

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a rostlinné produkce



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

Domestikace kukuřice seté (*Zea mays*)

Bakalářská práce

Autor práce: Ilona Šimová

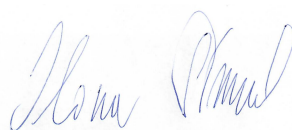
Obor studia Ekologické zemědělství

Vedoucí práce: Ing. Josef Holec, Ph.D.

© 2021 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou bakalářskou práci "Domestikace kukuřice" jsem vypracovala samostatně pod vedením vedoucího bakalářské práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autorka uvedené bakalářské práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.



V Praze dne 22.4. 2021

Poděkování

Ráda bych touto cestou poděkovala svému vedoucímu práce panu Ing. Josefu Holcovi, Ph.D. za ochotu a odborné vedení při vypracovávání bakalářské práce a za čas, který mi věnoval. Také děkuji svým přátelům panu Doc. RNDr. Jakubu Sakalovi, Ph.D. a Pavlu Svobodovi za podporu a praktické rady. A poděkování, in memoriam, patří i mému otci za jeho trpělivost v počátcích mého studia

Domestikace kukuřice

Souhrn

Kukuřice setá (*Zea mays*), je v dnešní době jednou z nejdůležitějších pěstovaných plodin. Z původní plané kukuřice existuje dnes několik moderních forem jediného druhu. Kukuřice je velmi důležitá nejen pro výživu lidí, ale i zvířat chovaných v zemědělství.

Všechny teorie se shodují v tom, že kukuřice byla domestikována ve Střední Americe, konkrétně v Mexiku v období před 5,5 až 7 tisíci lety a je následně významně spojena s kulturou starých mexických kultur, posléze národů Mayů a Aztéků a v jižní Americe s národem Inků. V čem se však teorie rozcházejí, je původní domestikovaný druh kukuřice.

První teorií je, že kukuřice vznikla z planého, později vyhynulého předka. Tento názor převládal velmi dlouho. V roce 1906 Montgomery předpokládal, že kukuřice i teosinte vznikly ze společného předka. Po té Weatherwax ve své teorii přidal k teosinte ještě *Tripsacum*. Předpokládal, že zkřížením prakukuřice s *Tripsacum dactyloides* vznikla teosinte *Euchlaena mexicana*. V současné době je zkoumána, historicky i geneticky, verze domestikace přímého předka – teosinte *Zea mays*, subsp. *parviglumis*.

První část bakalářské práce je zaměřena na evoluční vývoj, domestikaci jako takovou, její centra, podnebí tehdejší doby a jeho vliv, náhled na domestikaci kukuřice z pohledu současné genetiky. Též bude popsáno, jakými změnami prošla kukuřice na své cestě od planého druhu po současnou podobu dnešní kukuřice.

Druhá část práce se zaměří na postupný vývoj jednotlivých teorií domestikace kukuřice, jak z pohledu samotné myšlenky, tak v časové linii.

V závěru práce pak bude souhrn názorů, která z těchto teorií se jeví jako nejpravděpodobnější.

Klíčová slova: evoluce, domestikace, kukuřice, domestikační centra, vývojové teorie kukuřice

Maize (*Zea mays*) domestication

Summary

Maize (*Zea mays*) is one of the most important crops today. There are several modern forms of single species, which comes from the original wild maize. The maize is very important not only as nutrition of humans, but also as nutrition of domesticated animals.

All theories agree that the maize was domesticated in Central America, more precisely in Mexico, some where between 5500 and 7000 years ago. Consequently, the maize is intimately linked to the Ancient Mexican cultures, later to the Mayans and Aztecs, or to the Inca Empire in South America. There is, however, a disagreement about the original domesticated maize species.

The first theory consists in saying that the maize came from a wild, later extinct, ancestor. This opinion persisted for a long time. In 1906, Montgomery supposed that both maize and teosinte had come from the same ancestor. Later on, Weatherwax in his theory added another type to teosinte: *Tripsacum*. He supposed to get teosinte *Euchlaena mexicana* by an interbreed of “proto-maize” and *Tripsacum dactyloides*. Today, the version of domestication of the direct ancestor, teosinte *Zea mays*, subsp. *parviglumis*, is studied, both historically and genetically.

The first part of the Bachelor thesis focused on evolution, domestication and its centres, past climate and its influence and view of the modern genetics on domestication. There is also a description of the changes, which led in the maize evolution from the wild uncultivated type to its modern form.

The second part of the Bachelor thesis deals with the progression in the theory of maize domestication, from the perspective of both concept and time line.

Its final part summarizes various opinions, which one of the theories is most likely to be correct.

Key words: evolution, domestication, maize, centres of domestication, theories on maize evolution

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod..... | 9 |
| 2. Cíl práce..... | 11 |
| 3. Literární rešerše..... | 12 |
| 3.1. Kukuřice a její historie..... | 12 |
| 3.1.1. Popis plodiny z pohledu botaniky..... | 13 |
| 3.1.2. Zajímavosti o kukuřici..... | 16 |
| 3.2. Výživa ve světě..... | 17 |
| 3.3. Podnebí v počátcích domestikace | 18 |
| 3.4. Domestikace | 21 |
| 3.5. Proces domestikace | 24 |
| 3.5.1. Centra domestikace dle Vavilova..... | 25 |
| 3.5.2. Neolit..... | 26 |
| 3.5.3. Ohniska neolitické revoluce..... | 26 |
| 3.5.3.1. Blízký východ..... | 27 |
| 3.5.3.2. Asie..... | 28 |
| 3.5.3.3. Afrika..... | 28 |
| 3.5.3.4. Amerika..... | 28 |
| 3.5.3.5. Papua a Nová Guinea..... | 29 |
| 3.6. Domestikace z pohledu genetiky..... | 29 |
| 3.6.1. B chromozomy v kukuřici..... | 34 |
| 3.7. Existence několika teorií, jejich vývoj | 34 |
| 3.7.1. Teorie domestikace z primitivní kukuřice a <i>Tripsacum</i> | 34 |
| 3.7.2. Teorie domestikace z teosinte (<i>Zea mays</i> , subsp. <i>mexicana</i> a subsp. <i>Parviglumis</i>)..... | 37 |
| 3.7.3. Šíření kukuřice..... | 41 |
| 4. Závěr..... | 43 |
| 5. Použitá literatura..... | 45 |
| 6. Seznam použitých zkratk..... | 48 |
| 7. Seznam obrázků..... | 49 |

Úvod

Kukuřice setá (*Zea mays*) je nejvýznamnější zemědělskou komoditou celého světa. Je jednoletou, jednoděložnou, teplomilnou robustní trávou. Patří ke starým kulturním plodinám. Její původ je řazen do tropické oblasti Střední a Jižní Ameriky. Již před 5.000 lety před naším letopočtem ji pěstovali Aztékové pro své rozličné potřeby (Wayne et al. 2004).

Aztékové měli dokonce i boha kukuřice, byl jím Tlalok, který byl současně bohem plodnosti, deště a sklizně. V Mexiku byla uctívána bohyně kukuřice Cintli, Z existence božstev je nejlépe vidět, co kukuřice v životě těchto národů znamenala (kolektiv autorů 1970).

Cílená domestikace plodin – počátky zemědělství – byla nejprve vydatně doplňována lovem a sběračstvím. Samotnému pěstitelství předcházela předzemědělská éra pouhého pozorování a ochrany rostlin v místech jejich přirozeného výskytu. Následovala další intenzifikace procesu cíleným vyséváním rostlin, stále v místech přirozeného výskytu a pak teprve vsev do nových lokalit (Pečírka 1979). Původní možnosti pěstování rostlin byly tedy velmi omezené spektrem divoce rostoucích druhů, které byly dostupné a staly se tak později základem tradičního zemědělství daných oblastí.

Nejstarší nesporné důkazy domestikované kukuřice jsou z jeskyně Guila Naquitz v Guerrero, stát Mexico. Jsou datované do období cca 4.280 až 4.210 let před naším letopočtem. Nejstarší škrobová zrna z domestikované kukuřice byla nalezena v úkrytu Xihuatotla v údolí Rio Balsas v Guerrero. Tato zrna jsou datována z období 9 tis. let před naším letopočtem. Kukuřice se rozšířila pravděpodobně díky šíření osiva pomocí obchodních sítí a nikoliv migrací lidí. V letech 3.200 před naším letopočtem byla již plně rozšířena do oblasti jihozápadních Spojených států. Do roku 700 našeho letopočtu se již uchytila i v dnešní Kanadě. Stala se tak součástí již existujících zemědělských tradic, např. pěstování dýní nebo slunečnic (Hirst 2017).

Civilizace staré Asie byla založena na rýži, evropská na pšenici a základem zemědělství původního obyvatelstva Ameriky byla kukuřice. Její vysoká produktivita jako chlebového obilí vedla k tomu, že hustota obyvatelstva v Americe byla poměrně vysoká (Řimnáč 1962).

V době objevení Ameriky byla kukuřice základem zemědělství od krajů La Plata až po dnešní USA. V kobkách domorodců Severní Ameriky, v hrobech Inků a v pohřebištích Peruánců se uchovaly palice i zrna kukuřice (Hruška et al. 1962).

Do dalších částí světa jako jsou Evropa, Asie či Afrika se dostala až v průběhu 16. a 17. století, tedy po té, kdy Kolumbus objevil Ameriku. Na území dnešní ČR se rozšířila

pravděpodobně z Turecka, proto se jí též říkalo turecká pšenice nebo turecké žito. Na Moravě se jí říká „turkyně“. (Sobotka & Jelínková-Paroulková 1958).

Kukuřice je celosvětově nejrozšířenější plodinou. Existuje 14 zemí, v kterých se odhaduje, že kukuřice zajišťuje 25 – 50 % celkové spotřeby lidské energie. Je důležitým zdrojem oleje na vaření, biopaliva a krmiva pro zvířata. Předpovídaných 9 miliard lidí na světě bude do roku 2050 potřebovat až o 70 % více potravin než dnes a velká část zvýšené poptávky bude pocházet z rozvojových zemí. Nezbytné navýšení produkce kukuřice bude vyžadovat změny v agrotechnice a gentické zlepšování. Existuje však nebezpečí v podobě vysokých environmentálních nákladů v důsledku nadměrného užívání syntetických hnojiv, které nelze udržet (Yan at al 2011)

Kukuřice v podmínkách českého zemědělství je velmi významnou plodinou. V důsledku příznivých klimatických podmínek v době květu rostlin produkce kukuřice postupně vzrůstá. Kukuřici lze zařadit mezi plodiny, v jejichž výrobě je ČR soběstačná. Přesto je nutné brát v úvahu, že ČR má omezenou výměru oblastí, které jsou pro pěstování kukuřice na zrno vhodné. Ponejvíce se kukuřice pěstuje jako krmivo pro hospodářská zvířata (Kůst a Stehlíková 2017).

Ze statistik vyplývá, že produkce kukuřice na zrno od roku 1990, kdy činila 257 tis. t, postupně vzrůstá. V roce 2012 nejvyšší nárůst na 2.326 t. Od té doby pokles na 1.686 tis t v roce 2018 (tabulka ČSÚ 2018).

Zemědělská produkce představuje dnes jediný způsob obživy pro lidi, ať už přímo nebo prostřednictvím krmení hospodářských zvířat. Nejdůležitější jsou obiloviny – rýže, pšenice a kukuřice (FAO ročenka 2019)

Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je zpracovat literární rešerši odborné a vědecké literatury, zaměřenou na domestikaci kukuřice a zároveň čtenáře seznámit o průběhu domestikace a o tom, kde a kdy kukuřice vznikla. Práce pojednává o rozboru několika teorií, které domestikaci kukuřice popisují a následně vyhodnocují, která z těchto teorií se na základě popsaných poznatků jeví jako nejpravděpodobnější.

3 Literární rešerše

3.1. Kukuřice a její historie

Pro kukuřici existují různá česká jména: turecké žito, turecká pšenice, turkyně, indiánské obilí, indiánská pšenice, kukuřice obecná, mais, kukuřice setá. Pěstuje se jako kulturní plodina v mnoha oblastech světa. Často i zplaňuje v blízkosti polí, silnic a železničních tratí (Dvorská - Hochmanová 2017).

Kukuřice je rostlina cizosprašná, samoopylení jen v nepatrné míře (1 – 5 %). Opakované samoopylení snižuje životnost potomstva. Lata se vyvíjí o 2 – 4 dny dříve než klasy. Prášení nastává v ranních hodinách a trvá obvykle 2 – 7 dní. Pyl je roznášen na velkou vzdálenost. Vše rozkvétá postupně odshora dolů (Sobotka & Jelínková - Paroulková 1958).

V současné době se pěstují hybridy, které se odlišují účelem využití a dobou dozrání. Dokonce byla vyšlechtěna i okrasná forma kukuřice. Největšími producenty kukuřice ve světě jsou USA, Čína a Brazílie. Kukuřice má rozmanité využití, např. v potravinářství, papírnictví, farmacii, při výrobě barev či pohonných hmot. Nejznámější je forma kukuřičných lupínků nebo kukuřičné výrobky zdravé výživy.

Kukuřice patří mezi tři nejdůležitější plodiny světa. V současnosti existuje i kontroverzní model kukuřice jako GMO. I v ČR byla pěstována od roku 2005 do konce roku 2016. V ostatních státech EU, jako jsou Španělsko, Portugalsko, Francie či Německo, je dosud pěstována. Povolena je pouze odrůda s modifikací odolnosti proti zavíječi kukuřičnému. V souvislosti s pěstováním GM kukuřice se rozhořel boj mezi jejími zastánci a odpůrci, které končí někdy i ničením pěstované GM kukuřice aktivisty na polích zemědělců (Kocián, 2017).

Díky velké variabilitě, přizpůsobivosti a velké výnosnosti se kukuřice šířila v zemích Starého světa neuvěřitelně rychle a na velké vzdálenosti jako žádná jiná plodina, i když jí v Evropě byly velkým konkurentem brambory a v ostatních světadílech přizpůsobené obilniny a luskoviny, v Asii zejména rýže a sója (Hruška et al. 1962).

