

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů

Katedra agroekologie a rostlinné produkce



**Česká zemědělská
univerzita v Praze**

**Výskyt oboupohlavních jedinců v populacích
bažanky roční**

Diplomová práce

**Autor práce: Bc. Tomáš Gottfried
Pěstování rostlin, Rostlinná produkce**

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

© 2022 ČZU v Praze

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci „Výskyt oboupohlavních jedinců v populacích bažanky roční" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu literatury na konci práce. Jako autor uvedené diplomové práce dále prohlašuji, že jsem v souvislosti s jejím vytvořením neporušil autorská práva třetích osob.

V Praze dne datum odevzdání

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Josefu Holcovi, Ph.D. za odborné vedení práce, cenné rady a informace, za pomoc s organizací pokusů a za vstřícný přátelský přístup, který jsem velmi ocenil.

Poměr pohlaví a výskyt oboupohlavních jedinců v populacích bažanky roční

Souhrn

Literární rešerše popisuje determinaci pohlaví u rostlin, uvádí příklady k jednotlivým skupinám a shrnuje informace k hlavnímu tématu – bažance roční. Praktická část diplomové práce je zaměřena na zpracování a výsledky pokusů.

Pokus s aplikací herbicidů byl ovlivněn vysokou mortalitou rostlin ošetřených herbicidy Onyx a Laudis. Mortalita dosahovala až 87 %. Vyhodnocen tak byl pouze pokus s rostlinami ošetřenými herbicidem Basagran. Ačkoliv byly během hodnocení struktury pohlaví zaznamenané rozdíly, byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. V případě pokusu s aplikací herbicidů platí H_0 : Struktura pohlaví rostlin ošetřených herbicidem je stejná jako struktura u rostlin neošetřených. Neexistuje závislost pohlavní struktury rostlin na ošetření herbicidem.

Byla vyhodnocena data z pokusu zkoumajícího vliv lokality na strukturu potomstva. Ve struktuře potomstva byly zaznamenány rozdíly a to převážně mezi jednotlivými nádobami. Lišily se procentuální hodnoty výskytu samčích rostlin (od 43,9 % do 64,3 %). Intermediální a oboupohlavné rostliny se vyskytovaly pouze v nádobách se semeny z lokality Suchdol. Rozdíly byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. Platí tedy H_0 : Geograficky odlišné populace bažanky roční jsou shodné v zastoupení jednotlivých pohlaví. Mezi strukturou pohlaví bažanky a lokalitou neexistuje závislost.

Byla vyhodnocena data z pokusu zkoumajícího vliv typu mateřské rostliny na strukturu potomstva. Byly zaznamenány rozdíly v procentuálním zastoupení jednotlivých pohlaví. Intermediální rostliny se vyskytovaly v potomstvech intermediálních a oboupohlavných matek. Oboupohlavné potomstvo se vyskytovalo jen v potomstvu samičích matek. Rozdíly byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. Platí tedy H_0 : Struktura pohlaví potomstva různých typů mateřských rostlin je shodná. Neexistuje závislost pohlavní struktury potomstva na typu mateřské rostliny.

Byla vyhodnocena data z polního pokusu. Byly zaznamenány rozdíly v procentuálním zastoupení jednotlivých pohlaví. Rozdíly byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. Platí tedy H_0 : Geograficky odlišné populace bažanky roční jsou shodné v zastoupení jednotlivých pohlaví. Mezi strukturou pohlaví bažanky a lokalitou neexistuje závislost.

Klíčová slova: *Mercurialis annua*, dvoudomost, jednodomost, poměr pohlaví

Sex ratio and the occurrence of monoecious individuals in *Mercurialis annua* populations

Summary

The theoretical part of this work describes the sex determination in plants, gives examples in each group and summarizes information on the main topic - the *Mercurialis annua*. The practical part of the thesis is focused on the processing and results of the experiments.

The herbicide application experiment was affected by high mortality of plants treated with Onyx and Laudis herbicides. The mortality rate reached up to 87 %. Thus, only the experiment with plants treated with Basagran herbicide was evaluated. Although differences were observed during the evaluation of the sex structure, they were assessed as statistically insignificant. In the case of the herbicide application experiment, H₀: The sex structure of herbicide-treated plants is the same as that of untreated plants. There is no dependence of the sex structure of the plants on herbicide treatment.

Data from the experiment investigating effect of location on offspring sex structure were evaluated. Differences in progeny structure were noted, and these were mainly between the plant containers. The percentages of male plants varied (from 43.9 % to 64.3 %). Intermediate and hermaphrodite plants were present only in the seed pots from the Suchdol site. Differences were assessed as statistically insignificant. Hence, H₀: Geographically distinct populations of *Mercurialis annua* are identical in the representation of each sex. There is no relationship between the sex structure of *Mercurialis annua* and location.

Data from an experiment examining the effect of parent plant type on offspring structure was evaluated. Differences in the percentage representation of each sex were noted. Intermediate plants occurred in the offspring of intermediate and bi-sexual mothers. Bisexual offspring occurred only in the offspring of female mothers. Differences were judged to be statistically insignificant. Thus, H₀: The sex structure of the offspring of different types of mother plants is identical. There is no dependence of the sex structure of the offspring on the type of mother plant.

Data from the field experiment were evaluated. Differences in the percentage of each sex were observed. The differences were evaluated as statistically insignificant. Thus, H₀: Geographically distinct populations of *Mercurialis annua* are identical in the representation of each sex. There is no relationship between *Mercurialis annua* sex structure and location.

Keywords: *Mercurialis annua*, dioecy, monoecy, sex ratio

Obsah

1	Úvod	1
2	Vědecká hypotéza a cíle práce	2
3	Literární rešerše	3
3.1	Rozmnožování u rostlin	3
3.1.1	Druhy rozmnožovacích mechanismů rostlin	3
3.1.2	Pohlaví	3
3.2	Evoluce rozmnožovacích mechanismů	5
3.3	Modely pro studium pohlaví u rostlin	6
3.3.1	Teoretické modely	6
3.3.2	Silenka širolistá (<i>Silene latifolia</i>)	7
3.3.3	Okurka setá (<i>Cucumis sativus</i>)	7
3.4	Determinace pohlaví	9
3.5	Příklady systému determinace pohlaví XY	10
3.5.1	Šťovík (<i>Rumex sp.</i>)	12
3.5.2	Chmel (<i>Humulus sp.</i>)	13
3.5.3	Vinná réva (<i>Vitis sp.</i>)	14
3.5.4	Papája obecná (<i>Carica papaya</i>)	15
3.5.5	Chřest (<i>Asparagus officinalis</i>)	15
3.5.6	Aktinidie lahodná (<i>Actinidia deliciosa</i>)	17
3.5.7	Tomel japonský (<i>Diospyros kaki</i>)	17
3.5.8	Tykev břečťanová (<i>Coccinia grandis</i>)	17
3.6	Příklady systému determinace pohlaví ZW	18
3.6.1	Jahodník (<i>Fragaria sp.</i>)	18
3.6.2	Voskovník červený (<i>Morella rubra</i>)	18
3.6.3	Pistácie (<i>Pistacia vera</i>)	18
3.7	Bažanka roční (<i>Mercurialis annua</i>)	19
3.7.1	Morfologie	20
3.7.2	Původ, rozšíření a požadavky na stanoviště	21
3.7.3	Produkce semen a jejich vlastnosti	22
3.7.4	Růst, konkurenční schopnost a škodlivost	22
3.7.5	Metody regulace	23
3.7.6	Ploidie	23
3.7.7	Pohlavní determinace a chromozomy	26
3.7.8	Principy dvoudomosti u <i>M. annua</i>	27
3.7.9	Vliv fytohormonů na tvorbu pohlavních orgánů	27
3.8	Specifikace vybraných herbicidů	30

3.8.1	Princip účinku vybraných herbicidů.....	32
4	Metodika	33
4.1	Monitoring pohlavní struktury bažanky roční	33
4.1.1	Lokality	33
4.1.2	Teploty a srážky v roce 2021	34
4.1.3	Mapa lokalit	35
4.2	Nádobové pokusy	35
4.2.1	Pokus s aplikací herbicidů	39
4.2.2	Statistické vyhodnocení dat.....	40
5	Výsledky	41
5.1	Výsledky pokusu s herbicidy	41
5.1.1	Mortalita	41
5.1.2	Výskyt typů pohlaví v pokusu s herbicidy.....	42
5.2	Polní monitoring	43
5.3	Výsledky nádobových pokusů.....	44
5.3.1	Vliv lokality na strukturu potomstva	44
5.3.2	Vliv typu mateřské rostliny na strukturu potomstva.....	45
5.4	Statistické vyhodnocení dat.....	46
5.4.1	Vliv lokality na strukturu potomstva	46
5.4.2	Vliv typu mateřské rostliny na strukturu pohlaví potomstva	46
5.4.3	Pokus s aplikací herbicidů	47
5.4.4	Polní pokus.....	48
6	Diskuse	50
7	Závěr	55
8	Literatura.....	56
8.1	Seznam obrázků	62
8.2	Seznam tabulek.....	62
8.3	Seznam grafů	63

1 Úvod

Úžasná reprodukční rozmanitost kvetoucích rostlin přitahuje smysly a zvědavost lidí od počátku civilizace. Květiny odedávna hrají významnou roli při náboženských obřadech a jsou předmětem nesčetných uměleckých děl. Díky šlechtění a umělému výběru poskytují rostliny potravu, která tvoří základ lidské civilizace, v zahradnictví okrasné rostliny, které zdobí naše města a zahrady. Pochopení rozmnožování rostlin má nesmírný praktický význam pro biotechnologie, zachování biologické rozmanitosti a kontrolu invazních druhů. Diverzifikace tvaru a funkce květů je spojena se stejně působivou rozmanitostí rozmnožovacích strategií a pohlavních systémů. Základní hermafroditický stav většiny druhů nahosemenných rostlin usnadňuje křížové oplození i samoplození. Vzhledem k modulárnímu růstu rostlin a produkci mnoha květů je běžné vícenásobné otcovství. Vzorce rozmnožování u rostlin mohou být ve srovnání s mnoha skupinami živočichů složité a velmi promiskuitní. Samčí a samičí gamety jsou rozmístěny v široké škále prostorových a časových variant na úrovni květů, květenství, rostliny a populace, což vede k rozmanitým sexuálním systémům složeným z různých kombinací hermafroditních, samičích a samčích rostlin. Snaha o porozumění příčinám a důsledkům této sexuální rozmanitosti je trvalým zdrojem zvědavosti již od vzniku biologických věd. Carl Linnaeus použil variabilitu pohlavních struktur jako základ své klasifikace rostlin, Charles Darwin prováděl šlechtitelské pokusy na rostlinách a napsal tři důležité knihy o různých aspektech rozmnožování rostlin a Ronald Fisher vyvinul populačně genetické principy, které tvoří základ moderní analýzy evoluce rozmnožovacích systémů rostlin.

Výzkum reprodukční biologie rostlin je dnes jedním z nejdynamičtějších a nejpopulárnějších oborů ekologie a evoluční biologie. Tato přitažlivost může vyplývat z povahy výzkumu, který začíná terénními pozorováními přírodních dějů, ale zahrnuje také teorii, srovnávací biologii, genetiku, ekologii a v mnoha případech i studium interakcí mezi rostlinami a živočichy. Rané práce o reprodukci rostlin se soustředily na druhy z ekosystémů mírného pásma, ale dnes studie tropických ekosystémů běžně přinášejí nové poznatky o evoluci a adaptaci rostlin (Barrett 2010). Oproti živočichům se oddělené pohlaví u rostlin vyskytuje pouze zřídka. Ming et al. (2007) uvádí, že existuje jen 9–10 % dvoudomých suchozemských rostlin. Mezi krytosemennými rostlinami tvoří dvoudomé rostliny okolo 6 %.

V této práci se budu obecně věnovat determinaci pohlaví u rostlin, jednotlivým typům a strategiím rozmnožování. Konkrétně pak bažance roční (*Mercurialis annua*), která je vhodným modelem pro studium vývoje pohlavních znaků.

