kožovité, někdy jsou síťovité nebo se rozpadají ve vlákna. Listy z 1/4 – 2/3 své délky obalují stonek a vytváří tak pochvu. Čepel je plochá, někdy zalomená do tvaru V, nebo na průřezu kruhovitá či půlkruhovitá a dutá. Toulec může být opadavý nebo může během květu přetrvat. Lichookolík je tvořen buď jen květy, nebo částečně květy a částečně pacibulkami, nebo může obsahovat jen pacibulky. Květy se ani v plném rozkvětu neotevírají úplně, tvar mají zvonkovitý či vejčitý. Tyčinky vnějšího a vnitřního kruhu se tvarem liší, nitky vnějších tyčinek jsou jednoduché, úzce trojúhelníkovité až šídlovité, vzácně mohou být zakončeny třemi špičatými výběžky. Nitky vnitřních jsou na bázi výrazně rozšířené a uprostřed ztenčené až blanité a po stranách vyrůstají dva špičaté, tenké až vláknité zuby. Ty jsou většinou delší než prostřední výběžek, který nese prašník, a během kvetení vyčnívají ven z květu. Vzácně mohou být na každé straně nitky dva zuby (Stearn, 1978; Mathew, 1992, 1996; Duchoslav a Krahulec, 2010).

Sekce *Allium* je fylogeneticky mladou skupinou, což dokládá výskyt mnoha polyploidních druhů, polyploidních linií v rámci druhu a skutečnost, že u některých agregátů (např. *A. ampeloprasum* a *A. scorodoprasum*) této sekce je obtížné vymezit hranice druhu (Hanelt, 1992). Základní chromozomové číslo je $x = 8$ (Johnson a Özhatay, 1996).

Mathew (1996) shromáždil dostupné informace o chromozomových počtech druhů této sekce. Ze 495 záznamů byla zjištěna 285krát diploidie a 210krát polyploidie, z toho 20krát byla zjištěna triploidie, 138krát tetraploidie, 22krát pentaploidie, 28krát hexaploidie, 1krát heptaploidie a 1krát oktoploidie. Nejčastější z polyploidů tedy byli 4x následovaní 6x a nejvzácnější byli 7x a 8x.

Peruzzi (2017) se ve své metaanalýze zaměřil na údaje o chromozomech jedinců z 43 sekcí 12 podrodů rodu *Allium*. Sekci *Allium* zde náleží 39 záznamů. Diploidů bylo nalezeno 19 a polyploidů 20, z nichž 4 byli triploidi, 12 bylo tetraploidů, 3 pentaploidi a 1 oktoploid. Stejně jako v předchozím případě byli z polyploidů nejhojnější 4x, naopak 6x zde nebyli nalezeni vůbec.

2.3 *Allium rotundum*

Česnek kulovitý (*Allium rotundum* L.) se řadí do sekce *Allium* (Stearn, 1978). Druh se tradičně považuje za samostatný (Kasapligil, 1961) a zahrnující tři poddruhy: *A. rotundum* subsp. *rotundum*, *A. rotundum* subsp. *jajlae* a *A. rotundum* subsp. *waldsteinii*. Stearn (1976) zařadil všechny tři poddruhy do agregátu *A. scorodoprasum* L. z důvodu velké morfologické podobnosti a nedostatku morfologických znaků, které by oba druhy (*A. rotundum*, *A. scorodoprasum*) od sebe odlišovaly. Dodnes se používají oba způsoby klasifikace: tradiční (Mathew, 1996; Duchoslav a Krahulec, 2009) i Stearnův (Tasci a kol., 2016; Ulcay, 2022).

Výška rostliny je 20–80 cm. Hlavní cibule je vejcovitá, o průměru 1–2 cm, s hnědými vnějšími šupinami na vrcholu se rozpadajícími ve vlákna. Dceřiné cibulky jsou oválné, tmavě až

černofialové, kryté šupinami. Stvol je oblý, na bázi neztenčený, nejprve ohnutý, těsně před prasknutím toulce se napřímí. Dolní třetina až polovina stonku je obalena listovými pochvami, které jsou lysé. Rostlina má 3-5 čárkovitých listů. Listy jsou až 30 cm dlouhé, 0,2–1,5 cm široké, 280–300 µm silné, ploché či zalomené do tvaru V, špičaté, délkou nepřesahují květenství. Čepel je na líci mělce žlábkovitá, na rubu kýlnatá. Na okrajích i na kýlu se mohou nacházet drobné, bezbarvé zoubky (papily). Toulec je před uschnutím světlezelený, zespoda nafialovělý, fialové mohou být i jeho žilky. Na vrcholu se zužuje do zobánku, který může dosahovat až přibližně poloviny délky zbytku toulce. V době květu zůstávají na rostlině jeho zbytky.

Květenstvím je hustý kulovitý lichookolík o průměru 4–5 cm, bez pacibulek. Květní stopky jsou hladké, nestejně délky, nejkratší vyrůstají v nejspodnější části květenství, nejdelší vyrůstají na vrcholu květenství a mohou dorůst až 3 cm. Okvětí se nerozvíjí úplně, tvarem spíše připomíná zvonek s tím rozdílem, že okvětní lístky nesrůstají. Okvětní lístky jsou růžové až nachové, střední žilka je často tmavší. Vnější okvětní lístky jsou 4–6,5 mm dlouhé, kopinaté až úzce vejčité, na vrcholu špičaté, na vnější straně mají drsný kýl. Vnitřní jsou 4,5–7 mm dlouhé, elipsovité nebo široce vejčité, na vrcholu oblé, často výrazně delší i širší než vnější lístky. U ssp. *rotundum* jsou vnější okvětní lístky tmavěji zbarvené než vnitřní, u ssp. *jajlae* a *waldsteinii* jsou vnější i vnitřní zbarveny stejně, ssp. *jajlae* má růžové a ssp. *waldsteinii* tmavě fialové okvětní lístky. Nitky jsou 2,5–4,5 mm dlouhé, s brvami na bázi. U vnějších tyčinek jsou nitky jednoduché, směrem k vrcholu se zužující, bez postranních zubů. U vnitřních tyčinek na nitkách vyrůstají po stranách dva tenké až vláknité zuby, které vyčnívají z květu. Prostřední výběžek nitky, který nese prašník, je stejně dlouhý jako dolní nedělená část nitky a sahá do 1/3–1/2 délky postranních zubů. Prašníky bývají před vyprášením žluté, méně často fialové, a většinou nevyčnívají z květu, vzácněji mohou částečně vyčnívat. Čnělka z květu nevyčnívá. Tobolky jsou 4–5 mm dlouhé, kulovité až vejčité. Kutikula na lícové straně listu je výrazně silnější než na rubové a uprostřed buněk vytváří podélně probíhající řadu mikropapil. Buňky epidermis jsou protáhlé, přibližně uniformního vzhledu. Stomata jsou mírně vnořená a jsou přítomna na lícové i rubové straně. V mezofylu v blízkosti střední žilky se nachází zvětšené buňky bez chloroplastů sloužící jako zásobárna vody. Podél cévních svazků probíhají silná xylémová vlákna (zpracováno ze zdrojů: Kasapligil, 1961; Krahulec, 1977, 1980; Mathew, 1996; Krahulec a Duchoslav, 2010).

Česnek kulovitý roste v mírném až subtropickém podnebném pásu v suchých a teplých oblastech. Vyskytuje se na jílovito-hlinitých, písčítých, kamenitých až skalnatých podkladech, na kyselých i zásaditých půdách. Optimem jsou pro něj suché trávníky, může také růst i na často mechanicky narušovaných místech, jako jsou okraje cest, pole či okraje polí. Zvýšení intenzity zemědělství ve 20. století však v České republice vedlo k jeho ústupu ze zemědělské krajiny (Duchoslav a Krahulec, 2009; Krahulec a Duchoslav, 2010). Ssp. *rotundum* se vyskytuje do nadmořské výšky 2250 m n. m. a kvete od května do července. Ssp. *waldsteinii* roste v nadmořské výšce 500–1900 m n. m. a kvete od června do července. Ssp. *jajlae* roste v nadmořské výšce do 1400 m n. m. a kvete od května do července (Mathew 1996).

Původní areál česneku kulovitého je střední a jižní část Evropy, západní částí Asie a severní Afrika. Několik nálezů bylo zaznamenáno i v USA a na jihu Austrálie, kde je druh nepůvodní (Mathew, 1996; GBIF, 2024). Ze všech 3 poddruhů v České republice roste pouze

ssp. *rotundum*. Je zde rozšířen ve středních a severozápadních Čechách a na střední, jižní a jihovýchodní Moravě. Dále tento poddruh roste ve východním Rakousku, na jižním Slovensku, v Maďarsku, Balkáně, v Rumunsku, na jižní Ukrajině, v evropském Rusku a na Kavkaze. Vzácně se vyskytuje v Německu, Polsku, Švýcarsku a ve východní Francii. Mimo Evropu roste na Kypru, v Turecku, v Sýrii, Libanonu, Izraeli, západním Íránu, severním Iráku, Tunisku a Maroku. Ssp. *jajlae* roste na Krymu, na Kavkaze a v severním a východním Turecku a ssp. *waldsteinii* na jižní Ukrajině, v jižním Rusku, na Kavkaze, v západním, jihozápadním a východním Turecku, na Balkáně, v severovýchodní Itálii, v severovýchodním Rumunsku, v Maďarsku a na jižním Slovensku (Mathew, 1996; Duchoslav a Krahulec, 2009). Podle červeného seznamu ČR je *A. rotundum* téměř ohrožený (Grulich, 2017).

Základní chromozomové číslo *A. rotundum* je 8, druh tvoří celkem 6 cytotypů: $2n = 16, 24, 32, 40, 48, 64$, tedy $2n = 2x-6x$ a $8x$ (Mathew, 1996). Diploidi byli nalezeni na Slovensku (Májovský a kol., 1970), v Turecku (Özhatay, 2002), Arménii (Pogosian, 1983) a Makedonii (Sopova, 1972). Triploidi byli nalezeni v Turecku (Özhatay, 2002) a v České republice (Měsíček a Jarolímová, 1992). Tetraploidi byli nalezeni v Itálii (Garbari a Senatori, 1975), Bulharsku (Cheshmedzhiev, 1976), Turecku (Johnson a Özhatay, 1996), Řecku (Johnson, 1982), Španělsku (Pastor, 1982) a Arménii (Pogosian, 1991). Pentaploidi byli nalezeni v Bulharsku (Cheshmedzhiev, 1970) a Turecku (Johnson a Özhatay, 1996). Hexaploidi byli nalezeni v Německu (Buttler, 1985), Bulharsku (Kuzmanov, 1993) a na Slovensku (Murín, 1999). Oktoploidi byli nalezeni ve Španělsku (Pastor, 1982).

Praktická část

3 Rostlinný materiál

Rostliny použité v mém výzkumu byly v letech 2015–2019 sbírány skupinou vědců (Kalous R. a kol.) z přírodních populací rostoucích v zemích převážně střední a východní Evropy. Rostliny byly poté zapěstovány na pokusném pozemku Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci. Zasazeny byly v plastových květináčích o rozměrech 15x15x15 cm, které byly téměř celou svou výškou zapuštěny do půdy. V původních květináčích se nacházel velký počet cibulek a rostliny často byly malé a sterilní. Na podzim roku 2022 jsem proto z každého květináče vybrala 6 rostlin a ty jsem přesadila po třech do nových květináčů. Při výběru rostlin jsem brala v úvahu velikost cibule, délku prýtu a průměr stonku. Květináče jsem poté umístila do nových řádků a přes zimu ponechala na pozemku.

Pro svou práci jsem následující rok vybírala pouze kvetoucí rostliny, tedy ty, které na konci května měly toulec, a ty, u kterých na první pohled nebyly patrné růstové deformace. Ploidní stupně jednotlivých rostlin byly již dříve zjištěny průtokovou cytometrií (Kalous a Kobrlová, nepubl.), výsledná data mi byla poskytnuta k analýze v této práci. Ke studiu bylo vybráno celkem 118 jedinců z 53 populací. 4 jedinci ze 3 populací byli triploidi, 47 jedinců z 23 populací byli tetraploidi a 67 jedinců z 23 populací byli pentaploidi. Přehled studovaných populací viz příloha 1.

4 Postup práce

4.1 Práce s rostlinným materiálem

4.1.1 Vegetativní znaky měřené na pokusném pozemku

Sběr dat probíhal od května do srpna roku 2023 a zahájen byl ve chvíli, kdy byly stvoly vzpřímené a rostliny ukončily svůj růst do výšky. Načasování růstových a vývojových procesů se však mezi zkoumanými jedinci lišilo, pro měření jsem proto vždy vybírala ty rostlinné orgány, které byly v dané chvíli ve vyhovující ontogenetické fázi. Nejprve jsem zjišťovala výšku rostlin bez toulce, průměr stonku (cca 1 cm od povrchu půdy), počet listů, délku a šířku prvního a druhého listu shora (prvního a druhého nejmladšího), délku toulce (včetně zobánku) a zobánku zvlášť. Výšku rostliny a délku listů jsem měřila vysunovacím metrem, šířku listů (cca 0,5 cm od báze), průměr stonku a délku toulce a zobánku jsem měřila digitálním posuvným měřidlem. Další informace o měření kvantitativních znaků viz tab. 1. V případě, že byl první nebo druhý list poškozený do té míry, že nebylo možné změřit jeho délku a šířku, jsem měření vynechala, Po změření listů jsem odebrala druhý list pro studium mikromorfologie povrchu. Pokud u druhého listu nebylo možné zjišťovat povrch z důvodu jeho poškození (některé listy měly z důvodu napadení škůdci srostlé okraje), tento znak jsem zjišťovala u prvního, případně u dalších listů. Kategorie „lišta“ u povrchu listu označuje výraznou podélně probíhající vyvýšeninu na líci listu v poloviční vzdálenosti mezi střední žilkou a okrajem, nejčastěji pouze na jedné straně od žilky. Seznam všech zkoumaných kvalitativních znaků a jejich rozeznávaných kategorií je uveden v tab. 2. Snímky jedince *A. rotundum* a některých rostlinných orgánů viz příloha 2. Použité listy jsem vložila do popsaných plastových sáčků a přenesla do laboratoře.

V laboratoři jsem čerstvé listy vložila pod binokulární lupu Olympus SZX16 připojenou k fotoaparátu a pořizovala fotografie povrchu listů se zvětšením 40x. U každého listu jsem fotografovala bazální, střední a vrcholovou část, u každé této části okraj listu na líci a kýl na rubu straně. Z těchto fotografií jsem později zjišťovala hustotu a tvar papil.

Po pořízení fotografií jsem zhotovovala otiskové preparáty. U každého listu jsem na bázi, ve středu a na špičce potřela cca 1–2 cm dlouhý úsek bezbarvým lakem na nehty a nechala zaschnout. Poté jsem na každou potřenou část nalepila kousek průhledné izolepy, strhla a nalepila na popsané podložní sklíčko (Pazourek, 1963). Otiskové preparáty jsem později použila ke zjištění délky a hustoty průduchů (stomat).

4.1.2 Květy

V druhé polovině června jsem zahájila sběr dat na květech. Z každé rostliny jsem odebrala několik plně rozvitých květů a jejich počet jsem si zaznamenala. Květy, u kterých jsem později měřila květní stopku, jsem odebírala pouze z vrchní části květenství. Důvodem bylo, že květní stopky se, zvláště u některých rostlin, směrem nahoru výrazně prodlužovaly. Abych minimalizovala vliv postavení květu na délku stopky, vybírala jsem k měření tohoto znaku jen květy, které se u každého jedince nacházely přibližně ve stejné pozici v rámci květenství.

Květy jsem rozebrala na pestík s částí stopky, okvětní lístky a tyčinky. Prašníky jsem oddělovala od nitek, tyčinky jsem oddělovala od okvětních lístků včetně báze, kterou byly k lístkům přirostlé. Květy, u kterých jsem měřila květní stopky, jsem nerozebírala. Části květů jsem lepila na papír, pod tyčinkami a pestíkem jsem papír začernila lihovým fixem, aby byly struktury lépe viditelné. U každé rostliny jsem pořídila 1 sken obsahující 3 soubory květních částí. Každý soubor obsahoval 3 vnější a 3 vnitřní okvětní lístky, 1 vnější a 1 vnitřní prašník, 1 vnější a 1 vnitřní nitku, 1 pestík a 1 květní stopku. Z daného květu nebylo možné použít všechny struktury, protože nedosahovaly požadovaného stadia ve stejnou dobu. Květy česneku kulovitého jsou protandrické, jejich tyčinky tedy dozrávají již v době, kdy pestík ještě není dostatečně vyvinutý. Naopak květ, který má zralý pestík, již má prašníky prasklé a ty nebylo možné k měření použít. K měření jsem proto z každého květu vybrala jen ty části, které byly ve vyhovující fázi. Každý ze 3 souborů tedy nepředstavuje jeden květ, ale je složeninou z více květů. Květní struktury jsem skenovala spolu s papírovým pravítkem, které jsem později při samotném měření použila k nastavení měřítka.

Po pořízení skenů jsem za pomoci digitálního posuvného měřidla zjišťovala průměry květenství v jejich nejširší části v rovině kolmé ke stonku. Skeny bylo nutné pořádit co nejdříve, jelikož struktury, které bylo nutné zachytit na sken, především okvětní lístky a tyčinky, vydržely na rostlině v požadovaném stavu poměrně krátkou dobu. Příčinou bylo napadení škůdci z řádu třásnokřídlých (Thysanoptera), které způsobilo, že tyto struktury ztrácely svůj původní tvar a rozměry. Z toho důvodu jsem měřila průměry květenství až po odběru květů ke skenování.

Po změření jsem všechna květenství po odkvětu zabalila do sáčků z netkané textilie a upevnila provázkem, abych zabránila vypadání semen.

4.1.3 Semena a počty květů

Na přelomu července a srpna, kdy již tobolek dozrály, jsem z každé rostliny ustříhla lichookolíky a uložila do popsaného sáčku. V laboratoři jsem u každého lichookolíku odstranila textilií a spočítala tobolek, jejich počty jsem si zaznamenala a později přičetla k dříve odebraným květům z daného květenství. U květů jsem nerozlišovala mezi vyvinutými a abortovanými (abortované květy byly výrazně menší a zasychaly mnohem dříve než vyvinuté květy). Poté jsem ze semen, která se zachytila v textilií, náhodně vybrala 10 kusů od každého jedince. Tato semena jsem následně vložila pod binokulární lupu připojenou k fotoaparátu a pořizovala fotografie se zvětšením 10x. Pro lepší viditelnost jsem semena fotografovala v Petriho misce, pod kterou jsem dříve umístila bílý papír. Na těchto fotografiích jsem později měřila délku a šířku semen.

4.2 Sběr dat z fotografií a skenů a práce s otiskovými preparáty

4.2.1 Papily

Z fotografií částí listů ve zvětšení 40x jsem zjišťovala průměrnou hustotu a tvar papil na listech. V programu ImageJ (Rasband, 2009) jsem u každé fotografie spočítala papily na 10 mm délky

listu a výsledek přepočítala na 1 mm. Příklady každé ze 7 kategorií tvaru papil jsou zobrazeny v příloze 3. Do kategorie „různé tvary“ jsem řadila části listů, na kterých neměla ani jedna z kategorií papil výraznou početní převahu, a části listů s papilami, které nebylo možné zařadit ani do jedné z rozlišovaných kategorií.

4.2.2 Stomata

Otiskové preparáty jsem pozorovala pod mikroskopem Olympus BX60 s připojeným fotoaparátem a fotografovala se zvětšením 100x. U každého preparátu jsem pořídila 2 snímky oblastí ležících v homogenní části, tedy části mimo oblast střední žilky, a 1 snímek střední žilky. Výsledkem tedy byly 3 snímky na 1 preparát, tj. 9 snímků na 1 rostlinu.

Na fotografiích jsem v programu ImageJ zjišťovala délku a hustotu stomat. Pro zjištění délky stomat v homogenních částech jsem u každého preparátu změřila délku 5 náhodně vybraných stomat na každém ze dvou snímků, celkem tedy 10 stomat na 1 preparát, a ve stejném programu vypočítala jejich průměr. Na snímku střední žilky jsem pak změřila délku 5 stomat ležících na střední žilce a také vypočítala jejich průměr. Každý takto vypočítaný průměr jsem uvedla do datové tabulky jako 1 datovou položku.

Pro zjištění hustoty stomat v homogenních částech jsem na každém snímku nakreslila čtverec o straně odpovídající 0,5 mm a spočítala stomata uvnitř něj. Ze stomat, jimiž procházela strana tohoto čtverce, jsem započítávala pouze ta, která procházela dvěma stranami čtverce. Tento počet jsem vynásobila čtyřmi, abych získala přibližný počet stomat v oblasti odpovídající 1 mm². Jelikož mnou pořízené snímky měly příliš velké zvětšení, nebylo možné z nich zjistit hustotu stomat přímo, za pomoci čtverce o straně odpovídající 1 mm, z toho důvodu jsem zvolila uvedený postup. Za 1 datovou položku jsem zde považovala průměr takto zjištěných počtů stomat na 1 mm² na obou snímcích. Na snímcích střední žilky jsem spočítala stomata na úseku žilky odpovídající 0,5 mm a vynásobením dvěma získala přibližný počet stomat v úseku žilky dlouhém 1 mm. Snímky epidermis se stomaty viz příloha 4.

4.2.3 Generativní znaky

Na skenech květů jsem v programu ImageJ zjišťovala z kvantitativních znaků délku květních stopek, délku a šířku vnějších a vnitřních okvětních lístků, délku vnějších a vnitřních nitěk, délku a šířku vnějších a vnitřních prašníků, délku čnělek a délku a šířku semeníků. Na každém skenu jsem měřila struktury ze všech 3 souborů, u každého z těchto znaků je tedy 1 datová položka průměrem 3 hodnot. Totéž platí i pro okvětní lístky, u kterých jsem v každém souboru měřila 1 vnější a 1 vnitřní. Případné zakřivení stopky a záhyby na okvětních lístcích a tyčinkách vzniklé při lepení jsem nebrala v úvahu.

Z kvalitativních znaků jsem ze skenů zjišťovala barvu květní stopky, barvu vnějších a vnitřních okvětních lístků, barvu žilky na vnějších a vnitřních okvětních lístcích a zakončení vnějších a vnitřních okvětních lístků. Kategorie „variabilní“ u barvy květní stopky označuje situaci, kdy všechny 3 zkoumané květní stopky daného jedince měly jinou barvu. Do kategorie „fialovo-zelená“ se řadily vnější okvětní lístky, které měly na bázi nepříliš výrazné zelené

zbarvení. U většiny vnitřních okvětních lístků byla okrajová část světlejší a středová část tmavší, sytější. Kategorie „růžovo-purpurová“ a „světle růžovo-purpurová“ označují ty lístky, u kterých středová část nejvíce kontrastovala s okrajovou. Ukázka skenu květních částí viz příloha 6A.

Na snímcích semen jsem v programu ImageJ měřila délku a šířku každého semena a vypočítala průměr. U obou znaků je tedy každá datová položka průměrem 10 hodnot. Snímek semen viz příloha 6B.

4.3 Zpracování dat

Provedla jsem analýzu 46 kvantitativních a 15 kvalitativních znaků u 118 jedinců z 53 populací. U všech jedinců však nebylo možné posuzovat všechny znaky z důvodu poškození dané části rostliny. Počty jedinců každého ploidního stupně jsou uvedeny u všech znaků v popisu jednotlivých grafů. Příslušnost k populaci jsem při zpracování dat nebrala v úvahu.

Pro analýzu kvantitativních znaků jsem použila jednocestnou analýzu variance (ANOVA). U znaků, ve kterých se podle analýzy variance alespoň jeden ploidní stupeň statisticky významně odlišoval ($p < 0,05$), jsem poté provedla mnohonásobné porovnání. Jelikož počty zástupců jednotlivých ploidních stupňů byly značně nevyrovnané, použila jsem Tukeyho-Kramerův test. Variabilitu znaků jsem znázornila pomocí krabičkových diagramů. Jedna datová položka u každého kvantitativního znaku je průměrem více naměřených hodnot, konkrétní počty těchto hodnot jsou uvedeny u každého znaku.

Pro analýzu kvalitativních znaků jsem použila Pearsonův χ^2 test, abych zjistila, jestli se mezi sebou tři ploidní stupně liší v početnostech kategorií rozlišovaných u daného znaku. Dále jsem použila kontingenční tabulky, na základě kterých jsem pak vytvářela skládané sloupcové grafy.

Ke tvorbě grafů a provedení statistických testů jsem použila program R (R Core Team, 2022) a RStudio (Rstudio Team, 2023). K provedení Tukeyho-Kramerova testu jsem využila balík „agricolae“ (de Mendiburu, 2023) v programu R. Grafy zobrazují početnosti forem daného znaku v procentech. V závorkách v popisech grafů jsou uvedeny vždy počty jedinců daného ploidního stupně. Pokud byl jeden znak měřen vícekrát (u více stejných částí, např. okvětních lístků či semen) na jednom jedinci, za datovou položku jsem považovala průměr všech těchto hodnot. Počty studovaných jedinců každého ploidního stupně jsou uvedeny kapitole Výsledky.