Modelové situace vyplývající z archeologických a etnografických výzkumů americké kukuřice vysvětlují změnu typů kukuřice v různých částech Ameriky. Tyto odchylky souvisí s hypotézou o vztahu mezi používáním kukuřice a vývojem keramické kultury v severní části Jižní Ameriky. Vychází z poznatků Hughha Iltise, Johna Smalleye a Michaela Blakeho, že kukuřice byla nejprve využívána pro svůj cukr jako fermentovaný nápoj, jsou prozkoumávány společenské projevy ve spojení zmíněných nápojů a rané keramické kultury. Tyto kontexty se zdají být spjaté s darováním a vzájemností. Lovce-sběrač to nemůže ze svého úhlu pohledu pochopit, protože nevidí své sociální postavení. Skupinové interakce musí být považovány za

rozhodující faktor v pružných strategiích, které lovci-sběrači používali k přežití. Odolnost je schopnost, kterou skupina reaguje na měnící se životní prostředí nebo kulturní podmínky, aby pokračovala ve své existenci. V tomto smyslu může být použití rostlin vnímáno jako ekonomická či společenská role v přežití jedince i skupiny. Taková interakce je spojována s územním chováním jak na úrovni jedince, tak i skupiny (Staller et al. 2006).

Existuje ještě jedna otázka, která má konsensus: Amerika je domovem rostliny tohoto druhu a je nejdůležitější potravinou Nového Světa. Dřívější názor, že rodištěm kukuřice je Starý svět, ztratil svůj kredit a dvojznačnost pokračovala pouze ve Střední a Jižní Americe. Hlavní potíž je v tom, že žádný divoký předek se nedokázal bezpodmínečně identifikovat, tak jako je tomu u většiny pěstovaných plodin. Geisler považoval jižní i severovýchodní Brazílii a Paraguay za centrum původu. Střední Ameriku a Mexiko považoval pouze za středisko. Galinat naopak věří, že Mexiko a Střední Amerika jsou vstupy, odkud se kukuřice přepravovala do Peru, Brazílie a Argentiny, později i do USA a Kanady.

Starověké kultury Starého světa kultivovaly mnoho rostlin, ale o kukuřici nebyla zmínka ani v písemných kronikách a artefaktech. Také v Číně se první stopy produkce kukuřice objevily dvě až tři desetiletí po úžasném výletu Kryštofa Kolumba. Pekingská kukuřice byla pěstována od počátku 18. století, což samo o sobě vylučuje myšlenku původu z Číny (Hruška 1962)

V době objevení Nového světa byla kukuřice velmi rozšířena jako hlavní chlebovina v Severní a Jižní Americe (Řimnáč 1962).

Velký význam kukuřice pro člověka a světové hospodářství je zřejmý podle toho, že v době před 500 lety, tj. od okamžiku, kdy se stala majetkem celého světa, zvětšila se plocha jejích osevů a sklizní tak daleko, že zaujala třetí příčku mezi všemi pěstovanými plodinami na Zemi. Celkovou sklizní se přibližuje pšenici a svou osevní plochou rýži. Rýže se téměř výhradně pěstuje s umělou závlahou. Kdyby se v těchto podmínkách pěstovala kukuřice, byla by celková sklizeň zrna nejméně dvojnásobná proti té, kterou poskytuje rýže. Skutečnosti, které vyplývají ze srovnání osevních ploch, celkových sklizní a průměrných hektarových výnosů tří hlavních plodin ukazují, že kukuřice je z nich nejproduktivnější a poskytuje nejlepší předpoklady pro další zvyšování výnosů. Lidstvo má tedy v kukuřici ohromnou rezervu (Hruška 1962).

3.1.1. Popis plodiny z pohledu botaniky

Kukuřice setá patří mezi semenné rostliny, kmen krytosemenné. Je rostlinou jednoděložnou, patří do čeledi lipnicovitých - *Poaceae* (Řimnáč 1962).

Kukuřice je jednoletá rostlina. Má přímý jednoduchý stonek s 3 – 5 mm dlouhým uťatým jazýčkem. (Hoskovec 2017). Stéblo je vzprímené, dužnaté, u nás 1,2 – 3 m dlouhé. Maximální výška je 5 m. Skládá se článků, tzv. internodií, oddělených plnými kolénky, tzv. nody. Článek, na kterém se vytváří klas, má úžlabí rozšířené – viz obr. č. 2. Stéblo je naspodu silnější s více kolénky. Nejvyšší článek na vrcholu stébla vyrůstá v latu (Sobotka & Jelínková - Paroulková 1958).

Kukuřice má mohutný kořenový systém s provazčitými kořeny, které pronikají do hloubky 2 – 5 m, zásobují rostlinu vodou. V orniční vrstvě je rozvětveno plošné bohaté jemné vlášení. Druhotně vytváří rostlina na nejnižších koléncích stébla též vzdušné kořeny (Sobotka & Jelínková - Paroulková 1958).

Listy jsou podlouhle kopinaté, čepel plochá, širší než 4 cm. (Hoskovec 2017). Z každého kolénka na stéble vyrůstají střídavě po jedné i druhé straně vstřícné listy. List sestává z listové pochvy, která krátkým obrveným jazýčkem obaluje a vyztužuje příslušný článek stébla a dvě dlouhé a poměrně široké listové čepele. Dlouze kopinaté listy jsou na povrchu jemně obrvené, na spodní straně hladké. Listová ouška, typická pro obilniny, se u kukuřice nevyskytují (Sobotka & Jelínková - Paroulková 1958).

Na rozdíl od ostatních obilnin jsou různě pohlavní a jednodomé. Samčí květenství – lata – je odděleno na vrcholu rostliny – viz obr. č. 1. Samičí květenství – klas – je umístěn ve střední části stébla. Lata je složena z větve hlavní a různého počtu spirálovitě rozestavených větví vedlejších. Na hlavní větvi jsou samčí klásky sestaveny ve více řadách, na vedlejších větvích jsou ve dvou řadách. Klásky tvoří dvojice květů, z nichž jeden je přisedlý a druhý na stopce. Květy mají tři prašníky. Pestíkové, čili samičí květenství je sestaveno v klasech (palicích), vyrůstající v úžlabí listů. Osu klasu tvoří klasové vřeteno, v jehož jamkách sedí samičí klásky seskupené v podélných řadách. Vždy po dvou sblížených (obvykle 8, 10, 12, 14 – 24 řad). Klásky jsou dvoukvěté, avšak jen jeden kvítek je plodný. Kulovitý semeník je zakončen dlouhou (25 – 35 cm), nitkovitou, řídce obrvenou čnělkou, která je téměř po celé délce schopna opylení. Tyto „blizny“ za květu vyčnívají z listenů, jež v počtu 4 – 5 – 12 obsahují klas. Obalové listeny jsou v podstatě listovými pochvami, které mají často i více nebo méně vyvinutou listovou čepel. (Sobotka & Jelínková - Paroulková 1958). Samičí klasy jsou až do doby zralosti obalené pochvami. Kukuřice kvete od července do října (Hoskovec 2017).

Kukuřice náleží podle botanické povahy mezi obilniny, ale ve smyslu polně technologickém se však řadí mezi okopaniny a má také jako okopanina zvýšené nároky na živiny, přípravu půdy a kultivaci během růstu. Z hlediska zemědělského využití považujeme kukuřici také za pícninu.

Rostlina je náročnější na teplo, náročná na závlahu, ale tu dohání dlouhými kořeny, místy až 5 metrů dlouhými. Má ráda střední až lehčí půdy, polopropustné a vzdušné. Na podzolu se musí půda prohnout a vyvápnit. Zasévá se po ovsu či směsce, před tím hnojená chlévskou mrvou, nejlépe v rozmezí počátku až polovině května (Řimnáč 1962).

Plodem je neokoralá obilka (Hoskovec 2017). Obilka - zrno, jejíž krátké plody zůstávají obvykleji drolení na klasovém větenu. Zrno sestává v podstatě z části zárodečné – klíčku (embrya), který je vložen na ploché části zrna, a to v klasu pravidelně, směrem ke špičce palice a z části zásobní (endospermu). Endosperm vyplňující celý vnitřek zrna může být podle své struktury moučnatý až sklovitý. Zrno je různé velikosti, tvaru i barvy, která je dána kombinací zabarvení oplodí (perikarpu), aleuronové vrstvy a endospermu (Sobotka & Jelínková - Paroulková 1958).

Podle ranosti je rozdělována na odrůdy velmi rané s dobou růstu 111 - 130 dní, rané 131 - 135 dní, polopozdní 136 - 145 dní, pozdní 146 - 150 dní a velmi pozdní nad 150 dní. Doba zrání kolísá v rozmezí 7 - 12 dní u raných odrůd, u pozdních pak 12 – 28 dní. Klíčivost zrna bývá 50 – 100 %, čistota 92 – 100 %. Teprve po třech až čtyřech letech utrpí zrno na klíčivosti (Řimnáč 1962).



Obrázek č. 1: **Kukuřice se samčími květy.** Volný obrázek bez autorských práv. 2019

Antimikrobiální peptidy jsou účinné proti různým patogenům rostlin a nově jsou považovány za součást systému ochrany rostlin. Jsou v prokaryotických i eukaryotických buňkách a mohou existovat ve všech formách života. Peptid SM-985 v kukuřici *mexicana* je bohatý na arginin a skládá se z dalších jednadvaceti aminokyselin. Antimikrobiotická aktivita byla potvrzena proti šesti bakteriálním rostlinným patogenům, Dokáže zabránit infekci a je

citlivý na chloridovou vápenatou sůl. Funguje jako náhražka antibiotik s nízkou cytotoxicitou. Je zkoumán mechanismus antimikrobiální aktivity proti G⁺ i G⁻ bakteriím (Gutb 2020).



Obrázek č. 2: **Palice kukuřice**, Biggs et al, 2004

3.1.2. Zajímavosti o kukuřici

- Kukuřice byla pokusnou rostlinou J. G. Mendela (Briggs & Walters 2001)
- První vyobrazení celé rostliny přinesl Fuchsův herbář z roku 1542 a podle něho později četné herbáře, které první zobrazení kopírovaly nebo často i nevhodně upravovaly (Hruška et al. 1962)
- Ch. Darwin zkoumal vlivy samosprašnosti a cizosprašnosti na různých rostlinách, mimo jiné i na kukuřici (Briggs & Walters 2001)
- Ve své knize z roku 1876 Darwin zveřejnil obecný, experimentálně ověřený závěr, že potomstvo cizosprašných rostlin je obecně vyšší než potomstvo rostlin samosprašných. Jeho rozdíly byly vysoké a dané malým množstvím analyzovaných rostlin (Briggs & Walters 2001)
- Jako první upozorňoval na kukuřici Petr Martyr v r. 1511. Ve španělských kronikách z konce 16. a počátku 17. století nazývali kukuřici „mais“ podle názvu, jímž ji označovali karibští indiáni (Hruška et al. 1962)
- Teprve v roce 1935 provedl Fischer podrobnou analýzu Darwinových experimentů a zjistil, že jeho práce je správná. Fischer použil statistické testy pro studium malých vzorků, použité poprvé počátkem 20. století (Briggs & Walters 2001)

3.2. Výživa ve světě

Strava lovců – sběračů sestávala z širokého spektra ovoce, semen, kořínků, výhonků, masa, orgánů a všech dostupných jedlých rostlin a listů. Tyto suroviny poskytovaly mnohem méně energie a více živin i vlákniny, než je běžné v dnešní stravě, složené hlavně ze škrobových zrn, mléčných produktů, rafinovaných tuků, cukrů a luštěnin. Tento vysoký příjem energie může mít vliv i na rozvoj civilizačních onemocnění (Lindeberg 2012).

Dějiny pěstování kukuřice ukazují, že novinkou není ani pěstování kukuřice pro výkrm hospodářských zvířat. Kukuřice patří mezi plodiny, které měly velký vliv na rozvoj lidské společnosti. Zvláště USA se právě díky ní podařilo pronikavě zvýšit výrobu obilí a dát živočišné výrobě pevnou základnu. Mohutný rozvoj a vzrůst živočišné výroby byl docílen proto, že byl nalezen hlavní článek, jehož pomocí bylo možno v krátké době prudce zvýšit výrobu krmiv. Tímto článkem byla kukuřice. Bylo jasné, že hlavní podmínkou rozvoje živočišné výroby, je právě krmivová základna (Řimnác 1962).

Kukuřice je ideální velkovýrobní plodinou, která se úspěšně šíří celým světem a je pro nás doslova klíčem k řešení palčivých problémů krmivové základny. Přispívá k řešení tzv. obilního problému a k intenzifikaci našeho zemědělství vůbec (kolektiv autorů 1970).

Budou-li se silážovat stébla spolu s palicemi do mléčné voskové zralosti a celé užívat stejně jako plnohodnotné zrno, bude možné pěstovat kukuřici všude tam, kde roste pšenice nebo žito. To jsou začátky nového pojetí pěstování kukuřice. Toto pojetí umožňuje takový růst produktivity zemědělství, na který nebylo dříve ani pomyslení (Řimnác 1962).

Ve své společenské roli nabízela kukuřice charakteristiky, které stejně jako jiné rostliny, mohly být používány lidmi k výrobě fermentovaných nápojů. Ve skutečnosti se nyní věří, že předchůdce kukuřice teosinte (*Zea mays*, subsp. *parviglumis*), byl nejprve používán pro žvýkání cukru. Obsah cukru z teosinte i z kukuřice se tak stal produktem, který by se mohl změnit na fermentované nápoje. Vzhledem k tomu, že jídlo a nápoje jsou jasně spadající do okruhu darů – jsou nabízeny hostům v sociálním a ceremoniálním kontextu – proto se dobře přizpůsobily společenským vztahům lovců-sběračů. Ti se pohybovali po celém obývaném území, a pokud se stěhovali do nových krajů, brali kukuřici s sebou (Stahler et al. 2006).