2 Vědecká hypotéza a cíle práce

Bažanka roční (*Mercurialis annua*) je poměrně častým plevelem okopanin a zeleniny s možností výskytu i v dalších skupinách plodin (viz podzimní výskyt na pozemcích s ozimou řepkou). Tradičně se uvádí jako typický příklad dvoudomosti mezi polními plevele. Přesto se mohou objevit kromě samčích a samičích jedinců i jedinci oboupohlavní, jednodomí. Cílem práce bude stanovit podíl jednodomých jedinců v populacích převážně dvoudomé bažanky roční.

Hypotézy:

Jednotlivé geograficky odlišné populace bažanky roční se liší v zastoupení jednotlivých pohlaví.

Ve vybraných populacích se kromě jedinců dvoudomých vyskytují i jedinci jednodomí.

Pohlavní struktura potomstva jednodomých jedinců je odlišná od potomstva jedinců dvoudomých.

3 Literární rešerše

3.1 Rozmnožování u rostlin

3.1.1 Druhy rozmnožovacích mechanismů rostlin

Ve většině rostlinných rodů se vyskytuje malý počet jednopohlavních druhů (tj. jedinec bude produkovat pouze samčí nebo samičí gamety). Vzhledem k tomu, že druhy s unisexuálními květy se opakovaně vyvíjely z hermafroditických předků, jsou mechanismy ovlivňující determinaci pohlaví u kvetoucích rostlin velmi rozmanité. Pohlaví je nejsilněji určováno genotypem. Další mechanismy se pohybují od jednoho kontrolního lokusu po pohlavní chromozomy nesoucí několik spojených lokusů určujících pohlaví. Rostlinné hormony také ovlivňují sexuální expresi s různými účinky, které se liší druh od druhu (Lebel-Hardenack & Grant 1997). Systémy determinace pohlaví se u rostlin vyvinuly mnohokrát z hermafroditických předků (včetně jednodomých rostlin s oddělenými samčími a samičími květy u téhož jedince) a systémy pohlavních chromozomů vznikly několikrát v evoluci kvetoucích rostlin. V souladu s teoretickými modely evolučního přechodu od hermafroditismu k jednodomosti se na něm podílí více genů určujících pohlaví, včetně faktorů samčí a samičí sterility. Požadavek, aby rekombinace mezi těmito různými lokusy byla vzácná, je pravděpodobně hlavním důvodem genetické degenerace chromozomů Y. Teorie degenerace chromozomu Y jsou přezkoumány ve světle nejnovějších výsledků získaných u genů na rostlinných pohlavních chromozomech (Charlesworth 2002).

3.1.2 Pohlaví

Dědičnost pohlaví a pohlavní chromozomy u rostlin jsou nápadně podobné těm u živočichů. U většiny studovaných rostlin se vyskytují heterozygotní samci, nebo pokud se chromozomy viditelně liší (snad polovina rostlin, které mají oddělená pohlaví, viz Westergaard (1958), samčí heterogamie (samci XY, samice XX). U mnoha dvoudomých rostlin jsou samci "nestálí", tj. vytvářejí příležitostné plody (Lloyd 1980).

Pohlaví u rostlin je možné rozlišovat na několika úrovních.

Pohlaví na úrovni populací/druhů

- Jednodomé – jedinci v této populaci vytvářejí zároveň samčí i samičí květy, nebo květy hermafroditní.
- Dvoudomé – jedinci vytváření pouze samčí nebo pouze samičí květy.
- Gynodioecické – v populaci se nacházejí jedinci samičí a jedinci hermafroditní.
- Androdioecické – v populaci se nacházejí jedinci samčí a jedinci hermafroditní.
- Trioecické – populace obsahuje všechny tři druhy jedinců, samčí, samičí i hermafrodity.

Pohlaví na úrovni jedinců

- Jednodomé – Jedinec vytváří jak samčí, tak samičí květy, které mohou být buď ve společném, nebo v samostatném květenství.
- Hermafroditní – Rostlina tvoří pouze oboupohlavné květy.
- Samčí – jedinec pouze se samčími květy.
- Samičí – jedinec pouze se samičími květy.
- Gynomonoecické – jedinec nese samičí a zároveň hermafroditní květy.
- Andromonoecické – jedinec nese samčí a zároveň hermafroditní květy.
- Trimonoecické – na jedné rostlině se vyskytují všechny tři druhy květů (samčí, samičí i oboupohlavné) (Barrett 2002).

Pohlaví na úrovni květu

- Oboupohlavný – v jednom květu se vyskytují jak samčí, tak samičí pohlavní orgány.
- Samčí (tyčinkový) - v květu jsou pouze samčí reprodukční orgány tvořící pyl.
- Samičí (pestíkový) - v květu se vyskytují pouze samičí pohlavní orgány.
- Květ bezpohlavní – většinou tvořený za účelem nalákání hmyzu jako atraktant.

Charlesworth (2002) uvádí příklady a četnosti jednotlivých systémů rozmnožování rostlin.

Pohlavně monomorfní:

Hermafroditní -

Květy mají samčí i samičí orgány
90 % kvetoucích rostlin (např. růže)

Jednoplavňé –

Květy odděleného pohlaví na stejných jedincích
5 % kvetoucích rostlin, často těch s jehnědami (např. líska) a mnoho nahosemenných rostlin (např. borovice).

Gynomonoecické (samčí sterilita) –

Jedinci mají jak samičí, tak hermafroditní květy, např. sedmikráska.

Andromonoecické (samičí sterilita) -

Jedinci mají samčí i hermafroditní květy.

Pohlavně polymorfní:

Dvoudomé –

Oddělená pohlaví (samčí a samičí rostliny), 5 % kvetoucích rostlin (např. cesmína) a některé nahosemenné rostliny.

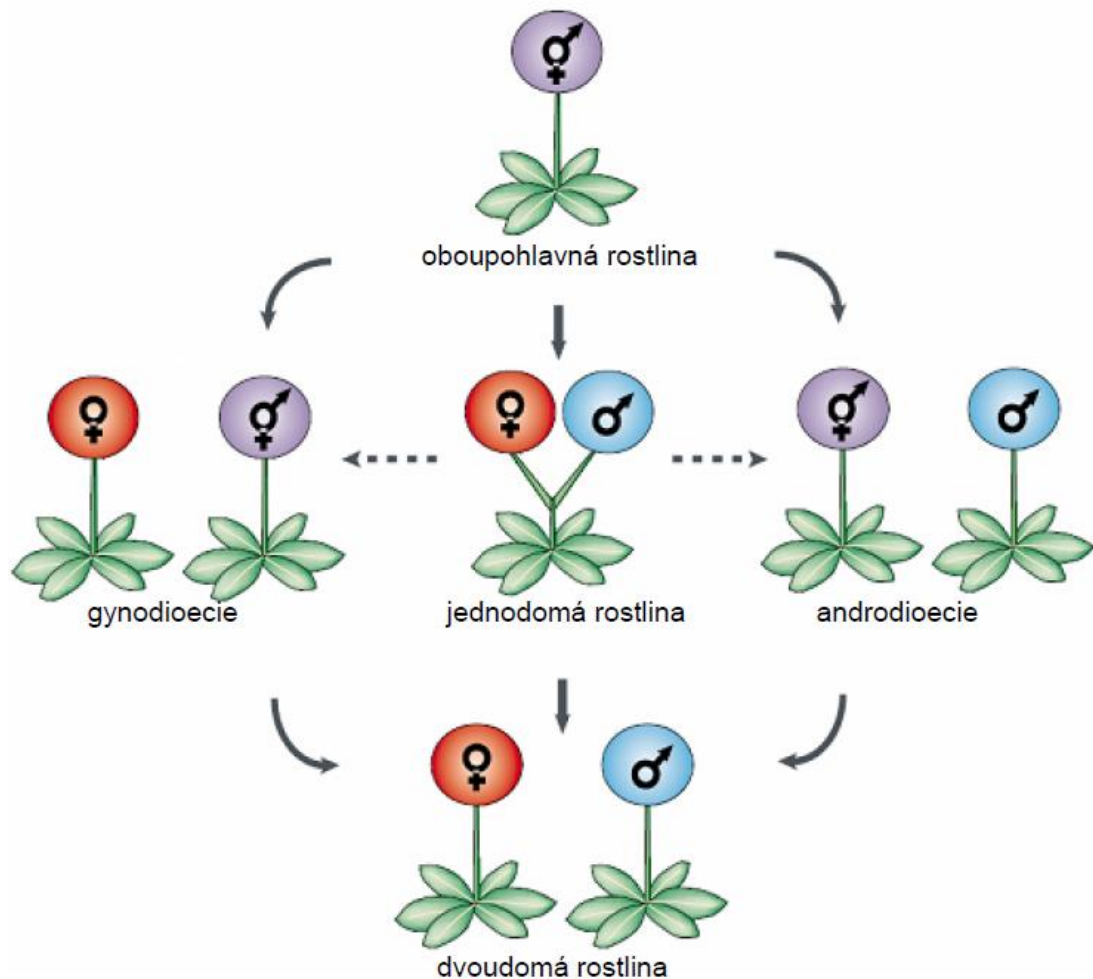
Gynodioecické -

Jedinci buď samičí, nebo hermafroditní, např. jitrocel kopinatý (*Plantago lanceolata*), silenka obecná (*Silene vulgaris*)

Androdiomorfní –

Jedinci samčí nebo hermafroditní, vyskytují se jen velmi vzácně

3.2 Evoluce rozmnožovacích mechanismů



Obrázek 1 – Cesty od hermafroditismu ke dvoudomosti. Upraveno podle Sarkissian et al. (2001); Wolf et al. (2001).

Obrázek č. 1 znázorňuje dvě hlavní cesty od hermafroditismu ke dvoudomosti. Při cestě gynodioecie se v populacích hermafroditů šíří geny pro samčí sterilitu, což vede k mezistupni, který zahrnuje samice a hermafrodity. Genetické modifikátory samičí plodnosti postupně přeměňují hermafrodity na samce, což vede ke dvoudomosti. Pro tuto cestu existuje řada důkazů. Cesta jednodomosti je méně prozkoumána, ale předpokládá se, že zahrnuje rušivou selekci na rozdělení samičích a samčích pohlaví v jednopohlavních populacích, která postupně zvyšuje pohlavní specializaci. Tak vzniknou jednopohlavní rostliny. Jednodomost se vyvinula mnohokrát z dominantního oboupohlavního stavu v populacích angiospermů, které mají výhradně hermafroditní květy. Dochází k tomu prostřednictvím sterilních mutací, které vytvářejí jednopohlavní květy. Sekundární cesta k dvoudomosti z jednodomosti by mohla zahrnovat gynodioeciální mezistupeň je na obrázku vyznačen čárkovaně (Sarkissian et al. 2001). Poslední cesta zahrnuje evoluci velmi vzácného pohlavního systému androdioecie z dvoudomosti (Wolf et al. 2001). Genetické studie u *Datisca spp.* (*Datisceae*) ukazují, že jediný jaderný lokus řídí pohlavní fenotyp. Na tomto lokusu je samčí pohlaví dominantní vůči hermafroditismu u androdioecických *D. glomerata*. Samičí rostliny ve dvoudomých populacích jsou zřejmě přeměněny na hermafroditní formu recesivní mutací, která umožňuje samičím

rostlinám produkovat pyl. Jediný dominantní autozomální lokus také řídí projevy pohlaví u *Mercurialis annua* (*Euphorbiaceae*), jediném dalším intenzivně studovaném androdioecickém druhu. Neexistují žádné dobře ověřené případy androdioecie jako přechodného stádia na cestě k dvoudomosti a velmi omezené důkazy o vývoji androdioecie z hermafroditismu (Pannell 1997).

Další, takzvaná jednolokusová teorie, popisuje vývoj dvoudomosti z jednodomosti. Předpokládá vývoj od jednodomosti přes paradioecii po dvoudomost. Jako paradioecie se označuje stav, ve kterém je rostlina jednodomá a kde probíhá silná suprese vývoje jednoho druhu květů. Vzniklí jedinci tak mají silnou převahu samčích květů nad samičími, nebo naopak převažují květy samičí nad samčími (Webb 1999).