Tab. 1: Seznam kvantitativních znaků zkoumaných v této práci a jednotek použitých v měření. Výška rostliny je měřena od povrchu půdy po začátek toulce. Průměr stonku je měřen cca 1 cm nad povrchem půdy. Pořadí listů je počítáno seshora, od nejmladších listů. Šířka listů je měřena cca 0,5 cm od báze. Toulce je měřen ve fázi, kdy byl uschlý a začaly se na něm objevovat první praskliny. Délka toulce je včetně zobánku. Hustota papil je počítána na 1 mm délky okraje/kýlu listu. Hustota stomat na střední žilce je počítána na 1 mm délky žilky. Délka květní stopky je měřena včetně květního lůžka. Délka vnitřních nitek je měřena od báze po vrchol postranních zubů nitek.

| znak | jednotka |
|---|-----------------------|
| výška rostliny bez toulce | cm |
| výška rostliny s toulcem | mm |
| průměr stonku při bázi | mm |
| počet listů | ks |
| délka čepele 1. listu | cm |
| šířka čepele 1. listu | mm |
| délka čepele 2. listu | cm |
| šířka čepele 2. listu | mm |
| délka toulce | mm |
| délka zobánku toulce | mm |
| hustota papil — okraj, báze | ks/1 mm |
| hustota papil — okraj, střed (na 1 mm) | ks/1 mm |
| hustota papil — okraj, vrchol (na 1 mm) | ks/1 mm |
| hustota papil — kýl, báze (na 1 mm) | ks/1 mm |
| hustota papil — kýl, střed (na 1 mm) | ks/1 mm |
| hustota papil — kýl, vrchol | ks/1 mm |
| délka průduchů — báze, čepel | μm |
| délka průduchů — báze, střední žilka | μm |
| délka průduchů — střed, čepel | μm |
| délka průduchů — střed, střední žilka | μm |
| délka průduchů — vrchol, čepel | μm |
| délka průduchů — vrchol, střední žilka | μm |
| hustota průduchů — báze, čepel | na 1 mm ² |
| hustota průduchů — báze, střední žilka | ks/1 mm |
| hustota průduchů — střed, čepel | ks/1 mm ² |
| hustota průduchů — střed, střední žilka | ks/1 mm |
| hustota průduchů — vrchol, čepel | ks/ 1 mm ² |

Tab. 1: Pokračování.

| znak | jednotka |
|--|----------|
| hustota průduchů — vrchol, střední žilka | ks/1 mm |
| průměr lichookolíku | mm |
| počet květů | ks |
| délka květní stopky | mm |
| délka vnějšího okvětního lístku | mm |
| šířka vnějšího okvětního lístku | mm |
| délka vnitřního okvětního lístku | mm |
| šířka vnitřního okvětního lístku | mm |
| délka čnělky | mm |
| délka semeníku | mm |
| šířka semeníku | mm |
| délka vnější nitky | mm |
| délka vnějšího prašníku | mm |
| šířka vnějšího prašníku | mm |
| délka vnitřní nitky | mm |
| délka vnitřního prašníku | mm |
| šířka vnitřního prašníku | mm |
| délka semena | mm |
| šířka semena | mm |

Tab. 2: Seznam kvalitativních znaků zkoumaných v této práci a jejich rozlišovaných kategorií. Kategorie tvaru papil jsou zobrazeny v příloze 3.

| znak | rozlišované kategorie | | | | | | |
|--|-----------------------|-----------------------------------|----------------|----------------|-------------------------|-----------|-------|
| povrch listu | hladký | hluboké žlábký | mělké žlábký | lišta | | | |
| tvar papil - okraj, báze | | | | | | | |
| tvar papil - okraj, střed | | | | | | | |
| tvar papil - okraj, vrchol | | | | | | | |
| tvar papil - kýl, báze | bez papil | obloučkovité | prstovité | různé | úseky lišty | válcovité | lišta |
| tvar papil - kýl, střed | | | | | | | |
| tvar papil - kýl, vrchol | | | | | | | |
| tvar květenství | elipsovité | kulovitý | nepravidelný | vejčitý | | | |
| barva květní stopky | fialová | fialovo-zelená | růžovo-zelená | světle fialová | variabilní | zelená | |
| barva vnějšího okvětního lístku | fialová | fialovo-zelená | purpurová | růžová | světle fialová | | |
| barva žilky vnějšího okvětního lístku | tmavě fialová | tmavě fialovo-zelená | | | | | |
| zakončení vnějšího okvětního lístku | oblé | špičaté | | | | | |
| barva vnitřního okvětního lístku | růžová | růžovo-purpurová | světle fialová | světle-růžová | světle růžovo-purpurová | | |
| barva žilky vnitřního okvětního lístku | fialová | purpurová | tmavě-fialová | | | | |
| zakončení vnitřního okvětního lístku | oblé | oblé s vyčnívající střední žilkou | špičaté | variabilní | | | |

5 Výsledky

5.1 Kvantitativní znaky

Základní popisná statistika zkoumaných kvantitativních znaků je uvedena v tabulce 3. S pomocí analýzy variance (ANOVA) jsem porovnávala průměry hodnot a zjišťovala, ve kterých znacích se mezi sebou ploidní stupně signifikantně odlišují. Jsou to tyto znaky: výška rostliny bez toulce, výška rostliny s toulcem, průměr stonku, délka 1. listu, šířka 1. listu, délka 2. listu, šířka 2. listu, délka toulce, délka zobánku, hustota papil na těchto částech listu: okraj - báze, okraj - vrchol, kýl - střed, kýl - vrchol, délka stomat na všech měřených částech listu, hustota stomat na těchto částech listu: báze – čepel, střed – čepel, vrchol – čepel, průměr květenství, délka vnějších okvětních lístků, délka vnitřních okvětních lístků, šířka vnitřních okvětních lístků, délka čnělky, délka semeníku a šířka semeníku. Výsledky analýzy variance jsou uvedeny v tabulce 4.

U výše uvedených znaků jsem poté provedla Tukeyho-Kramerův test, abych porovnávala tyto znaky u všech tří dvojic ploidních stupňů. Tukeyho-Kramerův test našel signifikantní odlišnost u jedné dvojice ploidních stupňů v těchto znacích: šířka 1. listu, délka stomat – báze, čepel, délka stomat – střed, čepel, délka stomat – vrchol, čepel, délka stomat – vrchol, žilka a šířka vnitřních okvětních lístků. Touto dvojicí ploidních stupňů byla vždy 3x – 5x.

V těchto znacích byla nalezena signifikantní odlišnost u dvou dvojic ploidních stupňů: délka 2. listu (3x – 5x a 4x – 5x), hustota papil - okraj, báze (3x – 4x a 3x – 5x), hustota papil - okraj, vrchol (3x – 4x a 3x – 5x), hustota papil - kýl, střed (3x – 4x a 3x – 5x), hustota papil - kýl, vrchol (3x – 4x a 3x – 5x), hustota stomat - střed, čepel (3x – 4x a 3x – 5x) a délka semeníku (3x – 4x a 3x – 5x).

Signifikantní odlišnost u všech třech dvojic ploidních stupňů (3x – 4x, 3x – 5x a 4x – 5x) byla nalezena u jediného znaku: hustota stomat – báze, čepel. Výsledky Tukeyho-Kramerova testu jsou uvedeny v tabulce 5.

Tab. 3: Základní popisná statistika kvantitativních znaků. SD — standardní odchylka, x_{25} — 1. kvartil, x_{50} — medián, x_{75} — 3. kvartil. NA značí hodnoty statistických charakteristik, které nebylo možné získat z důvodu nedostatku dat.

| znak | 3x | | | | | | | 4x | | | | | | | 5x | | | | | | |
|--|--------|--------|----------|----------|----------|--------|--------|--------|--------|----------|----------|----------|--------|--------|--------|--------|----------|----------|----------|--------|--------|
| | průměr | SD | x_{25} | x_{50} | x_{75} | min | max | průměr | SD | x_{25} | x_{50} | x_{75} | min | max | průměr | SD | x_{25} | x_{50} | x_{75} | min | max |
| výška rostliny bez toulce (cm) | 47.00 | 9.76 | 43.55 | 47.00 | 50.45 | 40.10 | 53.90 | 45.38 | 12.02 | 38.70 | 42.85 | 47.12 | 23.00 | 89.50 | 53.45 | 10.91 | 46.35 | 55.85 | 61.15 | 25.10 | 72.60 |
| výška rostliny s toulcem (mm) | 501.30 | 109.21 | 462.70 | 501.30 | 539.90 | 424.10 | 578.50 | 495.40 | 146.05 | 417.50 | 466.70 | 533.60 | 254.20 | 942.50 | 567.30 | 116.81 | 494.90 | 598.00 | 636.40 | 275.60 | 789.30 |
| průměr stonku (mm) | 2.45 | 0.51 | 2.31 | 2.65 | 2.78 | 1.71 | 2.79 | 2.94 | 0.87 | 2.40 | 2.73 | 3.35 | 1.81 | 5.75 | 3.20 | 0.77 | 2.57 | 3.21 | 3.66 | 1.93 | 5.05 |
| počet listů | 4.25 | 0.96 | 3.75 | 4.50 | 5.00 | 3.00 | 5.00 | 4.36 | 0.84 | 4.00 | 4.50 | 5.00 | 2.00 | 6.00 | 4.06 | 0.76 | 4.00 | 4.00 | 4.00 | 3.00 | 6.00 |
| délka 1. listu (cm) | 14.33 | 0.75 | 13.90 | 13.90 | 14.55 | 13.90 | 15.20 | 14.50 | 5.02 | 10.85 | 14.00 | 17.55 | 7.60 | 27.10 | 17.28 | 5.33 | 14.28 | 17.90 | 20.85 | 3.70 | 28.40 |
| šířka 1. listu (mm) | 4.45 | 1.75 | 3.50 | 4.21 | 5.16 | 2.61 | 6.75 | 5.90 | 1.94 | 4.26 | 5.49 | 7.12 | 3.46 | 10.62 | 7.06 | 2.22 | 5.96 | 6.95 | 8.35 | 2.72 | 12.62 |
| délka 2. listu (cm) | 17.50 | 1.93 | 16.45 | 17.10 | 18.35 | 15.80 | 19.60 | 17.78 | 4.47 | 15.90 | 18.00 | 19.65 | 6.50 | 28.70 | 22.48 | 3.46 | 20.55 | 23.00 | 25.25 | 15.20 | 27.50 |
| šířka 2. listu (mm) | 5.23 | 1.76 | 4.61 | 5.58 | 6.21 | 2.82 | 6.94 | 6.29 | 1.73 | 5.42 | 5.85 | 6.88 | 2.74 | 11.59 | 7.42 | 2.29 | 5.92 | 7.55 | 8.94 | 2.28 | 12.08 |
| délka toulce (mm) | 18.74 | 6.42 | 15.15 | 17.35 | 20.94 | 12.63 | 27.62 | 21.18 | 5.29 | 16.84 | 21.22 | 23.81 | 13.00 | 34.54 | 25.59 | 8.14 | 19.20 | 26.72 | 31.18 | 5.86 | 43.41 |
| délka zobánku (mm) | 6.64 | 3.55 | 4.65 | 5.12 | 7.11 | 4.39 | 11.92 | 8.51 | 3.80 | 5.92 | 6.98 | 10.07 | 4.09 | 19.11 | 10.72 | 4.62 | 7.64 | 11.09 | 12.91 | 2.75 | 20.87 |
| hustota papil — okraj, báze (na 1 mm) | 3.67 | 3.37 | 1.86 | 3.07 | 4.88 | 0.30 | 8.25 | 1.57 | 2.09 | 0.00 | 0.30 | 3.34 | 0.00 | 7.40 | 1.21 | 1.12 | 0.03 | 1.07 | 2.10 | 0.00 | 4.13 |
| hustota papil — okraj, střed (na 1 mm) | 4.35 | 3.40 | 3.10 | 4.57 | 5.81 | 0.00 | 8.25 | 1.42 | 1.60 | 0.28 | 0.79 | 2.05 | 0.00 | 6.75 | 1.59 | 1.19 | 0.44 | 1.63 | 2.50 | 0.00 | 3.80 |
| hustota papil — okraj, vrchol (na 1 mm) | 4.44 | 2.55 | 2.38 | 4.38 | 6.44 | 2.00 | 7.00 | 1.84 | 1.60 | 0.76 | 1.40 | 2.56 | 0.00 | 5.90 | 1.56 | 1.03 | 0.63 | 1.63 | 2.38 | 0.00 | 3.90 |
| hustota papil — kýl, báze (na 1 mm) | 0.35 | 0.61 | 0.00 | 0.07 | 0.41 | 0.41 | 1.25 | 0.37 | 1.21 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 5.00 | 0.04 | 0.29 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 2.13 |
| hustota papil — kýl, střed (na 1 mm) | 2.91 | 2.70 | 1.04 | 2.88 | 4.76 | 0.00 | 5.88 | 0.66 | 1.32 | 0.00 | 0.00 | 0.32 | 0.00 | 4.75 | 0.52 | 1.03 | 0.00 | 0.00 | 0.08 | 0.00 | 3.25 |
| hustota papil — kýl, vrchol | 5.16 | 2.75 | 4.04 | 5.57 | 6.69 | 1.50 | 8.00 | 2.54 | 1.80 | 0.85 | 2.84 | 3.91 | 0.00 | 5.63 | 2.12 | 1.40 | 0.75 | 2.25 | 3.00 | 0.00 | 5.00 |
| délka stomat — báze, čepel (μm) | 21.64 | 1.44 | 21.14 | 21.14 | 22.15 | 20.63 | 22.66 | 24.24 | 3.50 | 22.56 | 24.09 | 25.87 | 15.79 | 32.61 | 29.01 | 4.58 | 26.71 | 28.98 | 32.10 | 19.75 | 41.42 |
| délka stomat — báze, střední žilka (μm) | 23.09 | 1.75 | 22.47 | 23.09 | 23.70 | 21.85 | 24.32 | 25.26 | 4.16 | 22.70 | 24.77 | 27.89 | 17.19 | 33.85 | 30.15 | 5.39 | 26.60 | 29.33 | 34.35 | 18.27 | 41.80 |
| délka stomat — střed, čepel (μm) | 23.86 | 0.33 | 23.75 | 23.86 | 23.98 | 23.63 | 24.09 | 25.69 | 3.67 | 23.40 | 25.76 | 28.26 | 15.52 | 32.84 | 30.30 | 4.01 | 27.82 | 29.34 | 32.76 | 23.29 | 42.30 |
| délka stomat — střed, střední žilka (μm) | 24.05 | 0.90 | 23.73 | 24.05 | 24.36 | 23.41 | 24.68 | 26.48 | 3.25 | 23.63 | 26.82 | 28.48 | 19.15 | 33.48 | 30.13 | 4.87 | 26.18 | 30.25 | 32.93 | 22.71 | 49.25 |
| délka stomat — vrchol, čepel (μm) | 25.27 | 3.03 | 24.20 | 25.27 | 26.34 | 23.13 | 27.41 | 27.56 | 3.11 | 25.80 | 27.26 | 29.26 | 21.02 | 35.23 | 31.09 | 3.44 | 28.89 | 30.79 | 33.09 | 22.98 | 40.62 |
| délka stomat — vrchol, střední žilka (μm) | 23.07 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 28.04 | 3.30 | 26.39 | 27.61 | 29.89 | 20.56 | 33.51 | 31.21 | 3.76 | 28.53 | 31.04 | 33.70 | 23.17 | 38.94 |
| hustota stomat — báze, čepel (na 1 mm ²) | 110.00 | 9.90 | 106.50 | 110.00 | 113.50 | 103.00 | 117.00 | 79.12 | 21.98 | 61.00 | 77.00 | 92.00 | 46.00 | 127.00 | 57.22 | 12.41 | 50.00 | 58.00 | 63.00 | 20.00 | 89.00 |
| hustota stomat — báze, střední žilka (na 1 mm) | 13.00 | 4.24 | 11.50 | 13.00 | 14.50 | 10.00 | 16.00 | 12.03 | 5.65 | 8.00 | 12.00 | 14.50 | 0.00 | 26.00 | 12.04 | 4.62 | 8.00 | 10.00 | 14.00 | 6.00 | 24.00 |

Tab. 3: Pokračování.

| znak | 3x | | | | | | | 4x | | | | | | | 5x | | | | | | |
|--|--------|-------|-----------------|-----------------|-----------------|--------|--------|--------|-------|-----------------|-----------------|-----------------|-------|--------|--------|-------|-----------------|-----------------|-----------------|-------|--------|
| | průměr | SD | x ₂₅ | x ₅₀ | x ₇₅ | min | max | průměr | SD | x ₂₅ | x ₅₀ | x ₇₅ | min | max | průměr | SD | x ₂₅ | x ₅₀ | x ₇₅ | min | max |
| hustota stomat — střed, čepel (na 1 mm ²) | 124.50 | 0.71 | 124.20 | 124.50 | 124.80 | 124.00 | 125.00 | 100.20 | 23.58 | 87.00 | 96.00 | 108.00 | 64.00 | 170.00 | 75.47 | 15.98 | 66.00 | 75.00 | 84.00 | 32.00 | 112.00 |
| hustota stomat — střed, střední žilka (na 1 mm) | 13.00 | 9.90 | 9.50 | 13.00 | 16.50 | 6.00 | 20.00 | 13.94 | 6.53 | 10.00 | 13.00 | 20.00 | 0.00 | 26.00 | 13.75 | 5.06 | 10.75 | 14.00 | 16.00 | 0.00 | 30.00 |
| hustota stomat — vrchol, čepel (na 1 mm ²) | 108.50 | 14.85 | 103.20 | 108.50 | 113.80 | 98.00 | 119.00 | 100.00 | 17.77 | 88.00 | 100.00 | 107.00 | 67.00 | 156.00 | 84.79 | 17.26 | 73.25 | 81.50 | 96.00 | 56.00 | 142.00 |
| hustota stomat — vrchol, střední žilka (na 1 mm) | 6.00 | 8.49 | 3.00 | 6.00 | 9.00 | 0.00 | 12.00 | 9.93 | 7.01 | 4.00 | 10.50 | 16.00 | 0.00 | 22.00 | 10.46 | 5.60 | 8.00 | 10.00 | 14.00 | 0.00 | 24.00 |
| průměr lichookolíku | 21.90 | 7.79 | 16.82 | 20.70 | 25.77 | 14.20 | 32.00 | 24.14 | 8.05 | 19.10 | 22.15 | 27.75 | 11.90 | 50.00 | 27.94 | 6.98 | 23.05 | 27.25 | 32.35 | 14.70 | 46.00 |
| počet květů | 75.67 | 21.01 | 65.00 | 75.00 | 86.00 | 55.00 | 97.00 | 92.54 | 71.55 | 50.50 | 75.00 | 105.00 | 14.00 | 388.00 | 124.70 | 95.49 | 36.00 | 116.00 | 165.00 | 22.00 | 426.00 |
| délka květní stopky (mm) | 18.07 | 8.52 | 14.91 | 21.43 | 22.91 | 8.39 | 24.40 | 16.09 | 5.42 | 12.01 | 14.40 | 19.49 | 7.62 | 26.30 | 18.65 | 6.36 | 14.15 | 18.24 | 22.64 | 7.31 | 39.59 |
| délka vnějšího okvětního lístku (mm) | 4.97 | 0.89 | 4.66 | 4.97 | 5.29 | 4.34 | 5.60 | 4.80 | 0.65 | 4.42 | 4.68 | 4.97 | 4.12 | 7.19 | 5.23 | 0.44 | 5.02 | 5.19 | 5.57 | 3.74 | 6.31 |
| šířka vnějšího okvětního lístku (mm) | 1.98 | 0.31 | 1.87 | 1.98 | 2.09 | 1.76 | 2.20 | 2.26 | 0.54 | 2.01 | 2.16 | 2.37 | 1.74 | 4.45 | 2.38 | 0.27 | 2.21 | 2.41 | 2.55 | 1.60 | 3.10 |
| délka vnitřního okvětního lístku (mm) | 5.03 | 1.17 | 4.62 | 5.03 | 5.45 | 4.20 | 5.86 | 4.87 | 0.37 | 4.75 | 4.95 | 5.09 | 4.07 | 5.57 | 5.35 | 0.37 | 5.08 | 5.31 | 5.63 | 4.67 | 6.12 |
| šířka vnitřního okvětního lístku (mm) | 2.42 | 0.67 | 2.18 | 2.42 | 2.65 | 1.94 | 2.89 | 2.60 | 0.27 | 2.48 | 2.64 | 2.74 | 2.02 | 3.11 | 2.84 | 0.24 | 2.69 | 2.86 | 3.04 | 2.05 | 3.30 |
| délka čnělky (mm) | 1.67 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 1.52 | 0.26 | 1.34 | 1.54 | 1.62 | 1.11 | 2.33 | 1.73 | 0.37 | 1.55 | 1.75 | 1.94 | 0.94 | 2.80 |
| délka semeníku (mm) | 1.84 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 2.50 | 0.26 | 2.28 | 2.47 | 2.58 | 2.22 | 3.16 | 2.70 | 0.26 | 2.49 | 2.68 | 2.86 | 2.12 | 3.46 |
| šířka semeníku (mm) | 1.66 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 1.98 | 0.32 | 1.87 | 2.08 | 2.20 | 1.04 | 2.37 | 2.14 | 0.25 | 2.01 | 2.14 | 2.29 | 1.37 | 2.89 |
| délka vnější nitky (mm) | 3.58 | 0.09 | 3.54 | 3.58 | 3.61 | 3.51 | 3.64 | 3.35 | 0.56 | 3.23 | 3.49 | 3.60 | 2.04 | 4.10 | 3.47 | 0.45 | 3.25 | 3.49 | 3.77 | 1.58 | 4.45 |
| délka vnějšího prašníku (mm) | 1.07 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 1.17 | 0.16 | 1.05 | 1.20 | 1.32 | 0.94 | 1.36 | 1.23 | 0.17 | 1.09 | 1.22 | 1.35 | 0.85 | 1.71 |
| šířka vnějšího prašníku (mm) | 0.76 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 0.76 | 0.11 | 0.65 | 0.78 | 0.83 | 0.58 | 0.97 | 0.79 | 0.14 | 0.72 | 0.79 | 0.87 | 0.45 | 1.12 |
| délka vnitřní nitky (mm) | 6.00 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 5.51 | 0.60 | 5.20 | 5.68 | 5.87 | 4.35 | 6.76 | 5.96 | 0.90 | 5.57 | 5.97 | 6.47 | 2.23 | 7.91 |
| délka vnitřního prašníku (mm) | 1.14 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 1.25 | 0.12 | 1.17 | 1.26 | 1.34 | 1.02 | 1.42 | 1.26 | 0.16 | 1.15 | 1.29 | 1.36 | 0.91 | 1.53 |
| šířka vnitřního prašníku (mm) | 0.96 | NA | NA | NA | NA | NA | NA | 0.83 | 0.11 | 0.73 | 0.83 | 0.91 | 0.64 | 1.03 | 0.78 | 0.11 | 0.70 | 0.78 | 0.86 | 0.59 | 1.00 |
| délka semena (mm) | 2.86 | 0.22 | 2.82 | 2.94 | 2.97 | 2.53 | 3.03 | 3.07 | 0.20 | 2.90 | 3.10 | 3.21 | 2.56 | 3.39 | 3.03 | 0.25 | 2.88 | 3.03 | 3.21 | 2.42 | 3.64 |
| šířka semena (mm) | 1.71 | 0.06 | 1.69 | 1.70 | 1.72 | 1.64 | 1.78 | 1.80 | 0.12 | 1.74 | 1.81 | 1.88 | 1.45 | 1.97 | 1.74 | 0.14 | 1.67 | 1.75 | 1.85 | 1.16 | 2.04 |

Tab. 4: Výsledky jednocestné analýzy variance (ANOVA) kvantitativních znaků. Tučně vyznačené hodnoty p jsou menší než 0,05 a znamenají statisticky signifikantní odlišnost mezi ploidními stupni v průměru naměřených hodnot příslušného znaku.