U nás se pěstování kukuřice více rozšířilo až začátkem 20. století, zvláště se zaváděním hybridního osiva. Přitom dosud převažují dva užitkové směry: kukuřice na zrno a kukuřice na siláž. Dále se rozvíjejí další alternativní formy zpracování produkce kukuřice. Jedná se zvláště o využití zrna v potravinářském průmyslu na výrobu škrobu, izoglukózy, tuků a olejů, nových mlýnských a pekárenských produktů.

Pro průmyslové zpracování slouží kukuřice jako surovina pro výrobu stavebních hmot, papíru a lepenky, lepidel, bioplastů, dále v chemickém, kosmetickém a farmaceutickém průmyslu, nejnověji pro výrobu obnovitelných zdrojů energie (bioetanol, bioplyn, biomasa).

V krmivářství se kromě tradičních postupů rozvíjí nové technologie sklizně, úpravy, konzervace, skladování a využití produktů kukuřice.

Uvedené faktory spolu se změnou klimatu (rozšiřující se oblasti přísušků), vedou k expanzi kukuřice do netradičních oblastí a působí na její další rozšiřování. Těmto trendům se přizpůsobuje i šlechtění kukuřice (Zimolka 2008).

Užitkovost kukuřice v tropickém zemědělství představuje v podstatě pozměněný maniok. Je přizpůsobená k udržení výnosů v dobře upravené tropické půdě. Kukuřice je dobře vybavená pro pěstování v těžší, vysoce úrodné půdě. Čtyři základní charakteristiky kukuřice určují její zvláštní užitečnost pro lidstvo v Americe: její nutriční složení, půdní a klimatické požadavky, vzorec zrání a skladování. Kukuřice je obilnina a sdílí s jinými domácími obilovinami schopnost efektivně využívat bohaté půdní živiny pro syntézu bílkovin. Na rozdíl od tropických okopanin, obsahují obiloviny ve svých jedlých částech značné množství bílkovin na jednotku hmotnosti. 9 – 10 % sušiny celozrnné kukuřice tvoří bílkoviny. Podíl bílkovin na jednotku hmotnosti a procento bílkovinných kalorií v semenu kukuřice a jiných obilovin je důležitý, protože tyto plodiny, zejména kukuřice, mají vysoké výnosy na hektar. Kukuřice se dá zkombinovat s vhodným množstvím domácích luštěnin a doplnit tím nedostatek aminokyselin. Hlavním úkolem této kombinace v dietě je poskytovat vyváženost prvotních živin – bílkovin, sacharidů i tuků (Roosevelt 1980).

3.3. Podnebí v počátcích domestikace

Na úvod této kapitoly je dobré vysvětlit rozdíl mezi počasím a klimatem. Obojí se lidstva velmi dotýká. Počasí je aktuální stav v atmosféře. Je velmi variabilní (proměnlivé) během několika hodin, dnů, v průběhu roku. Závisí též na právě probíhajícím ročním období a je rozdílné i ve srovnání s jinými roky. Z probíhajícího počasí, které sledují meteorologové, jsou stanovovány předpovědi počasí.

Klima je pak charakteristický režim počasí v dané lokalitě. Jednotlivé meteorologické veličiny (teplota, atmosférické srážky, tlak vzduchu, směr a rychlost větru, sněhová pokrývka atd.) jsou statisticky zpracovávány (průměry, extrémy, denní a noční chody, střídání počasí, počty dní apod.) za různá období, nejméně však za 30 dní. Proměnlivost klimatu z pohledu dlouhodobých statistik je podstatně menší oproti aktuálnímu počasí.

Klima je tvořeno vzájemnými interakcemi mnoha vlivů, např. sluneční záření, změny orbitální dráhy Země, na Zemi je to pak rozložení kontinentů a oceánů, sopečná činnost či vegetace. I uvnitř klimatického systému se mění chemické složení, probíhají biologické změny, využití půdy či koncentrace skleníkových plynů. V klimatickém systému jsou podstatné tzv. zpětné vazby. V důsledku těchto existujících vazeb se mohou anomálie vzniklé počáteční poruchou zesilovat (kladná zpětná vazba) či zeslabovat (záporná zpětná vazba). Nejčastější kladnou zpětnou vazbou je vztah mezi teplotou vzduchu a rozsahem zalednění či sněhové pokrývky. Pokles teploty je v důsledku větší zasněžené či zaledněné plochy, tudíž zvýšení odrazu slunečního záření od bílé krajiny. Naopak příkladem záporné zpětné vazby se jeví vazba mezi teplotou a vznikem kupovité oblačnosti v letním období. Vlivem slunečního záření se ohřívají přízemní vrstvy vzduchu a vzniká stoupavé proudění, tzv. konvence, a tím dochází ke vzniku kupovité oblačnosti. Oblačnost pak část dopadajícího slunečního záření odrazí zpět do atmosféry. Obecně lze říci, že kladné zpětné vazby podporují nestabilitu klimatu a naopak záporné zpětné vazby stabilitu klimatu zvyšují. Jejich míra působení se mění v průběhu dne, roku i v rámci různých lokalit.

Podnebí se v minulosti měnilo a změny probíhají i dnes a stále probíhat budou. Rekonstrukcí podnebí před přístrojovým měřením se zabývá historická klimatologie a paleoklimatologie. Studium těchto věd nám předkládá obraz stavu a chování klimatu v dobách, kdy převažovaly vlivy přírodních faktorů (Metelka & Tolázs 2009).

Posledních 10 tis. let je teplota nastavena na průměrných 14°C. To lidem celkem vyhovuje a dokázali vytvořit úžasné společenství – pěstují plodiny, domestikovali zvířata i rostliny, staví města. V posledních 100 letech vytvořili skutečně globální civilizaci.

Zemský termostat je složitý křehký mechanismus, jehož jádrem je oxid uhličitý, plyn bez barvy a zápachu. Hraje klíčovou roli v udržení rovnováhy, která je nezbytná pro život. Oxid uhličitý je vedlejším produktem spalování fosilních paliv, který téměř každý na planetě užívá k dopravě, topení či jinak. Na planetách bez života, jako je Venuše či Mars, tvoří oxid uhličitý většinu atmosféry. Na Zemi by to bylo stejné, kdyby oxid uhličitý neudržovaly živé organismy a naopak ho geologické i biologické procesy nedržely na uzdě. Horniny i vodstva Země jsou plné uhlíku, který se nemůže dočkat, až na vzduchu zoxiduje. Nyní tvoří oxid uhličitý asi tři z deseti tisíc částic zemské atmosféry. Je to malé množství, ale jeho vliv na teplotu Země je velmi velký (Flannery 2007).

Již počátkem 20. století odhalil jádro problému dob ledových a jejich střídání vědec, profesor bělehradské univerzity, Milutin Milankovič. Tato práce dostala plný smysl teprve

tehdy, když byly získány výsledky studie sedimentů mořského dna a po té měření ledových vrstev antarktických ledových vrtů. Jeví se tak velmi reálný pohled na perspektivu života naší Země a je pouze na lidech, jak bude tato perspektiva ovlivněna. Posledním obdobím vývoje Země je kvartér, tj. čtvrtohory. Dělí se na pleistocén a holocén. Pleistocén je významný vývojem člověka. Zásadním výsledkem studia čtvrtohor je zjištění charakteristického výskytu dob ledových. Ty se projevovaly zejména zaledněním severní polokoule. V holocénu nemělo zaledňování pravidelný průběh. Teprve od poloviny pleistocénu (před 800 tis. lety) toto střídání dostává pravidelný charakter v rozmezí 100 – 150 tis. let. Rozlišují se čtyři doby ledové. Nyní žijeme v době 4. interglaciálu (poslední doba meziledová). Vysvětlení střídání glaciálů a interglaciálů je nutné hledat u tří astronomických prvků, které ovlivňují stav ozáření naší Země: Změny excentricity zemské dráhy, proměnlivý sklon zemské osy k ekliptice a tím i změna délky perihelu (odslunění).

Časovou posloupnost vývojových stupňů podle archeologických nálezů určila paleontologie. Aktivita tehdejších pralidí sestávala z boje o život a jejich přežití. Nalezená pravěká sídliště představují jen primitivní nástroje pro život, vyrobené z hrubého kamene či zvířecích kostí. Takto proběhl život a vývoj lidstva až do konce holocénu, tedy do doby před 10 tis. lety. Tehdy dozníval poslední glaciál a s nástupem interglaciálu započalo oteplení.

Tehdy se objevují první pokusy se zemědělstvím – to přineslo podle okolností vypalování lesů. V Mezopotámském Džarmu vzniklo první zemědělské sídliště (cca 6.700 let př. n. l.). S tím souvisí i domestikace rostlin a zvířat (Valníček 2015).

Milankovičovy cykly mohly mít na lidská společenství obrovský dopad. I nepatrná změna, kterou prodělala oběžná dráha Země v letech 10 – 4 tis. let př. n. l., přinesla na severní polokouli o 7 – 8 % více slunečního světla, což zvýšilo množství srážek v Mezopotámii o 20 – 30 % a zároveň výrazně změnilo poměr mezi srážkami a odpařováním. To znamená, že rostliny měly k dispozici až sedmkrát více vody. Dnešní pouště se v důsledku přísunu srážek změnila v zelené pláň, které užívaly mnohé zemědělské komunity, např. Sahara v Egyptě. V roce 3 tis. př. n. l. se ovšem Země vrátila do původní pozice a srážek tím ubylo. To bohužel donutilo zemědělce opustit svá dosavadní stanoviště a hledat obživu jinde. Všechny uvedené změny znamenaly posun k nynějšímu uspořádání lidské společnosti a v roce 3.100 př. n. l. se města v jižní Mezopotámii stala základem lidské civilizace. Město je tak vlastně projevem adaptace lidské populace na sušší klimatické podmínky (Flannery 2007).

Dnešní farmářské systémy jsou výslednicí sociobiologické koevoluce člověka s přírodou. Zemědělství je vůdčí ekologickou silou na jedné třetině povrchu souší (téměř všechna

nejproduktivnější půda). Další třetina podléhá intenzivnímu řízení lesnickému, rekreačnímu, vodohospodářskému, těžbě nerostů, dopravě, bydlení apod. Člověk je existenčně závislý na systémech produkce potravin. Na evoluci agroekosystému je do značné míry závislý rozvoj civilizace. Pouze tam, kde klimatické i biotické podmínky dovolily vznik permanentních systémů kultivace, se vyvinuly velké civilizace minulosti.

Všechny organismy zúčastněné v agroekosystému včetně člověka se v průběhu koevoluce vyvíjí směrem ke stále větší výhodnosti, ale i vzájemné souvislosti. Zemědělství v dnešním slova smyslu se začalo vyvíjet asi před 12 tis. lety, a to nezávisle na sobě v několika různých místech Země. Odtud se krátce po svém vzniku rozšířilo do mnoha klimaticky vhodných oblastí světa s výjimkou několika málo míst (část Afriky a Austrálie), kam proniklo až s aktivitou moderního člověka. Zemědělství nevzniklo v extrémně chladných oblastech Země. Naopak asezónní klima některých tropických oblastí je přímo ideální pro zemědělskou produkci potravin. Například Austrálie byla lidmi kolonizována před 16.000 lety a zemědělství se zde nikdy nevyvinulo.

Před 14 – 11 tis lety se klima oblastí, v nichž byly domestikovány hlavní produkční organismy, stalo vlhčím a teplejším. Se zlepšováním klimatu souvisí zvýšení dostupnosti zdrojů potravy, což znamená prudký nárůst populace (Barták et al. 1996)

V současnosti se klima rovněž mění na sušší a teplejší. Průměrné teploty se odchýlily od dlouhodobého průměru za celý rok 2018 o celých 1,7°C, v červenci o 1,9°C a v srpnu až o 3,3°C. Roční srážky byly stanoveny pouze na 76% dlouhodobého průměru. (Statistická ročenka 2019),

3.4. Domestikace

Cílená domestikace plodin – počátky zemědělství – byla nejprve vydatně doplňována lovem a sběračstvím. Samotnému pěstitelství předcházela dlouhá doba předzemědělské éry pouhého pozorování a ochrany rostlin v místech jejich původního výskytu. Následovala další intenzifikace procesu cíleným vyséváním rostlin, stále ještě v místech jejich přirozeného výskytu a teprve pak cílený výsev do nových lokalit (Pečírka 1979).

Během zemědělské revoluce, která začala přibližně před 10.000 lety, lidé začali chovat zvířata a pěstovat rostliny jako zdroj potravin. Pokračující zlepšování plodin relativně rychlými moderními metodami pěstování znamená, že odvození plodin lze považovat za dvoustupňový proces, protože spočívá v domestikaci a následném zlepšení.

Archeologické důkazy naznačují, že domestikace kukuřice nastala před 5 až 10.000 lety. Začínala v údolí řeky Balsas v Jižním Mexiku (Wollbrecht & Simon 2005). Na základě

dostupných archeologických a molekulárních důkazů lze předpokládat, že domestikace kukuřice započala přibližně před 9.000 lety v Jihozápadním Mexiku. Z nížin se šířila teosinte *Zea mays*, ssp. *parviglumis* a *Zea mays*, ssp. *mexicana* se šířila po chladnějších vyšších polohách Mexické centrální plošiny a může se při tom snadno křížit s kukuřicí. Takže i tok *mexicana* přispěl k místní adaptaci a zlepšení kukuřice. Tento proces však nebyl zkoumán na základě celého genomu, protože dosud nebyl k dispozici žádný genom *mexicana*.

Starší literatura uvádí, že se o domestikaci kukuřice moc neví. Planá forma není známá a již asi nebude poznána. Jak prakukuřice vypadala, není jasné a je jen známo, že historie spadá hluboko do pradávná (kolektiv autorů 1970).

Nejblíže ke kukuřici jsou rody *Tripsacum* a *Euchlaena* neboli teosinte – viz obr. č. 3 (Belej et al. 1982).

Evoluce říká, že uplynulá historie dokáže vysvětlit dnešní podobu světa, umí vysvětlit současné jevy pomocí minulosti. Lecjaké vlastnosti živé přírody jsou velmi stabilní, a to zejména v porovnání s geologickými strukturami jako jsou pohoří, moře či poloha a tvar kontinentů, které nám připadají extrémně neměnné.