3.3 Modely pro studium pohlaví u rostlin

Rostliny v mnoha ohledech nabízejí jedinečné systémy, pomocí nichž lze studovat určení pohlaví. Protože se produkce unisexuálních květů u mnoha druhů rostlin vyvinula nezávisle, mohou být funkční různé a nové mechanismy. Pravděpodobně tedy neexistuje jeden sjednocující mechanismus, který by vysvětloval určování pohlaví v rostlinách. Pokroky v našem chápání determinace pohlaví pocházejí z analýzy genetiky, molekulární biologie a biochemie genů kontrolujících sexuální determinaci v rostlinách. Pro takové analýzy je k dispozici několik vynikajících modelových systémů pro oboupohlavní vývoj květů (*Arabidopsis*, *Antirrhinum*), jednodomé (*Zea*) a dvoudomé (*Silene*, *Asparagus*, *Mercurialis*). Důležité otázky, které přetrvávají, se týkají mechanismu působení genů určujících pohlaví a jejich případného vzájemného vztahu s geny, které určují sexuální identitu zárodků květových orgánů. Na fyziologické úrovni není souvislost mezi signalizací hormonů a sexualitou dobře známa, i když byly objeveny významné korelace. A konečně, jakmile budou identifikovány, klonovány a studovány geny, které regulují tyto procesy, měly by přijít nové strategie pro manipulaci se sexualitou v rostlinách (Dellaporta & Calderon-Urrea 1993).

3.3.1 Teoretické modely

Teoretické modely se využívají při studiu výběrů reprodukčního fenotypu u rostlin. Používají se ke studiu vývoje dvoudomosti vycházející z jednodomosti a vývoje gynomonoeicie a monoecie z hermafroditů. Je určeno fitness mutantních fenotypů se změnou samčího a samičího pohlaví. Předpokladem jsou původně hermafroditické nebo jednodomé populace bez mechanismu autoinkompatibility, s možností částečného samooplodnění a s určitou inbrední depresí. Tyto modely se používají ke specifikaci podmínek pro šíření takových mutací, které zvyšují plodnost opačného pohlaví. Takové rostliny poskytnou sníženou samčí nebo samičí plodností selektivní výhodu oproti původnímu typu. Rovněž vznikají vhodné podmínky pro polymorfismus (Charlesworth & Charlesworth 1978). Níže uvádím praktické modely založené na různých principech – reakci na chemická činidla a na genetickém principu.

3.3.2 Silenka širolistá (*Silene latifolia*)

Cytogenetický základ určení pohlaví u silenky bílé je podobný savcům v tom, že má Y-chromozom specifický pro samce a nese dominantní samčí určující geny. Pokud je jedna kopie tohoto chromozomu v genomu, rostlina je samčí. Odlišně je to u samičích rostlin. Stejně jako savčí Y-chromozomy je i Y-chromozom silenky bílé bohatý na opakující se DNA. Lebel-Hardenack & Grant (1997) izolovali sekvence z mikrodisekovaných Y – chromozomů silenky bílé a studovali distribuci homologních opakovaných sekvencí na Y – chromozomu a dalších chromozomech. Zjistili, že chromozom Y je obzvláště bohatý na opakující se sekvence, které byly obecně rozptýleny po všech chromozomech silenky. I přes svůj opakující se charakter je chromozom Y převážně euchromatický. To může být způsobeno relativně nedávným vývojem pohlavních chromozomů silenky bílé ve srovnání s pohlavními chromozomy zvířat.

Silenka bílá (*Silene latifolia*) je jedním z prvních druhů, u kterých byl popsán systém reprodukce a pohlavní chromozomy. Ty jsou výrazně heteromorfní (chromozom X je menší než chromozom Y). Velký rozdíl ve velikostech chromozomů umožnil jednoduché cytogenetické rozlišení. To byl hlavní důvod, proč se silenka stala jedním z nejpobulárnějších modelů studia chromozomů (Zlucova et al. 2007). Velmi úspěšné byly deleční pokusy, které umožnily zmapovat části genů zodpovědných za tvorbu květů. Je tedy možné cíleně vytvářet květy samčí, samčí s pylovou sterilitou, květy bezpohlavní, hermafroditní nebo květ s defektními tyčinkami. Význam silenky jako modelu podtrhuje i fakt, že je vývoj květů možné ovlivnit i environmentálními podmínkami. Konkrétně se jedná o napadení rostliny parazitickou houbou rodu *Microbotryum violaceum* (Uchida et al. 2003). U infikovaného samičího květu dojde k supresi tvorby gynecia. Na jeho místě vyrostou útvary podobné tyčinkám, které nesou houbové spory.

3.3.3 Okurka setá (*Cucumis sativus*)

Čeleď tykvovitých je pozoruhodná svou rozmanitostí pohlavních typů. V čeledi se vyskytují druhy hermafroditické, jednodomé i dvoudomé. Předpokládá se evoluce mechanismů determinace pohlaví od jednopohlavních genů (např. u okurky a melounu) až po heteromorfní pohlavní chromozomy např. u *Coccinia grandis* (Roy 1990). Okurka setá (*Cucumis sativus*) je významná zelenina, u níž byla studována exprese pohlaví nejrozsáhleji. Většina tradičních kultivarů okurek je jednodomá, ale potřeby osivářského průmyslu na pěstování F1 hybridů podnítily výzkumy v oblasti opylování, dědičnosti pohlaví a fyziologických faktorů. Pionýrské genetické studie týkající se determinace pohlaví okurky byly zahájeny v Izraeli v 50. letech 20. století. Během následujících dvou desetiletí se studovaly vlivy hormonů a vlivy prostředí na expresi pohlaví. Jednotlivé postupy se časem staly rutinními a výzkum dále nepokračoval. Samotné mechanismy a principy vyzkoumaných procesů, ale zůstaly neobjasněné. Po dlouhém období klidu se opět staly předměty zájmu výzkumníků až v posledních letech. Nové pokroky v oblasti v molekulární biologii rostlin a v analýze rostlinného genomu lze nyní využít ke studiu působení pohlavních genů a jejich interakcí s pohlavně modifikujícími hormony.

Rostliny okurky mohou vytvářet samčí (tyčinkové), samičí (pestíkové) a méně často hermafroditní (oboupohlavní) květy. Příslušné tři typy pupat mají v mladém vývojovém stadiu tyčinky i karpální primordia, která se pod mikroskopem jeví stejně. Taková pupata (o délce ~1 mm) jsou tedy morfologicky bisexuální (Atsmon 1960). Z oboupohlavních pupenů se v důsledku inhibice karpálních primordií při vývoji tyčinek vyvíjejí jednopohlavní samčí květy, zatímco samičí květy vznikají po supresi tyčinkových primordií a diferenciaci plodolistů. U zralých samčích květů je stále přítomno pistillodium (tj. rudimentární plodolist) a z něj odvozené nektárium. Vestigiální tyčinky jsou stále přítomny ve zralých samičích květech. Nebyly zaznamenány žádné důkazy o programované buněčné smrti a primordia nevhodných orgánů mohou jednoduše přestat růst při pohlavní diferenciaci pupenu.

Goffinet et al. (1990) použil elektronovou mikroskopii a alometrické metody (měření relativního růstu orgánů) ve snaze určit přesný čas, kdy začíná pohlavní diferenciacie pupenu. Goffinet et al. (1990) tvrdil, že skutečně oboupohlavní stadium je ve skutečnosti přítomno dříve. Galun (1962) se pokusil zachytit okamžik "fyziologické bisexuality", tj. dobu, kdy je pupen stále ještě citlivý na změnu pohlaví hormonální léčbou. Rostliny ošetřoval giberelinem (GA), který zpozdil diferenciaci prvního samičího květu o několik nodů, čímž způsobil, že se místo nich vytvoří samčí květy. Tato léčba byla nejúčinnější, pokud byla látka podána 1 týden předtím, než poupě dosáhlo morfologicky oboupohlavního stadia. Pokud je to pravda, musí být hormonální podnět nebo vývojová informace, která určuje pohlaví pupenu, uložena v meristematických buňkách dlouho předtím, než se vytvoří viditelná primordia pohlavních orgánů.

Jiné studie zpochybňují představu, že GA může změnit specifický osud pupenu. Ošetření etylenem podaným ve fázi prvního listu vyvolalo tvorbu samičích květů na čtvrtém uzlu místo na dvanáctém (Iwahori et al. 1970). Pozdější aplikace, ve fázi druhého listu, ovlivnila pouze sedmý uzel, což naznačuje, že ve fázi prvního listu bylo pohlaví pupenů v prvních čtyřech uzlech již určeno. Tedy dlouho předtím, než pupeny dosáhly stadia 1 mm. Jiná studie (Robinson et al. 1969) však ukázala, že ošetření provedená ve fázi prvního a třetího listu ovlivnila i první uzliny, které obsahovaly již vytvořené pupeny, což naznačuje, že "fyziologická bisexualita" ve vztahu k ethylenu zasahuje i do pokročilejších stádií pupenů, než se dříve předpokládalo. Jiný přístup, využívající kultury in vitro, se zabýval stejnou otázkou. Květní pupeny okurky v různých fázích vývoje byly odděleny od rostliny a vloženy do orgánové kultury, kde lze oddělit přímý účinek hormonů na pupen od účinků na celou rostlinu, jako jsou interakce mezi pupenem a listem. Pozoruhodné je, že pupeny oddělené ve velmi raném stádiu růstu mohou růst a diferencovat se in vitro do poměrně pokročilých stádií. Potenciálně samčí pupeny o délce 0,7 mm (tj. ponechány na rostlině by se takové pupeny staly tyčinkami) se po přidání auxinu změnila na samičí pupeny (Galun 1962). Potenciálně samičí pupeny v podmínkách in vitro nereagovaly ani na kyselinu indolactovou (IAA), ani na GA, takže jejich bisexualita nemohla být zjištěna.

Poté, co jsme probrali expresi pohlaví jednotlivých pupenů, se nyní zaměříme na celou rostlinu. Rozložení různých typů květů podél osy rostliny se u okurky liší, což dává vzniknout různým pohlavním typům. Většina genotypů je jednodomá a nese oddělené samčí a samičí

květy na téže rostlině. V paždí listů se tvoří shluky samčích květů nebo jednotlivé samičí květy. Podél jednodomých výhonů se projevy pohlaví mění a lze rozeznat tři fáze (Currence 1932): samčí fázi pouze s tyčinkami, smíšenou fázi a souvislou samičí fázi. Pohlavní tendence se tedy postupně mění ze samčí na samičí. Mechanismus zodpovědný za tento zajímavý "pohlavní gradient" není dosud objasněn a jistě představuje jednu ze zajímavých otázek, které jsou stále otevřené. Dax-Fuchs et al. (1978) také popsali ranou "vegetativní fázi" (několik bazálních uzlů, které netvoří květy) a fázi několika abortivních květních uzlů, která se vyskytuje u některých genotypů. Bylo popsáno několik genů, které ovlivňují genovou expresi. Tyto geny mohou určovat jiné než jednopohlavní genotypy tím, že mění osud specifických pupenů, nebo tím, že mění pohlaví genotypů podél celého výhonu. Kromě toho může být exprese pohlaví silně ovlivněna prostředím a exogenními vlivy. Například exogenní aplikací regulátorů růstu.

Několik studií korelovalo změny v pohlavní expresi s environmentálními faktory. Kvetení okurek není proces citlivý na fotoperiodu, ale pohlavní exprese květů je ovlivněna délkou dne a teplotami (Nitsch et al. 1952). Krátké dny a nízké noční teploty "zimní podmínky" zvýšily feminitu u jednodomého kultivaru.

Pohlavní diferenciaci u rostlin okurky (*Cucumis sativus* L.) je dána selektivním zastavením tyčinky nebo zárodku pestíku. Yamasaki et al. (2003) zkoumali vliv činidla uvolňujícího ethylen (ethephon) nebo inhibitoru biosyntézy ethylenu (aminoethoxyvinylglycin) na diferenciaci pohlaví v různých vývojových stádiích poupat. Aplikace látek ovlivňuje určení pohlaví pouze ve fázi diferenciaci zárodku tyčinky u jednodomých i gynoeických okurek (Yamasaki et al. 2005).