| znak | F | p |
|----------------------------------|-------|---------------|
| výška rostliny bez toulce | 11.23 | 0.0011 |
| výška rostliny s toulcem | 4.87 | 0.0300 |
| průměr stonku | 5.08 | 0.0262 |
| počet listů | 3.08 | 0.0822 |
| délka 1. listu | 6.80 | 0.0105 |
| šířka 1. listu | 11.23 | 0.0011 |
| délka 2. listu | 31.59 | 0.0000 |
| šířka 2. listu | 9.25 | 0.0031 |
| délka toulce | 8.71 | 0.0041 |
| délka zobánku | 7.75 | 0.0065 |
| hustota papil - okraj, báze | 5.71 | 0.0190 |
| hustota papil - okraj, střed | 2.73 | 0.1020 |
| hustota papil - okraj, vrchol | 9.28 | 0.0030 |
| hustota papil - kýl, báze | 3.42 | 0.0677 |
| hustota papil - kýl, střed | 6.30 | 0.0138 |
| hustota papil - kýl, vrchol | 8.66 | 0.0041 |
| délka stomat - báze, čepel | 27.78 | 0.0000 |
| délka stomat - báze, žilka | 21.37 | 0.0000 |
| délka stomat - střed, čepel | 30.59 | 0.0000 |
| délka stomat - střed, žilka | 15.04 | 0.0002 |
| délka stomat - vrchol, čepel | 28.25 | 0.0000 |
| délka stomat - vrchol, žilka | 17.35 | 0.0001 |
| hustota stomat - báze, čepel | 57.28 | 0.0000 |
| hustota stomat - báze, žilka | 0.14 | 0.7070 |
| hustota stomat - střed, čepel | 44.68 | 0.0000 |
| hustota stomat - střed, žilka | 0.04 | 0.8430 |
| hustota stomat - vrchol, čepel | 18.03 | 0.0001 |
| hustota stomat - vrchol, žilka | 0.84 | 0.3630 |
| průměr květenství | 7.62 | 0.0068 |
| počet květů | 3.69 | 0.0578 |
| délka květních stopek | 1.52 | 0.2220 |
| délka vnějších okvětních lístků | 9.86 | 0.0024 |
| šířka vnějších okvětních lístků | 3.41 | 0.0685 |
| délka vnitřních okvětních lístků | 20.40 | 0.0000 |
| šířka vnitřních okvětních lístků | 18.18 | 0.0001 |
| délka čnělky | 4.364 | 0.0403 |
| délka semeníku | 15.11 | 0.0002 |
| šířka semeníku | 6.663 | 0.0120 |
| délka vnějších nitek | 0.48 | 0.4900 |
| délka vnějších prašníků | 2.254 | 0.1380 |
| šířka vnějších prašníků | 1.008 | 0.3190 |
| délka vnitřních nitek | 3.565 | 0.0627 |
| délka vnitřních prašníků | 0.298 | 0.5880 |
| šířka vnitřních prašníků | 3.644 | 0.0618 |
| délka semena | 0.005 | 0.9410 |
| šířka semena | 1.15 | 0.2860 |

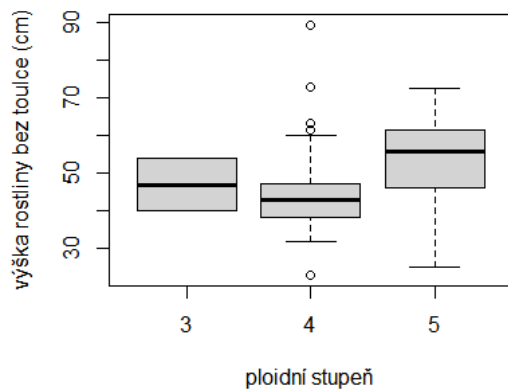
Tab. 5: Výsledky mnohonásobného porovnání (Tukey-Kramerův test) kvantitativních znaků u každé ze tří možných dvojic studovaných ploidních stupňů. Tučně vyznačené hodnoty p jsou menší než 0,05 a znamenají statisticky signifikantní odlišnost v průměrech hodnot znaku mezi dvěma ploidními stupni.

| znak | p | | |
|----------------------------------|---------------|---------------|---------------|
| | 3x - 4x | 3x - 5x | 4x - 5x |
| výška rostliny bez toulce | 0.9693 | 0.6111 | 0.4642 |
| výška rostliny s toulcem | 0.9967 | 0.6959 | 0.6480 |
| průměr stonku | 0.3494 | 0.0875 | 0.7376 |
| délka 1. listu | 0.9977 | 0.4889 | 0.5286 |
| šířka 1. listu | 0.2622 | 0.0156 | 0.4254 |
| délka 2. listu | 0.9886 | 0.0321 | 0.0460 |
| šířka 2. listu | 0.4885 | 0.0504 | 0.4374 |
| délka toulce | 0.7399 | 0.0995 | 0.3765 |
| délka zobánku | 0.5941 | 0.0893 | 0.4831 |
| hustota papil - okraj, báze | 0.0161 | 0.0038 | 0.8769 |
| hustota papil - okraj, vrchol | 0.0002 | 0.0000 | 0.8884 |
| hustota papil - kýl, střed | 0.0004 | 0.0002 | 0.9685 |
| hustota papil - kýl, vrchol | 0.0017 | 0.0002 | 0.8310 |
| délka stomat - báze, čepel | 0.5670 | 0.0145 | 0.1625 |
| délka stomat - báze, žilka | 0.8063 | 0.0590 | 0.2150 |
| délka stomat - střed, čepel | 0.7470 | 0.0218 | 0.1227 |
| délka stomat - střed, žilka | 0.6291 | 0.0612 | 0.3550 |
| délka stomat - vrchol, čepel | 0.5512 | 0.0130 | 0.1584 |
| délka stomat - vrchol, žilka | 0.2568 | 0.0234 | 0.5119 |
| hustota stomat - báze, čepel | 0.0099 | 0.0000 | 0.0462 |
| hustota stomat - střed, čepel | 0.0452 | 0.0000 | 0.0798 |
| hustota stomat - vrchol, čepel | 0.7204 | 0.0665 | 0.3007 |
| průměr květenství | 0.7717 | 0.1577 | 0.4758 |
| délka vnějších okvětních lístků | 0.8425 | 0.6789 | 0.3462 |
| délka vnitřních okvětních lístků | 0.7770 | 0.3929 | 0.1213 |
| šířka vnitřních okvětních lístků | 0.4483 | 0.0197 | 0.2778 |
| délka čnělky | 0.8604 | 0.9741 | 0.7400 |
| délka semeníku | 0.0129 | 0.0008 | 0.6261 |
| šířka semeníku | 0.3312 | 0.0963 | 0.7791 |

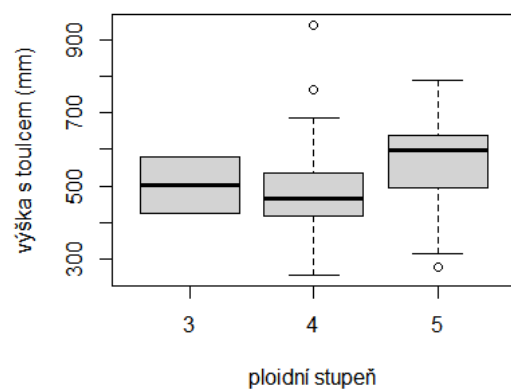
5.1.1 Vegetativní znaky měřené na pokusném pozemku

Šířka 1. listu byla větší u pentaploidů než u triploidů, triploidi ani pentaploidi se však nelišili od tetraploidů. Délka 2. listu u pentaploidů byla větší než u tri- a tetraploidů, u kterých se navzájem nelišila. U zbytku těchto znaků nebyla u konkrétních dvojic ploidních stupňů nalezena signifikantní odlišnost, avšak krabičkové diagramy u některých znaků naznačují slabý trend zvětšování dané struktury s rostoucím ploidním stupněm. Těmito znaky jsou průměr stonku, délka 1. listu, šířka 2. listu, délka toulce a délka zobánku. Výsledky analýzy variance viz tab. 4. Výsledky Tukey-Kramerova testu viz tab. 5. Grafické znázornění variability hodnot viz obr. 1. V krabičkových diagramech dolní vous značí minimum, horní vous maximum, výška boxu značí mezikvartilové rozpětí (rozsah hodnot mezi 1. a 3. kvartilem), silná čára uvnitř boxu představuje medián a kolečka jsou odlehlé hodnoty.

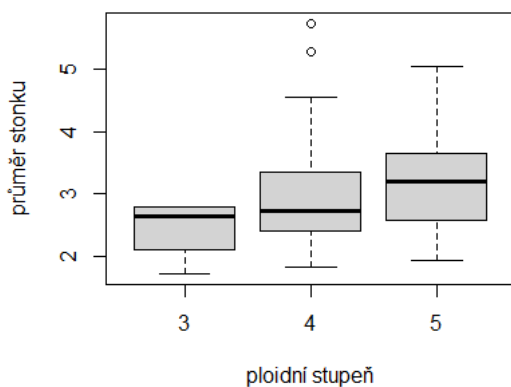
A



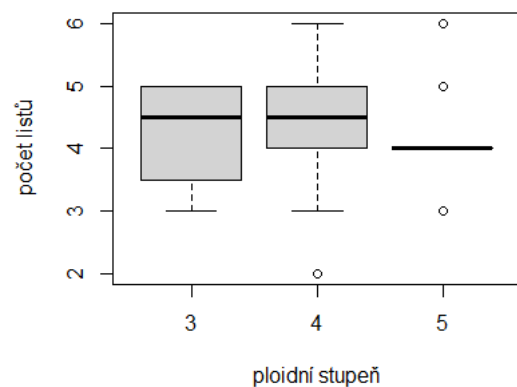
B

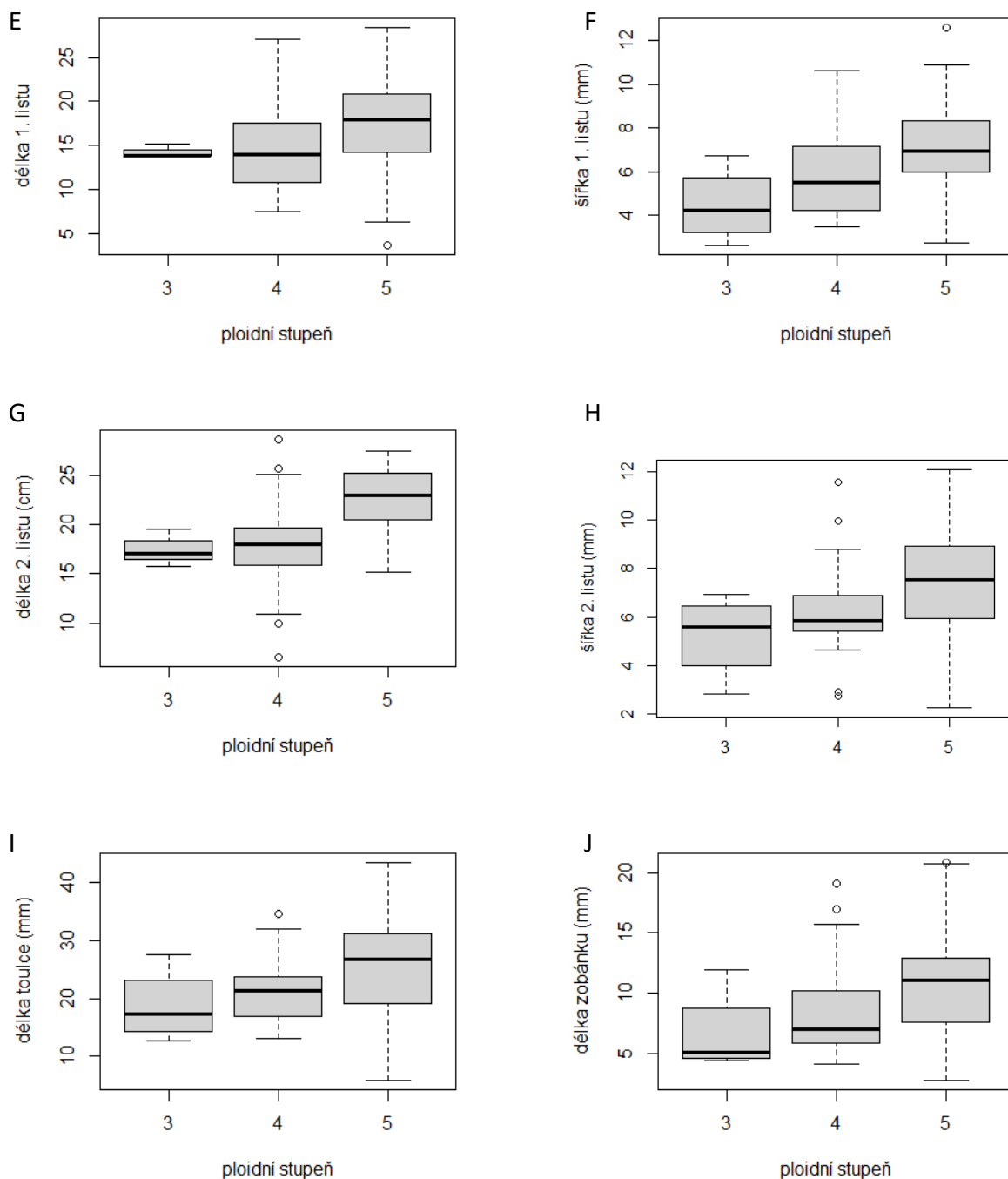


C



D

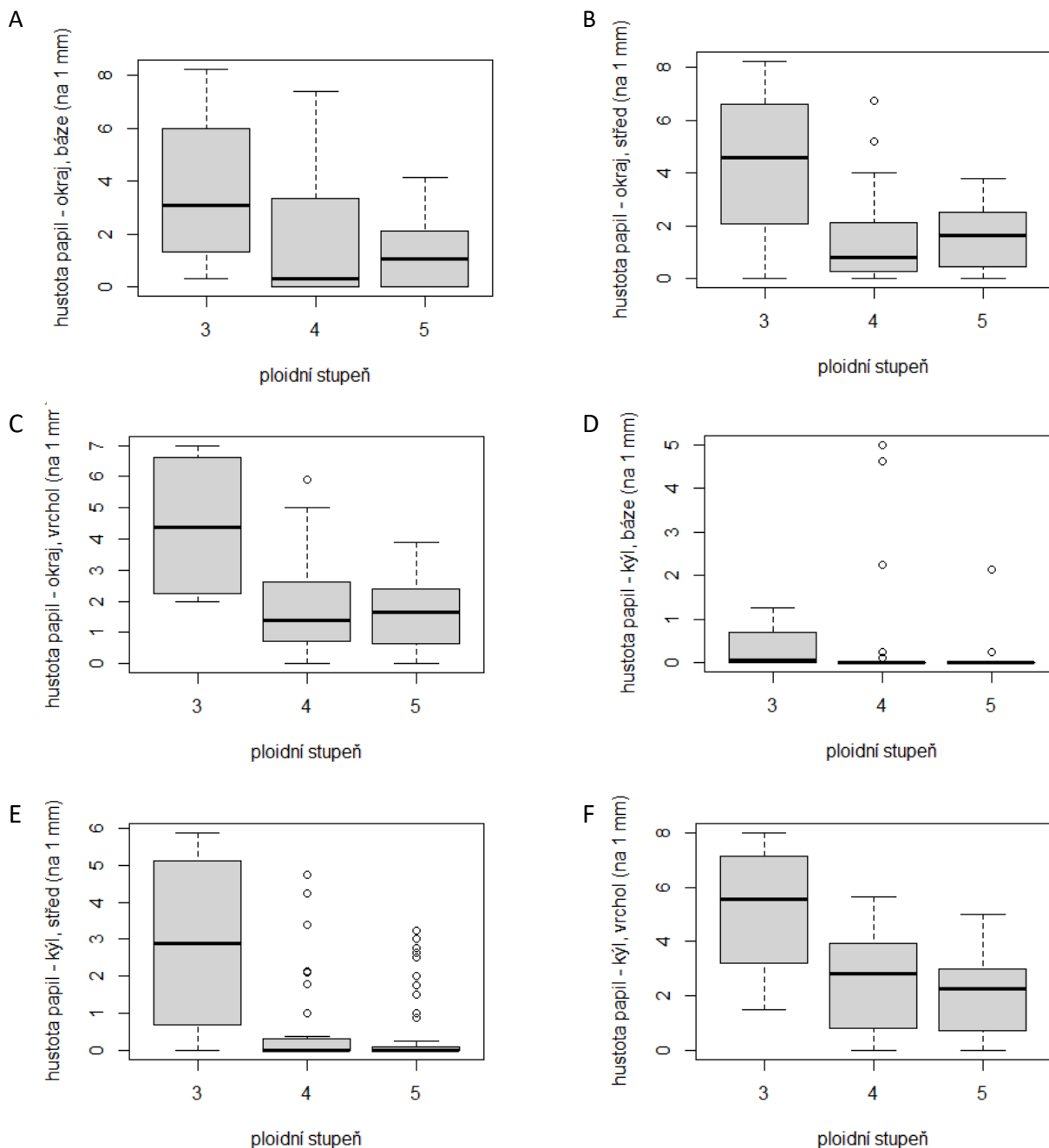




Obr. 1: Variabilita hodnot kvantitativních znaků mezi 3 ploidními stupni na vegetativních částech rostlin. A) výška rostliny bez toulce ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 25$, $n_{5x} = 59$), B) výška rostliny s toulcem ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 25$, $n_{5x} = 59$), C) průměr stonku ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 45$, $n_{5x} = 65$), D) počet listů ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 44$, $n_{5x} = 66$), E) délka 1. listu ($n_{3x} = 3$, $n_{4x} = 39$, $n_{5x} = 62$), F) šířka 1. listu ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 38$, $n_{5x} = 61$), G) délka 2. listu ($n_{3x} = 3$, $n_{4x} = 35$, $n_{5x} = 59$), H) šířka 2. listu ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 35$, $n_{5x} = 57$), I) délka toulce ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 27$, $n_{5x} = 59$), J) délka zobánku ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 32$, $n_{5x} = 59$).

5.1.2 Papily

Hustota papil v těchto částech listu: „okraj – báze“, „okraj – vrchol“, „kýl – střed“ a „kýl – vrchol“ byla u triploidů větší než u tetra- a pentaploidů, mezi nimiž se nelišila. U ostatních částí listu nebyly v hustotě papil zaznamenány signifikantní rozdíly (tab. 4, 5), v oblasti „okraj – střed“ však krabičkové diagramy ukazují tendenci k vyšší hustotě papil u triploidů než u tetra- a pentaploidů (obr. 2).

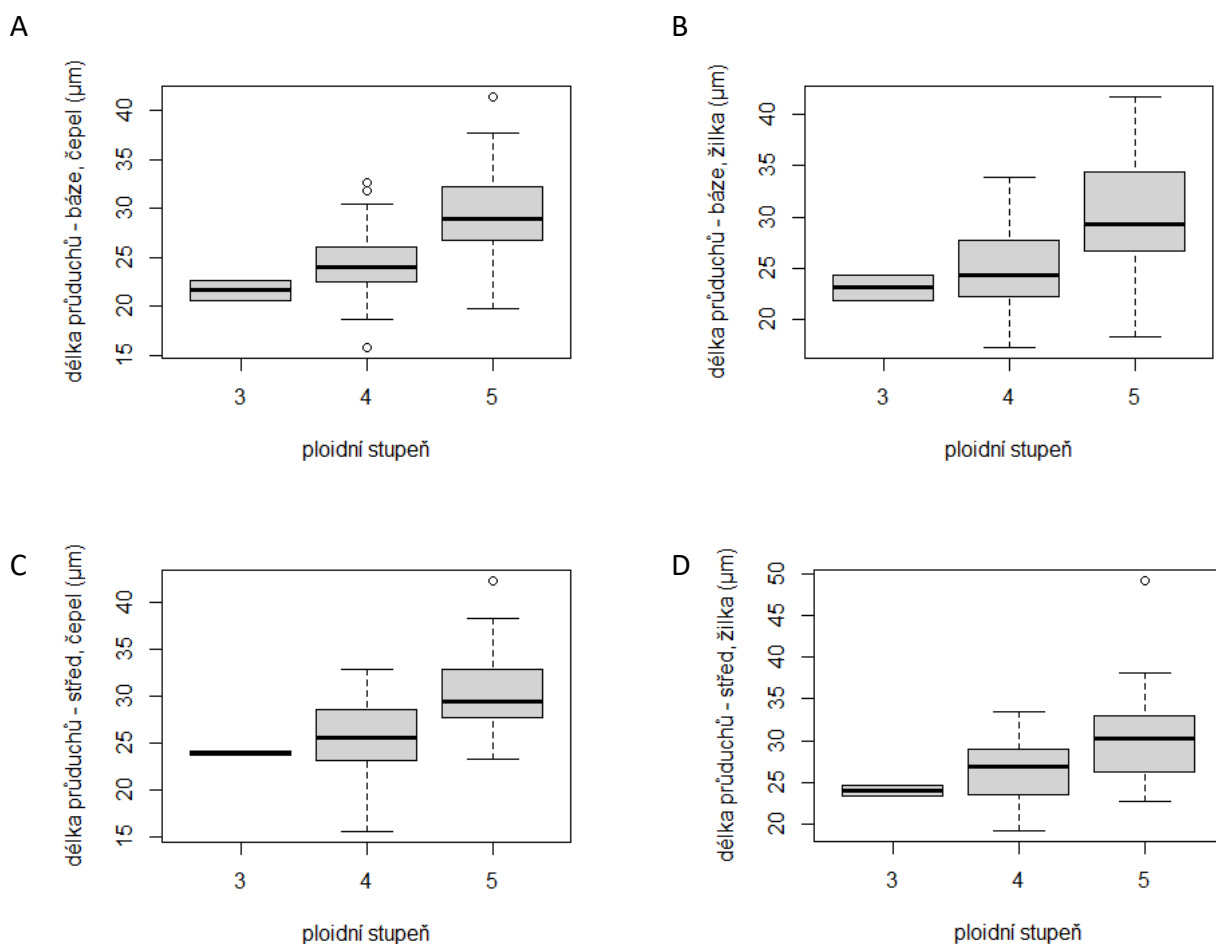


Obr. 2: Variabilita hodnot hustoty papil na různých částech listu. A) okraj, báze ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 31$, $n_{5x} = 54$), B) okraj, střed ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 32$, $n_{5x} = 51$), C) okraj, vrchol ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 32$, $n_{5x} = 57$), D) kýl, báze ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 33$, $n_{5x} = 55$), E) kýl, střed ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 31$, $n_{5x} = 58$), F) kýl, vrchol ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 31$, $n_{5x} = 58$)

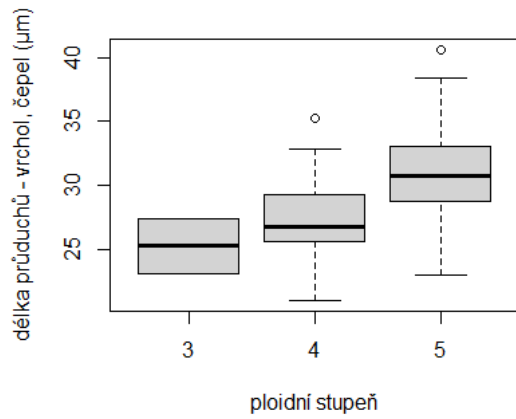
5.1.3 Stomata

Na částech listu: „báze – čepel“, „střed – čepel“, „vrchol – čepel“ a „vrchol – žilka“ byla délka stomat signifikantně větší u pentaploidů než u triploidů, ani jeden ploidní stupeň se však nelišil od tetraploidů. Trend rostoucí délky stomat s rostoucím ploidním stupněm je znatelný i u částí „střed – žilka“ a „vrchol – žilka“ (obr. 3), zde však rozdíly u dvojic ploidních stupňů nejsou statisticky významné (tab. 4, 5).

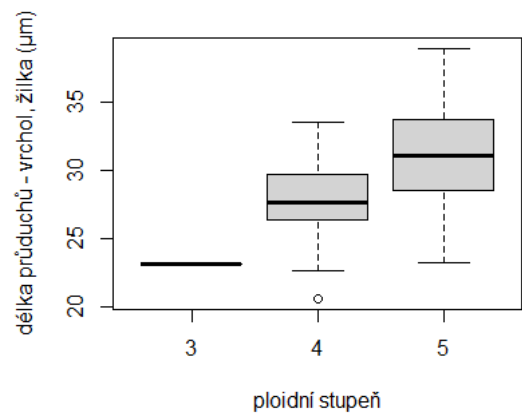
Hustota stomat v oblasti „báze – čepel“ se signifikantně lišila mezi všemi třemi ploidními stupni, s rostoucí ploidí výrazně klesala. V oblasti „střed – čepel“ byla hustota stomat signifikantně větší u triploidů než u tetra- a pentaploidů, u kterých se navzájem nelišila. Hustota stomat s rostoucím ploidním stupněm klesala i v oblasti „vrchol – čepel“, avšak rozdíly mezi ploidními stupni nebyly statisticky významné. Hustota stomat na žilce se mezi ploidními stupni nelišila (obr. 4, tab. 4, 5) Srovnání velikosti a hustoty stomat mezi ploidními stupni viz příloha 5.