Teorie evoluce ve své rozvinuté podobě vznikla teprve v 19. stol. Pozorované jevy dáváme do vzájemných souvislostí, aby byly součástí celku zvaného evoluce. Všechny evoluční události jsou unikátní a neopakovatelné. Organismy v principu nebojují o přežití, nýbrž o reprodukci. Život je nezbytnou podmínkou reprodukce (Zrzavý et al. 2017).

Důkazy úmyslné lidské selekce pro větší velikost kukuřice a zrna naznačují, že hlavní zaměření využití kukuřice bylo směřováno na samotnou rostlinu. Je však také možné, že časná domestikace byla založena na nutriční hodnotě stonků a semen jako zdroje cukru, který by mohl být extrahován žvýkáním nebo pro výrobu alkoholických nápojů

Bez ohledu na původní zamýšlené použití je přechod od hospodářství lovců – sběračů k ekonomice produktů potravin a od kočovného života až po usedlejší způsob života, včetně rostoucích domestikačních center, spojen se vznikem zemědělství založeného na kukuřici a dalších plodinách ve Střední Americe (Bedoya et al. 2017).

Z ekologických důvodů je povodí řeky Orinoko také dobrým kandidátem na oblast domestikace tropických rostlin, ale dosud nebyly nalezeny žádné archeologické lokality, které by mohly představovat první etapy domestikace. Nejstarší keramická kultura v povodí Orinoka se datuje od r. 2.100 do roku 500 př. n. l. Zdá se, že je příkladem plně rozvinutého zemědělství tropických lesů. Místa obsahují četné fragmenty keramických roštů typu používaného původními obyvateli Orinoka a Amazonie. Peče se zde chléb z kaše hořkých odrůd manioku. Pokud budou poslední léta 3. tisíciletí př. n. l. a počátek 2. tisíciletí př. n. l.

spojené se jmenovanými oblastmi ověřena různými výzkumnými testy, bude mít Orinoko první nebotanický důkaz o kultivaci manioku v Jižní Americe.

V západní Panamě zavedení kukuřice do zemědělské výroby vyvolalo impozantní společensko-politické změny, které vedly k větším uzavřenějším skupinám. Byly navrženy některé faktory, které by za touto asociací mohly být:

1/ Zvýšená intenzifikace kultivace kukuřice na lužních půdách, tzv. *tera preta*, by umožnila podporu velmi husté populace. I když je omezen plošný rozsah aluviálních půd, je možné na takové půdě vyprodukovat dostatečné množství kukuřice tak, aby se až desetkrát zvýšila vodní kapacita půdy. Tak by pěstování kukuřice bylo výhradně samostatným způsobem živobytí. Výnos kukuřice je dostatečně vysoký. Pokud je rostlina pěstována na úrodné půdě, tak doba potřebná k dozrání je velmi krátká.

2/ Možnost intenzivního pěstování plodin bohatých na bílkoviny poblíž řeky a obtížnost jejich pěstování v lese, uvádí do účinku diferenciální produktivitu zdrojů.

3/ Sušená semena z kukuřice a fazolí bohaté na bílkoviny lze v tropických oblastech na dlouhou dobu uchovávat, pokud jsou chráněna před hmyzem a přímým slunečním zářením. Vzhledem k tomu, že se jedná o bílkoviny, které jsou v omezeném množství na amazonských stanovištích, mohla by se skladovatelná semena stát skutečným hospodářským přebytkem.

Velmi málo je známo z historie kultivace kukuřice v tropické nížině. První důkaz o domestikaci kukuřice byl nalezen v centrální části Mexika. Práce Mac Neishe a jeho spolupracovníků ukázala velmi primitivní domácí kukuřici z doby před 6. tisíciletí př. n. l. Tato stará domácí kukuřice nebyla nalezena nikde jinde než na západní polokouli. Nálezy kukuřice ve formě fosilního pylu jsou ve velmi raných sedimentech v povodí řek Mexika a jezera Gatun v Panamě. Navzdory ranému vzhledu kukuřice v centrálním Mexiku neexistuje příliš velká závislost na kukuřici v Mexiku nebo Guatemale.

Práce za posledních 20 let, která se zabývá rostoucí populací ve vztahu k technologickému rozvoji pěstování kukuřice, nachází teoretický předpoklad v tom, že při pěstování kukuřice, pokud je opravdu schopna zvýšit svoji kapacitu, je pak niva schopná pojmout další obyvatelstvo po té, co kukuřičné rostliny vydaly svoji úrodu. První část hypotézy byla otestována archeologickým výzkumem. Proto byla vybrána oblast Parnamy ve středisku Orinoko. Získané údaje ukazují, že předpokládaná časová souvislost mezi introdukcí kukuřice a vývojem vyšší hustoty obyvatelstva je pravdivá. Historické nálezy z dřívější doby chybí, teprve během následujících období se v této lokalitě poprvé objevují nástroje na zpracování kukuřice a souběžně dochází k velkému nárůstu hustoty regionálního obyvatelstva. Po období růstu se populace stabilizuje na nové úrovni. Vyšetřování demografických důsledků

introdukce kukuřice do Amazonie odložilo dočasné zvážení sociologicko-politických důsledků událostí (Roosevelt 1980).



Obrázek č. 3: *Tripsacum dactyloides*. Holcombe J. 2020 – vlevo. *Euchlaena mexicana*, Dini C. 2020 - vpravo

3.5. Proces domestikace

Domestikace je velmi složitý koevoluční proces. Vznik zemědělství favorizuje sezónnost klimatu a rozmanitost přirozených ekosystémů na malé ploše. Dále přistupuje lidský faktor, zejména vznik alespoň semipermanentních sídel a s nimi spojené disturbance v jejich okolí a uvědomělá i neuvědomělá selekce fenotypů. Konečně musí být přítomny i divoké formy protodomestikátů, jejichž následnou hybridizací a diferenciací spolu s dalšími mechanismy, vznikají domestikované formy.

Hybridizaci předchází období selekce, které vede k diferenciaci a divergenci zúčastněných forem. To se mohlo i několikrát opakovat.

Rozhodující je pochopení evoluční historie, genetické rozmanitosti a vztahy uvnitř i mezi domovskými rasami mnohých latinskoamerických kukuřic. Toho pak lze využít ke konzervaci a uložení genetických zdrojů pro další pěstitele (Bedoya et al. 2017).

V evoluci zemědělských plodin sehrála velkou roli polyploidie neboli zvýšení počtu kompletních chromozomových sad. Polyploidie je běžná u rostlin, ale vzácná u mnohobuněčných živočichů (Barták et al. 1996).

Předpokládanou hypotézou je, že morfologické a genetické rozdíly přítomné v moderní populaci kukuřice, jsou ovlivněny geografickými faktory a odrážejí distribuci

lidských historických a kulturních událostí v Novém světě. Za tímto účelem byla provedena genetická charakteristika za použití SSR markerů původní populace kukuřice z Latinské Ameriky, aby byla studována rozmanitost a populační struktura původu ve Střední Americe směrem k Jižní Americe a Karibiku. Nejprve byla analyzována data SSR z mexické kukuřice. Potom byla ověřena genetická data v Germplasm Bank, ve které jsou k dispozici velmi dobré historické a antropologické důkazy. Následovala analýza 194 pozemků s kukuřicí z celé Latinské Ameriky, aby se objasnily některé mezery a spory týkající se časné difúze kukuřice. Roky, po které byla shromažďována data, jsou v rozmezí 1946 - 2000 (Bedoya et al. 2007).

Z procesu domestikace je známo, že většina plodin obsahuje méně genetických variací než jejich dávní předkové. Toto snížení pravděpodobně vyplývá z malé počáteční populace plodin společně s intenzivním výběrem agronomických znaků. Šíře genetické rozmanitosti kukuřice odpovídá zakládající populaci pouhých 20 jedinců, při délce 10 generací (Eyre-Walker 1998). Z rozmanitosti alelových frekvencí Adh2 bylo vyvozeno, že kukuřice prošla od domestikace rychlým tempem evoluce (Freitas 2003)

3.5.1. Centra domestikace dle Vavilova

Nejstarší kulturní rostliny pocházejí z původních planých druhů. Člověk svou činností (sklizení rostlin, postupnou částečnou péčí o plané rostliny, tj. výběrem, doséváním, odstraňováním konkurenčních rostlin) plané druhy a pozdější polokultury ovlivňoval. Vznik kulturních rostlin je spjat s vývojem člověka zemědělce, tj. člověka usídleného v blízkosti využívaných kultur. Zemědělská revoluce umožnila vznik sídlišť, měst, států a následně moderní kultury.

Jako první vznikala tzv. genová centra – geografické oblasti vzniku určitého rostlinného druhu, kde je velká fenotypová rozmanitost forem, podložená rozmanitostí alel. Původní druhy a variety nerostou rovnoměrně po zeměkouli, ale v určitých oblastech: území vnitrozemská, vysokohorská, náhorní roviny tropů, subtropů a mírného pásu, kde jsou velké výkyvy teplot či silné ultrafialové záření, což podporuje vznik samovolných mutací a hybridů. Různorodé podmínky v takových územích neumožňují jednostrannou selekci na určité znaky.

Primární gencentrum je oblast, kde se kulturní druh oddělil od planých forem.

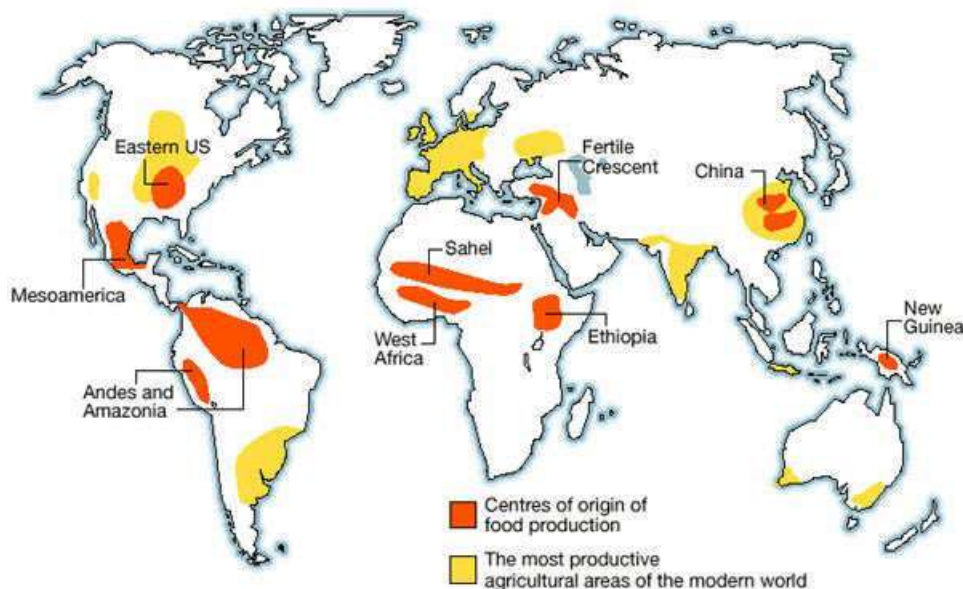
Sekundárním gencentrem se rozumí oblast, kde u kulturního druhu proběhl nebo probíhá proces utváření nových forem (poddruhy, kultivary) a nemusí se zde vyskytovat jeho plané původní formy.

Podle tohoto schématu Vavilov odvodil dedukcí níže uvedená centra původu kulturních rostlin – viz obr. č. 4:

1. Východní Asie
2. Indie, Indomalajsie
3. Centrální Asie
4. Přední Asie
5. Středozeří
6. Etiopie

7. Jižní Mexiko, Střední Amerika
8. Jižní Amerika – Peru, Ekvádor, Bolívie, ostrov Chilae, Brazílie, Paraguay

(Dvorak et al. 2011)



Obrázek č. 4: Domestikacní centra podle Vavilova, Doláková L. 2016.

3.5.2. Neolit

Neolit – mladší doba kamenná – je obdobím pravěku, které v dějinách lidstva znamená zásadní převrat. Lze ho charakterizovat politizací – přechodem k produktivnímu způsobu obživy (Pavlů 2005)

Neolitická revoluce probíhala v několika nezávislých střediscích, odkud se šířila téměř do celého světa. V každém středisku byly domestikovány typické plodiny – pšenice, ječmen, kukuřice, rýže, proso a další. Tento proces probíhal po tisíce let. Počátky se datují do období cca 9 tis. let př.n.l. (Pečírka 1979).

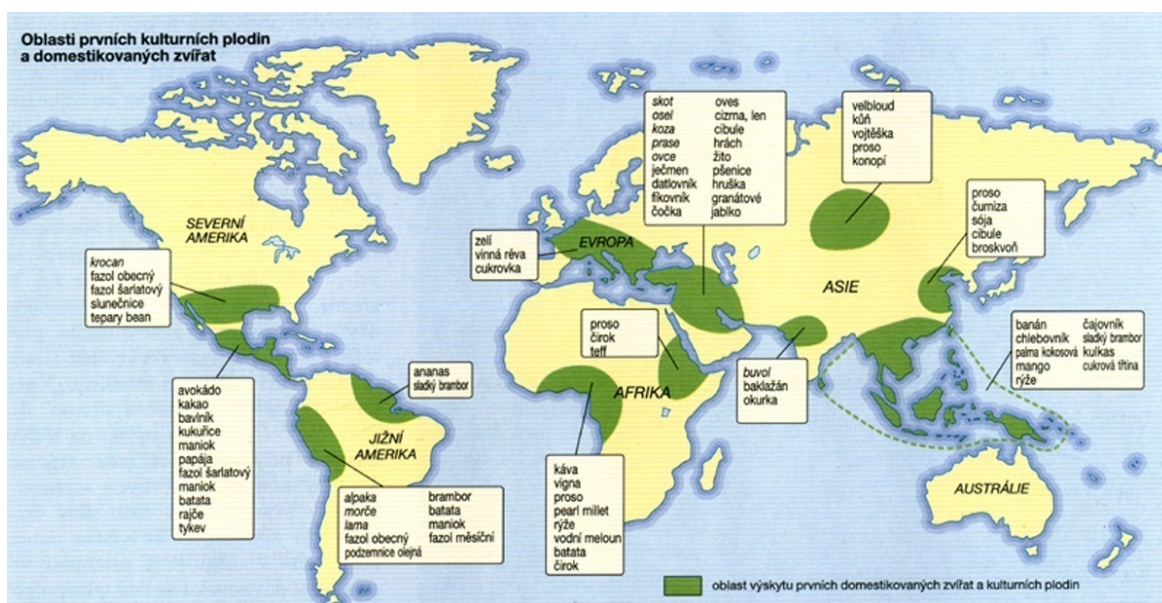
Dodnes lze najít společnosti, u nichž k neolitizaci nedošlo. Jako příklad lze uvést australské domorodce v oblasti velké Viktoriiny pouště, lovce sběrače v africké poušti Kalahari nebo domorodce z oblasti Filipín (Buchvaldek 1985).