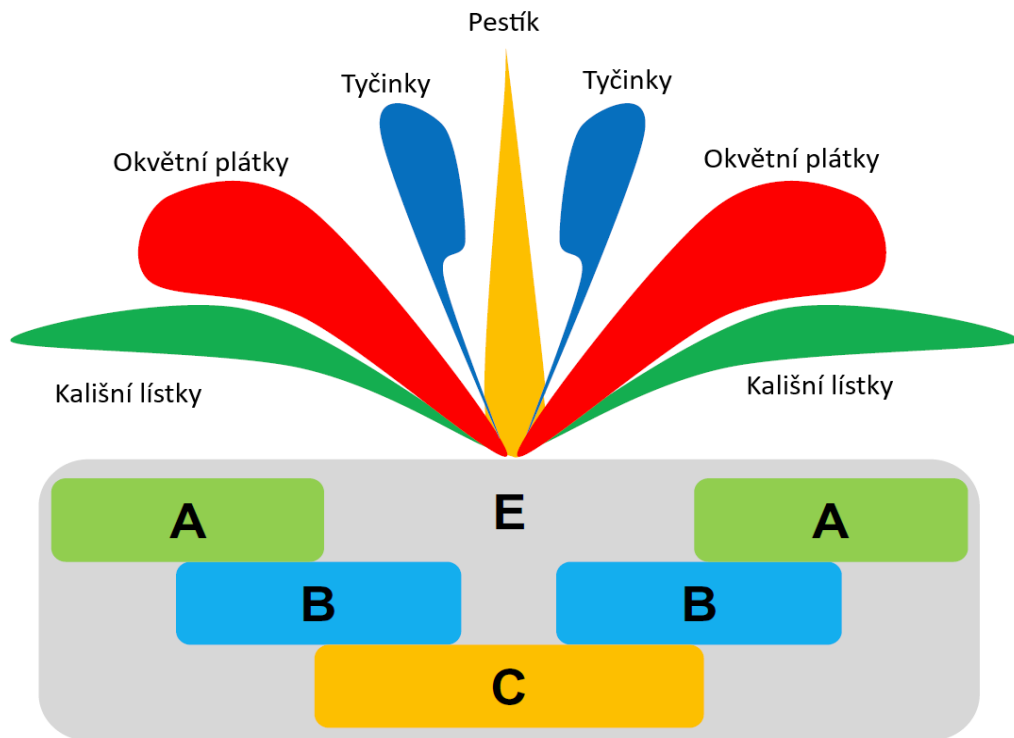
3.4 Determinace pohlaví

Determinanty sexuálního fenotypu v rostlinách jsou rozmanité, od pohlavních chromozomů v *Marchantia polymorpha* a *Silene latifolia* přes hormonální regulaci u *Zea mays* a *Cucumis sativa* až po feromonální vzájemné rozhovory mezi jednotlivci v *Ceratopteris richardii*. Determinace pohlaví je proces, který vede k fyzické separaci samčích a samičích struktur produkujících gamety u různých jedinců daného druhu. Pohlavně se rozmnožující druhy mají jen tři možnosti – degradovat obě pohlaví na oddělené jedince, držet je pohromadě na jednom jedinci nebo mít kombinaci obou – zejména rostliny vykazují velkou rozmanitost sexuálních fenotypů. V krytosemenných rostlinách se proces určování pohlaví projevuje u druhů jednodomých, u nichž jsou alespoň některé květy jednopohlavné, ale jednotlivců není, nebo dvoudomé, ve kterých jednopohlavní rostliny produkují květy jednoho pohlaví. U rostlin, které neprodukují žádné květy a jsou homosporózní, se určení pohlaví projevuje v generaci gametofytů produkcí gametangií vytvářejících vajíčka a spermie na samostatných jednotlivých gametofytech (Tanurdzic 2004).

Většina modelů v kvetoucích rostlinách předpokládá, že dvoudomost vzniká přímo z hermafroditismu prostřednictvím řady nezávislých feminizujících a maskulinizujících mutací, které jsou chromozomálně spojeny. Zdá se však, že se dvoudomost vyvíjí nejčastěji z jednodomosti. Hlavní genetické modely nevysvětlují vývoj jednopohlavních květů

v jednoděložných a podvědomých populacích, ani nezohledňují environmentální sexuální plastičnost (Golenberg & West 2013).

Stavba květu hermafroditních rostlin je v současnosti vysvětlována genetickým ABCE modelem (viz obrázek č. 2) popisujícím determinaci jednotlivých pletiv. Geny B a C zodpovídají za tvorbu tyčinek a pestíků, jsou tedy důležitými faktory pro určení pohlaví (Chanderbali et al. 2010).



Obrázek 2 - Genetický ABCE model. Upraveno podle Chanderbali et al. (2010)

Obrázek č. 2 ukazuje ABCE genetický model květní stavby. V místě samostatného působení genu A vznikají kališní lístky, v místě překryvu genů A a B vznikají okvětní plátky. V místě překryvu genů B a C se tvoří tyčinky. Pestík je tvořen samostatným působením genu C. Gen E zajišťuje určení identity meristémů a květních orgánů Chanderbali et al. (2010).

3.5 Příklady systému determinace pohlaví XY

Genetická kontrola určování pohlaví je dobře známá u několika živočišných systémů, zejména u octomilky (*Drosophila melanogaster*), háďátka obecného (*Caenorhabditis elegans*) a savců. U rostlin je pochopení systému determinace pohlaví úzce spojeno s pochopením toho, jak se vyvinula oddělená pohlaví. Současné teoretické představy o tom osvětlují také evoluci pohlavních chromozomů. Pro empirické studium evoluce pohlavních chromozomů jsou obzvláště zajímavé také mnohonožky, protože se u nich oddělená pohlaví pravděpodobně vyvinula opakovaně a relativně nedávno. Ostatní rostliny, zejména mechrosty (*Bryophytes*), viz Okada et al. (2000), mají také zajímavé nezávisle vyvinuté pohlavní chromozomy. U mnoha pohlavně se rozmnožujících druhů rostlin (a některých živočichů) jsou všichni jedinci v podstatě stejní, pokud jde o stav pohlaví. Mnoho takových

"pohlavně monomorfních" druhů je hermafroditních. Termín "cosexuální" se používá v případě, že jednotlivé rostliny mají obě pohlavní funkce, ať už jsou přítomny v každém květu (hermafrodit), nebo v oddělených samčích a samičích květech - jednodomé (Lloyd 1984). Menší část rostlinných druhů je "pohlavně polymorfní", včetně dvoudomých druhů s oddělenými samčími a samičími květy. U mnoha dvoudomých druhů s hermafroditními příbuznými jsou v květech rostlin obou pohlaví patrné rudimenty struktur opačného pohlaví, což naznačuje nedávný vývoj jednopohlavních květů (Darwin 1877). Nízká četnost a rozptýlená taxonomická distribuce dvoudomosti a pohlavních chromozomů naznačují, že cosexualita je ancestrálním stavem krytosemenných rostlin (Renner & Ricklefs 1995). Pohlavní chromozomy se proto pravděpodobně vyvinuly opakovaně a to poměrně nedávno.

U některých rostlinných taxonů je možné odhadnout, kolikrát a jak dávno se dvoudomost vyvinula. Dvoudomost se u havajského rodu *Schiedia* vyvinula pravděpodobně dvakrát (Weller et al. 1995). V současné době je nejlépe prozkoumaným případem velký rod *Silene* ze stejné čeledi (*Caryophyllaceae*). Mnohé druhy rodu *Silene* jsou gynodioické a jiné jsou hermafroditní. Fylogeneze sestavená z vnitřních (ITS) jaderných ribozomálních sekvencí. RNA genů druhů rodu *Silene* naznačují dva původy také u tohoto rodu (Desfeux et al. 1996). Pomocí molekulárních hodin, tato data naznačují stáří pravděpodobně méně než 20 milionů let pro heteromorfní pohlavní chromozomy blízce příbuzných *Silene latifolia* a *S. dioica*. Srovnávací analýza naznačuje, že dvoudomé linie mají často krátký evoluční život (Heilbut 2000). Proto se oddělené pohlaví mohlo vyvinout více než stokrát, vzhledem k tomu, že 160 čeledí má mezi svými zástupci dvoudomé rostliny.

Dvoudomost, která je u kvetoucích rostlin doprovázena systémy pohlavních chromozomů, je vzácná. Navzdory této skutečnosti jsou hlavní systémy pohlavních chromozomů charakterizující determinaci pohlaví u zvířat zastoupeny i u rostlin. Dva základní systémy jsou aktivní-Y systém a X: systém dávkování autozomu. Silenka bílá (*Silene latifolia*), dříve známá jako *Melandrium album* a *Silene alba*, patří do čeledi *Caryophyllaceae* a je jedním z malé skupiny dvoudomých rostlin, které se vyskytují ve světě. Rostlin, které mají aktivní-Y systém určování pohlaví. Z členů této skupiny je silenka bílá bezpochyby nejlépe charakterizována a byla předmětem výzkumu od prvních genetických studií ve třicátých letech 20. století a po mnoho let se věnuje značnému výzkumnému úsilí (Warmke & Blakeslee 1939). Systém nazvaný aktivní-Y odpovídá zvířecímu systému tím, že pohlaví jedince je určováno podle přítomnosti nebo nepřítomnosti chromozomu Y. Rostlinný a živočišný systém se však zásadně liší. U savců je absence chromozomu Y výchozí, vyvíjejí se samičí orgány. U samců je na savčím Y chromozomu jediný lokus, SRY. Kóduje protein, který potlačuje negativní regulátor samčího pohlavního vývoje a indukuje dráhu determinace varlat (McElreavey et al. 1993). U silenky, na rozdíl od jediného primárního genu určujícího pohlaví u savců, existuje delece chromozomu Y, která nese dominantní geny ve třech oblastech chromozomu. Ty potlačují vývoj plodolistu a podporují vývoj tyčinek (Westergaard 1958).

3.5.1 Šťovík (*Rumex sp.*)

Rod šťovík má geneticky založené pohlaví. Zajímavé je, že u šťovíku existují dva systémy determinující pohlaví. V obou případech jde o samčí heterogametnost. *Rumex acetosella* má jednoduchý systém XY. U *Rumex acetosa* a *R. hastatulus* jsou samci nositeli dvou různých variant chromozomu Y. Samčí gonozomy jsou XY₁Y₂, samičí XX (Hobza et al. 2018). Systém chromozomálně založeného určování pohlaví u rostlin se vyskytuje pouze u některých druhů rodu *Rumex*, chmele (*Humulus lupulus* a *H. japonicus*) a konopí (*Cannabis sativa*).