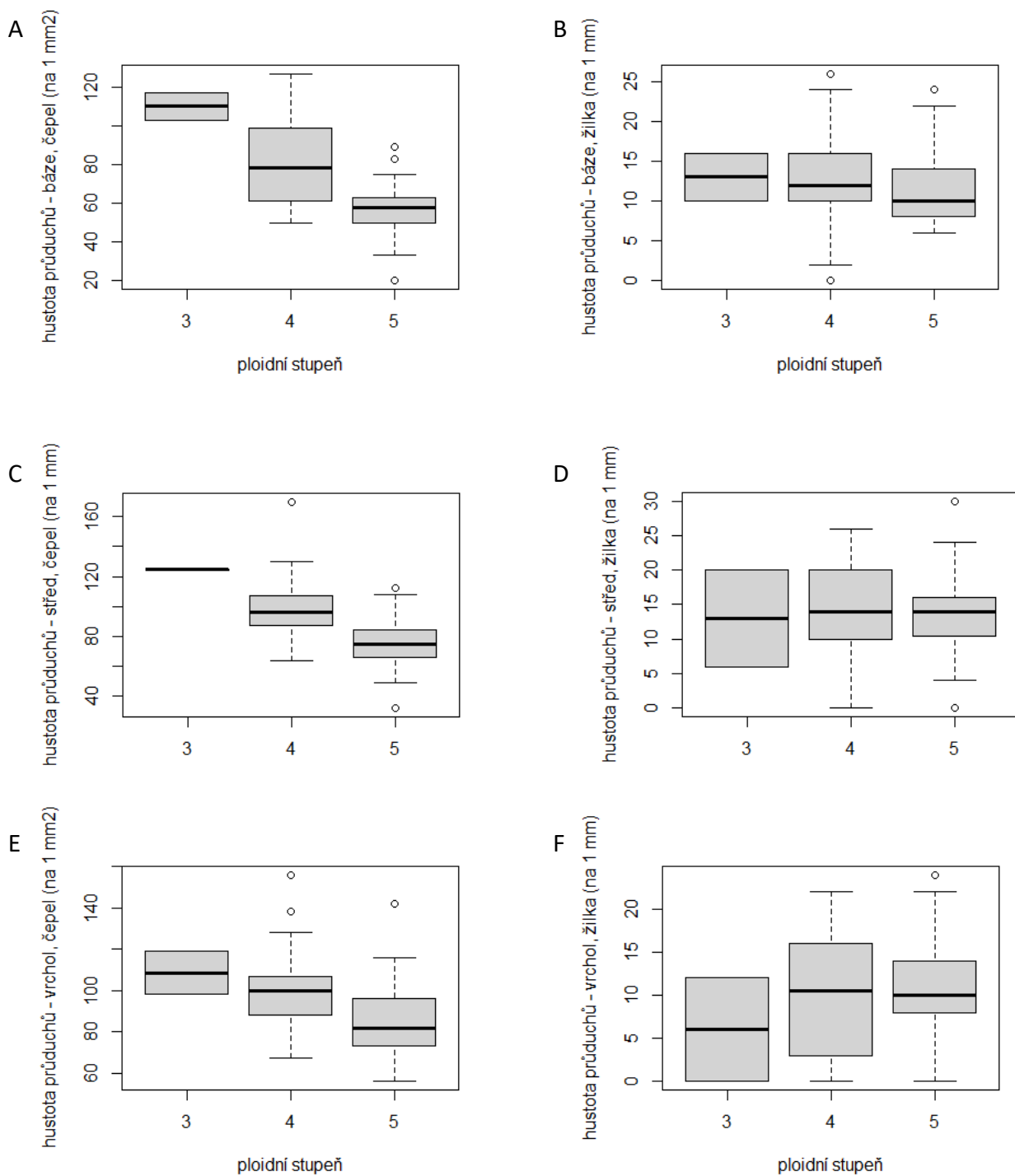
E



F



Obr. 3: Délka stomat na různých částech listu. A) báze, čepel ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 30$, $n_{5x} = 58$), B) báze, střední žilka ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 28$, $n_{5x} = 57$), C) střed, čepel ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 30$, $n_{5x} = 58$), D) střed, střední žilka ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 28$, $n_{5x} = 51$), E) vrchol, čepel ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 30$, $n_{5x} = 58$), F) vrchol, střední žilka ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 23$, $n_{5x} = 49$).

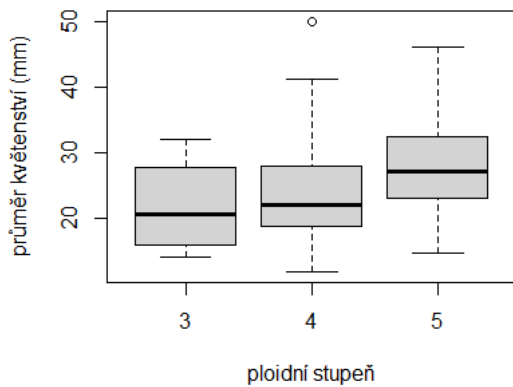


Obr. 4: Hustota stomat na různých částech listu. A) báze, čepel ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 30$, $n_{5x} = 58$), B) báze, střední žilka ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 29$, $n_{5x} = 57$), C) střed, čepel ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 29$, $n_{5x} = 58$), D) střed, střední žilka ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 29$, $n_{5x} = 52$), E) vrchol, čepel ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 30$, $n_{5x} = 58$), F) vrchol, střední žilka ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 28$, $n_{5x} = 52$).

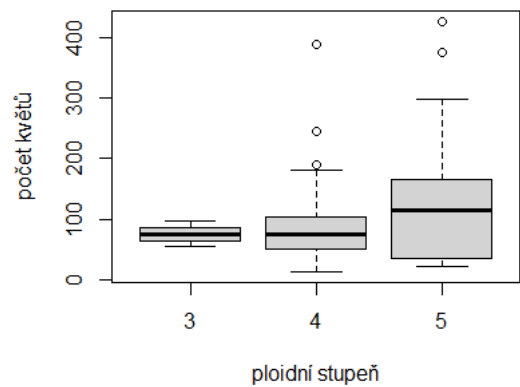
5.1.4 Generativní orgány

Šířka vnitřních okvětních lístků byla u pentaploidů větší než u triploidů, nelišila se však mezi tri- a tetraploidy a tetra- a pentaploidy. Délka semeníku byla menší u triploidů než u tetra- a pentaploidů, u kterých se navzájem nelišila. Znatelně, avšak statisticky nesignifikantně se s rostoucím ploidním stupněm zvětšovala šířka vnějších okvětních lístků a šířka semeníku a zmenšovala se šířka vnitřních prašníků. U zbytku kvantitativních znaků na generativních orgánech nebyly mezi konkrétními ploidními stupni nalezeny odlišnosti (obr. 5, tab. 4, 5).

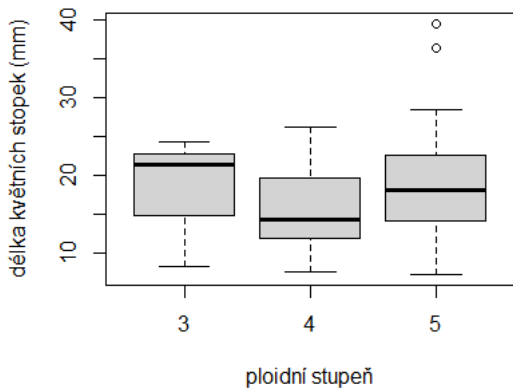
A



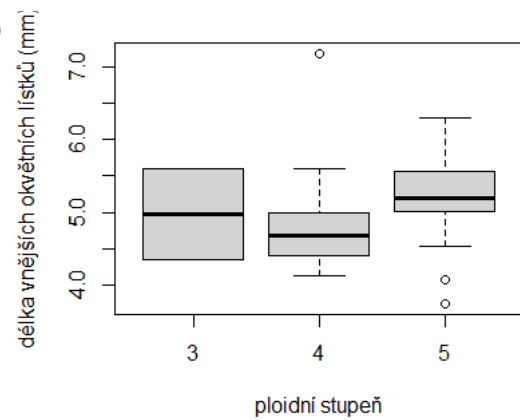
B



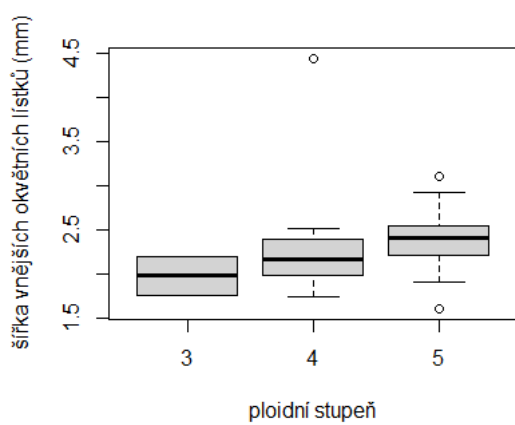
C



D

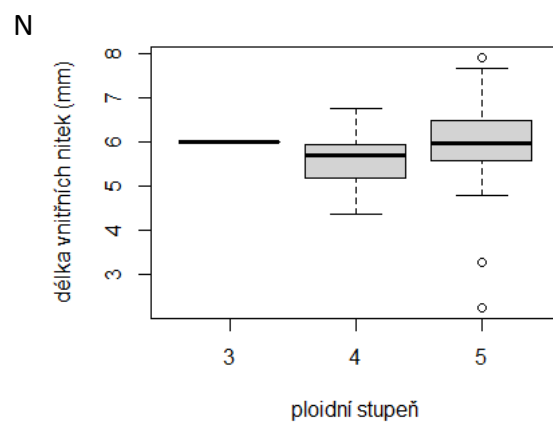
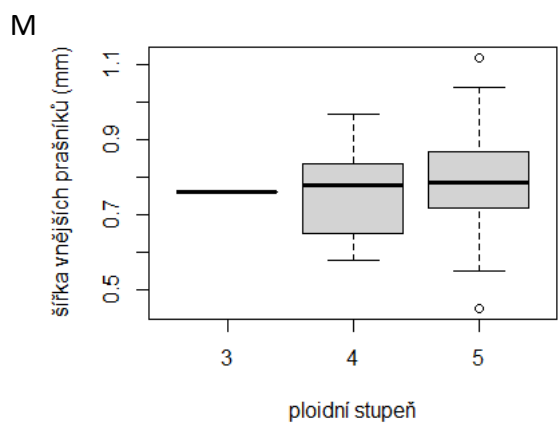
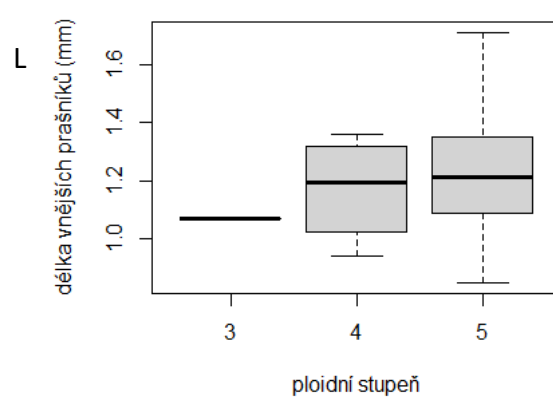
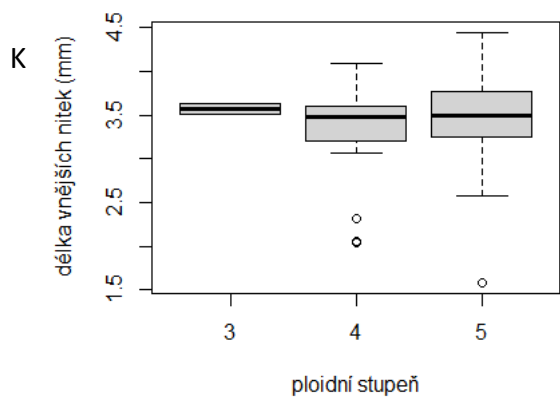
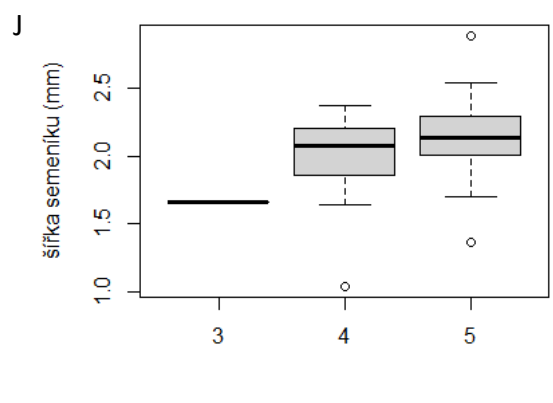
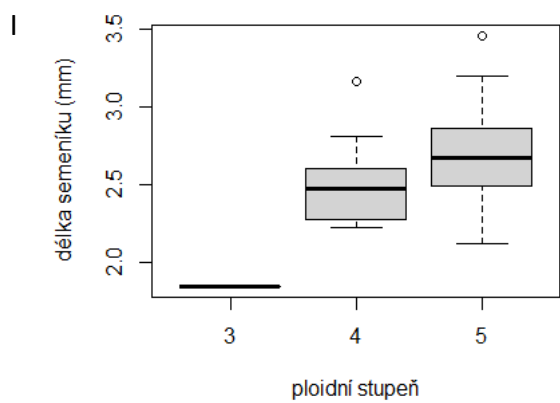
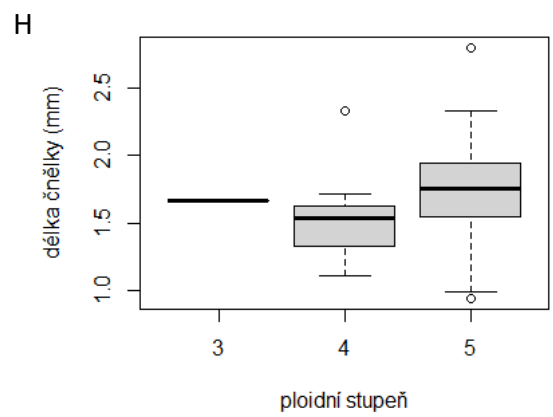
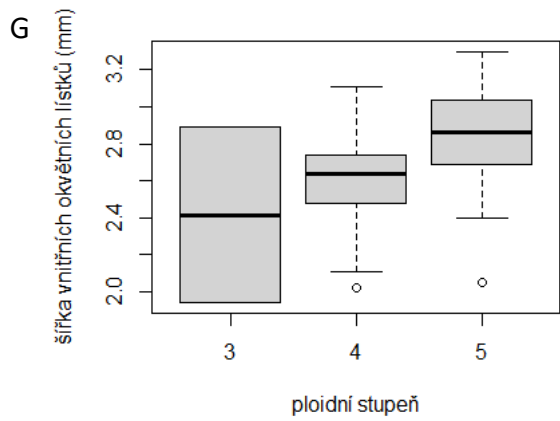


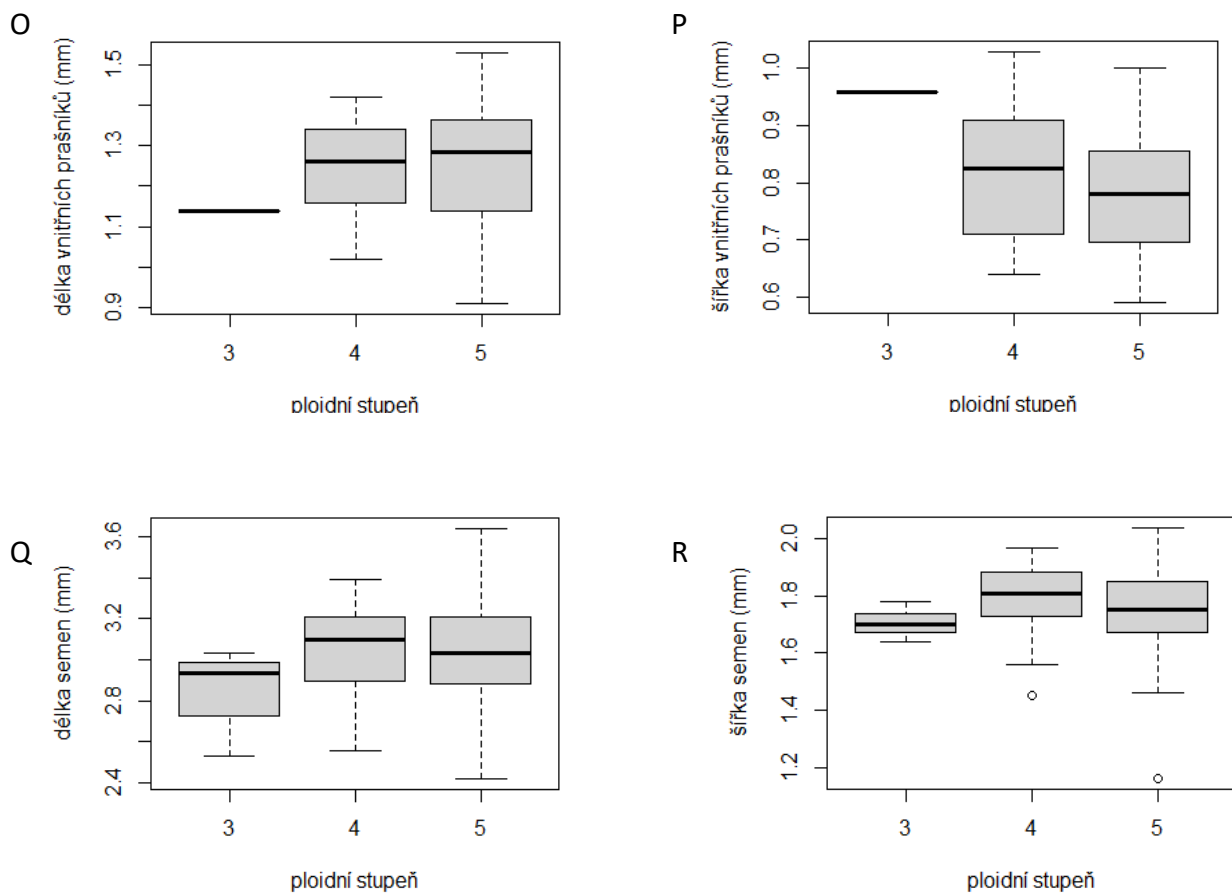
E



F







Obr. 5: Kvantitativní znaky na generativních orgánech. A) průměr květenství ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 38$, $n_{5x} = 62$), B) počet květů ($n_{3x} = 3$, $n_{4x} = 39$, $n_{5x} = 55$), C) délka květních stopek ($n_{3x} = 3$, $n_{4x} = 20$, $n_{5x} = 55$), D) délka vnějších okvětních lístků ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 59$), E) šířka vnějších okvětních lístků ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 59$), F) délka vnitřních okvětních lístků ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 59$), G) šířka vnitřních okvětních lístků ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 59$), H) délka čnělky ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 18$, $n_{5x} = 53$), I) délka semeníku ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 18$, $n_{5x} = 52$), J) šířka semeníku ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 18$, $n_{5x} = 52$), K) délka vnějších nitek ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 59$), L) délka vnějších prašníků ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 16$, $n_{5x} = 50$), M) šířka vnějších prašníků ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 16$, $n_{5x} = 50$), N) délka vnitřních nitek ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 58$), O) délka vnitřních prašníků ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 14$, $n_{5x} = 40$), P) šířka vnitřních prašníků ($n_{3x} = 1$, $n_{4x} = 14$, $n_{5x} = 39$). Q) délka semen ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 36$, $n_{5x} = 61$), R) šířka semen ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 36$, $n_{5x} = 61$).

5.2 Kvalitativní znaky

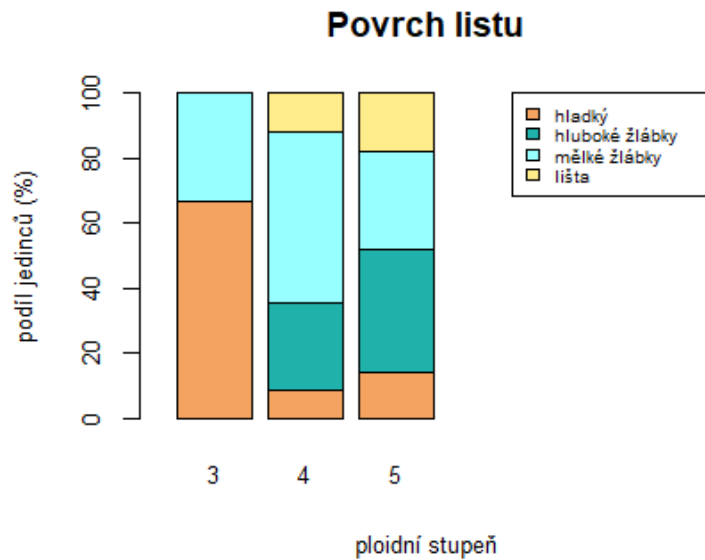
U kvalitativních znaků jsem prováděla Pearsonův χ^2 test (tab. 6), který našel signifikantní rozdíly v relativních četnostech kategorií mezi ploidními stupni u těchto znaků: tvar papil – okraj, střed, tvar papil – kýl, báze, tvar papil – kýl, střed, tvar květenství, barva vnějšího okvětního lístku, barva žilky vnějšího okvětního lístku, zakončení vnějšího okvětního lístku a barva vnitřního okvětního lístku.

Tab. 6: Výsledky Pearsonova χ^2 testu testujícího rozdíly v četnostech kategorií kvalitativních znaků mezi cytotypy. Tučně vyznačené hodnoty p jsou menší než 0,05 a znamenají statisticky signifikantní odlišnost mezi ploidními stupni v četnostech různých kategorií znaku (DF = stupně volnosti).

| znak | χ^2 | DF | p |
|--|----------|----|---------------|
| povrch listu | 12.21 | 6 | 0.0576 |
| tvar papil - okraj, báze | 8.78 | 12 | 0.7219 |
| tvar papil - okraj, střed | 28.05 | 10 | 0.0018 |
| tvar papil - okraj, vrchol | 8.78 | 12 | 0.7219 |
| tvar papil - kýl, báze | 17.58 | 8 | 0.0246 |
| tvar papil - kýl, střed | 17.80 | 8 | 0.0227 |
| tvar papil - kýl, vrchol | 11.14 | 12 | 0.5170 |
| tvar květenství | 13.95 | 6 | 0.0302 |
| barva květní stopky | 10.94 | 10 | 0.3619 |
| barva vnějšího okvětního lístku | 18.97 | 8 | 0.0150 |
| barva žilky vnějšího okvětního lístku | 6.33 | 2 | 0.0423 |
| zakončení vnějšího okvětního lístku | 6.95 | 2 | 0.0310 |
| barva vnitřního okvětního lístku | 18.29 | 8 | 0.0192 |
| barva žilky vnitřního okvětního lístku | 3.75 | 4 | 0.4406 |
| zakončení vnitřního okvětního lístku | 6.99 | 6 | 0.3222 |

5.2.1 Vegetativní znaky měřené na pokusném pozemku: povrch listu

Povrch listu u triploidů byl hladký či mělce žlábkovaný, u tetra- a pentaploidů byly kromě těchto kategorií také nalezeny hluboké žlábkování a lišta. U tetraploidů převažovaly mělké žlábkování, u pentaploidů byly nejčastějšími kategoriemi mělké a hluboké žlábkování. Rozdíly v početnostech mezi ploidními stupni však nebyly statisticky významné. Grafické znázornění četnosti kategorií povrchu listu viz obr. 6. Výsledky χ^2 testu viz tab. 6.



Obr. 6: Četnosti typů povrchu listu mezi studovanými cytotypy ($n_{3x} = 3$, $n_{4x} = 34$, $n_{5x} = 56$).

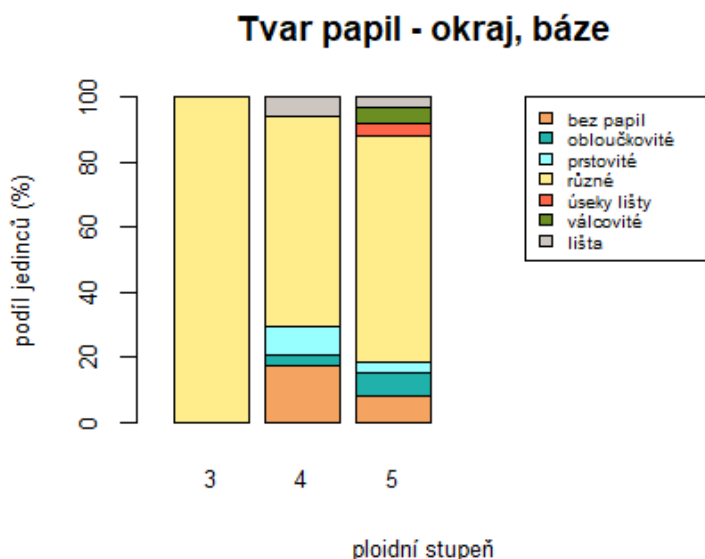
5.2.2 Papily

Četnosti kategorií tvaru papil (obr. 7) se mezi ploidními stupni významně lišily pouze v těchto částech listu: „okraj – střed“, „kyl – báze“ a „kyl – střed“ (tab. 6). V části listu „okraj – střed“ u všech ploidních stupňů převažovala kategorie „různé tvary“. U triploidů se na rozdíl od ostatních dvou ploidních stupňů vyskytovaly válcovité papily, avšak nebyly u nich nalezeny obloučkovité papily. U pentaploidů byly jako u jediného cytotypu nalezeny úseky lišty.

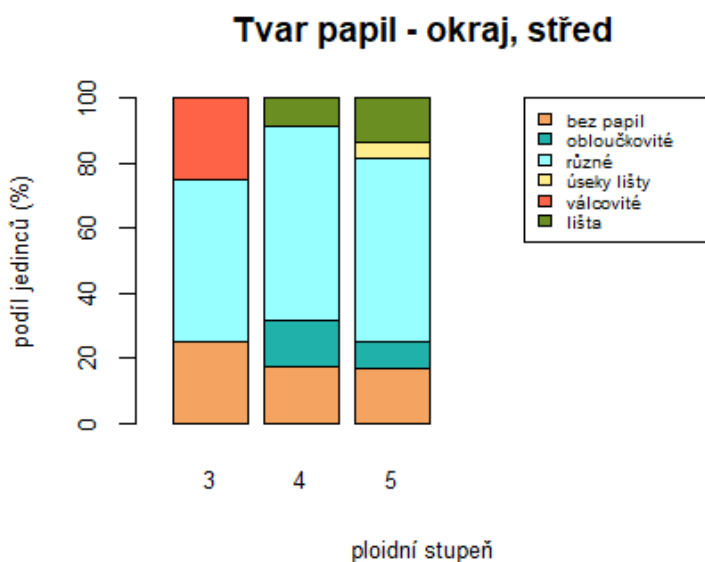
V části „kyl – báze“ dva ze čtyř zkoumaných triploidů papily neměli, u tetra- a pentaploidů papily postrádala výrazná většina. U všech ploidních stuňů byly nalezeny „různé tvary“, jejich podíl s rostoucím ploidním stupněm klesal. Obloučkovité papily měli pouze tri- a tetraploidi, u tetraploidů byl jejich podíl výrazně menší. U pentaploidů se jako u jediných vyskytovaly válcovité papily a úseky lišty.