3.5.3. Ohniska neolitické revoluce

V současné době je známo několik lokalit, kde došlo v podobném časovém období k nezávislému vzniku zemědělství.

Doklady o samotném vzniku jsou z oblastí Blízkého Východu, východní Asie, saharské Afriky, Etiopie, z Jižní Ameriky, Střední Ameriky, z východu Severní Ameriky a z Nové Guiney – viz obr. č. 5 (Diamond 2002).

Každé neolitické centrum mělo specifický soubor původních plodin, které byly jako první v daném místě domestikovány a posléze došlo k jejich rozšíření mimo původní oblasti prvního výskytu (Brown 2009)



Obrázek č. 5: Ohniska neolitické revoluce a domestikovaných plodin a zvířat, Velimský T. 2010

3.5.3.1. Blízký východ

Nejstarším střediskem, v němž asi před 10 tis. lety začala neolitická revoluce, je oblast Úrodného půlměsíce na Předním východě. Tuto oblast tvořila severní Levanta (území dnešní Sýrie a Libanonu), jižní a centrální Levanta (jižní Sýrie, Libanon, Izrael, Jordánsko a Sinajský poloostrov) a Anatolie (Turecko, Irák a západní Irán). Typické rostliny pěstované prvními

zemědělci Úrodného půlměsíce byly obiloviny pšenice jednozrnky (*Triticum monococcum*), pšenice dvouzrnka (*Triticum dicoccum*), ječmen setý (*Hordeum vulgare*), z luštěnin čočka jedlá (*Lens culinaris*), hrách setý (*Pisum sativum*), vikec čočková (*Vicia ervilia*), cizrna berani (*Cicer arietinum*) a z čeledi lnovité (*Linaceae*) jediný zástupce len setý (*Linum usitassimum*) (Brown 2009)

3.5.3.2. Asie

Ve východní Asii v údolí řek Jang-č'ťiang (Dlouhá nebo Modrá řeka) a Chuang-Che (Žlutá řeka) byla domestikována především rýže rodu *Oryza sativa*, poddruhu *japonica* a v Indii nezávisle na ní rýže *Oryza sativa* poddruh *indica* (Sveaney a McCouch 2007).

Z dalších plodin bylo domestikováno proso *Panicum miliaceum*, a *Setaria italica*, které se pěstuje v oblasti Číny (Lu et al. 2009)

3.5.3.3. Afrika

Pro oblast Sahary v období před 9 tis. let jsou typické druhy prosa – dochan klasnatý (*Pennisetum glaucum*), čirok (*Sorghum bicolor*) či obilovina rosička útlá (*Digitaria exilis*). Ve 3. tisíciletí př. n. l. zde byly domestikovány jamy neboli smldince (*Dioscorea rotundata*) (Coursey 1975).

3.5.3.4. Amerika

Střední Amerika je oblastí původu kukuřice seté (*Zea mays subsp. mays*). Pochází odtud i dnešní dýně neboli tykev obecná (*Cucurbita pepo*), která se zde začala pěstovat stejně jako kukuřice v období cca před 7 tisíci lety. V hornatém pásu And Jižní Ameriky mají počátek domestikace brambory (*Solanum tuberosum*) a další hlíznaté plodiny, např. jamy (*Dioscorea trifida*) a maniok jedlý (*Manihot esculenta*), také fazol obecný (*Phaseolus vulgaris*) a merlík čilský (*Chenopodium quita*).

Severní Amerika je domovinou slunečnice roční (*Helianthus annuus*), merlíku Berhandierova (*Chenopodium berhandieri*), dýně (*Cucurbita pepo*). Tyto rostliny byly domestikovány v rozmezí 3 – 1,5 tis. let př. n. l. v povodí řeky Mississippi, která napomáhá příhodným zemědělským podmínkám (Accomando & Cataldo 2004).

Mexiko je centrem původu, hlavním centrem rozmanitosti kukuřice a vzhledem k jejímu kulturnímu významu, je genetická variabilita v Mexiku důkladně studována již od roku 1913. Koncepce druhového komplexu pro klasifikaci mexických kukuřičných krajin byla založena na počátku padesátých let. Je rozdělena do tří hlavních skupin. První skupina se nachází

v severozápadním Mexiku, druhá na jihozápadě Spojených států a třetí v nížinách jižního Mexika (Bedoya et al 2017).

3.5.3.5. Papua a Nová Guinea

Papua a Nová Guinea – viz obr. č. 6, byla před 9 tisíci lety místem zdomácnění kolokázie (*Colocasia esculenta*) z čeledi áronovité (*Araceae*), jejíž hlízy se využívaly podobně jako brambory. Dále dotud pochází např. banánovník (*Musa acuminata*) (Lipavská 2012)



Obrázek č. 6: Nová Guinea, Cestovní kancelář Adventura / China tours. 2017

3.6. Domestikace z pohledu genetiky

Geny řídící dramatickou morfologii, respektive rozdíly mezi kukuřicí a jejím předpokládaným předkem – teosinte, byly zkoumány v F_2 populaci pomocí molekulárních markerů. Výsledky ukazují, že klíčové znaky odlišující kukuřici od teosinte jsou pod multigenní kontrolou. Avšak některé vlastnosti, jako jsou řádky zrn, jsou v souladu s dědičností, která by zahrnovala jediný lokus plus několik modifikátorů.

Pro jiné znaky, jako je přítomnost či nepřítomnost obalu klasu, data naznačují multigenní dědičnost bez jediného lokusu, který by měl dramaticky větší efekt než ostatní. Hlavní lokusy ovlivňující rozdíly v morfologii mezi kukuřicí a teosinte jsou umístěny na prvních čtyřech chromozomech. Data naznačují, že rozdíly zahrnují částečně vývojové modifikace, které

umožňují primární boční květenství, jsou naprogramována tak, aby se vyvinula do samčích květů u teosinte a samičích květů u kukuřice. Podobné změny měly pravděpodobně vliv na vývoj kukuřice.

Původ kukuřice je stále předmětem intenzivních debat. V posledních letech se objevuje velmi mnoho důkazů, které podporují hypotézu, že kukuřice byla domestikovanou formou teosinte (druh *Zea*) a jen málo autorit tuto hypotézu zpochybňuje. Biosystematické důkazy naznačují, že prapředkem je mexická teosinte (*Z. mays*, subsp. *mexicana* a subsp. *parviglumis*). Jsou si geneticky bližší než jiné druhy teosinte (Doebly et al. 1990).

Teosinte a kukuřice mají podobné růstové formy, ale s takovými zásadními rozdíly ve stavbě rostlin, že je kdysi taxonomové umístili do samostatného rodu. Samičí květenství známá jako ucha, představuje právě jeden z ohromujících rozdílů. Palice teosinte produkuje 5-12 jednořadě uspořádaných obilek, uzavřených do plodových obalů. Moderní kukuřičná palice má několik set zrn v 10 -16 řadách, zrna jsou pevně připojena k vřetenu a klas má neopadavé obaly. Kukuřice je tím pak závislá na člověku, protože neexistuje vlastní mechanismus vysemenění.

Studie zaměřená na lokalizaci kvantitativních znaků (QTL), které se podílejí na morfologických rozdílech mezi teosinte a kukuřicí, našla pět znaků silného účinku. Dva z těchto znaků byly nedávno rozděleny na jednotlivé pravděpodobné geny, z nichž všechny kódují transkripční regulátory. Kromě toho každý gen kukuřice nese silný podpis výběru. Např. gen pojmenovaný *Tb1* má mnoho lat zakončených samčími květy. *Tb1* řídí činnost axilárních meristémů potlačením růstu orgánů v tkáních, v kterých je exprimován. Kukuřičné alely exprimují mRNA *Tb1* ve vyšších hladinách než teosinte.

Pokud selekce působí na transkripční faktory nebo na jejich cis-regulační oblasti, pak malé genetické změny mohou mít vývojový vliv na morfologii.

Zkoumání domestikačního vývoje je úzce srovnatelné s vývojem rostlinné evoluční vývojové biologie a výrazné pokroky se bezprostředně objevují v obou oblastech. Mezi trávy, jejichž květenství produkují obilné plody a byly v důsledku toho podrobeny intenzivnímu selektivnímu tlaku během domestikace, je molekulární genetika květenství nejlépe pochopitelná u kukuřice.

Výzkum divokých alel u domestikovaných druhů je vysoce informativní, neboť ukazuje projev alel teosinte v kukuřici (Wollbrecht & Sigmon 2005).

Klasifikace latinskoamerických kukuřičných zárodků všech populací identifikovala čtyři skupiny volně založené na geografii. První skupinou jsou mexické a guatemalské populace. Druhou skupinou populací je jižní Mexiko, Střední Amerika a Karibik

(Středoamerická nížina). Třetí skupinu tvoří populace z východní části Jižní Ameriky a konečně čtvrtou skupinou je shluk andských populací. Populace se od sebe oddělují na základě nadmořské výšky i geografie, což naznačuje adaptivní schopnosti rostlin (Bedoya et al. 2017).

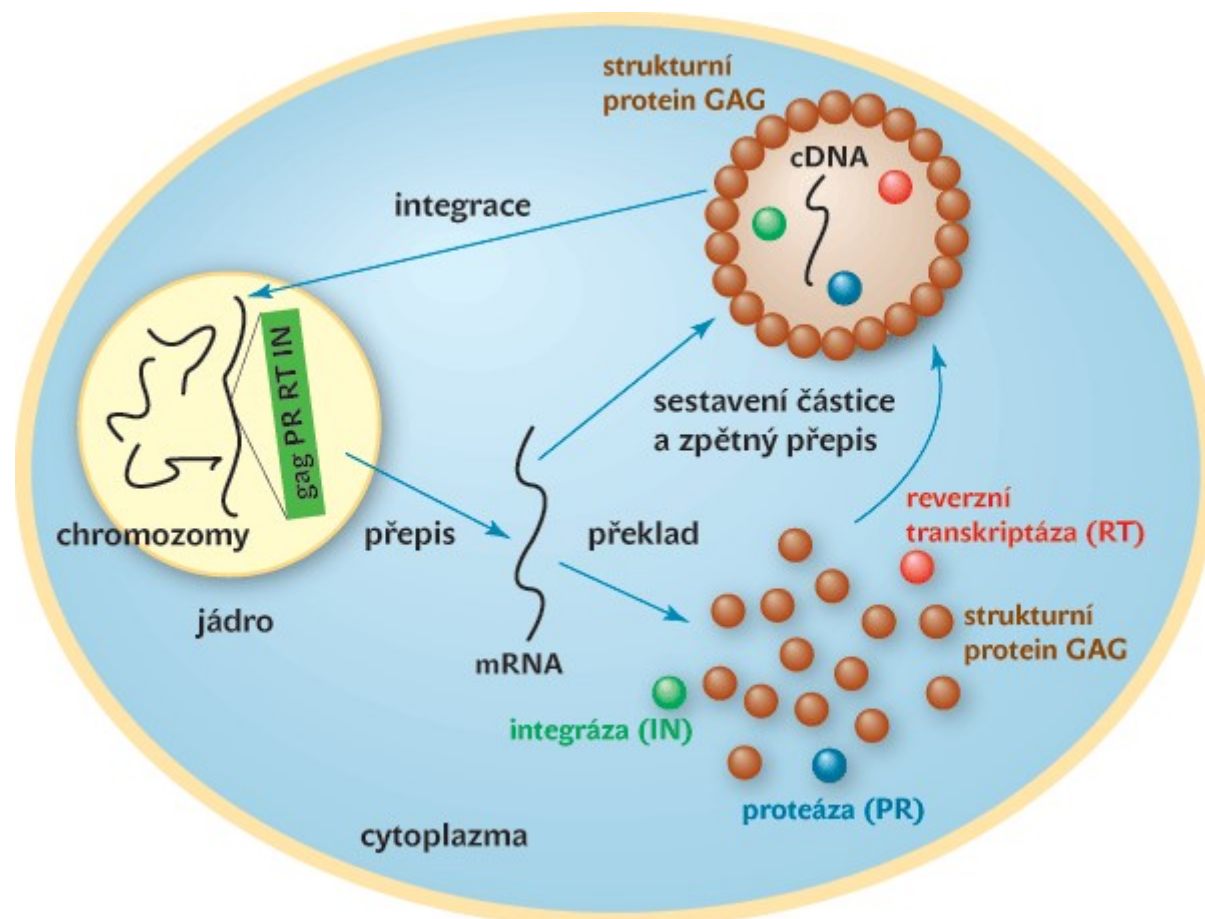


Obrázek č. 7: **Rozdíl mezi starobyklou kukuřicí z Peru a dnešní kukuřicí**, Roubík L. & Šindelář M. 2020.

Vzhledem ke značné genetické plasticitě i značné citlivosti kukuřice na vliv prostředí, přinesla domestikace i jiné změny – viz obr. č. 7. Nejdůležitější změnou byla patrně mutace, jejímž vlivem se zmenšily pluchy zcela obalující zrno. Tím se uvolnila značná potenciální energie, kterou rostlina mohla věnovat na stavbu vřetene. Na větším vřetenu se pak mohlo vytvářet více větších zrn. Těžší palice se z mechanických důvodů počala stěhovat do nižších internodií, což vyvolalo zvýšení počtu obalových listenů a kukuřice se tak změnila v rostlinu zcela odkázanou na člověka, neschopnou samostatného rozšiřování semeny (Hruška et al. 1962).