Ze studia aneuploidů rodu *Rumex* víme, že na určování pohlaví se kromě chromozomu X podílí i několik různých autozomů, které mohou nést geny analogické genům u octomilek. To se však zdá nepravděpodobné. Z dvoudomých rostlinných druhů, které využívají dávkování chromozomu X byl nejintenzivněji studován *Rumex acetosa*, dvoudomá vytrvalá rostlina, která se v některých zemích pěstuje pro své kyselé listy. Podrod *acetosa* rodu *Rumex* zahrnuje deset dvoudomých druhů (*R. acetosa*, *R. rothschildianus*, *R. thyrsiflorus*, *R. intermedius*, *R. papillaris*, *R. nivalis*, *R. alpestris*, *R. nebroides*, *R. thyrsoides* a *R. tuberosus*), které se vyznačují charakteristickým systémem pohlavních chromozomů, a také řada hermafroditních druhů (např. *R. scutatus* a *R. vesicarius*). U všech druhů mají samice chromozomovou sestavu $2n=2x=12+XX$, zatímco samci mají $2n=2x=12+XY_1Y_2$. Je tedy zřejmé, že evoluce dvoudomosti a systému pohlavních chromozomů XX/XY₁Y₂ proběhla u tohoto rodu před speciací. Tato skupina druhů je pozoruhodně rozmanitá, pokud jde o stanoviště, formu a zeměpisnou polohu, a zahrnuje jednoletý druh, který roste na suchých pobřežních pláních Izraele a severní Afriky (*R. rothschildianus*), druh, který obývá sněhové pláně ve výšce 2800 m v Alpách (*R. nivalis*), a velkou dřevnatou trvalku, která roste v lesích ve vysokých evropských horách a až po Arktidu. (*R. alpestris*). Zajímavé jsou dva druhy, které nepatří do podrodu *acetosa*. Ty se zřejmě vyvinuly nezávisle na příslušnicích podrodu *acetosa*. Jedná se o severoamerický druh *R. hastatulus*, který se liší tím, že oba heteromorfní pohlavní chromozomy X i Y jsou zapojeny do intermediárního systému (Smith 1963) a *R. acetosella*, dvoudomý příslušník podrodu *acetosella*, který však nemá žádný chromozom. Nedávno klonovaný fragment chromozomu Y AFLP nám umožní podívat se do hloubky na evoluci systému pohlavních chromozomů a na to, jak se pohlavní chromozomy podílejí na determinaci pohlaví u těchto druhů. Genetická kontrola pohlavní diferenciace u *Rumex acetosa* má vícenásobný pohlavní systém s $2n=12+XX$ u samic a $2n=12+XY_1Y_2$ u samců. Pravidelnost sestav pohlavních chromozomů v potomstvu je udržována tvorbou trojkombinace během samčí meiózy mezi jediným chromozomem X a dvěma chromozomy Y, kdy se v zygotenu chromozomy Y párují s telomerickými oblastmi protilehlých ramen chromozomu X (Parker & Clark 1991). Gamety produkované samci a samicemi obsahují šest autozomů a buď chromozom X, nebo Y₁ a zároveň Y₂. Cytologické výzkumy rodu *Rumex* spolu se studiem intersexuálních mutantů nám poskytly zajímavé informace, které naznačují povahu systému determinace pohlaví pomocí gonozomu X. Výchozí produkt u *R. acetosa* je zjevně hermafrodit, který má funkční dráhy vedoucí k tvorbě samčích a samičích orgánů. Systém determinace pohlaví spočívá v potlačení průběhu jedné

nebo druhé vývojové dráhy (spíše než v její iniciaci) a v tomto ohledu se liší od determinace pohlaví u zvířat, kde genetické rozhodnutí spočívá v iniciaci jednoho nebo druhého z alternativních vývojových programů. V současné době víme, že musí existovat geny lokalizované na chromozomu X a geny na několika autozomech, které se podílejí na určení pohlaví, a že mezi geny lokalizovanými na X a autozomálními geny existuje interakce. Z tohoto důvodu se zdá nepravděpodobné, že by systém dávkování X: autozomy zahrnoval mechanismus podobný systému u octomilek s numerátorem lokalizovaným na X a autozomálními denominátorovými geny. Spíše je pravděpodobné, že autozomální geny interagují přímo nebo nepřímo s geny umístěnými na X v oddělených samčích a samičích genech vývojových drah. Ve zjednodušeném modelu si lze představit u samce (poměr X: autozom 0,5 nebo méně), nadbytek bílkoviny kódované autozomálním genem, který potlačuje autozomální gen. V porovnání s produktem genu chromozomu X, který se s ním spojuje (poměr X: autozom 1,0 nebo více) je represorový protein a jeho inhibitor v poměru 1,0 a více. Alternativou je protein transkribovaný z genu umístěného na chromozomu X, který se váže s promotorem genu, jehož produkt potlačuje samičí vývoj (Parker & Clark 1991).

3.5.2 Chmel (*Humulus sp.*)

Čeleď *Cannabidaceae* se skládá ze dvou rodů: *Humulus* a *Cannabis*. Chmel patří do rodu *Humulus*, který zahrnuje tři druhy: *H. lupulus* (chmel pěstovaný nebo evropský), *H. japonicus* (jednoletý japonský okrasný chmel) a *H. yunnanensis* (vytrvalý čínský chmel) (Small 1978).

H. lupulus, který se ve střední Evropě pěstuje již více než 1000 let je dvoudomá, větrem opylovaná vytrvalá popínavá rostlina. Komerčně významné strobily neboli "šištice" jsou vytvářeny samičí rostlinou a tvoří samičí květenství uvnitř zvětšených lat a úborů. Lupulinové žlázy, které se nacházejí na bázích listenů a přívěsků šištic a na perikarpu oplodněného chmele, obsahují řadu pryskyřic a silic důležitých pro pivovarnický průmysl (Hough et al. 2012). Silice přispívají k chuti a vůni piva. Pryskyřice, z nichž nejdůležitější frakci tvoří α -kyseliny (hlavně humulon a kohumulon), dodávají po své izomerizaci během pivovarského procesu charakteristickou hořkost. A-kyseliny působí také jako přírodní konzervační činidla a pěnídla (Burgess 1964). Samčí květy obsahují také několik pryskyřičných žlázek v lokálních rýhách prašníků a žlázy jsou v malém množství přítomny také na listech obou pohlaví, ale v nedostatečném množství, aby bylo možné jejich využití v pivovarnictví. Vzhledem ke dvoudomosti není u chmele běžně možné samoopylení. Proto jsou rostliny geneticky vysoce heterozygotní. Rostliny vypěstované ze semen jsou z tohoto důvodu velmi variabilní a většina z nich není komerčně hodnotná. Chmelnice se zakládají s vegetativně rozmnožovaným materiálem, aby se zachovala klonová věrnost a elitní pivovarské vlastnosti. V komerční produkci konvenčních odrůd chmele se používá celá nadzemní část rostliny (réva) se seřízne a podnož se nechá přezimovat. Při novém způsobu pěstování zakrslých odrůd na nízkých konstrukcích se však se ponechávají nedotčené. Po období vegetačního klidu rostliny na jaře regenerují z adventivních pupenů z rozvětveného stonkového pletiva, které leží pod úrovní

země a tvoří horní část podnože (Williams et al. 1960). Rostliny pak vytvářejí řadu vegetativních výhonů, které se rychle prodlužují a ovíjejí kolem jakékoli dostupné opory.

Příležitostně se vyskytují spontánně vznikající jednodomé chmelové rostliny, které jsou často převážně samčího fenotypu, přičemž mnoho postranních větví je zakončeno samičími květenstvími. Jednopohlavní linie *H. lupulus* procházejí podobnou vývojovou cestou jako dvoupohlavní linie před vytvořením primordií reprodukčních orgánů. Po nástupu reprodukční fáze se vytvářejí květní orgány obou pohlaví, a to buď v oddělených samčích a samičích květenstvích, nebo velmi vzácně v "oboupohlavních" květech obsahujících obě sady pohlavních orgánů. Tyto "bisexuální" typy květů jsou nesené ve volných cymózních latách nebo kolem základů koncových samičích květenství.

Čeled' *Cannabidaceae* je jedinečná tím, že všechny tři druhy, u nichž byly chromozomy spočítány (*H. lupulus*, *H. japonicus* a *Cannabis sativa*), mají pohlavní chromozomy. U *H. lupulus* bylo identifikováno nejméně pět různých typů pohlavních chromozomů. Samičí chromozomová sestava je: $2n=16+X1X1X2X2$ a samčí sestava: $2n=16 + X1Y1X2Y2$.

Chmel vykazuje citlivost pohlavních projevů na rostlinné hormony. Diploidní rostliny chmele obvykle nevykazují žádnou labilitu v pohlavním projevu, a proto jsou obvykle striktně samčího nebo samičího fenotypu. U některých jednodomých linií chmele však byla pozorována relativně "plastická" reakce v projevu pohlaví, která se projevuje změnami v počtu terminálních samičích květenství v jednotlivých vegetačních obdobích. Tyto změny v pohlavním projevu naznačují, že chmel by mohl být citlivý na změny lokálních koncentrací endogenních růstových hormonů způsobených výkyvy prostředí v jednotlivých vegetačních obdobích. V minulosti bylo provedeno několik pokusů, jejichž cílem bylo vyvolat změny pohlaví u dvoudomých diploidních linií chmele exogenní aplikací růstových látek, včetně auxinů a giberelinů. U pěstovaného chmele mohou některé auxiny vyvolat samčí pohlaví u samičích rostlin. Weston (1960) uvedl indukci samčích květů na samičích rostlinách. Byly postříkány slabým syntetickým auxinem a (2-chlorfenylthio)propionovou kyselinou (2-CPTPA). Pokus naznačuje možnost vlivu rostlinných růstových látek pro determinaci pohlaví u chmele. Načasování exogenní aplikace 2CPTPA bylo rozhodující pro indukci "jednodomého" fenotypu (Weston 1960). Nebylo uvedeno, zda samčí květy byly plodné, ačkoli je pravděpodobné, že nebyly. Sterilní povaha samčích květů indukovaných auxinem byla potvrzena, když byla Westonova práce zopakována na samičí odrůdě chmele Yeoman. U *C. sativa* (konopí), blízkého příbuzného chmele měla exogenní aplikace auxinu opačný účinek a vedla k feminizaci samčích rostlin.

Systém determinující pohlaví u chmele otáčivého (*Humulus lupulus*) je XY. Samičí rostliny druhů *H. japonicus* a *H. scandens* mají jeden chromozom Y navíc, tedy XY1Y2 a XY u samic (Bocharkina et al. 2021).

3.5.3 Vinná réva (*Vitis sp.*)

Fechter et al. (2012) uvádějí, že u vinné révy byl systém determinace pohlaví změněn během domestikace. Kulturní *Vitis vinifera vinifera* je hermafroditní, plané poddruhy *Vitis vinifera sylvestris* nebo *V. cinerea* a *V. riparia* jsou dvoudomé. Massonnet et al. (2020)

konstatuje, že všech asi 70 volně se vyskytujících druhů *Vitis* je dvoudomých. To naznačuje, že dvoudomost se zachovala od vzniku rodu. Jediný druh *Vitis*, kulturní vinná réva (*Vitis vinifera* ssp. *vinifera*), se vrátil k hermafroditismu, přestože jeho divoký předek *Vitis vinifera* ssp. *sylvestris* (dále jen *V. sylvestris*) je dvoudomý. K této změně párovacího systému došlo během domestikace před asi 8000 lety, pravděpodobně po vzácné rekombinační události mezi samčími (M) a samičími (F) haplotypy. Proto se u *Vitis* spp. vyskytují jedinci tří typů: samci s květy, které mají redukované pestíky, bez vyvinuté tyčinky, samice s květy obsahujícími reflexní prašníky a tyčinky, které uvolňují sterilní pylová zrna, a hermafrodité v rámci *Vv vinifera*, kteří mají dokonalé květy s funkčními pestíky a tyčinkami, které nesou plodný pyl. Tyto tři typy jsou určeny genotypem v SDR. Samci jsou heterozygotní pro samčí a samičí haplotypy (MF), samice jsou homozygotní (FF) a kultivovaní hermafroditi *Vv vinifera* jsou buď homozygotní pro hermafroditní haplotypy (HH), nebo heterozygotní (HF). Předchozí genetické a genomické studie určily přibližné hranice SDR u vinné révy. U *Vitis* spp. se SDR geneticky mapuje na ~150 kbp chromozomu 2, který obsahuje 15 až 20 genů. Polymorfismy v této oblasti mají u *Vv sylvestris* vysokou vazebnou nerovnováhu, což naznačuje nízkou nebo žádnou rekombinaci mezi M a F haplotypy. Předpokládá se, že tato oblast obsahuje recesivní alely samčí sterility a dominantní alely samičí sterility. To předpovídá model dvou lokusů. Pokus byl učiněn pomocí srovnávacích analýz genové exprese. Jeden z kandidátů, gen pro adeninfosforibosyltransferázu *vviapt3*, je exprimován v karpálních primordiálech samčích rostlin, což naznačuje, že se jedná o roli při aborci pestíku.