V oblasti „kyl – střed“ neměl papily pouze jeden triploid, ostatní tři měli papily různých tvarů. Tetra- a pentaploidi v této části listu nejčastěji papily neměli. U tetraploidů byly častější „různé tvary“ než u pentaploidů, naopak u pentaploidů byly častější úseky lišty. U tetra- i pentaploidů byly dále nalezeny obloučkovité papily a lišta, četnosti těchto kategorií byly u obou ploidí vyrovnané.

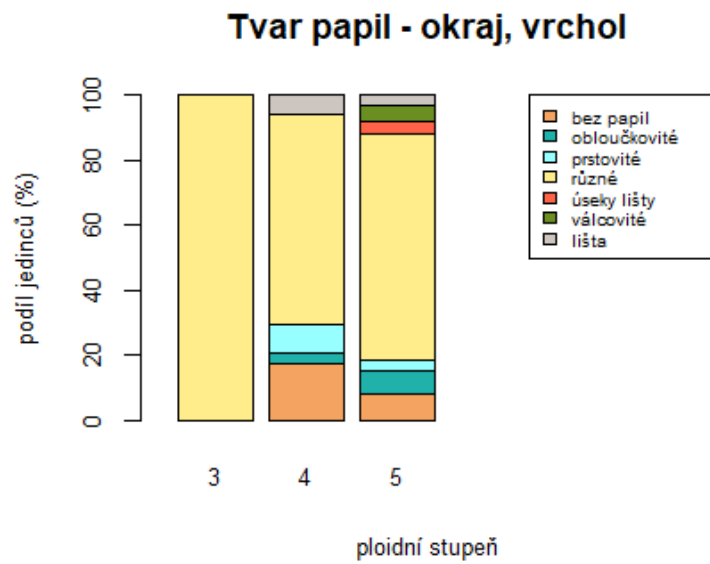
A



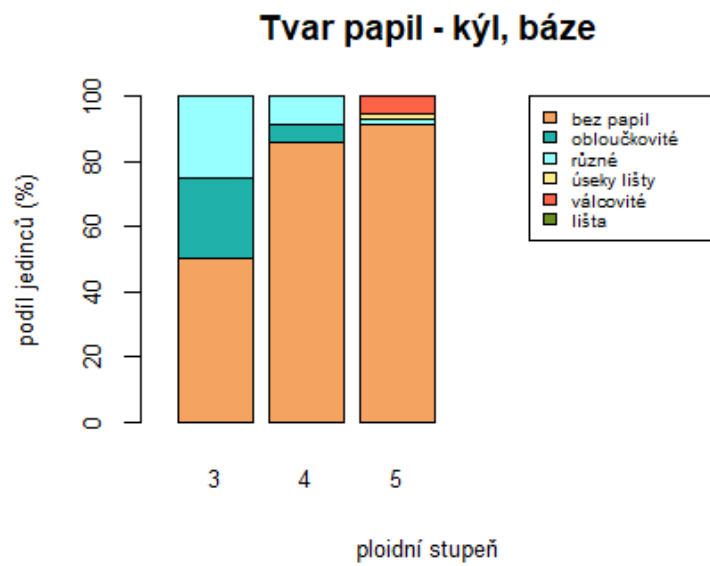
B



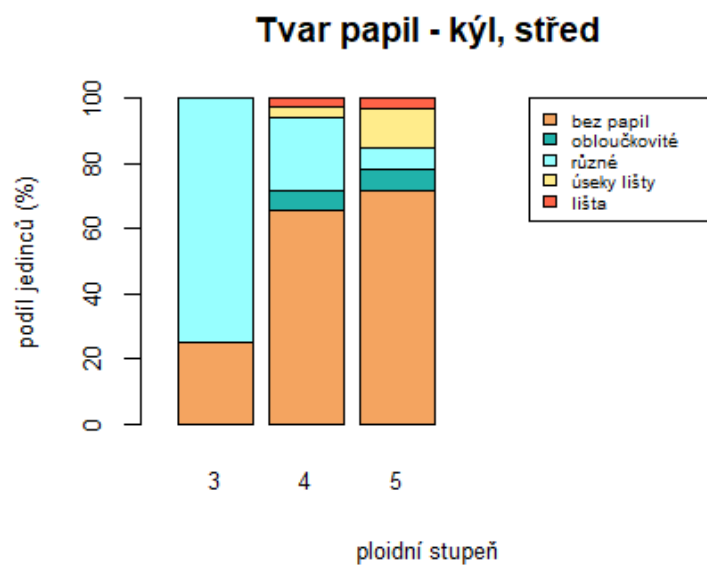
C



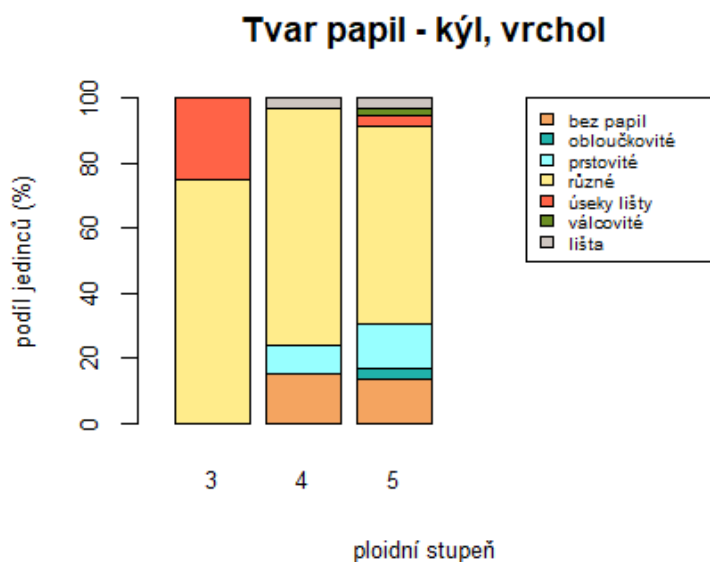
D



E



F



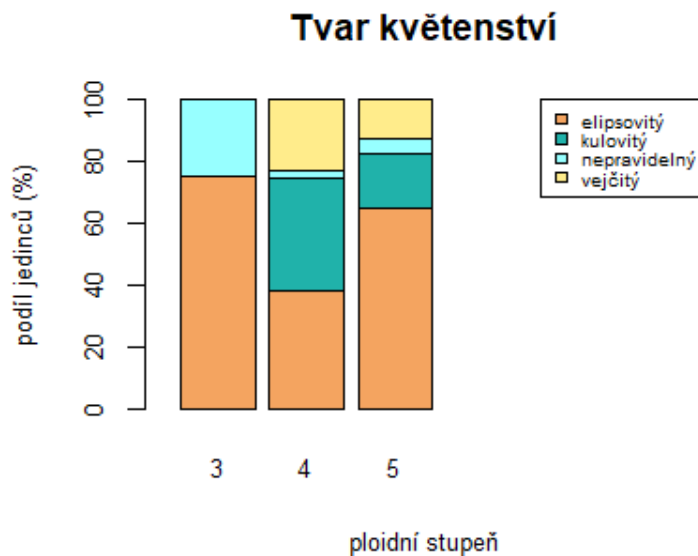
Obr. 7: Četnosti tvarů papil na různých částech listu mezi studovanými cytotypy. A) okraj, báze ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 35$, $n_{5x} = 59$), B) okraj, střed ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 35$, $n_{5x} = 60$), C) okraj, vrchol ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 34$, $n_{5x} = 60$), D) kýl, báze ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 35$, $n_{5x} = 60$), E) kýl, střed ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 33$, $n_{5x} = 59$), F) kýl, vrchol ($n_{3x} = 3$, $n_{4x} = 34$, $n_{5x} = 56$).

5.2.3 Květy

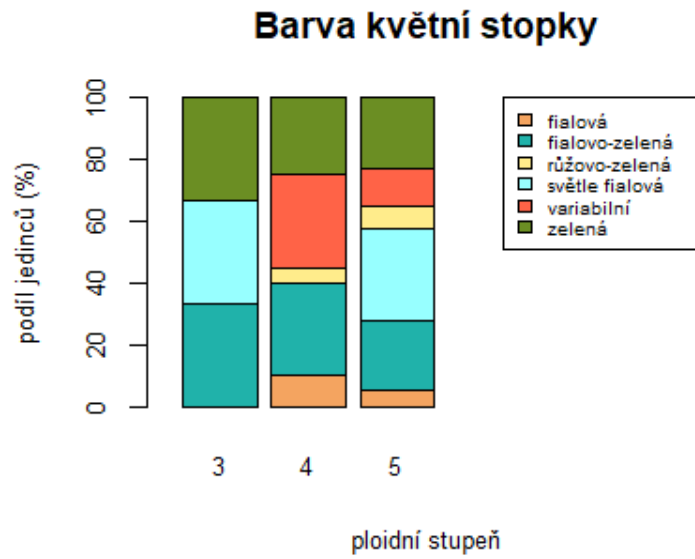
Z kvalitativních znaků na květech (obr. 8) byla nalezena signifikantní odlišnost mezi ploidními stupni v těchto znacích: tvar květenství, barva vnějšího květního lístku, barva žilky vnějšího okvětního lístku, zakončení vnějšího okvětního lístku a barva vnitřního okvětního lístku (tab. 6).

U tetraploidů se elipsovité tvar květenství vyskytoval méně často než u tri- a pentaploidů, u triploidů nebyl nalezen vejčitý tvar květenství. Barva vnějšího okvětního lístku byla u triploidů častěji světle fialová než u tetra- a pentaploidů, u tetraploidů byla výrazně častější fialová než u tri- a pentaploidů, u pentaploidů byla na rozdíl od tri- a tetraploidů nalezena barva fialovo-zelená. Barva žilky vnějšího okvětního lístku u tetraploidů mírně převažovala tmavě fialová, u pentaploidů výrazněji převažovala tmavě fialovo-zelená a u triploidů byly jejich podíly vyrovnané. U triploidů se nevyskytovalo oblé zakončení vnějšího okvětního lístku, u tetraploidů byl podíl oblého a špičatého zakončení vyrovnaný a u pentaploidů oblé zakončení převažovalo. Barva vnitřního okvětního lístku byla u triploidů nalezena pouze světle růžová a růžová, u tetraploidů byly podíly všech kategorií poměrně vyrovnané, nejméně často se zde vyskytovala růžová. U pentaploidů byla nejčastější barva vnitřního okvětního lístku růžovo-purpurová, nejméně častá byla světle fialová. Ukázka květu rozebraného na jednotlivé části viz příloha 6A.

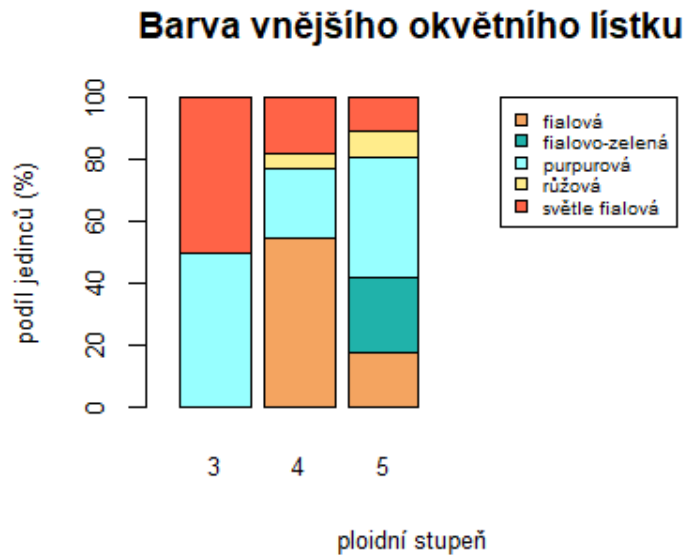
A



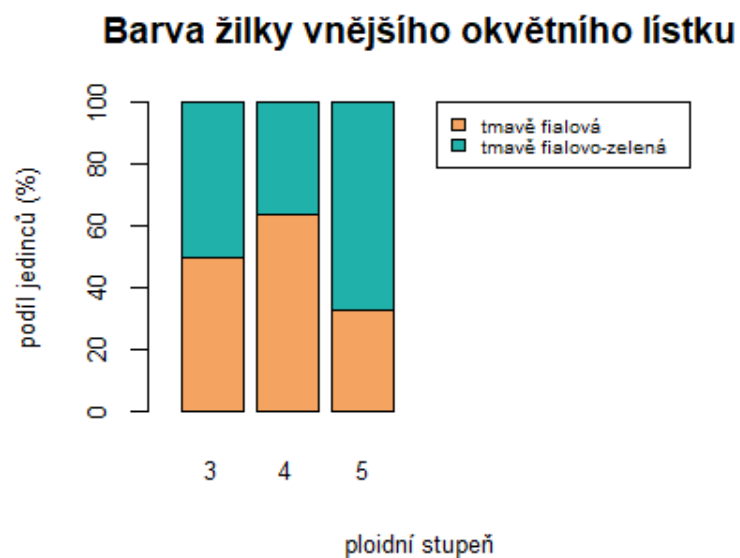
B



C

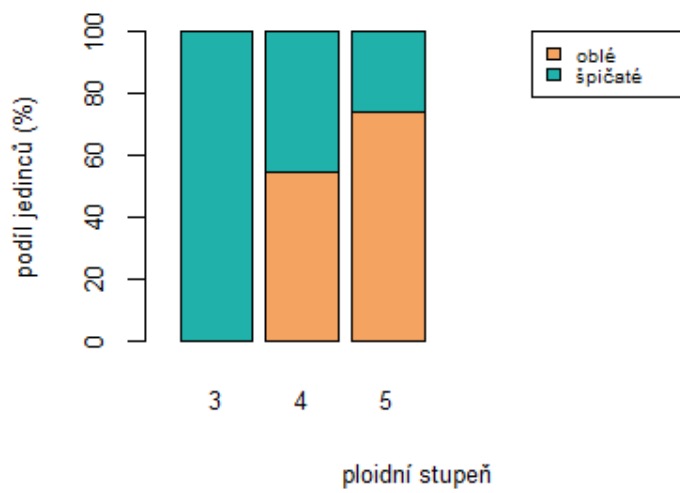


D



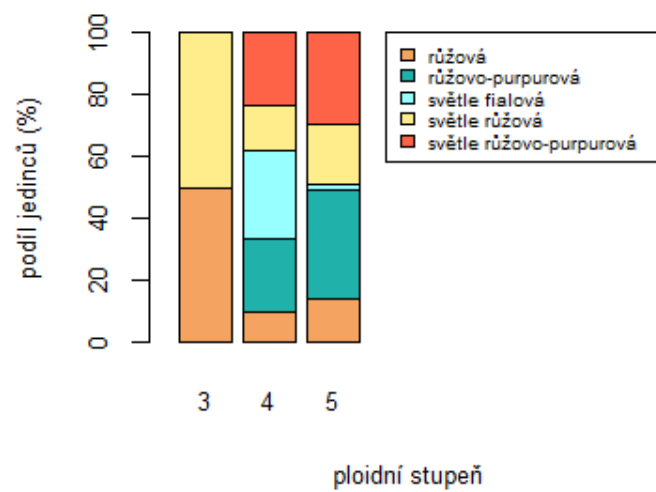
E

Zakončení vnějšího okvětního lístku



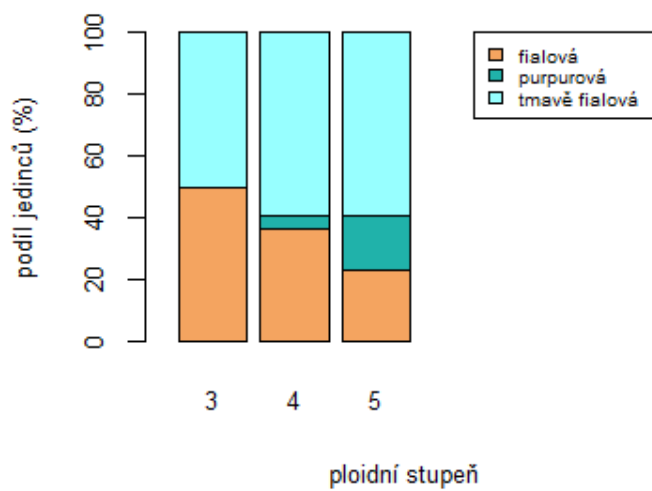
F

Barva vnitřního okvětního lístku



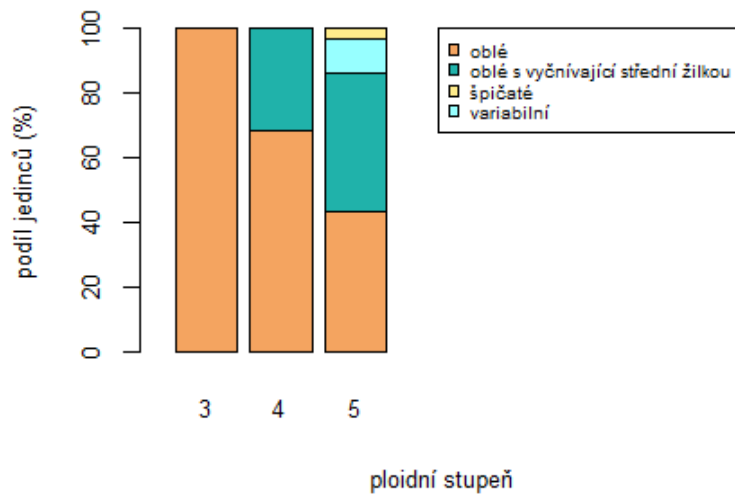
G

Barva žilky vnitřního okvětního lístku



H

Zakončení vnitřního okvětního lístku



Obr. 8: Kvalitativní znaky na květech u studovaných cytotypů. A) tvar květenství ($n_{3x} = 4$, $n_{4x} = 39$, $n_{5x} = 63$), B) délka květní stopky ($n_{3x} = 3$, $n_{4x} = 20$, $n_{5x} = 55$), C) barva vnějšího okvětního lístku ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 57$), D) barva žilky vnějšího okvětního lístku ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 58$), E) zakončení vnějšího okvětního lístku ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 22$, $n_{5x} = 58$), F) barva vnitřního okvětního lístku ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 21$, $n_{5x} = 58$), G) barva žilky vnitřního okvětního lístku ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 21$, $n_{5x} = 58$), H) zakončení vnitřního okvětního lístku ($n_{3x} = 2$, $n_{4x} = 19$, $n_{5x} = 58$).

6 Diskuze

Polyploidie (whole genome duplication, WGD) patří u rostlin k významným procesům diverzifikace (Soltis a kol., 2009). Tato vlastnost dává polyploidním liniím potenciál obsazovat mnohem širší ekologické niky, a zvyšovat tak jejich fitness především v podmínkách méně příznivých pro diploidy (Ramsey a Schemske, 2002). Naopak v podmínkách pro diploidy příznivějších bývají polyploidi většinou v konkurenci s diploidy výrazně méně úspěšní, a to z důvodu omezených příležitostí k sexuální reprodukci (Levin, 1975; Husband a kol., 2008).

Podle hypotézy „gigas efektu“ by se měla velikost rostlinných orgánů s rostoucím ploidním stupněm zvětšovat díky prostému zvýšení obsahu DNA a následnému zvětšení objemu buněk, orgánů a celé rostliny (Becker, 2022). Větší velikost buněk by pak měla znamenat jejich menší hustotu (Beaulieu a kol., 2008). Mnoho dosavadních studií, a to především na uměle indukovaných polyploidech, hypotézu gigas efektu potvrdilo (Bigl a kol., 2019; Jiang a kol., 2020; Mori a kol., 2022). Existují však i studie, které hypotézu gigas efektu vyvrátily, velikost se mezi jednotlivými ploidními stupni signifikantně nelišila (Becker a kol., 2022), nebo se dokonce se zvyšujícím se ploidním stupněm zmenšovala (van Drunen a Husband 2018). Tyto dva jevy, zjišťované nejčastěji u polyploidů vzniklých spontánně v přírodě, se dávají do souvislosti s adaptací polyploidních linií na místní podmínky. Polyploidi, kteří nesou kombinace alel výhodné pro dané prostředí, mají větší šanci, že se dožijí reprodukce, a pokud jsou na daném stanovišti výhodnější menší rozměry, selekce tlačí polyploidní linii směrem k postupnému zmenšování jejich těla. Účinek gigas efektu se tímto vymaže.

Tato práce se zabývala rozdíly v morfologických a mikromorfologických znacích u třech ploidních stupňů česneku kulovitého. U česneku kulovitého je známých 6 ploidních stupňů (2-6x a 8x, Krahulec a Duchoslav, 2010), přičemž já jsem mohla pracovat s populačními vzorky triploidů, tetraploidů a pentaploidů. Mým cílem bylo otestovat hypotézu gigas efektu a nalézt odlišnosti mezi ploidními stupni ve 46 kvantitativních a 15 kvalitativních znacích. Studií na toto téma bylo provedeno poměrně velké množství, převážně však byly prováděny u uměle indukovaných polyploidů, kde na fenotyp rostlin nemohla mít vliv ani fenotypická plasticita ani adaptace a veškeré rozdíly mezi ploidními stupni musely být způsobeny duplikací genomu pouze v daném jedinci. Všechny rostliny studované v této práci byli spontánní polyploidi, polyploidie a následná selekce u nich či u jejich předků tedy proběhla již v přírodě. Na morfologické rozdíly mezi cytotypy tedy kromě samotné polyploidie mohla mít vliv i adaptace na podmínky prostředí, z nichž původně sebrané rostliny pocházely. Všechny ploidní stupně byly pěstovány ve stejných podmínkách, fenotypická plasticita se zde proto neprojevovala.

Analýza variance v této práci zjistila rozdíly v kvantitativních znacích mezi ploidními stupni u 29 (63 %) znaků ze 46, následný Tukey-Kramerův test pak zjistil rozdíly u alespoň jedné dvojice ploidních stupňů pouze u 14 (30 %) znaků. I u nich se však gigas efekt projevoval jen částečně (jeden cytotyp se lišil od ostatních dvou, které si byly navzájem v daném znaku podobné) nebo mírně (velikost dané struktury s rostoucím ploidním stupněm rostla a hustota klesala, avšak navzájem se signifikantně lišily jen nejnižší a nejvyšší cytotyp). Situace, kdy analýza variance nalezne signifikantní rozdíly mezi několika výběry, avšak mnohonásobné porovnání všech možných dvojic těchto výběrů nezjistí signifikantní odlišnost ani u jedné

z nich, může nastat v případě, kdy některé z výběrů obsahují příliš málo datových položek (Lumivero, 2023). V případě této studie byl nedostatečně zastoupen triploidní stupeň, který obsahoval pouze 1 – 4 datové položky. Z 15 kvalitativních znaků se mezi sebou ploidní stupně signifikantně lišily v 8 znacích (53 %), sloupcové diagramy však ani u nich nenaznačují žádné výraznější rozdíly.

6.1 Vegetativní znaky měřené na pokusném pozemku

Výška rostliny byla u pentaploidů mírně větší než u ostatních ploidních stupňů. Studie zkoumající výšku u jiných druhů rostlin přinesly odlišné výsledky: u *Phlox amabilis* (Polemoniaceae) byl nejvyšší zkoumaný ploidní stupeň, hexaploid, nesignifikantně menší, než diploid a tetraploid (Chansler a kol., 2016). Také u populací *Allium oleraceum* pěstovaných v „common garden“ byli hexaploidi menší než tetraploidi a pentaploidi, zde však byl rozdíl signifikantní. U přírodních populací *A. oleraceum* rozdíly ve výšce nebyly zjištěny (Fialová a kol., 2014). U *Hedychium villosum* (Zingiberaceae) byla tetraploidní varieta *villosum* vyšší než diploidní var. *tenuifolium* (Fei a kol., 2010). Průměr stonku vykazoval velmi slabý gigas efekt, s rostoucím ploidním stupněm se mírně zvětšoval. Ani mezi diploidy a tetraploidy chrpy latnaté (*Centaurea stoebe*, Asteraceae) nebyly nalezeny v průměru stonku výrazné rozdíly (Mráz a kol., 2011). Počet listů byl u pentaploidů nevýrazně nižší než u tri- a tetraploidů a měl zřetelně nižší variabilitu – kromě 3 jedinců měli všichni 4 listy. K podobnému výsledku došla Karpavičienė (2012), počet listů u tetraploidů *Allium oleraceum* byl velmi mírně nižší a méně variabilní než u pentaploidů.