Pohyblivé elementy neboli „skákající geny“ – viz obr. č. 8, byly nejprve identifikovány před více než 70 lety genetičkou Barbarou McClintokovou z Gold Spring Harbov Laboratory v New Yorku. Pohyblivé prvky (DS - element) jsou sekvence DNA, které se pohybují z jednoho genomu na druhý. Během příštích několika desetiletí však bylo zřejmé, že DS - element nejen „skákají“, ale také se vyskytují téměř ve všech organismech (jak prokaryotických, tak eukaryotických) a typicky ve velkém množství. Např. DS - element tvoří až 50% lidského genomu a u rostlin to je až 90%. Existuje mnoho typů aplikativních transpozonů, stejně jako způsobů třídění. Jedním z nejběžnějších rozdělení je takové, které

vyžadují či nevyžadují reverzní transkripci. (z RNA do DNA). Prvotní prvky jsou známé jako TE1 třídy, zatímco poslední jako DNA transpozony nebo TE2 třídy.



Obrázek č. 8: Skákající geny. Kejnovský. 2009

Všechny úplné nebo „autonomní“ třídy TE2 kódují proteinovou transkriptázu, kterou potřebují pro vložení a excizi. Některé z těchto TE kódují i jiné proteiny. Transpozony nikdy nepoužívají jako zprostředkovatele RNA, ale vždy se pohybují samostatně, vkládají se a vylučují z genomu tzv. „cut and paste“ mechanismu. Tento enzym je kódován enzymem transponázou. Třídy TE2 jsou charakteristické přítomností terminálních invertovaných opakování, dlouhých asi 9-40 párů bází, zrcadlově na obou koncích (ACGCTA x TGCGAT). Kromě toho všechny DS - elementy obsahují přímé opakování. Okrajová přímá opakování nejsou součástí pohyblivého prvku, spíše hrají roli při vkládání TE. Navíc, po vyčištění TE, jsou tato opakování zanechána jako „stopy“. Někdy tyto stopy mění genovou expresi i po té, kdy se jejich příbuzná TE přesunula na jiné místo v genomu. Méně než 2% lidského genomu je tvořeno TE2 třídy, tzn., že většina podstatné části lidského genomu, která je mobilní, sestává z jiné hlavní skupiny TE – retrotranspozonů. Retrotranspozony se pohybují

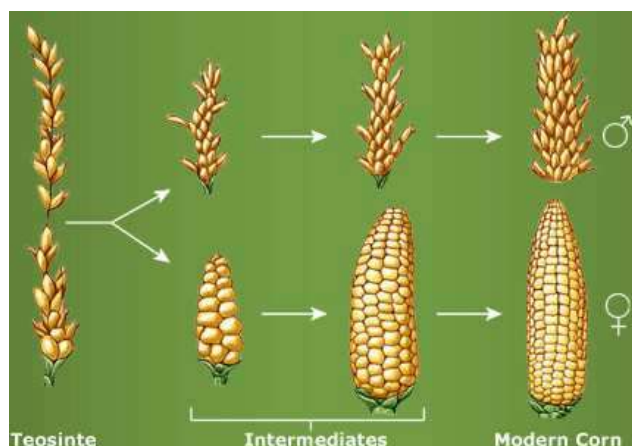
prostřednictvím zprostředkovatele – RNA na rozdíl od TE1 třídy, která nekóduje transkriptázy, ale reverzně transkribují RNA sekvence zpět do DNA, která je pak vložena do cílového místa.

Existují dva hlavní typy TE1 třídy: LTR transpozony, které jsou charakterizovány přítomností dlouhých terminálních opakování na obou koncích a non - LTR DS - element, které opakování postrádají. LTR transpozony a DNA transpozony jsou pouze starověké genomické památky a nejsou schopny „skákat“ (Pray 2008).

Tb1 gen funguje s jiným genem, zvaným tga1, který u kukuřice vede k regulaci vegetativního bočního větvení. Oba geny byly vybrány v časně fázi přechodu od divokých teosinte k pěstované kukuřici. Gen tga1 (teosinte plevelnatá) kóduje domnělý transkripční faktor a ovládá tvorbu plev okolo jader. Tento gen hraje zásadní roli v domestikaci kukuřice. Teosinte má tvrdý vnější plášť, který ztěžuje stravitelnost zrn, takže většina z nich projde trávicím traktem a ve výkalech ven z těla živočichů. Pro divoké teosinte je to dobrá strategie k podpoře rozptýlení zrn přes zvířecí faktor – zoochorii. Před mutací tímto genem by byla teosinte prakticky nepoživatelná, kdyby nebyla důrazně a opakovaně rozemleta či rozžvýkána. Pokud tato varianta byla kdy pěstována starověkými Středoameričany, pravděpodobně to bylo spíš pro její stonky než pro nestravitelná zrna.

V domestikované kukuřici gen tga1 prošel mutací – viz obr. č. 9, takže rostliny již nemají tvrdý zrnitý obal, ale jádra v měkkém listenovém obalu, což je tak pro lidstvo stravitelnější.

Změna na holé, exponované jádro se na první pohled může zdát jako nevýhodná pro kukuřičné rostliny, protože nyní jsou jejich zrna zcela stravitelná lidmi i zvířaty a nejsou již prostřednictvím jejich trusu šířena. Ve skutečnosti má tato mutace v důsledku za následek mnohem lepší disperzní mechanismus pro šíření zrn. Nespolehá se totiž na trávicí trakt zvířat, ale na efektivnější rozmnožování svými lidskými pěstiteli, kteří šíří kukuřici globálně. Jedná se o největší distribuci zrn po celé Zemi (Murphy 2011)



Obrázek č. 9: Vývoj – postupné mutace kukuřičného klasu, Lipavská H. 2012.

3.6.1. B chromozomy v kukuřici

Struktura a původ chromozomu B kukuřice byla zjištěna pomocí NGS sekvenováním. B chromozomy jsou nadpočetné chromozomy. Jejich přítomnost byla pozorována u zástupců všech eukaryotických organismů. Jsou charakteristické tím, že jsou postradatelné a až na vzácné výjimky na nich nebyly nalezeny aktivní geny. Nejsou rekombinovatelné žádným ze základní sady autozomů. Nevykazují ani mendelovskou dědičnost. B chromozomy kukuřice jsou malé a vysoce heterochromatické. V populaci se akumulují procesem nondisjunkce v průběhu druhé pylové mitózy. Vajíčka jsou následně oplodněna přednostně spermatickou buňkou nesoucí B chromozomy. Prozatím není nic známo o jejich původu ani o molekulárním uspořádání. B chromozomy byly tříděny pomocí průtokové cytometrie, jejich DNA byla amplifikována a sekvenována platformou illumina. Krátká čtení byla následně skládána pomocí programu MaSuRCa za účelem získání delších sekvencí s B chromozomů pro jejich další analýzy. Pomocí analýzy kódující sekvenci a jejich porovnáním s autozomálními geny byly identifikovány oblasti genomu kukuřice, který se podílí na evoluci B chromozomu (Bednářová et al. 2014).

3.7. Existence několika teorií, jejich vývoj

V současné době stále existuje několik teorií domestikace kukuřice, o které se vědci stále vášnivě dohadují. Všechny teorie budou postupně časově seřazeny tak, jak šel vývoj názorů.

3.7.1 Teorie domestikace z primitivní kukuřice a *Tripsacum*

Stará kulturní rostlina vznikla nejméně před 5 tis. lety z planého, později vyhynulého druhu ve Střední Americe, odkud se později šířila dál do Jižní Ameriky (Hendrych 1986).

Podle Reevese a Mangelsdorfa první uplatnil divergentní hypotézu u kukuřice Montgomery v roce 1906, který předpokládal, že kukuřice i teosinte vznikly ze společného předka. Weatherwax dal této hypotéze její dnešní podobu, když ke kukuřici a teosinte přidal ještě *Tripsacum*. Předpokládá, že dnešní kukuřice vznikla z vytrvalé, plané, kukuřici podobné rostliny, tzv. prakukuřice, dnes již vyhynulé. Ta opět vznikla spolu s teosinte a *Tripsacum*, který měl téměř úplně oddělená květenství samčích a samičích klásků. Postranní pestíková květenství abortovala postranní větve a vyvíjela se směrem k jednoduchým kláskům. Pak se osy klasů zkrátily a zesílely a páry klásků uspořádaly tak, že vytvořily osmiřadá palice s větvenými, rozpadavými při dozrání. Internodia větve nesoucí primitivní palici prošla

zkracováním, jež táhlo palici do obalu, vytvářeného listovými pochvami. Zrna byla jako u jiných trav kryta pluchami a plevami, takže se podobala pluchaté kukuřici, ale nelišila se mnoho od archeologických palic nalezených v současném Mexiku, jež ukazují stopy po ztrátách větví. Tato rostlina měla již řadu závad jako nynější kukuřice, ale byla-li vytrvalou, mohla žít bez pomoci člověka. Změnu formy od vytrvalé k jednoleté, v přírodě celkem běžné, mohli urychlit Indiáni výběrem raně kvetoucích rostlin.

Když byla kukuřice převedena z chráněných lokalit na obdělávanou půdu, došlo mezi ní a teosinte ke křížení a mohl se čekat zánik obou rodů. Protože však hybridy měly některé nežádoucí vlastnosti teosinty, byly vyplety. Některé změněné křížence je vidět na místech, kde se obě rostliny vyskytují. Oba rody se dobře udržují jednak rozdílem v době květu a jednak výběrem přírody i člověka.



Obrázek č. 10: **Divoce rostoucí teosinte – prapředek kukuřice**, Jaroslav P. 2013

Také další nálezy z prehistorických dob svědčí pro skutečnost, že přikřížení teosinty je stále zřetelnější, čím mladší jsou nalezené zbytky palic nebo vřeten. Nejstarší nálezy pak ukazují na to, že první formy kukuřice nejeví žádné vlastnosti nebo znaky svědčící o přikřížení teosinty. Teosinte sama svými charakteristickými vlastnostmi a znaky vykazuje většinou intermedieritu mezi kukuřicí a *Tripsacum* - viz obr. č. 10 (Hruška et al. 1962).

Skutečný původ kukuřice stále zůstává pro botaniky záhadou.

Dlouho převládal názor, že vznikla z plané, dávno vyhynulé prakukuřice s rozpadavým vřetenem a s obilkami uzavřenými v pluchách, která rostla na výše položených planinách Jižní a Střední Ameriky. Po zavedení této primitivní kukuřice do kultury se překřížila ve

Střední Americe s rostlinou *Tripsacum dactyloides*. Z tohoto křížení vznikla teosinte *Euchlaena mexicana*, která se opět spontánně mnohokrát křížila s primitivní kukuřicí pěstovanou indiánskými obyvateli Střední Ameriky. Z mutantů potom vlivem prostředí a výběrem dávných pěstitelů kukuřice dosáhla své dnešní podoby (Strnadová 2011).

V oblastech Mexika, kde rostla kukuřice i teosinte v dostatečné blízkosti, se mezi těmito rostlinami našli i hybridi. Proto se dochází k závěru, že hybridizace mezi kukuřicí a teosinte není tak vzácná, ba naopak je častým jevem v těchto oblastech Mexika a Guatemaly po mnoho století. Za dostatečný cytologický důkaz pro existenci přikřížení teosinty do populací kukuřice je pak považována ta skutečnost, že chromozomové uzly z teosinty byly přeneseny do chromozomů kukuřice. Pro přikřížení mluví též nálezy prehistorických palic a vřeten v Bat Cave (Netopyří jeskyně) a Swallow Care (Vlaštovčí jeskyně). V nejstarších vrstvách ležela vřetena malá, vyrovnaná, nejevící známky po křížení s *Tripsacum* nebo teosinte. Naproti tomu vřetena s mladší vrstvou jsou značně variabilní, pokud jde o délku, přičemž nejkratší a nejdelší znaky se jeví po *Tripsacum*. Tato skutečnost je vysvětlována tím, že krátká, výrazně tripsacoidní vřetena pocházejí z rostlin, obsahující vlohy získané od teosinty v homozygotním stavu a uplatňuje se zde zřejmý vliv heteróze po křížení kukuřice s teosinte. Kukuřice se zkřížila s *Tripsacum* několikrát, ale pouze jednou vznikla z tohoto křížení teosinte.

Jak se mohla kukuřice, nalezená v Bat Care, změnit během pěti až šesti tisíc let v dnešní kukuřici? Na tuto otázku dal Mangelsdorf celkem uspokojivou odpověď. V pokusech s rekonstrukcí prehistorické kukuřice křížením pluchaté a pukancové kukuřice získal rostliny se zrnem obaleným pluchami, zcela fertlní, které se za určitých podmínek byly schopny volně rozmnožovat semeny. (Hruška et al. 1962).

3.7.2 Teorie domestikace z teosinte (*Zea mays*, subsp. *mexicana* a subsp. *parviglumis*)

Rostlinná i živočišná domestikace započala v průběhu neobvykle stabilního a poměrně teplého i vlhkého klimatického období, které bylo zahájeno před 11 000 lety a trvá dodnes. Genomické studie ukazují, že většina domestikovaných plodin se měnila postupným hromaděním mutací. Alespoň z počátku to nebylo záměrné rozhodnutí lovců-sběračů, že se stali farmáři. Je to spíše do značné míry neúmyslný a náhodný proces, kdy mohou být použity rostliny i živočichové jako určité formy vzájemně prospěšné koevoluce mezi nimi a lidmi. Před 12 000 lety, během nepříznivých klimatických podmínek v období mladšího dryasu, se lidé v několika regionech světa postavili k nedostatku potravin se snahou o intenzivnější zájem o rostliny. Jen několik rostlin v několika zeměpisných šířkách reagovalo na lidskou

manipulaci rozvíjením vlastností souvisejících s domestikací, např. větší nerozpadavá semena. Rostliny, které se vyvinuly s vhodnými vlastnostmi v důsledku náhodné mutace, byly uznány jako zlepšení a selektivně vypěstované lidmi. Během několika generací rostlin (i zvířat) to vedlo k uložení informací podle lidského výběru ve prospěch domestikačních rysů, z nichž mnohé byly velmi nevýhodné pro volný výskyt v přírodě. V některých případech, např. rýže, chlebová pšenice či kukuřice, se domestikované verze staly novými druhy, které nyní spoléhají na lidskou existenci, neboť již nejsou schopny přežít v otevřeném prostředí. U některých plodin domestikační proces stále ještě probíhá, protože se ukázalo, jak moc obtížné je zlepšit domestikované vlastnosti. Nicméně nové biotechnologické nástroje mají velké možnosti v této oblasti. V budoucnu může být rovněž použito genomických a molekulárních technologií, zpracovávající zcela volně rostoucí současné rostliny do nových plodin.