3.5.4 Papája obecná (*Carica papaya*)

Zajímavý geneticky založený systém determinace pohlaví má papája obecná. Kromě karyotypů XX pro samici a XY pro samčí rostliny existuje dále třetí typ xyh pro hermafroditní rostliny. Na chromozomu Yh se nenachází aktivní gen inhibující tvorbu samičích orgánů (Ming et al. 2007).

3.5.5 Chřest (*Asparagus officinalis*)

Asparagus officinalis je významná kulturní jednoděložná rostlina, která patří do čeledi *Asparagaceae*. Je považována za jeden z nejzajímavějších druhů zeleniny. Pochází z oblasti Středomoří a znali ji Egypťané i Řekové. V současné době se na celém světě pěstuje několik odrůd chřestu, zejména v mírném a slunečném podnebí, kterému je tato rostlina obzvláště dobře přizpůsobena. Chřest je vytrvalý druh a plodí 8-10 let. Na jaře se objevují mladé stonky, zvané kopí, které představují jedlou část chřestu. Sbírají se 40-60 dní. Výhonky se vytvářejí každoročně a mají složitý charakter. Vrcholové struktury, nesoucí primordia listů, postranní větve a květy. Stonky jsou pokryty jehlicovitými asimilačními strukturami, fylokladami (Arber 1925), zatímco listy jsou redukovány na malé šupiny, které podpírají postranní větve. Mladé větve nesou četné malé osamělé květy. Vytrvalá část rostliny je krátká sympodiální. V oddenku se během vegetace hromadí sacharidy. Rostlina v zimě odpočívá. *Asparagus officinalis* je dvoudomý druh a průměrné populace vykazují očekávaný poměr 1:1 samčích a samičích

květů. Samčí květy jsou tyčinkové a samičí květy pestíkové. Rostliny obou pohlaví mají stejnou vnější morfologii a diagnóza pohlaví může být pouze v době květu. Vývoj kvetoucích větví je u samců a samic odlišný. U samčích rostlin nese každá větev velký počet květů, z nichž většina dozrává před objevením se fylokladů. U samičích jsou květy méně početné a vyvíjejí se společně s fylokladami. Jediným rozdílem mezi pohlavími je u samičích rostlin přítomnost několika květních lodyh. Plody jsou tvořeny z malých kulovitých bobulí, které jsou v době zralosti červené. Z agronomického hlediska jsou samčí rostliny lepší než samičí, pokud jde o dlouhověkost, rychlost růstu a produktivitou (Benson 1982). Tyto vlastnosti jsou pravděpodobně důsledkem nižších energetických investic potřebných k rozmnožování samčích rostlin.

Již mnoho let se pěstují haploidní a zdvojené haploidní rostliny několika různých druhů. U chřestu není možné získat čisté linie běžnými šlechtitelskými metodami, protože dvojdmost znemožňuje samosprašnost. Průměrná četnost samčích a samičích zdvojených haploidních rostlin je 60 %, resp. 40 % (Falavigna & Soressi 1983). Samčí rostliny jsou zvláště zajímavé, protože jsou homozygotní (MF/ MF). Tyto rostliny, označované jako "supermales", jsou fenotypově shodné s heterozygotními samci (MF/mf), ale produkují pouze MF pyl a samčí potomstvo.

Studie vývoje samčích a samičích květů chřestu ukázaly, že hermafroditní fáze je poměrně dlouhá a lze očekávat, že expresní vzorce genů pro identitu orgánů, které se podílejí na vývoji tyčinek a pestíků – tedy genů pro MADS-box geny tříd B a C – jsou v samčích a samičích květech během období růstu identické. Jejich exprese pravděpodobně klesá v tyčinkách samičího květu a v pestíku samčího květu po přechodu z hermafroditního na jednopohlavní vývojový stupeň v důsledku programovaného zániku těchto orgánů. V současné době izolujeme chřestové homology genů pro identitu reprodukčních orgánů, abychom definovali jejich expresní vzorce v samčích a samičích květech. Zvláště zajímavé bude určit vzorec exprese genu třídy C v samčím vaječníku, jehož tkáň zůstává životaschopné. Možným přístupem k izolaci genů určujících pohlaví u chřestu je analýza mRNA specificky exprimované v samčích nebo samičích květech, když dochází k první události (událostem) vedoucím k diferenciaci pohlaví. Jak ukázala histologická analýza, cílových buněk v této události je velmi málo a tyto buňky velmi rychle degenerují. Pokud je exprese genů určujících pohlaví omezena na tyto buňky po velmi krátkou dobu, bude izolace jejich produktu obtížná. Systém determinace pohlaví u chřestu lékařského (*Asparagus officinalis*) je XY. Chřest má velmi mladé pohlavní chromozomy, které se odlišují jen Y-specifickým lokusem (Harkess et al. 2017). Tato oblast chromozomu je velmi malá a neproběhly zde žádné delece genů omezující vývoj jedince. Proto je možný vznik fertálních samčích rostlin s karyotypem YY. U chřestu, jako u jedné z mála rostlin, jsou identifikovány geny zodpovědné za určení pohlaví. Jedná se o gen SOFF, který inhibuje tvorbu samičích orgánů a gen asptdf1, který zodpovídá za tvorbu samčích pohlavních orgánů. Mutace genu asptdf1 u karyotypu XY způsobuje vývoj k bezpohlavnosti (Harkess et al. 2017).

3.5.6 Aktinidie lahodná (*Actinidia deliciosa*)

Nejnámějším zástupcem rodu *Actinidia* je Aktinidie lahodná (*A. deliciosa*) pěstovaná pro své plody známé jako kiwi. *Actinidia deliciosa* je pravděpodobně nejvýznamnější z mála ovocných plodin, které byly domestikovány ve 20. století. Komerční pěstování kiwi začalo na Novém Zélandu kolem roku 1930 a přibližně od roku 1970 se rozšířilo po celém světě v mírném a subtropickém pásmu (Ferguson et al. 1996). Celková světová produkce, která v současné době činí přibližně jeden milion tun ovoce ročně, zajišťuje kiwi významné místo na trhu s čerstvým ovocem. Kiwi patří do rodu *Actinidia*, který byl různě sdružován s příbuznými rody, jako jsou *Clematoclethra*, *Saurauia* a dříve *Sladenia*, do společné čeledi. Ještě kontroverznější je postavení čeledi *Actinidiaceae*, která byla nejprve řazena do *Dilleniales*, poté do *Theales*, následně do *Ericales* a opět zpět do *Theales* (Morton et al. 1996). Rod zahrnuje více než 60 druhů a asi 100 taxonů, které jsou rozděleny do čtyř sekcí (Liang 1984). Většina druhů pochází z jihozápadní Číny, pouze několik druhů se vyskytuje v sousedních zemích. Rostliny se obvykle ovíjejí po malých stromech a šíří se ze stromu na strom na okrajích lesů nebo tvoří velké trsy na svazích. Většina druhů je opadavá, ale několik druhů, které se vyskytují v subtropických oblastech, je stálezelených. Druhy rodu *Actinidia* jsou obvykle diploidní ($2n=58$) nebo tetraploidní ($2n=4x=116$), několik druhů je hexaploidních. Ploidní úrovně nejsou v rámci jednotlivých taxonů neobvyklé. Jedním z nejcharakterističtějších znaků rodu je dvoudomost. Všechny druhy rodu *Actinidia* jsou dvoudomé. Takový pohlavní dimorfismus se musel vyvinout před speciací a musí být proto považován za starobylý (Harvey et al. 1997).

Rod *Actinidia* disponuje geneticky podmíněnou determinací pohlaví. Za tvorbu samčích pohlavních orgánů je zodpovědná součinnost dvou genů sygl a frby (zkratky vznikly z označení „Shy girl“ a „Friendly boy“). Sygl působí během vývoje gynecia jako samičí supresor, frby zodpovídá za fertilitu pylu (Henry et al. 2018).

3.5.7 Tomel japonský (*Diospyros kaki*)

Aktivita genů OGI a meg1 ovlivňují vývoj pohlaví tomelu japonského (*Diospyros kaki*). Gen OGI umístěný na chromozomu Y usměrňuje aktivitu a míru exprese autozomálního transkripčního faktoru Meg1. Pokud není exprese transkripčního faktoru Meg1 potlačena, tvoří rostlina samičí pohlavní orgány. V případě aktivity OGI, je transkripční faktor Meg1 potlačen a rostlina tvoří samčí pohlavní orgány. Jedná se o ojedinělý případ determinace pohlaví závislé na aktivitě jednoho genu (Agaki et al. 2014). Exprese genu Meg1 je dále ovlivňována epigeneticky. U hexaploidních rostlin rodu tomel (*Diospyros*) byla definována vyšší hladina metylace promotoru genu u samčích poupat, než u samičích. Akagi et al. (2016) dále popisuje případ, kdy byl gen OGI inaktivován adicí restrotranspozonu v oblasti promotoru genu. Následkem bylo vytvoření samičích květů i přesto, že jedinec byl geneticky samec.

3.5.8 Tykev břechťanová (*Coccinia grandis*)

Coccinia grandis je rostlinou s největším známým pohlavním chromozomem Y. Velikost genomu samčích rostlin je v porovnání se samicemi asi o 10 % větší. To je způsobeno

markantním rozdílem ve velikosti chromozomů Y a X (Sousa et al. 2013). Nárůst velikosti chromozomu Y byl pravděpodobně způsoben nashromážděním repetitivních sekvencí DNA. Zajímavé je, že s podobnou expanzí chromozomu Y se nepotkáme u žádné z ostatních 24 druhů dvoudomých rostlin rodu *Coccinia*. *Coccinia grandis* je jedním z velmi zajímavých modelů studia vzniku a vývoje gonozomů (Sousa et al. 2013).

3.6 Příklady systému determinace pohlaví ZW

3.6.1 Jahodník (*Fragaria* sp.)

Rod *Fragaria* čítá 27 druhů. Je prvním z rodů dvoudomých rostlin, kde byla objevena heterogametnost samičích chromozomů. Systém determinace pohlaví je tedy ZW (Lloyd 1973). U rodu *Fragaria* můžeme nalézt druhy dvoudomé, gynodioecické i subdioecické a vysokou variabilitu ploidy (až do úrovně dekaploidie) (Jorgensen 2009). Z výzkumů vyplývá, že během evoluce nastalo 4–5 událostí, které rozdělily vývoj pohlavních systémů do několika směrů. Goldberg et al. (2010) zkoumal vlastnosti pohlavních chromozomů oktaploidních druhů. Tyto rostliny nesou 8 kopií každého z chromozomů, které se dále skládají do 4 subgenomů. Oblast determinující pohlaví se nacházela pouze na jediné ze všech osmi verzí pohlavního chromozomu. Ostatní chromozomy se chovají jako autozomy. Fylogenetické analýzy byly použity ke vnitrodruhovému srovnání genetických map. To ukazuje, že existují rozdíly v umístění oblasti zodpovědné za determinaci pohlaví. Jde o zajímavý důkaz evoluce pohlavních chromozomů způsobený translokací oblasti determinující pohlaví. Goldberg et al. (2010) považuje za příčinu těchto změn působení transpozonů.

Dalším okruhem, který nabízí studium rodu *Fragaria*, je geneticky podmíněná gynodioedie. Druh *Fragaria vesca* spp. *bracteata* tvoří populace složené ze samičích a hermafroditních jedinců. Příčinou absence samčích rostlin je cytoplazmatická samčí sterilita. Sterilitu způsobují mitochondriální nebo chloroplastové (mimojaderné) geny. Ty v populaci tvořené hermafrodity inhibují tvorbu samčích pohlavních orgánů a tvoří tak samice. Tento stav není dlouhodobě udržitelný, časem by došlo k vymizení hermafroditů z populace. Záchranu představují takzvané samčí restorery. Jedná se o rostliny s mutacemi v mitochondriální nebo chloroplastové DNA, které jsou schopné s jadernými geny interagovat a obnovit samčí fertilitu.

3.6.2 Voskovník červený (*Morella rubra*)

Ming et al. (2007) uvádí, že se u voskovníku podařilo vyšlechtit jedince s karyotypem WW. Jedná se o takzvané supersamice. Jejich potomstvo je pouze samičí. Využití se předpokládá ve šlechtění této dřeviny.