Ze znaků představujících rozměry listů zde byla nalezena signifikantní odlišnost pouze u šířky 1. listu a délky 2. listu. Šířka 1. listu s ploidním stupněm rostla, délka 2. listu byla větší u pentaploidů než u tri- a tetraploidů. Šířka 2. listu se s ploidíí také zvětšovala, avšak jen mírně. Délka 1. listu pentaploidů byla větší než u tri- a tetraploidů, na rozdíl od 2. listu však nebyl rozdíl statisticky významný. Rozměry listů byly mezi 2 ploidními stupni porovnávány i u *Spartina pectinata* (Poaceae), zde však byl měřen vždy 1. a 5. list a zkoumány byly 2 ploidní stupně (4x a 6x). Podobně jako v mé práci, i zde byly oba listy delší i širší u vyššího ploidního stupně než u nižšího a oba listy se mezi sebou lišily v míře rozdílnosti obou znaků (Kim a kol., 2012). U *Phlox amabilis* byla délka 1. listu shora u tetraploidů větší než u diploidů a hexaploidů, u nichž byla podobná. Šířka 1. listu se mezi 3 cytotypy nelišila (Chansler a kol., 2016).

Délka toulce včetně zobánku i délka samotného zobánku s rostoucí ploidíí mírně rostla. Také u *Allium oleraceum*, kde je toulec tvořen dvěma cípy (Krahulec a Duchoslav, 2010), byla délka obou cípů větší u pentaploidů než u tetraploidů, zde však byly rozdíly statisticky významné (Karpavičienė, 2012). V povrchu listu se od sebe ploidní stupně signifikantně nelišily, ačkoli p hodnota byla blízko hraniční hodnotě ($p = 0,0576$). U triploidů na rozdíl od tetra- a pentaploidů nebyla nalezena lišta.

6.2 Papily

V hustotě papil byly nalezeny statisticky významné odlišnosti mezi cytotypy na okraji listu v bazální a vrcholové části a na kýlu listu ve středové a vrcholové části. Ve všech těchto částech byla hustota nejvyšší u triploidů a mezi tetra- a pentaploidy se lišila jen mírně, pentaploidi měli

oproti očekávání hustotu nevýrazně vyšší než tetraploidi. Na okraji středové části byly rozdíly v hustotě papil podobné jako v předchozích částech, nicméně rozdíly nebyly signifikantní.

Četnost kategorií tvaru papil se mezi cytotypy signifikantně lišila na okraji listu ve středové části a na kýlu v bazální a středové části. Tvar papil na okraji listu a ve vrcholové části kýlu vykazoval vyšší variabilitu v rámci jedné části listu než mezi ploidními stupni, tyto znaky tedy nejsou vhodné pro odhad ploidního stupně. Na kýlu v bazální a středové části tetra- a pentaploidi postrádali papily častěji než triploidi. Zde získaná data naznačují, že pro případný odhad ploidního stupně by bylo vhodné využít papily na těchto částech listu, výsledek však může být zkreslen malým množstvím triploidů. Dosud žádná studie se závislostí hustoty a tvaru papil na ploidním stupni nezabývala, není tedy možné tyto výsledky porovnat s jinými zdroji.

6.3 Stomata

U délky stomat se gigas efekt projevil ve všech částech listu, s rostoucí ploidií délka stomat rostla. Statisticky významné byly rozdíly mezi tri- a pentaploidy na všech částech čepele a na vrcholu žilky. Velikost buněk je jedním ze znaků, u kterých je nejčastěji zjišťována pozitivní závislost na ploidním stupni (Soltis a kol., 2016) a výsledky této práce tedy souhlasí s většinou ostatních studií, které tento znak zkoumaly.

Hustota stomat s rostoucí ploidií klesala ve všech částech čepele. Tím se zde prokázal gigas efekt, jelikož hustota buněk nepřímo koreluje s jejich velikostí. Nejvýraznější byly účinky genomové duplikace na hustotu stomat na bazální části čepele, v tomto znaku se navzájem lišily všechny tři ploidní stupně. Aryavand a kol. (2003) studovali rozdíly v délce a hustotě stomat ve střední části čepele listů *Aegilops neglecta* (Poaceae), u hexaploidů byla délka větší hustota menší než u tetraploidů. Naopak u rodu *Polystachya* (Orchidaceae) nebyly nalezeny signifikantní rozdíly v délce ani hustotě stomat mezi diploidními a polyploidními druhy (Rupp a kol., 2010).

6.4 Generativní znaky

Z kvantitativních generativních znaků byly v této práci nalezeny rozdíly mezi konkrétními ploidními stupni pouze u šířky vnitřních okvětních lístků a délky semeníku. V průměru květenství nebyly nalezeny mezi ploidními stupni statisticky signifikantní rozdíly, ačkoli na grafu je patrný mírný trend zvětšování s rostoucím ploidním stupněm. Rozměry květenství, v tomto případě jeho délka, se mezi dvěma ploidními stupni (diploidy a tetraploidy) výrazně nelišily ani u *Odontarrhena bertolonii* (Brassicaceae, Selvi a Vivona, 2022). Naopak u *Hedychium villosum* má tetraploidní varieta signifikantně delší květenství než diploidní varieta (Fei a kol, 2022). Tvar květenství se mezi cytotypy signifikantně lišil. Triploidi měli lichookolíky elipsovitě či nepravidelné, tetra- a pentaploidi měli navíc kulovité a vejčité. Vztahem tvaru květenství a ploidního stupně se dosud žádná jiná práce nezabývala, proto není možné tyto výsledky porovnat.

Délka květních stopek byla u všech cytotypů podobná, stejně jako u *Oxalis purpurea* (Oxalidaceae, Becker a kol., 2022). U *Potentilla puberula* (Rosaceae) se však délka stopky mezi cytotypy lišila, nejkratší byla stopka u tetraploidů, následovali penta- a hexaploidi, poté oktoploidi a nejdelší stopku měli heptaploidi (Bigl a kol., 2019).

Ze znaků představujících rozměry okvětních lístků byla v této práci nalezena signifikantní odlišnost mezi ploidními stupni pouze u šířky vnitřních okvětních lístků, u pentaploidů byla vyšší než u tetraploidů. U *Oxalis purpurea* byla u polyploidů větší také pouze šířka korunních lístků (Becker a kol., 2022). U *Potentilla puberula* se rozměry korunních lístků mezi 5 cytotypy nelišily (Bigl a kol., 2019).

Z kvalitativních znaků na květech byla zjištěna signifikantní odlišnost mezi ploidními stupni u těchto znaků: barva vnějšího okvětního lístku, barva žilky vnějšího okvětního lístku, zakončení vnějšího okvětního lístku a barva vnitřního okvětního lístku. Jistý podíl na zjištěnou variabilitu může mít i příslušnost k danému poddruhu, v mé práci byly zahrnuty všechny poddruhy *A. rotundum*, které se mezi sebou odlišují barvou okvětních lístků. Jedinec patřící k ssp. *jajlae* měl skutečně světlejší vnější okvětní lístky než většina ostatních rostlin, stejně jako uvádí Mathew (1996), avšak vnější i vnitřní okvětní lístky se barvou lišily: vnější okvětní lístky byly barvou po celé své ploše víceméně uniformní, naopak vnější lístky byly na okrajích téměř bílé a směrem doprostřed byly čím dál tmavší, což je v rozporu se zde citovanou prací, podle které mají mít vnější i vnitřní okvětní lístky stejnou barvu. Jedinci ssp. *waldsteinii* zde byli obtížněji rozeznatelní od většinově zastoupeného ssp. *rotundum*. Podle práce Mathew (1996) má ssp. *waldsteinii* také stejnou barvu vnějších i vnitřních okvětních lístků, okvětní lístky jsou však tmavé. V této práci jedinci ssp. *waldsteinii* měli vnější okvětní lístky velmi tmavé a vnitřní okvětní lístky také patřily k těm tmavším, avšak zbarvení vnějších lístků se od vnitřních opět poměrně výrazně lišilo. Jediný tetraploidní zástupce ssp. *waldsteinii* měl mírně světlejší vnější i vnitřní okvětní lístky než ostatní, pentaploidní zástupci tohoto poddruhu. U jedinců ssp. *rotundum* bylo zbarvení vnějších i vnitřních okvětních lístků poměrně variabilní, a to bez ohledu na ploidní stupeň, vnější okvětní lístky byly výrazně tmavší než vnější, což je v souladu s prací Mathew (1996). U pentaploidů ssp. *rotundum* jako u jediných bylo nalezeno nevýrazné zelené zbarvení vnějších okvětních lístků i mimo střední žilku. Celkově z mých dat vyplývá, že je možné dobře poznat/odlišit podle barvy květů ssp. *jajlae*, naopak rozlišení nominálního poddruhu a ssp. *waldsteinii* je problematické a nejisté.

Ze znaků na gyneciu zde byly zjištěny rozdíly mezi cytotypy pouze v délce semeníku, triploidi měli kratší semeník než zbylé dva cytotypy. U *Phlox amabilis* byl také semeník nejnižšího zkoumaného cytotypu (diploidů) kratší než u ostatních dvou (tetra- a hexaploidů) Chansler a kol., 2016). U *Hedychium villosum* byla délka i šířka semeníku u tetraploidů větší než u diploidů (Fei a kol., 2010). Stejně jako u této práce se žádný cytotyp *Phlox amabilis* neodlišoval v délce čnělky (Chansler a kol., 2016). Naopak tetraploidi *Odontarrhena bertolonii* měli čnělku delší než diploidi (Selvi a Vivona, 2022).

Ve znacích na andreceu zde nebyly zjištěny mezi cytotypy signifikantní rozdíly. U *Hedychium villosum* měly oba studované ploidní stupně také podobnou délku prašníku, nitka byla však u tetraploidů delší než u diploidů (Fei a kol., 2010). U *Potentilla puberula* mělo všech 5 zkoumaných cytotypů podobnou délku i šířku prašníku (Bigl a kol., 2019). Na rozdíl od výsledků mé práce byly u *Phlox amabilis* nalezeny rozdíly v délce nitky i prašníku, nitka byla nejkratší u diploidů, nejdelší u tetraploidů a u hexaploidů byla středně dlouhá. Prašník byl také nejkratší u diploidů, mezi tetra- a hexaploidy se však jeho délka nelišila (Chansler a kol., 2016).

Schopnost sexuální reprodukce v této práci představuje počet květů a rozměry semen. Počet květů byl u pentaploidů *A. rotundum* nevýrazně vyšší než u tri- a tetraploidů. Naopak u druhu *Allium oleraceum* byl počet květů u pentaploidů podobný jako u tetraploidů a vyšší než u hexaploidů (Fialová a kol, 2014). Vzhledem k tomu, že jsem do počtu květů zahrnovala i květy abortované (menší a předčasně zaschlé), budou schopnostem sexuální reprodukce lépe odpovídat rozměry semen. Délka i šířka semen byla velmi nevýrazně vyšší u tetraploidů než u tri- a pentaploidů, což je v souladu i s jinými studii. U *Odontarrhena bertolonii* byla délka semen u diploidů a tetraploidů také podobná, naopak šířka byla u tetraploidů větší (Selvi a Vivona, 2022). Vztah ploidního stupně a velikosti semen zkoumaly i další práce, velikost semen zde však byla zastoupena hmotností. U *Allium oleraceum* produkovali nejtěžší semena tetraploidi, nejlehčí pentaploidi a hexaploidi produkovali semena středně těžká (Fialová a kol., 2014).

Z výsledků zde citovaných studií a částečně i mé práce lze vyvodit, že nejlepší schopnost sexuálního rozmnožování z polyploidů mají tetraploidi. Důvodem může být, že sudý počet chromozomových sad jim umožňuje rovnoměrné rozestoupení chromozomů do nově vznikajících gamet během meiózy (Kolář a kol, 2017). Dále jsou tetraploidi nejnižším sudým polyploidním cytotypem, chromozomů tedy v jádře není tak velké množství, aby narušilo průběh meiózy (Kim a kol., 2012). Tetraploidi mají z polyploidů tedy nejlepší předpoklady k tomu, že vytvoří funkční gamety, přestože budou neredukované. Hypotézu, podle které mají polyploidi obecně zhoršenou schopnost sexuálního rozmnožování ve srovnání s diploidy, zde nebylo možné otestovat, jelikož ani jeden z diploidních jedinců, které jsem měla k dispozici, nevytvořil květenství.

7 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo studium morfologických a mikromorfologických znaků u česneku kulovitého s cílem zjistit, zda a nakolik se tři ploidní stupně tohoto druhu mezi sebou v těchto znacích odlišují. Gigas efekt se zde projevoval jen mírně. Nejvíce se mezi ploidními stupni lišila hustota stomat na čepeli listu, která s rostoucí ploidií výrazně klesala, avšak i zde se hodnoty mezi různými ploidními stupni částečně překrývaly. Poměrně výrazný účinek měla celogenomová duplikace také na délku stomat a z makromorfologických znaků na šířku 1. listu, šířku vnitřních okvětních lístků a délku semeníku.

V kvalitativních znacích se mezi sebou ploidní stupně příliš nelišily. Největší rozdíly byly nalezeny ve tvaru papil ve středové části okraje listu, avšak u všech ploidních stupňů byl tvar papil často v rámci i poměrně malé části listu velice variabilní, z toho důvodu tento znak není příliš vhodný k určení ploidního stupně.

Nejlépejší schopnost sexuální reprodukce, posuzovanou podle rozměrů semen, měli tetraploidi. Jiné výsledky by však mohlo přinést studium jiných znaků na semenech, např. jejich hmotnost či klíčivost. Dále, stejně jako u všech ostatních znaků, výsledky statistických analýz zkruskuje nedostatečný počet jedinců triploidního cytotypu. V případě, že by bylo k dispozici

více triploidů, přesnost výsledků by se zvýšila. Dalším důvodem, proč v této práci nebyly zjištěny větší rozdíly ve schopnostech sexuálního rozmnožování mezi ploidními stupni, mohla být absence diploidů. Nejvýraznější odlišnosti ve fenotypu bývají zjišťovány právě mezi diploidy a ostatními ploidními stupni, mezi nimiž nejsou rozdíly tak velké (Chansler a kol., 2016), pokud by tedy do studia byli zahrnuti diploidi, účinek genomové duplikace by nejen na znaky související s reprodukcí, ale na fenotyp obecně, byl znatelnější.

8 Seznam literatury

- Albertin, W., & Marullo, P. (2012). Polyploidy in fungi: Evolution after whole-genome duplication. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279, 2497–2509.
- D'Amato, F. (1997). Role of somatic mutations in the evolution of higher plants. *Caryologia*, 50, 1–15.
- APG I. (1998). An Ordinal Classification for the Families of Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85, 531–553.
- APG III. (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161, 105–121.
- APG IV. (2016). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181, 1–20
- Aryavand, A., Ehdai, B., Tran, B., & Waines, J. G. (2003). Stomatal frequency and size differentiate ploidy levels in *Aegilops neglecta*. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50, 175–182.
- Becker, F. W., Oberlander, K. C., Trávníček, P., & Dreyer, L. L. (2022). Inconsistent expression of the gigas effect in polyploid *Oxalis*. *American Journal of Botany*, 109, 1607–1621.
- Bennett, M. D., Leitch, A. R., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Leitch, I. J., Pires, J. C., & Bennett, M. D. (2004). Perspectives on polyploidy in plants - ancient and neo. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82, 411–423.
- Bigl, K., Paule, J., & Dobeš, C. (2019). The morphometrics of autopolyploidy: Insignificant differentiation among sexual–apomictic cytotypes. *AoB PLANTS*, 11, 1–11.
- Brownfield, L., & Köhler, C. (2011). Unreduced gamete formation in plants: Mechanisms and prospects. *Journal of Experimental Botany*, 62, 1659–1668.
- Buttler, KP. (1985). Chromosomenzahlen von Gefäßpflanzen aus Hessen (und angrenzenden Ländern). 3. Folge. *Hess. Florist. Briefe*, 34, 37–42.
- Claus, E. P. (1944). Taxonomy of the Liliaceae as based on phytoconstituents. *Proceedings of the Pennsylvania Academy of Science*, 18, 24–29.
- Corneillie, S., de Storme, N., van Acker, R., Fangel, J. U., de Bruyne, M., de Rycke, R., Geelen, D., Willats, W. G. T., Vanholme, B., & Boerjan, W. (2019). Polyploidy affects plant growth and alters cell wall composition. *Plant Physiology*, 179, 74–87.

Correia, S., Braga, A., Martins, J., Correia, B., Pinto, G., & Canhoto, J. (2023). Effects of Polyploidy on Physiological Performance of Acclimatized *Solanum betaceum* Cav. Plants under Water Deficit. *Forests*, *14*, 1–13.

van Drunen, W. E., & Husband, B. C. (2018). Whole-genome duplication decreases clonal stolon production and genet size in the wild strawberry *Fragaria vesca*. *American Journal of Botany*, *105*, 1712–1724.

Duchoslav M., & Krahulec F. (2009). Rozšíření druhů rodu česnek (*Allium*) v České republice. IV. Druhy sekce *Allium* (*A. scorodoprasum*, *A. rotundum*). *Zprávy České Botanické Společnosti*, *44*, 53–88.

Dujardin, M., & Hanna, W. W. (1988). Cytology and Breeding Behavior of a Partially Fertile Triploid Pearl Millet. *The Journal of Heredity*, *79*, 216–218.

Edger, P. P., & Pires, J. C. (2009). Gene and genome duplications: The impact of dosage-sensitivity on the fate of nuclear genes. *Chromosome Research*, *17*, 699–717.

Fei, Y., Kress, W. J., & Gao, J. Y. (2010). Morphology, distribution, and chromosome counts of two varieties of *Hedychium villosum* (Zingiberaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, *48*, 344–349.

Fialová, M., Jandová, M., Ohryzek, J., & Duchoslav, M. (2014). Biology of the polyploid geophyte *Allium oleraceum* (Amaryllidaceae): Variation in size, sexual and asexual reproduction and germination within and between tetra-, penta- and hexaploid cytotypes. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, *209*, 312–324.

Friesen, N., Fritsch, R., & Blattner, F. (2006). Phylogeny and New Intrageneric Classification of *Allium* (Alliaceae) Based on Nuclear Ribosomal DNA ITS Sequences. *Aliso*, *22*, 372–395.

Fritsch, R. M. (2001). Taxonomy of the genus *Allium*: Contribution from IPK Gatersleben. *Herbertia*, *56*, 19–50.

Garbari, F., & Senatori, E., (1975). Il genere *Allium* L. in Italia. VI. Contributo alla citosistemica di alcune specie. *Atti Soc. Tosc. Sci. Nat. Pisa. Mem., ser.B*, *82*, 1-23.

Grulich, V. (2017). Červený seznam ohrožených druhů České republiky: cévnaté rostliny. *Příroda*, *35*, 103–134.

Han, T. S., Zheng, Q. J., Onstein, R. E., Rojas-Andrés, B. M., Hauenschild, F., Muellner-Riehl, A. N., & Xing, Y. W. (2020). Polyploidy promotes species diversification of *Allium* through ecological shifts. *New Phytologist*, *225*, 571–583.

- Hanelt, P. (1990). Taxonomy, evolution and history. *Onions and Allied Crops*, 1, 1–9.
- Hao, G. Y., Lucero, M. E., Sanderson, S. C., Zacharias, E. H., & Holbrook, N. M. (2013). Polyploidy enhances the occupation of heterogeneous environments through hydraulic related trade-offs in *Atriplex canescens* (Chenopodiaceae). *New Phytologist*, 197, 970–978.
- Hassanzadeh, F., Zakaria, R. A., & Azad, N. H. (2020). Polyploidy induction in *Salvia officinalis* L. and its effects on some morphological and physiological characteristics. *Cytologia*, 85, 157–162.
- He, M., Gao, W., Gao, Y., Liu, Y., Yang, X., Jiao, H., & Zhou, Y. (2016). Polyploidy induced by colchicine in *Dendranthema indicum* var. *aromaticum*, a scented chrysanthemum. *European Journal of Horticultural Science*, 81, 219–226.
- Herben, T., Suda, J., & Klimešová, J. (2017). Polyploid species rely on vegetative reproduction more than diploids: A re-examination of the old hypothesis. *Annals of Botany*, 120, 341–349.
- Heslop-Harrison, J. S., Schwarzacher, T., & Liu, Q. (2023). Polyploidy: its consequences and enabling role in plant diversification and evolution. *Annals of Botany*, 131, 1–9.
- Husband, B. C., Ozimec, B., Martin, S. L., & Pollock, L. (2008). Mating consequences of polyploid evolution in flowering plants: Current trends and insights from synthetic polyploids. *International Journal of Plant Sciences*, 169, 195–206.
- Chen, G., Sun, W. B., & Sun, H. (2009). Morphological characteristics of leaf epidermis and size variation of leaf, flower and fruit in different ploidy levels in *Buddleja macrostachya* (Buddlejaceae). *Journal of Systematics and Evolution*, 47, 231–236.
- Cheshmedzhiev, I. V. (1970). Contribution to the cytosystematics of certain species of *Allium* L. from flora of Bulgaria. *Botanicheski Zhurnal*, 8, 1100-1110.
- Cheshmedzhiev, I. V. (1976.) In: A. Löve (ed.) IOPB chromosome number reports LIV. *Taxon*, 25, 642-643.
- Jang, J. E., Baasanmunkh, S., Nyamgerel, N., Oh, S. Y., Song, J. H., Yusupov, Z., Tojibaev, K., & Choi, H. J. (2024). Flower morphology of *Allium* (Amaryllidaceae) and its systematic significance. *Plant Diversity*, 46, 3–27.
- Jersáková, J., Castro, S., Sonk, N., Milchreit, K., Schödelbauerová, I., Tolasch, T., & Dötterl, S. (2010). Absence of pollinator-mediated pre-mating barriers in mixed-ploidy populations of *Gymnadenia conopsea* s.l. (Orchidaceae). *Evolutionary Ecology*, 24, 1199–1218.
- Jiao, Y., Wickett, N. J., Ayyampalayam, S., Chanderbali, A. S., Landherr, L., Ralph, P. E., Tomsho, L. P., Hu, Y., Liang, H., Soltis, P. S., Soltis, D. E., Clifton, S. W., Schlarbaum, S. E., Schuster, S. C.,

- & Johnson, M. A. T. (1982). Karyotypes of some Greek species of *Allium*. *Ann. Musei Goulandris*, 5, 107–119.
- Johnson, M. A. T., & Özhatay, N., (1996). Cytology of *Allium* sect. *Allium*. 17–31 in B. Mathew, A. Review of *Allium* sect. *Allium*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Kaplan Z., Danihelka J., Chrtek J. jun., Kirschner J., Kubát K., Štech M. & Štěpánek J. (eds) (2019): Klíč ke květeně České republiky [Key to the flora of the Czech Republic]. 2. Praha: Academia.
- Karpavičiene, B. (2012). Morphological, reproductive and karyological variability in *Allium oleraceum* in Lithuania. *Biologia*, 67, 278–283.
- Karpavičiene, B. (2017). Causes of variation in sexual and asexual reproduction in diploid and triploid populations of *Allium scorodoprasum*. *Plant Systematics and Evolution*, 303, 105–115.
- Kasaplígil, B. (1961). Foliar xeromorphy of certain geophytic monocotyledons. *Madroño*, 16, 43–70.
- Kim, S., Rayburn, A. L., Boe, A., & Lee, D. K. (2012). Neopolyploidy in *Spartina pectinata* Link: 1. Morphological analysis of tetraploid and hexaploid plants in a mixed natural population. *Plant Systematics and Evolution*, 298, 1073–1083.
- Kolarčík, V., Kocová, V., Mikoláš, V., Mártonfióvá, L., Hajdučeková, N., & Mártonfi, P. (2022). Variability of Reproduction Pathways in the Central-European Populations of Hawthorns with Emphasis on Triploids. *Plants*, 11, 3497.
- Kolarčík, V., Mirková, M., & Mikoláš, V. (2023). Reproduction Modes and Conservation Implications in Three Polyploid *Sorbus* Stenoendemics in Eastern Slovakia (Central Europe). *Plants*, 12, 1–25.
- Krahulec, F. (1977). Poznámky k určování československých česneků (*Allium* L.) v nekvetoucím stavu. *Zprávy Československé Botanické Společnosti*, 12, 145–159.
- Krahulec, F., & Duchoslav, M. (2010). Alliaceae J. Agardh – česnekovité. *Květena České republiky [Flora of the Czech republic]*, 8, 647–677.
- Krahulec, F. (1980). Epidermální znaky česneků (*Allium*) autochtonních v Československu: jejich uspořádání a vztahy k taxonomii a ekologii druhu. *Preslia*, 52, 299–309.
- Kreiner, J. M., Kron, P., & Husband, B. C. (2017a). Frequency and maintenance of unreduced gametes in natural plant populations: associations with reproductive mode, life history and genome size. *New Phytologist*, 214, 879–889.

Kreiner, J. M., Kron, P., & Husband, B. C. (2017b). Evolutionary Dynamics of Unreduced Gametes. *Trends in Genetics*, *33*, 583–593.

Kuzmanov, B. (1993). Chromosome numbers of bulgarian angiosperms: An introduction to a chromosome atlas of the Bulgarian flora. *Flora Mediterranea*, *3*, 19–163.

Lee, H. O., Davidson, J. M., & Duronio, R. J. (2009). Endoreplication: Polyploidy with purpose. *Genes and Development*, *23*, 2461–2477.

Levin, D. A. (1975). Minority Cytotype Exclusion in Local Plant Populations. *Taxon*, *24*, 35–43.

Lumivero. (2023). How to interpret contradictory results between ANOVA and multiple pairwise comparisons? XLSTAT Help Center. [online]. <https://help.xlstat.com/6741-how-interpret-contradictory-results-between-anova-and> [cit. 2024-4-5].