Střední Amerika (Mexiko a centrální Amerika) má obrovskou rozmanitost kukuřice - viz obr. č. 12 a variety tykví společně s četnými, planě rostoucími příbuznými těchto rostlin.

Jednotlivá rostlinná a živočišná domestikace je poměrně vzácná, ale v mnoha případech jednotlivé klíčové mutace hrají stěžejní úlohu v těchto procesech. Např. veškerá kukuřice dnes pěstovaná, pravděpodobně pochází z jediné rostliny teosinte s konkrétní mutací genu *tb1*. Tato mutace vyústila ve změněný vzorec růstu z malé husté rostliny s malými palicemi na vysokou, vzpřímenou, apikálně dominantní rostlinu s rozšířenými klasy. V posledních sedmnácti letech genetická analýza značně objasnila staré rostlinné domestikační děje a navrhuje nové genetické rezervy do budoucna. V každém případě náhodné narušení několika genů může mít pro rostlinu velké důsledky. To také ukazuje, že mutace ne vždy přináší ztrátu biologické funkce, někdy naopak vytvoří funkce cenné, např. sladké, chutné kukuřičné palice nebo zvětšení plodů rajčete (Murphy 2011).

Nynější botanikové označují za mateřskou formu kukuřice travu teosinte, která dosud divoce roste ve střední Americe a je tam hojně pěstovanou pícevníkou. Teosinte je stejně jako kukuřice jednodomá, ale liší se rozvětveným samičím květenstvím. Lze proto předpokládat, že samičí palice kukuřice vzniklá abnormálním zdužnatěním a srůstem původně volných větvek latnatého květenství teosinte. Tomu by nasvědčovalo i to, že se tu a tam objeví ještě dnes mezi kukuřicemi atavistické abnormality, tj. takové rostliny, které mají palici větvevratou a naopak zase u teosinte jsou občas nalézány zdužnatělé a více i méně srostlé větve v samičím květenství.

Na blízkou příbuznost kukuřice s teosinte svědčí i to, že obě napadá sněť *Ustilago maydis*, jež se vyskytuje pouze na těchto dvou rostlinách.

Kulturní kukuřice je svědectvím vysoké kultury a šlechtitelského umění amerických Indiánů, kteří dovedli abnormalitu u teosinte nejen udržet, nýbrž i ustálit (Řimnáč 1962).

Původ kukuřice zůstává v mnoha ohledech neobjasněný, chybí divoké formy. Díky cytogenetickým důkazům se dnes přiklání odborníci k názoru, že kukuřice pochází z teosinte (*Zea mays mexicana*), která má stejný počet chromozomů a je s kukuřicí křížitelná, ačkoliv potomci jsou neplodní. Chybí však spojovací článek mezi teosinte a nejstarší známou kukuřicí z jeskyně v Tehuacanu, starou sedm tisíc let. Proto se řada odborníků přiklání k názoru, že přechod od teosinte ke kukuřici musel být velmi rychlý, ať se již udála selekcí či sexuální transmutací. Je však nepravděpodobné, že teosinte byla hlavní částí potravy sběračů v raném neolitu. Teosinte, stejně jako protodomestikát ječmene, dává přednost prostředí narušenému člověkem, které se vyskytovalo v blízkosti sídel a navíc poskytne relativně dobrou úrodu v období sucha (Barták et al. 1996).

Kukuřice byla domestikována asi před 9 tisíci lety z teosinte (*Zea mays*, subsp. *parviglumis* – viz obr. č. 11), v oblasti řeky Balsas v západním Mexiku. Konečným vyjádřením domestikace kukuřice a následné difúze byla její diverzifikace do četných odrůd, z nichž každá získala zřetelné genetické a morfologické znaky především díky místním adaptacím a lidské selekci. Mnoho archeologických lokalit v Americe obsahuje důkazy o usedlých komunitách spojených s kultivací kukuřice, některé ve Střední Americe již před 9 tisíci lety. Amerika byla domovem několika předkolumbovských kultur, které byly definovány podle zeměpisných, etnických a jazykových charakteristik. V Středoamerické oblasti se kultura Olmec rozvíjela podél Mexického zálivu (1200 – 500 let př. n. l.). Kultury Maya (1100 – 1000 let př. n. l.) a Zapotec (500 – 900 let př. n. l.) vznikly v Jižním Mexiku a Guatemale, což je obsáhlá geografická oblast s velkou variabilitou prostředí. Na vrcholcích středního Mexika se objevily kultury Teotihuacan (1 – 600 let n. l.), Toltec (800 – 1100 let n. l.) a Mexika (1200 – 1520). Mezi Střední, Severní a Jižní Amerikou existovala kulturní oblast, v níž byly založeny kultury Valdivia a Chorreca (mimo jiné). Obě tyto kultury jsou spojeny s ranou kultivací kukuřice (3500 – 300 let n. l.). Jsou geograficky daleko od původní domestikace. Centrální Andy byly místem vzniku kultur Chavin, Vicus, Moche, Tiwinaco, Nazca a Inca (1000 – 1532 let n. l.). Karibik a severní Venezuela jsou v zásadě spjaty s kulturou Taino – Arawak (450 – 1500 let n. l.) (Bedoya et al. 2017).

Během 70. let minulého století získala pozornost hypotéza, že teosinte je předchůdcem kukuřice. Důkazy založené na izoenzýmech ukázaly, že teosinte z Balsasu může takovým předkem být. Velké morfologické přeměny by samozřejmě měly být zodpovědné za

skutečnou formu kukuřice. Náhlá změna květenství teosinte vyústila do skutečné podoby kukuřičného ucha s osmi řadami zrn. Všechny tyto hypotézy reprezentují útržky komplikovaného obrazu, který je třeba dokončit a snaha je stále vzrušující. Čím více informací o původu kukuřice, tím více nadčasové byly a jsou relevantní hypotézy. Každých dvacet let se objevovaly nové důkazy, po kterých bývalá hypotéza časem vyprchala. Asi před sto lety botanická pozorování v Mexiku sloužila jako základ pro hypotézu týkající se původu kukuřice. Divokým liniím Tb1 a Tga se dostávalo zvláštní pozornosti (s její vynikající adaptibilitou a všemi znaky, které odpovídají společným znakům o kukuřici), pokud není zřejmé, že to jsou hybridy mezi kukuřicí a teosinte, místo toho, že jsou divokými taxony. Informace týkající se hybridů teosinte nebo kukuřice se postupně zvyšovaly.

Weaterwax v roce 1918 publikoval svoji předpokládanou verzi původu kukuřice a teosinte, Collins a Kempton v roce 1920 představili své teorie o hybridizaci. O 19 let později Mangelsdorf a Reeves v roce 1939 navrhli trojitý předpoklad, který považoval teosinte za hybrid, nikoliv za původní linii. Svrchovanost hybridního původu vyloučila možnost divokých, přirozených populací teosinte.

Sumitové rozhovory o původu kukuřice v letech 1969 a 1972 se zabývaly teosinte jako skutečným předchůdcem, nahrazující bývalou trojitou hypotézu Mangelsdorfa a Reeve. Studie izoenzymu uvádějí, že teosinte z Balsasu jsou nejbližší variantou nejbližšího původce kukuřice. „Katastrofické sexuální transmutace“ musely nastat ve staré populaci jako rozhodující krok k dosažení společné formy současných rychlých hybridizací s teosinte a zlepšily tak vzhled osmiřádkových klasů. Tyto předpoklady obsahují cenné myšlenky, ale přesto zůstávají záhadné detaily, které je třeba prozkoumat. Stále existuje určitý nedostatek srozumitelnosti, pokud jde o kukuřici. A přesto, že se jedná o jednu z nejoblíbenějších pěstovaných rostlin, její původ nelze s jistotou stanovit (Nagy 2006).

Domestikace kulturních rostlin často vedla k nárůstu apikální dominance (koncentrace zdrojů v hlavním stonku rostliny a odpovídající suprese axiálních výhonů). Pozoruhodný příklad tohoto jevu se projevuje u kukuřice, která vykazuje výrazné zvýšení apikální dominance ve srovnání s jeho pravděpodobným divokým předkem teosinte (*Zea mays*, subsp. *parviglumis*). Předchozí výzkum odhalil gen “Teosinte branched“ - Tb1- jako hlavního přispěvatele této evoluční změny kukuřice. Gen Tb1 byl klonován s transpozonovým značením a ukázalo se, že kóduje protein s homologií a cykloidním genem hledíku snapragon. Vzor exprese Tb1 a morfologie mutantních rostlin Tb1 naznačují, že gen Tb1 působí jednak na potlačení růstu axiálních orgánů a jednak na vytvoření samičích květenství. Kultivační alela Tb1 je vyjádřena dvojnásobnou úrovní alel teosinte, což naznačuje, že změny genového

regulátoru jsou podkladem evoluční divergence kukuřice od teosinte. Rostliny teosinte nesou typické podélné boční větve u většiny uzlů na jejích hlavních stoncích. Větve jsou nakloněny díky samčím květenstvím (lata) a štíhlá samičí květenství (palice) jsou nesena na sekundárních větvích v axilách listů na primárních větvích. Již dříve bylo prokázáno, že tyto rozdíly ve stavbě rostlin jsou řízeny malým počtem kvantitativních znakových míst (QTL). Jedno z těchto QTL bylo prokázáno genetickým komplementačním testem a odpovídá rozvětvenému lokusu *Tb1* u *Teosinte branched* a je to právě QTL, které z velké části řídí tyto rozdíly ve stavbě rostlin. Ve skutečnosti samotný účinek *Tb1* je tak velkolepý, že když segment chromozomu kukuřice nesoucí tento gen je přenesen do teosinte, plně převádí teosinte na architekturu rostliny kukuřice s jedním apikálním vrcholem (Doebley at al 1997).



Obrázek č. 11: *Zea mays*, subsp. *parviglumis*, Doebley L. 2010

3.7.3. Šíření kukuřice

Předpokládá se, že šíření kukuřice z Mexika do severní oblasti Jižní Ameriky, se vyskytlo v mnoha vlnách, čímž rostlina pokryla mozaikově různé oblasti. Podobně to vysvětlil i John Hart pro Severní Ameriku. V tomto scénáři by určitá populace kukuřice přežila, ostatní by zanikly. Jiná populace by se izolovala od rodičovské populace a přijala by adaptační vlastnosti, které by jim umožnily přežít v daném prostředí. Ačkoliv archeologické důkazy včas izolovaných populací kukuřice v severní oblasti Jižní Ameriky chybí, není pochyb o tom, že kukuřice těchto oblastí dosáhla a musela projít genetickými změnami, aby se přizpůsobila různým prostředím, než z kterých se sem původně rozšířila, např. sezónní savany typické pro severní Kolumbii a oblasti Lianos v Kolumbii a ve Venezuele. Zde může být období dešťů a období sucha. Ta někdy trvají 4 – 7 měsíců. V těchto savanách trávy

i kukuřice zemřou těsně po deštích, někdy i během měsíce. Kukuřice se tak musí přizpůsobit silné sezónnosti a takové úpravy by měly zahrnovat charakteristiky pro předčasné zrání jako odpověď na klimatické změny, tak lidskou selekci. Variety kukuřice dozrávající za dva měsíce, byly hlášeny etnograficky pro kolumbijský a venezuelský Lianos. Archeologie to však neprokázala. Pomáhá to však vysvětlit, jak se mohly předčasné odrůdy rozšiřovat přes Jižní Ameriku, Karibik či pobřežní oblast zálivu do východní části Severní Ameriky cestou odlišnou od cesty kukuřice, která vstoupila do dnešních Spojených států na jihozápadě (Staller et al. 2006).

První Evropané viděli kukuřici na Kubě počátkem listopadu 1492, kdy se dva Španělé pokoušeli prozkoumat vnitřní část ostrova. Krištof Kolumbus přivezl první zrna do Evropy již při první cestě v roce 1493. V té době se kukuřice pěstovala na americkém kontinentu od kanadského Gaspéu po jih Chile, hlavně v odlesněných oblastech. V Evropě byla kukuřice nejprve považována za okrasnou rostlinou. Její využití v zemědělství je datováno až od 17. století. Středomořský obchod přinesl kukuřici s několika dalšími plodinami Nového světa na Blízký východ. Ranwolff pozoroval kukuřici již v roce 1574 v okolí řeky Eufkrat a vzal vzorek pro herbář na univerzitě v Leydenu. Do střední Evropy se kukuřice introdukovala z jihovýchodu (Nagy 2006).

V západní Evropě se kukuřice pěstovala zpočátku jako okrasná rostlina v zahradách. Během několika let se rozšířila do severní Afriky a severní Itálie a z té byla benátskými kupci dovezena dále na východ do Malé Asie. Turci ji rozšířili po východní Evropě. Do Francie se dostala pravděpodobně ze Španělska i ze severní Afriky. V italských herbářích z roku 1552 jsou uvedeny místní pěstitelské ukázky a v herbářích z roku 1562 začaly podle Turnera pěstovat kukuřici pokusně také v Anglii. Hned začátkem 16. století zavezli Portugalci kukuřici do jižní Afriky a pravděpodobně i do Indie a kolem roku 1525 se dostala již do Číny. Do Japonska, Zadní Indie a na Filipíny přišla později (Hruška et al. 1962).