3.6.3 Pistácie (*Pistacia vera*)

Mezi další dobře prozkoumané kulturní plodiny patří rostliny rodu *Pistacia*. Tam řadíme celkem dvanáct druhů. Řečík pistáciový (*Pistacia vera*) Je pěstován pro své plody,

známe jako pistáciové oříšky. Řečík je starobylá kulturní plodina, která je známá od starověku. Její původ se předpokládá v oblasti Střední Asie, na území dnešního Kyrgyzstánu, Kazachstánu a Íránu. Rostlině vyhovují slunné kamenité svahy. Řečík toleruje i zasolení a může se dožít až několika set let. Ačkoliv bylo provedeno několik výzkumů ohledně pohlavní determinace pistácií a byly navrženy pohlavně specifické markery, determinaci pohlaví se prozatím odhalit nepodařilo (Bai et al. 2016).

3.7 Bažanka roční (*Mercurialis annua*)

Jednoleté, dvoudomé nebo vzácně jednodomé, 10–40 (někdy až 60) cm vysoké, téměř lysé, světle zelené mělce kořenící byliny bez plazivých oddenků. Lodyhy přímé nebo vystoupavé, tupě hranaté šťavnaté, na uzlinách ztlustlé, od báze bohatě křížmostojně větvené; větve samčích rostlin směřující šikmo vzhůru, samičích někdy rovnovážně odstálé až dolů skloněné. Listy úzce až široce kopinaté nebo podlouhlé, tupě zubaté, na bázi stažené nebo zaokrouhlené, na okraji často krátce brvitě, při bázi čepele se dvěma žlázkami. Řapíky 5–20 (až 30) mm dlouhé, palisty kopinaté, asi 2 mm dlouhé. Samčí květenství klasovitá, prodloužená, delší než podpůrný list, složená z oddálených nebo sblížených klubíček květů; samčí květy drobné, přisedlé, žlutozelené, vonné; samičí jednotlivé nebo po 2–3 v úžlabí listů, přisedlé nebo krátce stopkaté. Tobolky s bradavčítým povrchem, na každé bradavce jeden štětinovitý chlup. Semena vejcovitá, 1,5–2,0 mm velká, mělce jamkatá, měkká, světle hnědá. Karyotyp $2n = 16$. Polyploidní typy s $2n = 48, 64, 80, 96$ a 112 rostou pravděpodobně pouze v jižní Evropě a ve Středozeří a do střední Evropy nezasahují.

Variabilita: Variabilní především ve tvaru listů. Odchylky mají jen malou taxonomickou hodnotu. Rostliny s lysými tobočkami rostou v jižní Evropě, u nás zatím nebyly zjištěny. Modravé zbarvení rostlin se objevuje většinou až po usušení a je méně výrazné než u *M. perennis*. Rozdíly v celkovém vzhledu mezi samčími a samičími rostlinami jsou dány především prodlouženým samčím květenstvím, které přesahuje listy, a odlišným postavením větví.

Ekologie a cenologie: Pole, zahrady, vinice, rumiště, komposty, na humózních i písčitéch, kyprých a dobře provzdušněných půdách, jen na synantropních stanovištích. V nejteplejších oblastech hojná především v okopaninách (diagnostický druh svazu *Fumario-Euphorbion*) a v kulturách zeleniny, především ve společenstvech svazu *Panico-Setarion*, s přesahem do svazu *Caucalio-lappulae*.

Poznámka: u druhu *M. annua* a v podstatně menší míře i u dalších druhů rodu bylo pozorováno odmršťování samčích květů v době kvetení. Původní předpoklad, že se tímto způsobem dostává pyl snadněji do ovzduší, se ukázal být mylný.

Rozšíření v ČR: Především v termofytiku, kde roste roztroušeně nebo místy (např. Dolní Polabí, okolí Prahy, j. Morava) hojně. V nižších polohách mezofytika roztroušeně, ojediněle a přechodně zavlékána i do vyšších poloh. Zcela chybí nebo je jen málo údajů ze západních a nejsevernějších Čech a ze severní Moravy. V oreofytiku nezjištěna. Od planárního po suprakolinní stupeň, vzácně a přechodně i v nižších polohách stupně submontánního (max.: Vrchlabí, cca 500m).

Význam: Kdysi pěstována jako léčivka, používána též ve veterinární medicíně. V nejteplejších oblastech místy obtížný plevel (Hejný et al. 1992).

3.7.1 Morfologie

Durand & Durand (1991) popisuje samičí lodyhy jako větvené od báze (sekundární samičí pohlavní znaky). Samčím květenstvím jsou dlouhé klásky, (4-5 cm na vrcholu) s několika přisedlými tyčinkami. Samičí květenství jsou přisedlá nebo sbíhavá. 1 až 4 pestíkové květy. Rozdíl délky mezi květenstvími představuje sekundární pohlavní znak. Samčí i samičí květy jsou striktně jednopohlavní bez jakýchkoli rudimentů druhého pohlaví. Oba mají shodné trojdielné okvěti. Samčí květenství mají 8-15 tyčinek, které nejsou vyvinuty v okolících, ale ve třech skupinách. U samičích květů se střídají 2 nektarové žlázy s pestíkem tvořeným 2 plodolisty, z nichž každý produkuje jedno semeno. Při aberacích se na místě nektarových žláz vyvíjejí plodolistové struktury. Intersexualita se u *M. annua* někdy objevuje spontánně. U samčích nebo samičích jedinců se náhodně vytvoří některé normální květy opačného pohlaví na normálním místě v květenství. Tyčinkové a pestíkové květy jednodomých polyploidů jsou shodné s květy dvoudomých rostlin. Někteří jedinci *M. annua* nesou tyčinkové květy s plodolistovými prašníky zakončenými jedinečnou čnělkou. U ostatních rostlin se tyčinky zvětšují a stávají se křídlatými, spojka mezi oběma prašníky mizí. U jiných jedinců jsou tyčinky duté nebo redukované na nitku. Samčí tyčinky jsou duté nebo redukované na nitku a květ je sterilní. Tyto abnormality poprvé popsal před lety Molliard (1898). Srovnatelné aberace byly pozorovány na uzlinách kultivovaných in vitro na "abnormálních koncentracích" isopentenyladenosinu.

Dva nebo tři květy jednopohlavných květenství hexaploidních druhů mohou být srostlé s různými přeměnami částí okvěti nebo listenu. Když se spojí tyčinkové a pestíkové květy, vypadá výsledný květ jako hermafroditní. Tyto abnormality náhodně postihují několik květenství. Četné odchylky se objevily také v potomstvu křížení samčí mutantní rostliny zvané "reverzní mutant" s normální samičí rostlinou. U reverzního mutantu se vyskytovala vegetativní poupata místo květenství v paždí listů na bázi stonku, zatímco květenství v horních uzlinách nesla četné listy a končila jako normální vegetativní výhonky.

Durand & Durand (1991) studovali genetické založení mutantu a morfologii rostlin s různými alelickými formami genů FII a FI2 (FI², modifikující gen). Tyto rostliny tvoří řadu "oligokvetoucích mutantů" s více či méně potlačeným kvetením. Kvetení se projevuje jako akropetální gradient (postupující odspoda nahoru) na samčích a samičích rostlinách. Mutantní rostliny představují postupná stádia květní organogeneze. Některá samičí potomstva F2 generace tvořila oboupohlavné květy s plodolisty a patyčinkami, další prodloužená květní osa s listovým okvětím, bazálními tyčinkami a terminálními plodolisty. Hlavní výhon pravidelně tvoří páry listů s axiálními meristémy.

Pohlavní determinanty iniciují vývoj tyčinek nebo plodolistu a také sekundárních pohlavních znaků. Samčí sterilita je důsledkem změny tyčinek. Semisterilní, sterilní nebo obnovení fertilita jedinci jsou považováni za přirozené nebo konstruované vývojové mutanty, kompletní tyčinky tvořící pyl za konečné.



Obrázek 3 - Samčí rostlina (A), samičí rostlina (B), jednodomá rostlina (C) druhu Bažanka roční (*Mercurialis annua*). (Pannell et al. 2008).

3.7.2 Původ, rozšíření a požadavky na stanoviště

Bažanka roční byla od pradávna pěstována jako léčivka, záměrně šířena člověkem a následně zplaňovala. Proto již dnes nelze přesně určit původní přirozený areál jejího rozšíření. Předpokládá se, že domovem bažanky je Středomoří (včetně severní Afriky). Bažanka roční je významný plevel v celé Evropě a Severní Americe, poměrně hojná je také v severní Africe a jihozápadní Asii. Rozšířila se také do Austrálie, kde však zatím nepůsobí výrazné hospodářské škody (Hofstetter 1986). Bažanka roční je na našem území velmi nerovnoměrně rozšířeným druhem. Vyskytuje se jen v některých oblastech a pouze na některých pozemcích, především v teplejších oblastech. Často chybí i na lokalitách, kde převládá vyšší zastoupení okopanin a zeleniny v osevních postupech, jako například v některých částech středního Polabí. Ve vyšších polohách se s bažankou setkáme jen ojediněle. Bažanka roční dobře osidluje především půdy bohaté na dusík a neutrální a alkalickou reakcí. Je hojná zejména v aridnějších oblastech. Preferuje těžší půdy s vysokým obsahem humusu (Jursík et al. 2018).

3.7.3 Produkce semen a jejich vlastnosti

Reprodukce bažanky probíhá pouze generativně. Plodem je dvoupouzdrá tobolka, která je porostlá štětinovitými chlupy. Po dozrání tobolky praskají a jejich chloupně vymršťují semena do vzdálenosti často větší než 1 m. Každé pouzdro obsahuje jediné semeno, které je 1,5 - 2 mm dlouhé. V dolní části je hřebenitý výrůstek, tzv. Masičko (karunkula). Produkce semen je velmi závislá na konkurenčních podmínkách porostu, v němž roste a na délce vegetační doby každého jedince, protože semena na rostlině dozrávají postupně. Jedna rostlina bažanky vyprodukuje obvykle 1000 až 2000 semen, v ideálních podmínkách podle pozorování až 20000 semen.

Po dozrání vykazují semena bažanky dlouhou dobu primární dormanci, která je obvykle delší u méně vyzrálých semen (Magyar & Lukács 2002). Nízké teploty a vysoká vlhkost půdy během zimy dormanci narušují, takže první rostliny vzchází na jaře při teplotách od 7 °C. Hromadné vzcházení však nastává až při teplotách nad 14 °C. Optimální teplota pro klíčení je 20-25°C, maximální 35°C. Světlo obvykle inhibuje klíčení, existují však určité rozdíly mezi populacemi bažanky, takže toto tvrzení nelze zobecňovat (Magyar & Lukács 2002). Velmi dobře klíčí i při slabém zasolení půdy. Přítomnost dusíku v dusičnanové formě klíčovost semen neovlivňuje.

Bažanka roční vzchází nejlépe z hloubky 20-30 mm (Magyar & Lukács 2002), je však schopna vzejít z hloubky i přes 50 mm. První rostlinky bažanky se v polních podmínkách objevují obvykle v průběhu dubna, nicméně vrchol vzcházení nastává v květnu až červnu (Magyar & Hunyadi 2002). Vzcházení ovšem není omezeno pouze na jarní období. Průběh vzcházení lze rozdělit do několika vln, které však od sebe nejsou jednoznačně oddělené a celková dynamika je závislá na průběhu počasí, zejména srážkách. Semena bažanky mohou vzcházet z větší hloubky půdy a jsou relativně málo náročná na dostupnost vody v půdě (Magyar & Lukács 2002). Můžeme se setkat s klíčovými rostlinami během celé vegetační doby (duben–říjen), pouze v extrémně suchých letech bažanka nevzchází. V půdě vydrží semena bažanky životaschopná až 10 let (Cremer 1991).