Lysak, M. A., Berr, A., Pecinka, A., Schmidt, R., Mcbreen, K., Schubert, I., & Wilson, A. (2006). Mechanisms of chromosome number reduction in *Arabidopsis thaliana* and related Brassicaceae species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *103*, 5224–5229.

Ma, H., Leebens-Mack, J., & dePamphilis, C. W. (2011). Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature*, *473*, 97–100.

Mable, B. K. (2004). Why polyploidy is rarer in animals than in plants. *Biological Journal of the Linnean Society*, *82*, 453–466.

Madani, H., Escrich, A., Hosseini, B., Sanchez-Muñoz, R., Khojasteh, A., & Palazon, J. (2021). Effect of Polyploidy Induction on Natural Metabolite Production in Medicinal Plants. *Biomolecules*, *11*, 1–14.

Maherali, H., Walden, A. E., & Husband, B. C. (2009). Genome duplication and the evolution of physiological responses to water stress. *New Phytologist*, *184*, 721–731.

Májovský J. a kol. (1970). Index of chromosome numbers of Slovakian flora Part 2. *Acta Fac. Rerum Nat. Univ. Comen., Bot.*, *18*, 45-60

Mandáková, T., & Lysak, M. A. (2018). Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes. *Current Opinion in Plant Biology*, *42*, 55–65.

Manzoor, A., Ahmad, T., Bashir, M. A., Baig, M. M. Q., Quresh, A. A., Shah, M. K. N., & Hafiz, I. A. (2018). Induction and identification of colchicine induced polyploidy in *Gladiolus grandiflorus* "White Prosperity." *Folia Horticulturae*, *30*, 307–319.

- Mason, A. S., & Pires, J. C. (2015). Unreduced gametes: Meiotic mishap or evolutionary mechanism? *Trends in Genetics*, *31*, 5–10.
- Masterson, J. (1994). Stomatal Size in Fossil Plants: Evidence for Polyploidy in Majority of Angiosperms. *New Series*, *264*, 421–424.
- Mathew, B. (1992). A taxonomic review of *Allium* section *Allium*. Institute of Genetics and Crop Plant Research, Gatersleben, Germany.
- Mathew, B. (1996). A review of *Allium* section *Allium*. Royal Botanic Gardens, Kew. 17–102.
- de Mendiburu, F. (2023). *_agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research_*. R package version 1.3-7. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Peru. <<https://CRAN.R-project.org/package=agricolae>>.
- Měsíček, J., & Jarolímová, V. (1992.) List of chromosome numbers of the Czech vascular plants. Praha: Academia – nakladatelství Československé akademie věd, I. vydání, 124.
- Mori, S., Yahata, M., Kuwahara, A., Shirono, Y., Ueno, Y., Hatanaka, M., Honda, Y., Sugiyama, K., Murata, N., Okamoto, Y., & Wagatsuma, T. (2021). Morphological Characterization of Tetraploids of *Limonium sinuatum* (L.) Mill. Produced by Oryzalin Treatment of Seeds. *Horticulturae*, *7*, 1–10.
- Mráz, P., Bouchier, R. S., Treier, U. A., Schaffner, U., & Müller-Schärer, H. (2011). Polyploidy in phenotypic space and invasion context: A morphometric study of *Centaurea stoebe* S.L. *International Journal of Plant Sciences*, *172*, 386–402.
- Murín, A. (1999). Chromosome numbers of some species of the Slovak Flora. *Thaiszia – J. Bot.*, *9*, 31–40.
- Neill, K. E., & Contreras, R. N. (2022). Does Inducing Tetraploidy in *Vaccinium ovatum* Improve Fruit Traits and Plant Architecture? *HortScience*, *57*, 312–318.
- Ohri, D., Fritsch, R. M., & Hanelt, P. (1998). Systematics and Evolution of genome size in *Allium* (Alliaceae). *Pl. Syst. Evol.*, *210*, 57–86.
- Otto, S. P., & Whitton, J. (2000). Polyploid incidence and evolution. *Annual Reviews of Genetics*, *34*, 401–437.
- Özhatay N. 2002. Diversity of bulbous monocots in Turkey with special reference. Chromosome numbers. *Pure Appl. Chem.*, *74*, 547–555.

- Pastor, J. (1982). Karyology of *Allium* species from the Iberian Peninsula. *Phyton (Austria)*, *22*, 171-200.
- Pazourek, J. (1963). Studium listové epidermis mikroreliefovou metodou. *Preslia*, *35*, 210–216.
- van de Peer, Y., Ashman, T. L., Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2021). Polyploidy: an evolutionary and ecological force in stressful times. *Plant Cell*, *33*, 11–26.
- van de Peer, Y., Mizrachi, E., & Marchal, K. (2017). The evolutionary significance of polyploidy. *Nature Reviews Genetics*, *18*, 411–424.
- Petit, C., Lesbros, P., Gel-&, X., & Thompson, J. D. (1997). Variation in flowering phenology and selfing rate across a contact zone between diploid and tetraploid *Arrhenatherum elatius* (Poaceae). *Heredity*, *79*, 31–40.
- Pogosian, A. I. (1983). Chromosome numbers of some species of the *Allium* (Alliaceae) distributed in Armenia and Iran. *Bot. Zhurn.*, *68*, 652–660.
- Pogosian, A. I. (1991). Cytotaxonomical investigation of the Caucasian representatives of the subgenus *Allium* (Alliaceae). *Fl. Rastitel'n. Rastitel'n. Resursy Armenii*, *13*, 116–134.
- Porturas, L. D., Anneberg, T. J., Curé, A. E., Wang, S., Althoff, D. M., & Segraves, K. A. (2019). A meta-analysis of whole genome duplication and the effects on flowering traits in plants. *American Journal of Botany*, *106*, 469–476.
- POWO. (2023). *Allium* L. Plants of the World Online. [online]. Royal Botanic Gardens, Kew. <https://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:30000901-2#children> [cit. 2023-06-20].
- R Core Team. (2022). R: A language and environment for statistical computing. R version 4.2.1 (2022-06-23 ucrt). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ramsey, J., & Ramsey, T. S. (2014). Ecological studies of polyploidy in the 100 years following its discovery. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *369*, 1–20.
- Ramsey, J., & Schemske, D. W. (1998). Pathways, Mechanisms, and Rates of Polyploid Formation in Flowering Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *29*, 467–501.
- Ramsey, J., & Schemske, D. W. (2002). Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *33*, 589–639.

Rasband, W. (2009). ImageJ. National Institute of Health, Bethesda, Maryland, USA.
<http://imagej.nih.gov/ij>

Reese, J. B., & Williams, J. H. (2019). How does genome size affect the evolution of pollen tube growth rate, a haploid performance trait? *American Journal of Botany*, *106*, 1011–1020.

Rêgo, M. M., Rêgo, E. R., Bruckner, C. H., Finger, F. L., & Otoni, W. C. (2011). In vitro induction of autotetraploids from diploid yellow passion fruit mediated by colchicine and oryzalin. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, *107*, 451–459.

Rice, A., Šmarda, P., Novosolov, M., Drori, M., Glick, L., Sabath, N., Meiri, S., Belmaker, J., & Mayrose, I. (2019). The global biogeography of polyploid plants. *Nature Ecology & Evolution*, *3*, 265–273.

Rstudio Team. (2023). RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA. <http://www.rstudio.com/>.

Rupp, B., Samuel, R., Russell, A., Tensch, E. M., Chase, M. W., & Leitch, I. J. (2010). Genome size in *Polystachya* (Orchidaceae) and its relationships to epidermal characters. *Botanical Journal of the Linnean Society*, *163*, 223–233.

Sabooni, N., & Gharaghani, A. (2022). Induced polyploidy deeply influences reproductive life cycles, related phytochemical features, and phytohormonal activities in blackberry species. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 1–19.

Selvi, F., & Vivona, L. (2022). Polyploidy in *Odontarrhena bertolonii* (Brassicaceae) in relation to seed germination performance and plant phenotype, with taxonomic implications. *Plant Biosystems*, *156*, 959–968.

Snodgrass, S. J., Jareczek, J., & Wendel, J. F. (2017). An examination of nucleotypic effects in diploid and polyploid cotton. *AoB PLANTS*, *9*, 1–8.

Soltis, D. E., Albert, V. A., Leebens-Mack, J., Bell, C. D., Paterson, A. H., Zheng, C., Sankoff, D., DePamphilis, C. W., Wall, P. K., & Soltis, P. S. (2009). Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany*, *96*, 336–348.

Soltis, P. S., Marchant, D. B., van de Peer, Y., & Soltis, D. E. (2015). Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Genetics and Development*, *35*, 119–125.

Soltis, D. E., Visger, C. J., Blaine Marchant, D., & Soltis, P. S. (2016). Polyploidy: Pitfalls and paths to a paradigm. *American Journal of Botany*, *103*, 1146–1166.

- Soltis, D. E., Visger, C. J., & Soltis, P. S. (2014). The polyploidy revolution then...and now: Stebbins revisited. *American Journal of Botany*, *101*, 1057–1078.
- Sopova, M. (1972). Cytological study in the genus *Allium* from Macedonia. *God. Zborn. Biol. Prir. - Mat. Fak. Univ. Kiril & Metodij*, *24*, 83–102.
- Stanys, V., Weckman, A., Staniene, G., & Duchovskis, P. (2006). In vitro induction of polyploidy in japanese quince (*Chaenomeles japonica*). *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*, *84*, 263–268.
- Stearn, W. T. (1978). European species of *Allium* and allied genera of Alliaceae: a synonymic enumeration. *Annales Musei Goulandris*, *4*, 83–198.
- Sugimoto-Shirasu, K., & Roberts, K. (2003). “Big it up”: endoreduplication and cell-size control in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, *6*, 544–553.
- Svačina, R., Sourdille, P., Kopecký, D., & Bartoš, J. (2020). Chromosome Pairing in Polyploid Grasses. *Frontiers in Plant Science*, *11*, 1–17.
- Talebi, S. F., Saharkhiz, M. J., Kermani, M. J., & Sharafi, Y. (2021). Polyploidy increases tolerance to salt stress in anise hyssop (*Agastache foeniculum* [Pursh.] Kuntze). *Caryologia*, *74*, 33–41.
- Tasci, B., Kutuk, H., & Koca, I. (2016). Determination of alliin and allicin in the plant of *Allium scorodoprasum* L. subsp. *rotundum* by using the infrared spectroscopy technique. *Acta Horticulturae*, *1143*, 133–138.
- Thompson, K. A., Husband, B. C., & Maherali, H. (2014). Climatic niche differences between diploid and tetraploid cytotypes of *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, *101*, 1868–1875.
- Tossi, V. E., Martínez Tosar, L. J., Laino, L. E., Iannicelli, J., Regalado, J. J., Escandón, A. S., Baroli, I., Causin, H. F., & Pitta-Álvarez, S. I. (2022). Impact of polyploidy on plant tolerance to abiotic and biotic stresses. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 1–19
- Traub, H. P. (1968). The subgenera, sections and subsections of *Allium* L. *Plant Life*, *24*, 147–163.
- Ulçay, S. (2022). Anatomy, palynology, seed and leaf micromorphology of turkish endemic *Allium brevicaulis* Boiss. & Balansa and *Allium scorodoprasum* ssp. *rotundum* (L.) Stearn. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, *64*, 27–38.

Vinter, V. (2006). Atlas anatomie cévnatých rostlin. [online]. Katedra botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci. Atlasy. <http://www.botanika.upol.cz/atlasy/anatomie/index.html> [cit. 2023-11-03].

de Wilde-Duyfjes, B. E. E. (1976). A revision of the genus *Allium* L. (Liliaceae) in Africa. [online]. Wageningen, 1976 [cit. 2023-05-02]. Disertační práce. Wageningen University & Research. prof. de Wit, H. C. D.

Yini, M., Huawei, L., Yujing, S., Jianmin, F., Peng, S., Weijuan, H., Songfeng, D., & Fangdong, L. (2019). High temperature treatment generates unreduced pollen in persimmon (*Diospyros kaki* Thunb.). *Scientia Horticulturae*, 258, 1–5.

Younis, A., Hwang, Y. J., & Lim, K. B. (2014). Exploitation of induced 2n-gametes for plant breeding. *Plant Cell Reports*, 33, 215–223.

Zhang, H., An, S., Hu, J., Lin, Z., Liu, X., Bao, H., & Chen, R. (2018). Induction, identification and characterization of polyploidy in *Stevia rebaudiana* Bertoni. *Plant Biotechnology*, 35, 81–86.

Zhang, H., Bian, Y., Gou, X., Zhu, B., Xu, C., Qi, B., Li, N., Rustgi, S., Zhou, H., Han, F., Jiang, J., von Wettstein, D., & Liu, B. (2013). Persistent whole-chromosome aneuploidy is generally associated with nascent allohexaploid wheat. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 3447–3452.

Zhang, X.-Y., Hu, C.-G., & Yao, J.-L. (2010). Tetraploidization of diploid *Dioscorea* results in activation of the antioxidant defense system and increased heat tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 167, 88–94.

Zhang, Y., Wang, J. M., Yu, N., Shang, J., Zhang, J. W., Tie, L., Song, L. J., & Wang, J. (2023). Effects of sexual polyploidization on reproductive development in a full-sib poplar family. *Industrial Crops and Products*, 194, 1–10.

9 Přílohy

Příloha 1: Přehled populací česneku kulovitého zapěstovaných v pokusné zahradě a zahrnutých do této studie. Ploidní stupeň byl zjištěn pomocí průtokové cytometrie (Kalous et al., nepublikováno).

| kód populace | poddruh | počet studovaných jedinců | ploidní stupeň | země původu | obec | zeměpisná šířka | zeměpisná délka |
|--------------|--------------------|---------------------------|----------------|-----------------|---------------------------------------|-----------------|-----------------|
| 15/95 | <i>rotundum</i> | 3 | 5 | Česká republika | Pavlov | 48.8739 | 16.6575 |
| 15/137 | <i>rotundum</i> | 4 | 4 | Česká republika | Podlešín | 50.2268 | 14.1640 |
| 15/145 | <i>rotundum</i> | 3 | 4 | Česká republika | Slatina | 50.4338 | 14.0184 |
| 15/195 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Česká republika | Šatov | 48.7754 | 16.0087 |
| 15/251 | <i>rotundum</i> | 1 | 3 | Ukrajina | Kul'chiivtsi | 48.6719 | 26.7377 |
| 16/145 | <i>rotundum</i> | 3 | 4 | Česká republika | Dobelice | 49.0182 | 16.2739 |
| 16/146 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Česká republika | Neslovice | 49.1354 | 16.3877 |
| 16/190 | <i>rotundum</i> | 2 | 4 | Česká republika | Radotín | 49.9998 | 14.3141 |
| 16/233 | <i>rotundum</i> | 2 | 3 | Polsko | Jaroslawki u Ksiaz Wielkopolski | 52.0462 | 17.1768 |
| 16/235 | <i>rotundum</i> | 3 | 4 | Česká republika | Bakov | 50.2679 | 14.0959 |
| 16/243 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Česká republika | Libčeves | 50.4344 | 13.8304 |
| 16/247 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Česká republika | Otmíče | 49.8659 | 13.9431 |
| 16/248 | <i>rotundum</i> | 3 | 4 | Česká republika | Praha | 50.0171 | 14.3883 |
| 16/271 | <i>rotundum</i> | 1 | 5 | Česká republika | Rašovice | 49.1184 | 16.9403 |
| 16/272 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Česká republika | Marefy | 49.1547 | 16.9591 |
| 16/273 | <i>rotundum</i> | 1 | 5 | Česká republika | Podbřežice | 49.2017 | 16.9246 |
| 16/274 | <i>rotundum</i> | 5 | 4 | Česká republika | Bedřichovice | 49.1804 | 16.7292 |
| 16/292 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Slovensko | Jasov | 48.6913 | 20.9594 |
| 16/293 | <i>waldsteinii</i> | 3 | 5 | Slovensko | Moldava nad Bodvou | 48.6076 | 20.9726 |
| 16/294 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Slovensko | Turňa nad Bodvou | 48.5910 | 20.8595 |
| 16/316 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Rumunsko | Vidra u Focsani | 45.9095 | 26.9124 |
| 16/321 | <i>rotundum</i> | 2 | 4 | Rumunsko | Zebil u Babadagu | 44.9379 | 28.7343 |
| 16/323 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Rumunsko | Crucea | 44.5478 | 28.2073 |
| 16/324 | <i>rotundum</i> | 1 | 4 | Rumunsko | Tandarei | 44.6509 | 27.7004 |
| 16/325 | NA | 3 | 4 | Rumunsko | Perieti u Slobozie | 44.5656 | 27.2467 |
| 16/334 | <i>rotundum</i> | 3 | 4 | Rumunsko | Valea Lungului u | 44.3557 | 23.6431 |
| 16/340 | <i>rotundum</i> | 3 | 4 | Rumunsko | Svinita u Orsovy | 44.4865 | 22.1499 |
| 16/466 | <i>waldsteinii</i> | 2 | 4 | Ukrajina | Azovs'ke | 46.9450 | 37.3433 |
| 17/29 | <i>rotundum</i> | 6 | 5 | Slovensko | Bratislava | 48.1471 | 17.0535 |
| 17/35 | <i>rotundum</i> | 2 | 5 | Rakousko | Katzelsdorf | 48.6960 | 16.7926 |
| 17/36 | <i>rotundum</i> | 2 | 5 | Rakousko | Zistersdorf | 48.5448 | 16.7749 |
| 17/38 | <i>rotundum</i> | 6 | 5 | Rakousko | Dürnkrut | 48.4616 | 16.8500 |
| 17/72 | <i>rotundum</i> | 5 | 5 | Česká republika | Žalhostice | 50.5367 | 14.0929 |

Příloha 1: Pokračování.

| kód populace | poddruh | počet studovaných jedinců | ploidní stupeň | země původu | obec | zeměpisná šířka | zeměpisná délka |
|--------------|--------------------|---------------------------|----------------|-----------------|-----------------------|-----------------|-----------------|
| 17/80 | <i>rotundum</i> | 1 | 5 | Česká republika | Čebín | 49.3152 | 16.4795 |
| 17/87 | <i>rotundum</i> | 2 | 5 | Česká republika | Tvarožná | 49.1886 | 16.7643 |
| 17/111 | <i>rotundum</i> | 1 | 5 | Srbsko | Lok | 45.2226 | 20.2185 |
| 17/112 | <i>waldsteinii</i> | 1 | 5 | Srbsko | Vilovo | 45.2422 | 20.1671 |
| 17/113 | <i>rotundum</i> | 1 | 5 | Srbsko | Vilovo | 45.2422 | 20.1671 |
| 17/119 | NA | 1 | 4 | Řecko | Neokesaria | 40.2622 | 22.4306 |
| 17/148 | <i>waldsteinii</i> | 2 | 5 | Rumunsko | Daneasa | 44.1274 | 24.5920 |
| 17/153 | <i>rotundum</i> | 3 | 5 | Bulharsko | Pisanets | 43.6619 | 26.1631 |
| 17/163 | <i>waldsteinii</i> | 1 | 5 | Bulharsko | Provadia | 43.1476 | 27.4566 |
| 17/168 | <i>jajlae</i> | 1 | 3 | Bulharsko | Venets u Karnobatu | 42.6484 | 26.8569 |
| 17/207 | <i>rotundum</i> | 2 | 5 | Srbsko | Zlot | 44.0293 | 21.9624 |
| 17/279 | <i>rotundum</i> | 1 | 5 | Srbsko | Lok u Titelu | 45.2353 | 20.1824 |
| 18/10 | <i>rotundum</i> | 1 | 5 | Česká republika | Brno-Modřice | 49.1130 | 16.6524 |
| 18/19 | <i>rotundum</i> | 3 | 5 | Česká republika | Boreč | 50.5135 | 13.9884 |
| 18/71 | <i>rotundum</i> | 2 | 5 | Německo | Laucha | 51.2294 | 11.6836 |
| 18/79 | <i>rotundum</i> | 8 | 5 | Německo | Wurzburg | 49.8011 | 9.9306 |
| 19/4 | <i>rotundum</i> | 2 | 5 | Česká republika | Luleč | 49.2510 | 16.9154 |
| 19/5 | <i>rotundum</i> | 2 | 5 | Česká republika | Želetice | 49.0049 | 16.9954 |
| 19/7 | <i>rotundum</i> | 4 | 5 | Česká republika | Drysice | 49.3404 | 17.0724 |
| 19/77 | <i>rotundum</i> | 1 | 5 | Srbsko | Vilovo | 45.2473 | 20.1621 |

A



B



C



D

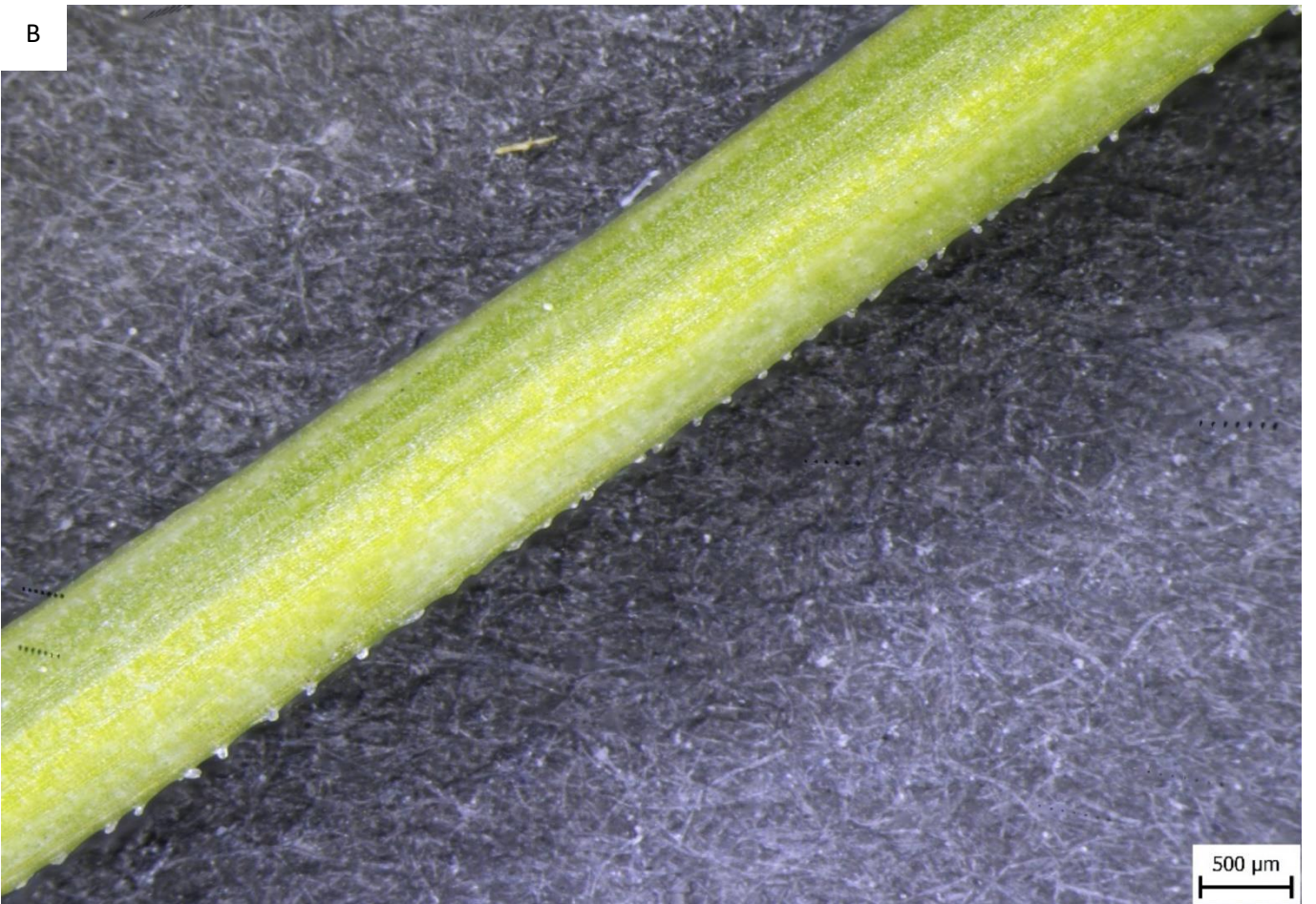


Příloha 2: A) Celkový habitus *A. rotundum* před zahájením kvetení. Napravo od vzpřímené rostliny jsou rostliny v ranějším stadiu ontogeneze s ohnutým stonkem. B) Cibule s vyrůstající dceřinou cibulkou. C) V levé části část listu, v pravé části toulec ze spodní strany. Na okraji listu jsou při bližším pohledu patrné papily. D) Květenství. Plně rozvité květy mají zvonkovitý tvar.
foto: A), C) autorka, B), D) Martin Duchoslav