Studiem původu jihoamerické kukuřice byly získány vzorky ze zemských ras a 11 z archeologických vzorků (jeskyně Boquette, Caboclo a Lapa da Hora). Byly pozorovány tři alelové skupiny, které mají odlišné rozdělení v rámci Jižní Ameriky. To podporuje model, v němž dva zemědělské systémy – vysočina a nížina – vytvářely oddělené expanze pěstování kukuřice do Jižní Ameriky. Jedna expanze se soustředila na horskou kulturu, kterou se rozšířila ze Střední Ameriky přes Panamskou vysočinu do andských oblastí na západní straně Jižní Ameriky. Druhá expanze se rozšířila podél nížin severovýchodního pobřeží Jižní Ameriky a vstoupila na kontinent říčními systémy, Nížinnou variací kukuřice je *Zea mays parviglumis* a variací vysočiny je *Zea mays mexicana*. Závěrem je, že genofond kukuřice

pochází z několika populací volně žijících předků. Je možné opakované křížení plodiny a volně žijících teosinte. Introgeneze může být spojena s adaptací kukuřice z nížinného na vysokohorské prostředí a mohla tím přispět ke genetickému zlepšení výnosového potenciálu a dalších agronomických vlastností (Freitas et al 2003).

4. Závěr

Domestikací se rozumí u rostlin počáteční selekce (výběr silnějších rostlin, rostlin s větší úrodou apod.), která postupně vedla ke genetickým změnám pomocí mutací, hybridizací či heterózním efektem.

Zejména právě u kukuřice velmi dramatické genetické změny vedly k přestavbě celého rostlinného těla. Nejdůležitějším z genů, který způsobil apikální dominanci, je gen *Tb1*. Svoji roli sehrály i skákající geny či chromozomy *B*. Takto domestikovaná kukuřice měla a má zásadní význam ve výživě lidí i zvířat.

Z historie kukuřice je známo, že byla nejprve užívána pro žvýkání cukru, posléze k výrobě fermentovaných nápojů. Sehrála i svoji roli v sociálních vztazích tehdejších obyvatel keramické kultury. Vzhledem k tomu, že znali fermentované nápoje, neměli posléze problém s krmivem pro dobytek, protože fermentace je v podstatě siláž.

O čem není pochyb, je, že kukuřice byla domestikována ve Střední Americe a v Mexiku. Má se za to, že kukuřice byla domestikována v době před 10 – 8 tisíci lety. Teorie se však rozcházejí v původu kukuřice. Jedna domněnka říká, že existovala prakukuřice, druhá že se prakukuřice zkřížila s *Tripsacum dactyloides* a tímto hybridem je teosinte (*Zea mays*, subsp. *mexicana*), která se dále křížila. Další teorie říká, že původní prapředek kukuřice vyhynul.

V mnoha archeologických lokalitách Ameriky byly nalezeny důkazy o usedlých komunitách spojených s kultivací kukuřice.

Nejpravděpodobněji se jeví varianta, že prapředkem kukuřice byla teosinte (*Zea mays*, subsp. *parviglumis*). Pro tuto teorii svědčí genetická podobnost obou rostlin. Hlavní rozdíly jsou ve větvení teosinte a to je vysvětlováno geny *Tb1* a dále malým počtem kvantitativních znakových míst (QTL), která potlačují větvení. Heterózním efektem pak bylo dosaženo větších palic s vyšším počtem řádků zrn. Jiné důkazy o tomto původu jsou založeny na shodných isoenzymech. Dalším dostatečným důkazem pro existenci přikřížení teosinty je cytologická shoda a stejný počet chromozomů.

Navíc teosinte, stejně jako planý ječmen, dává přednost prostředí narušenému člověkem, které se vyskytovalo v okolí sídel.

Též summitové rozhovory o původu kukuřice, v letech 1969 a 1972, se zabývaly teosinte jako skutečným předchůdcem kukuřice.

Vědci dokázali shromáždit poměrně dost důkazů o původu kukuřice, z nichž se dá s velkou pravděpodobností usuzovat, že teosinte (*Zea mays*, subsp. *parviglumis*), je skutečně

protodomestikátem kukuřice. Z pozdějších výzkumů je prokázán i vliv přikřížení teosinte *Zea mays*, ssp. *mexicana*.

5. Použitá literatura

1. Accomando S, Cataldo F. 2004. The global village of celiac disease. *Journal Digestive and liver disease*. **36**.7:492 – 498.
2. Barták M, Kocourek F, Vrabec V. 1996. *Obecná agroekologie*. Vysoká škola báňská – Technická fakulta. Ostrava.
3. Bednářová M, Blavet N, Bartoš J, Doležel J. 2014. Využití NGS sekvenování pro určení struktury a původu chromozomu B kukuřice. *Buletin: Česká společnost experimentální biologie rostlin*. **14**:2.
4. Bedoya CA, Dreisigacker S, Hearne S, Franco J, Mir C, Prasanna BM, Taba S, Charcosset A, Wartburton ML. Genetic diversity and population structure of native maize populations in Latin America and The Caribbean. *Journals Plos One* **12**(4). DOI: 10.1371/journals.pone.0173488.
5. Belej K, Derco M, Feranec P, Fojtík K, Fortuník F, Husárová M, Janda J, Javorek E, Korkobíni Z, Luxová M, Ormandy A, Piovarči A, Piršel A, Polerecký O, Podolák M, Repka J, Škultéty M, Truksa J, Valterová L, Vidovič J, Vožda J, Záborský J, Dobrovodský J, Masler V. 1982. *Kukurica. Příroda - Edice Rastlinná výroba*. Bratislava.
6. Briggs D. Waters SM. 2001. *Proměnlivost a evoluce rostlin*. Univerzita Palackého. Olomouc.
7. Brown TA. 2009. The complex origins of domesticated crops in the Fertile Crescent. *Ecology&Evolution* **24**(2):103-109.
8. Buchvaldek M. 1985. *Dějiny pravěké Evropy*. Státní pedagogické nakladatelství. Praha.
9. Coursey DG. 1976. The origins and domestication of yams in Africa: In origins of African Plant Domestication. DOI.org/10.1515/9783110806373.383.
10. Český statistický úřad. 2018. Historická srovnání rostlinné produkce. 31. 10. 2019. CSZO.cz.
11. Český statistický úřad. 2019. Statistická ročenka 2019. CSZO.cz.
12. Diamond J. 2002. Evolution, consequences and future of plants and animal domestication. *Journal Nature* **418**.6898:700-707.
13. Doebley J, Stec A, Hubbard L. 1997. The evolution of apical dominance in maize, *Nature* **386**(3):485-488.

14. Doebley J, Ste A, Wendel J, Edwards M. 1990. Genetic and morphological of a maize-teosinte F₂ population: Implications for the origin of maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. **87**:9888-9892 .
15. Dvorak L, Luo MCh, Akhunov ED. 2011. N.I.Vavilov's Theory of Centre of Diversity in the Light of Current Understanding of Wheat Diversity. *Domestication and Evolution. Czech J. Genet. Plant Breed.* **47**.2011:20-27.
16. Eyre Walker A, Gaut RL, Hulton H, Feldman DL, Gaut BS. 1998. Investigation of the bottleneck leading to the domestication of maize. *Proceeding of the National Academy of Sciences* **95**(8):4411 – 4446.
17. FAO ročenka. 2019. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Roma.
18. Flannery T. 2007. Měníme podnebí: Minulost a budoucnost klimatických změn. Dokořán. Praha.
19. Freitas FO, Bendel G, Allaby RG, Brown TA. 2003. DNA from primitive maize landraces and archaeological remains: implications for the domestication of maize and its expansion into South America. *Journal of Archeological Science* **30**(2003):901-908.
20. Hendrych R, 1986. Systém a evoluce vyšších rostlin. Státní pedagogické nakladatelství. Praha.
21. Hirst KK. 2017. Maize: a 10.000 year Old Radical Experiment in Plant Domestication. TOUGHTCO.com/maize-domestication-history-of-american-corn-171832.
22. Hoskovec L. 2008. *Zea mays* L. - kukuřice setá. Available from Botany.cz/cs/zea-mays (accessed May 2018).
23. Hruška J a kolektiv. 1962. Monografie o kukuřici. Státní zemědělské nakladatelství. Praha.
24. Kocián P. 2017. Kukuřice setá *Zea mays*. Květena ČR. Available from www.kvetenacr.cz/detail.asp?IDetail=689. (accessed May 2018).
25. Kolektiv autorů. 1970. Kukuřice a její význam v zemědělské velkovýrobě z hlediska rostlinné a živočišné výroby. ČVTS pro zemědělství. Veselí na Moravě.
26. Kůs F, Stehlíková J. 2017. Situační a výhledová zpráva pro rok 2017. Ministerstvo zemědělství. Praha.
27. Lendeberg S. 2012. Paleolithic diets as a model for prevention and treatment of Western disease. *Human Biology* **24.2**:110-115.
28. Lipavská H. 2012. Rostliny a rozkvět a pád lidské civilizace. Přednáška na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy Praha.

29. Lu H, Zhang J, Liu K, Wu N, Li Y, Zhou K, Ye M, Zhang T, Zhang H, Yang X, Shen L, Xu D, Li Q. 2009. Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in East Asia extended to 10,000 years ago. *Proceedings of National Academy of Sciences* **106**:18:7367-7372.
30. Metelka L, Tolasz R. 2009. Klimatické změny: fakta bez mýtů. Univerzita Karlova – Centrum pro otázky životního prostředí. Praha.
31. Murphy DJ. 2011. Plants, biotechnology and agriculture. UK by Cambridge University Press. Cambridge.
32. Nagy J. 2006. Maize produktio. Akadémiai Kiadó. Budapest – Hungary.
33. Pavlů I. 2005. Neolitizace Střední Evropy. *Archeologické rozhledy*. Praha. **57**(2):293-302.
34. Pečírka J. 1979. Dějiny pravěku a starověk. 1. Část. Hlava 1-9. Státní pedagogické nakladatelství. Praha.
35. Pray LA. 2008. Transposons: The Jumping Genes. *Nature Education* **1**(1):204.
36. Qutb AM, wei F, Dong W. 2020. Prediction and characterization of Cationic Arginine-Rich Plant Antimicrobial Peptide SM-985 From Teosinte (*Zea mays* ssp. *mexicana*). *Front. Microbiol.* **11**:1353.
37. Roosevelt AC. 1980. Parmana. Prehistoric Maize and Manioc Subsistence along the Amazon and Orinoco. Academic press Inc. New York.
38. Řimnáč K. 1962. Kukuřice i u nás. Krajské nakladatelství. Plzeň.
39. Smith CW, Betran J, Runge ECA. 2004. Corn: origin, history, technology, and production. Hoboken. John Wiley&Sons.
40. Sobotka M, Jelínková-Paroulková D. 1958. Atlas obilnin československých povolených a rajonizovaných odrůd. Státní zemědělské nakladatelství – Rostlinná výroba. Praha.
41. Staller JE, Tykot RH, Benz BF. 2006. Histories of Maize. Multidisciplinary Approaches to the Prehistory, Linguistics, Biogeography, Domestication, and Evolution of Maize. Elsevier. Academic Press.
42. Strnadová D. 2011. Kukuřice – Dar z Nového světa – katalog výstavy. Národní zemědělské muzeum. Praha.
43. Sweeney M, McCouch S. 2007. The komplex history of the doestication of rice. *Annals of Botany* **100**(5):951-957.
44. Valníček B. 2015. Klimatické změny – Milankovičovy cykly, vývoj člověka a rozvoj civilizace v současné době meziledové. Akcent. Třebíč.

45. Volavka A, Kratochvíl V, Baňa J, Buchníček L. 1956. Proč a jak rozšiřovat pěstování kukuřice. Státní zemědělské nakladatelství – Vzory našeho zemědělství. Praha.
46. Wolbrecht E, Sigmon B. 2005. Amazing grass: developmental genetics of maize domestication. *Biochemical Society Transactions*. **33**(6):1502-1506.
47. Yan J, Warburton M, Crouch J. 2011. Association Mapping for Enhancing Maize (*Zea mays* L.) Genetic Improvement. *Crop Science Society of America*. **51**:433-449.
48. Yang N, Xu XW, Wang RR, Peng WL, Cai L, Song JM, Li W, Luo X, Niu L, Wang Y, Jin M, Chen L, Lou J, Deng M, Wang L, Pan Q, Liu F, Jackson D, Yang X, Chen LL, Yan J. 2017. Contributions of *Zea mays* subspecies mexicana haplotypes to modern maize. *Nature communications* **8**:1874.
www.nature.com/naturecommunications.
49. Zimolka J. 2008. Kukuřice: Hlavní alternativní směry. Profi Press. Praha.
50. Zrzavý J, Burda H, Storch D, Beggall S, Mihulka S. 2017. Jak se dělá evoluce: Labyrintem evoluční historie. Argo: Dokořán. Praha.

6. Seznam použitých zkratek

Adh2 – alela alkoholdehydrogenázy 2

DS - element – transpozony

GMO – geneticky modifikované organismy

mRNA – mediátorová ribonukleová kyselina

NGS – sekvenování – metoda zobrazení genů – sekvence DNA

QTL – kvantitativní znaková místa (lokusy)

SSR markery – Single Requence Repeats = molekulární DNA markery charakterizující daný rostlinný druh délkovou variabilitou mikrosatelitů

Tb1 – gen v kukuřici – *Teosinte branched*

Tga1 – gen v kukuřici

7. Seznam obrázků

| | |
|--|----|
| (1) Kukuřice se samčími květy..... | 14 |
| (2) Neokoralá obilka..... | 15 |
| (3) <i>Tripsacum dactyloides</i> , <i>Euchlaena mexicana</i> | 23 |
| (4) Centra domestikace dle Vavilova..... | 25 |
| (5) Ohniska neolitické revoluce..... | 26 |
| (6) Nová Guinea..... | 28 |
| (7) Rozdíl mezi starobylou kukuřicí z Peru a dnešní kukuřicí..... | 30 |
| (8) Skákající geny | 31 |
| (9) Vývoj – postupné mutace - kukuřičného klasu..... | 32 |
| (10) Divoce rostoucí teosinte – prapředek kukuřice..... | 33 |
| (11) <i>Zea mays</i> , subsp. <i>parviglumis</i> | 39 |