A



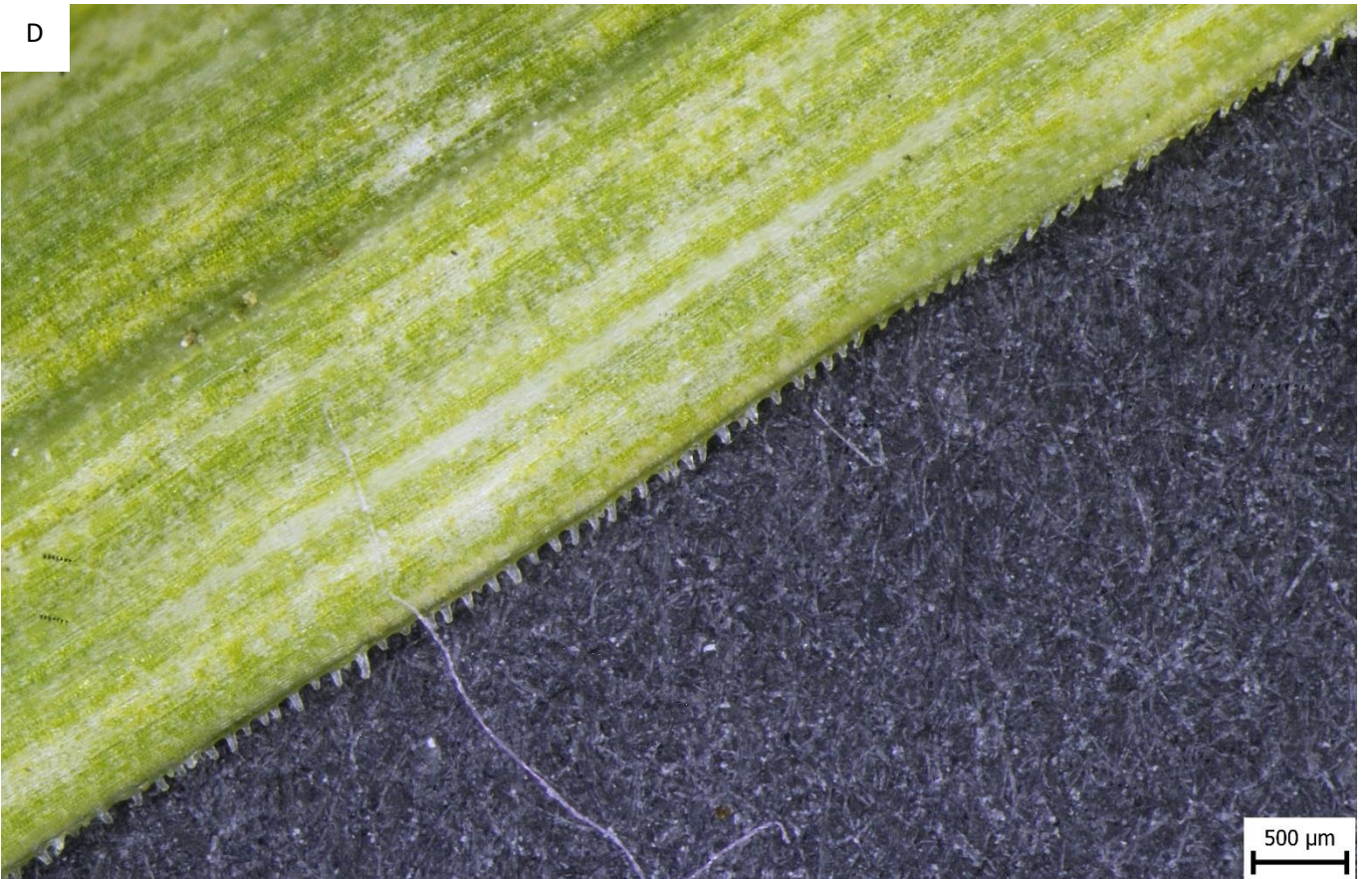
B



C



D



E

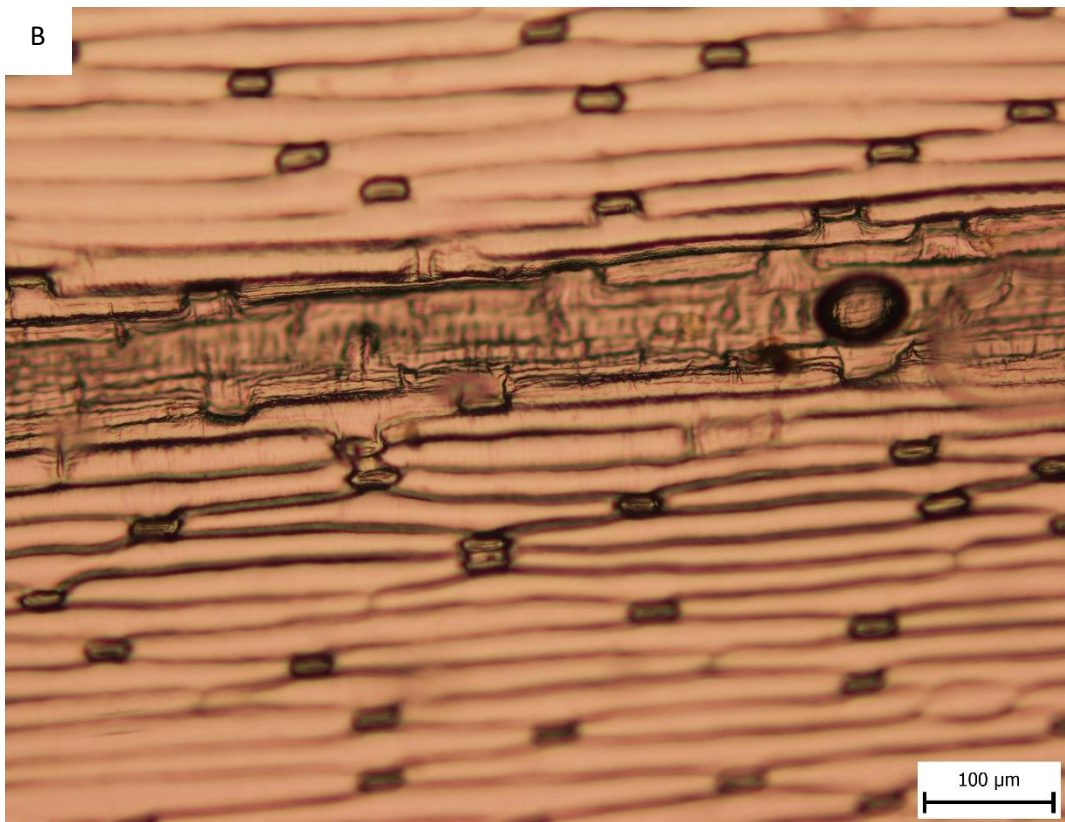
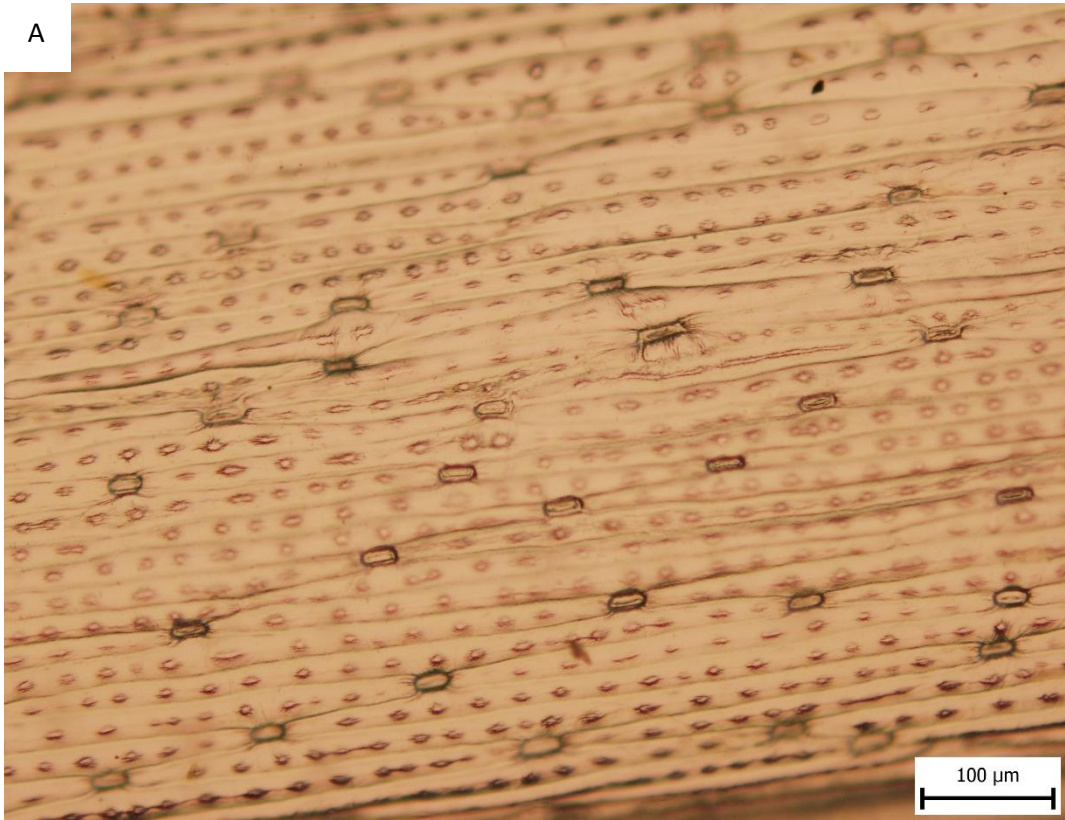


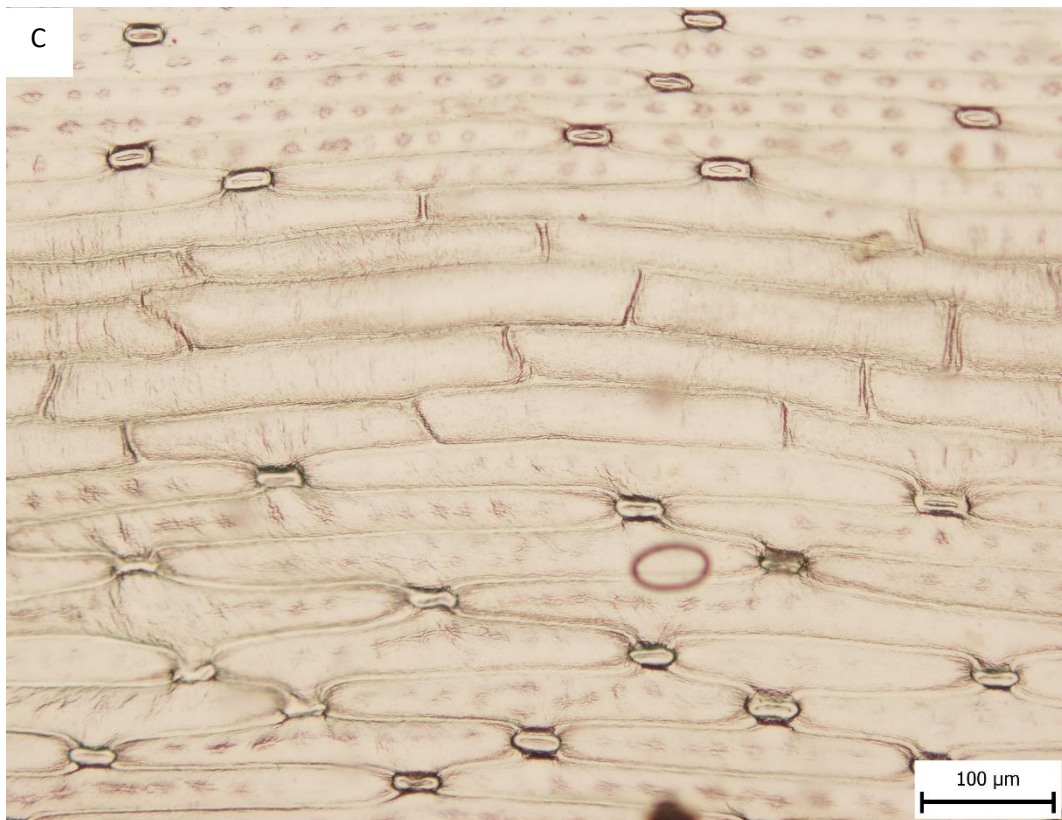
F





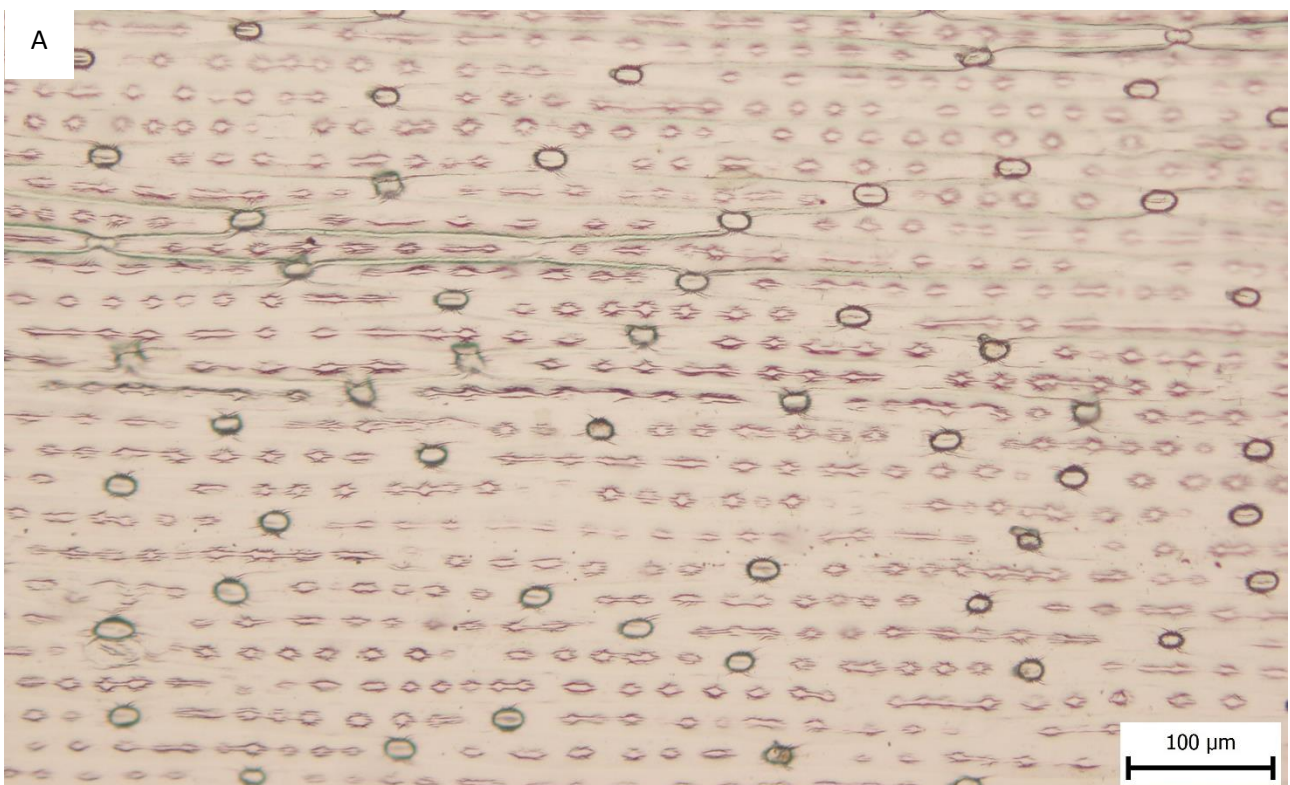
Příloha 3: Kategorie papil na listech rozeznávané v této práci. A) bez papil, B) obloučkovité, C) prstovité, D) válcovité, E) úseky lišty, F) lišta, G), H) různé tvary
Foto: autorka

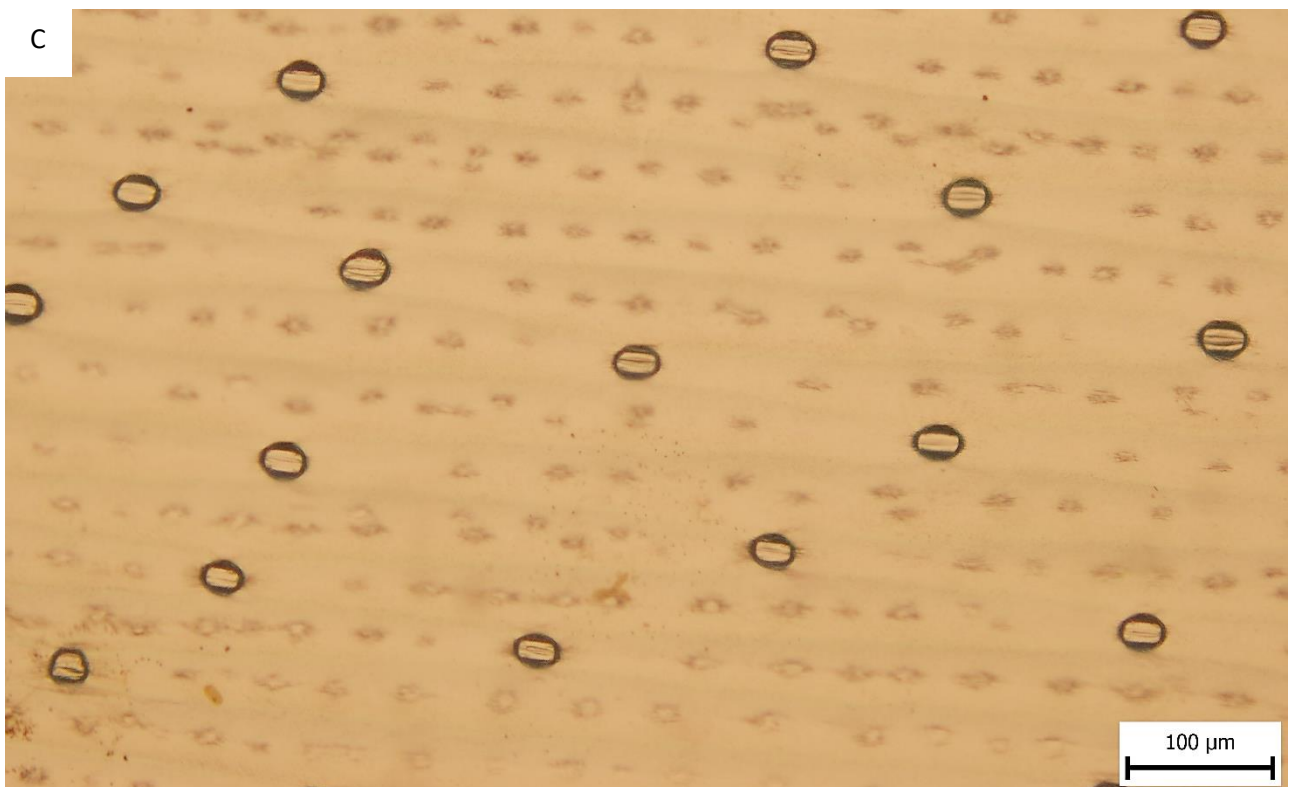
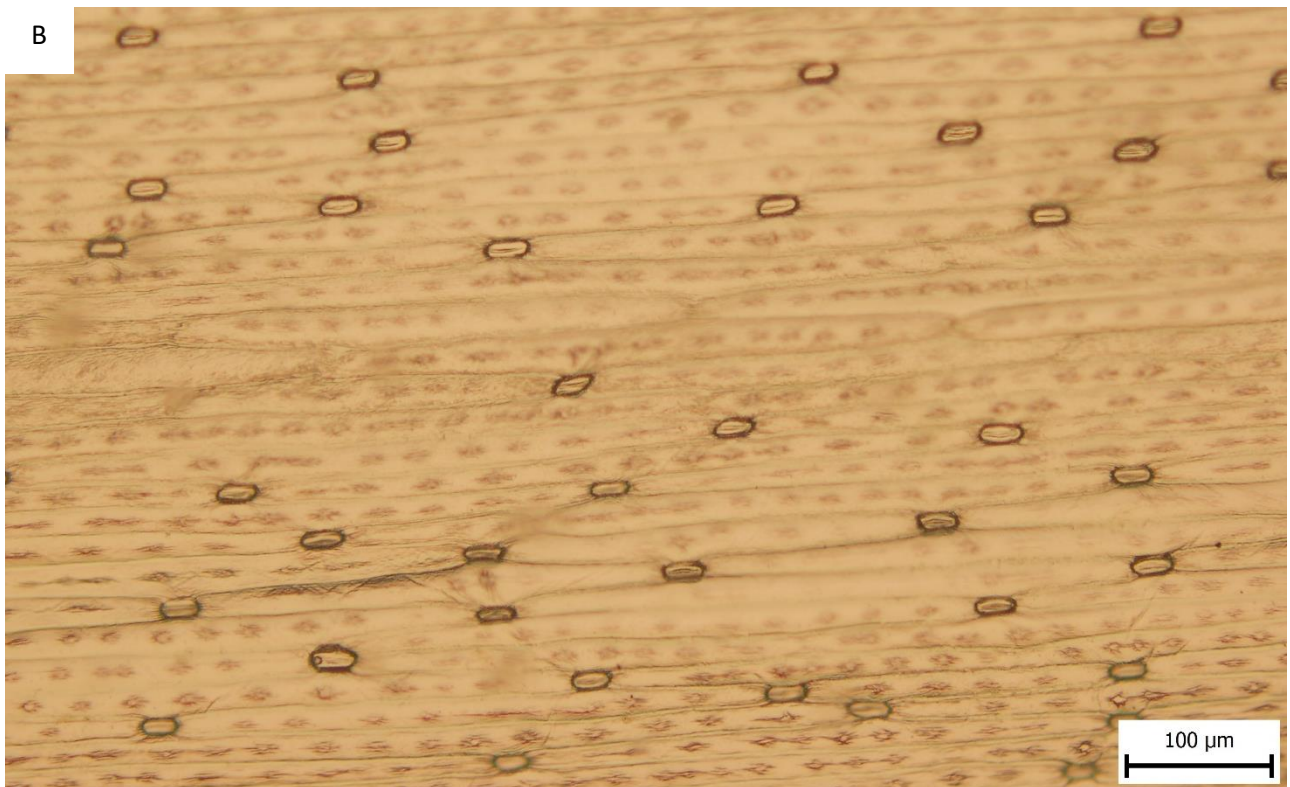




Příloha 4: Mikroskopické snímky listové epidermis *A. rotundum*. Uprostřed buněk epidermis probíhá podélná řada mikropapil. A) střed, čepel, B) vrchol, střední žilka, se stomaty, C) báze, střední žilka, bez stomat

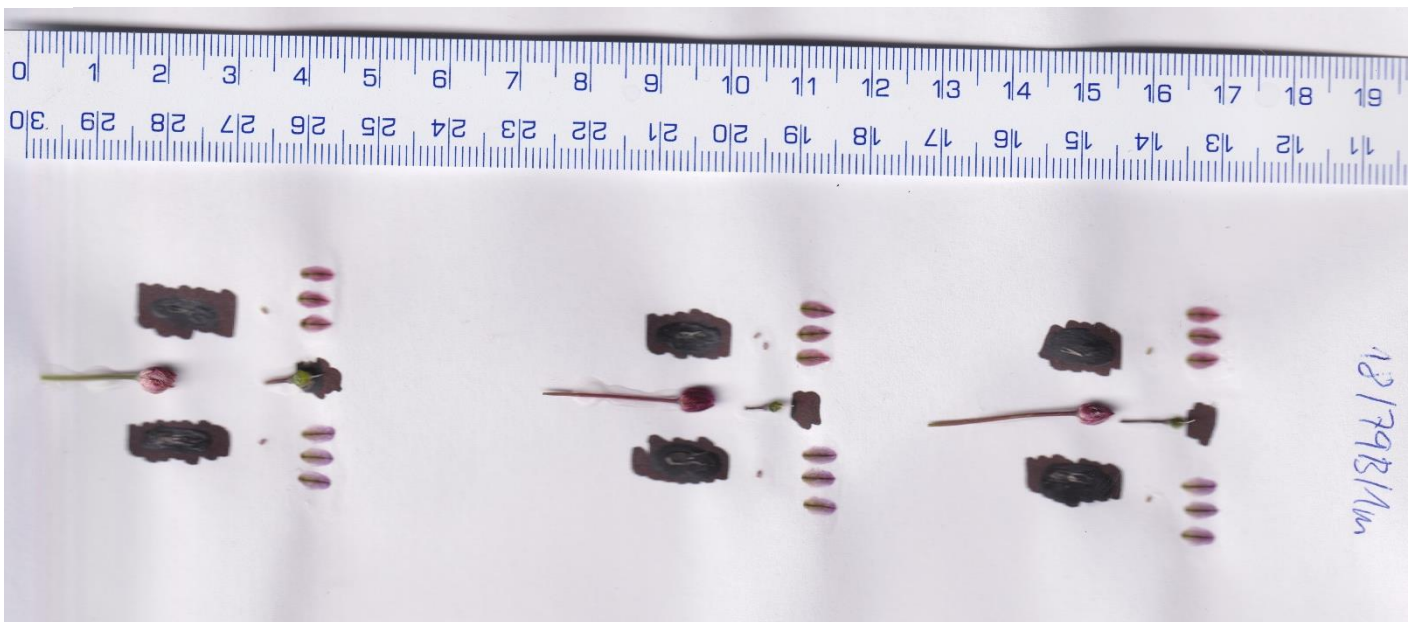
Foto: autorka





Příloha 5: Srovnání velikosti a hustoty stomat mezi ploidními stupni. A) triploid, B) tetraploid, C) pentaploid
Foto: autorka

A



B



Příloha 6: Generativní orgány *A. rotundum*. A) soubory květních částí, B) semena
Foto: autorka