3.7.4 Růst, konkurenční schopnost a škodlivost

Bažanka roční se uplatňuje především v porostech okopanin a zelenin, přičemž nejvýrazněji jsou bažankou zaplevelovány především cukrovka a kukuřice. S bažankou se však můžeme setkat také v luskovinách (v poslední době například v porostech sóji). Bažanka roční má poměrně pomalý počáteční růst. Další průběh růstu značně závisí na podmínkách prostředí a době vzejití. Rostliny, které vzejdou před vzejitím plodiny (cukrovka, kukuřice) nebo současně s ní, obvykle netrpí zastíněním a brzy přecházejí do periody rychlého růstu, následně vytvoří semena a během srpna z porostu ustupují. Rostliny bažanky vzešlé až po vzejití plodiny vytvoří zhruba o 60-80 % méně sušiny oproti rostlinám vzešlým v první vlně. Ještě později vzešlé rostliny (až po zapojení porostu) vytvářejí již jen 2-10 % sušiny oproti první vlně. Tyto rostliny nemohou dobře zapojené plodině konkurovat a jejich negativní vliv na porost je proto zanedbatelný. V mezerovitých a špatně zapojených porostech se však relativně

pozdě vzešlé rostliny bažanky mohou uplatňovat. Pokud porovnáme samčí a samičí rostliny, je jejich intenzita růstu zpočátku vyrovnaná, ale později začínají samčí rostliny zaostávat v tvorbě biomasy, v době sklizně plodiny proto dosahují jen asi 40-80 % sušiny oproti samičím rostlinám, přičemž větší rozdíly jsou u časněji vzešlých rostlin. Přestože je bažanka roční pozdní jarní plevel, mohou v mírných zimách mladé rostlinky přečkat zimu a uplatnit se jako ozimé plevele. Konkurenční schopnost takto přeživších plevelů však není příliš vysoká a v porostech obilnin či řepky se proto na jaře příliš neuplatní (Jursík et al. 2018).

3.7.5 Metody regulace

Vzhledem k lokálnímu výskytu bažanky roční je třeba zejména zabránit přenosu semen na další pozemky například půdou ulpělou na pracovních orgánech či pneumatikách strojů. V případě silnějšího výskytu na určitém pozemku je vhodné omezit pěstování okopanin a naopak zvýšit podíl ozimu či jiných plodin, které brzy na jaře vytvářejí hustě zapojené porosty. Protože se tento druh dokáže poměrně rychle rozrůstat a vysemeňovat na strništích, je nutná včasná, v případě delšího meziporostního období i opakovaná, podmítka.

Bažanka roční tvoří poměrně velká semena, která mohou vzházet z hlubších vrstev půdy, což je hlavní důvod relativně vysoké odolnosti tohoto druhu k preemergentním herbicidům, především v aridnějších oblastech. Za vhodných vláhových podmínek vykazuje dobrou účinnost především pendimethalin (Stomp). Postemergentně lze použít kontaktní listové herbicidy pyridate (Lentagran), bromoxynil (Pardner) atd. Rostliny bažanky však musí být těmito přípravky dokonale zasaženy. Dobrou účinnost vykazují také některé sulfonylmočoviny (např. rimsulfuron, nicosulfuron, foramsulfuron, iodosulfuron, tribenuron), nejlépe však jejich kombinace (Hector, maister) či jejich kombinace s jinou skupinou herbicidů (Elumis, principal atd.).

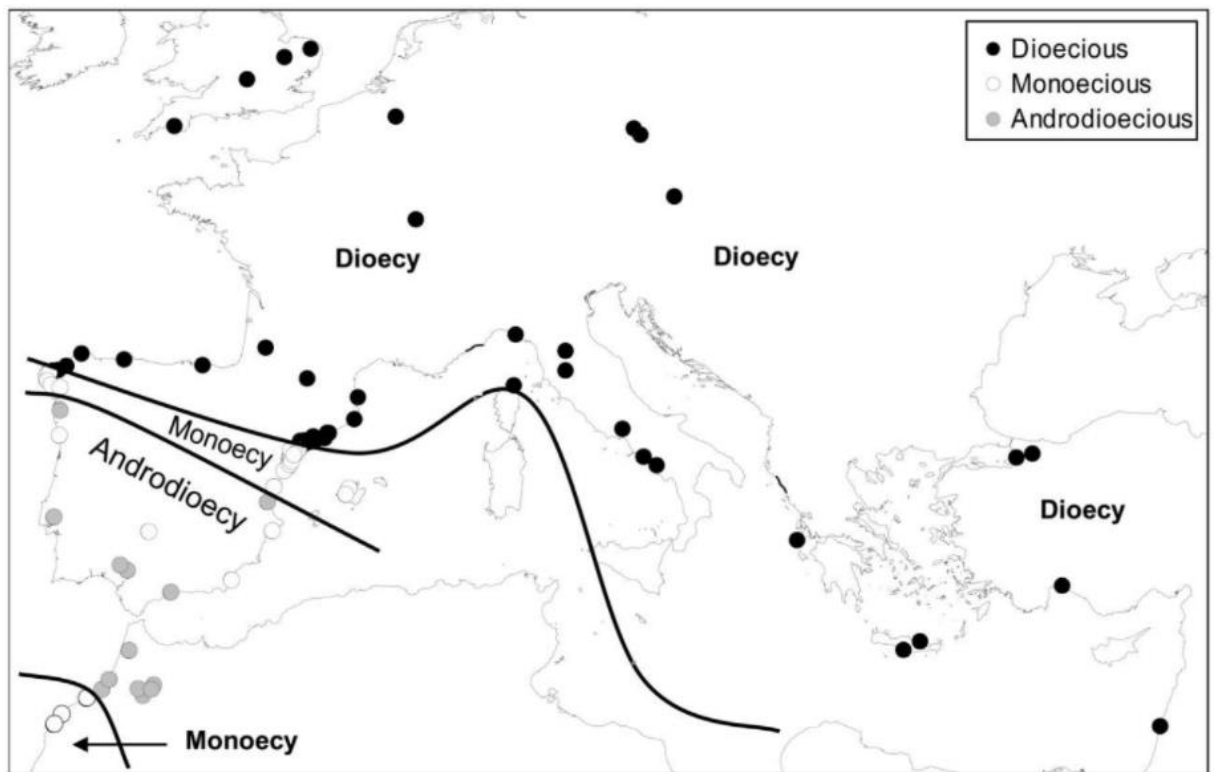
Bažanka roční je relativně odolná vůči kontaktním listovým herbicidům používaným v cukrové řepě (phenmedipham, desmedipham). Pro dosažení účinnosti jsou obvykle nutné kombinované přípravky obsahující ethofumesate (Betanal, Belveder, Beetup atd.), při silném tlaku, či opoždění aplikace, v kombinaci s herbicidem Safari (triflusaluron). Rostliny bažanky by při aplikaci měly mít vytvořeny děložní, max. 2. pravé listy. Ve vyšších růstových fázích účinnost výrazně klesá. Pro zamezení vzházení bažanky po ukončení herbicidní ochrany (zejména u mezerovitých a špatně zapojených porostů) je vhodné při posledním ošetření použít metamitron (Goltix, Bettix atd.), případně chloridazon (Pyramin, Flirt atd.), které však působí pouze při dostatečné půdní vlhkosti (Jursík et al. 2018).

3.7.6 Ploidie

Kvetoucí rostliny vykazují různé sexuální systémy, od úplné kosexuality (hermafroditismus) až po jednotlivce se samostatným pohlavím (dioecie). I když je dioecie relativně vzácná, mnohokrát se vyvinula a vyskytuje se v mnoha rostlinných rodinách. Předpokládá se, že přechody v sexuálních systémech jsou ovlivňovány velkými genomovými událostmi, jako je duplikace celého genomu nebo polyploidie (Glick et al. 2016).

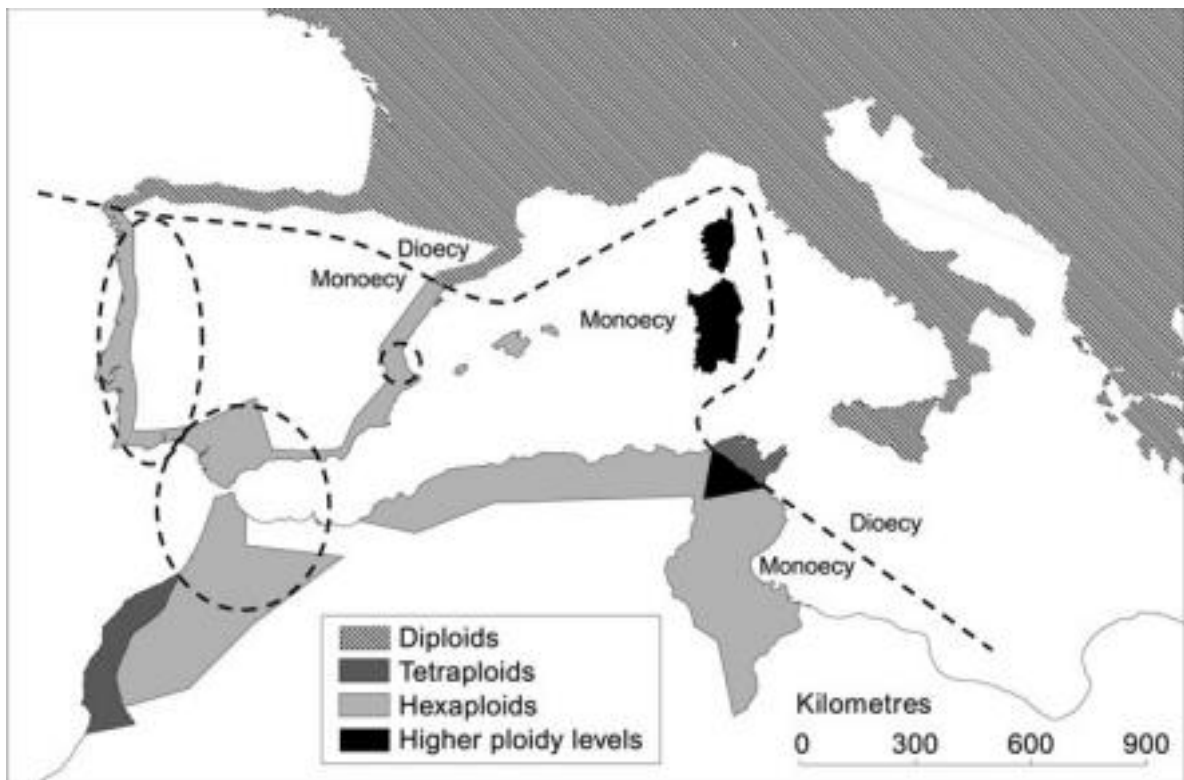
Evoluční přechod od hermafroditismu (kombinované pohlaví) k dioecii (samostatná pohlaví) je spojen s duplikací celého genomu (polyploidie) u několika rodů kvetoucích rostlin. Kromě toho existují důkazy o přechodech v opačném směru, tj. ztrátě dvoudomosti zvýšením ploidie. Genderový monomorfismus (hermafroditismus, jednodomost) je častější u diploidních než polyploidních druhů, zatímco genderový dimorfismus (dioecie, gynodioecie, subdioecie) je častější u polyploidních druhů. Přechod z diploidních hermafroditických na polyploidní genderově dimorfní taxony může vzniknout přímo změnami pohlaví v důsledku duplikace genomu genomickými přesmyky nebo homeologickou rekombinací, nebo změny pohlaví mohou vést ke zvýšené neredukované produkci gamety vedoucí k tvorbě polyploidů. Alternativně může k přechodu dojít prostřednictvím nepřímých účinků duplikace genomu během oplození nebo v důsledku inbrední deprese. Nové mechanismy pro přechody v opačném směru (od dioecie k hermafroditismu se zvýšením ploidie) zahrnují narušení genetického určení pohlaví a výhody reprodukční jistoty (Ashman et al. 2013).

K evolučnímu přechodu mezi hermafroditismem a dvoudomostí došlo u suchozemských rostlin mnohokrát. Pannell et al. (2008b) popisuje faktory, o nichž se předpokládá, že jsou za tyto přechody zodpovědné. Uvádí poznatky získané z nedávných studií bažanky roční. V různých místech jejího výskytu existují populace dvoudomých (samci a samice), jednodomých (funkční hermafroditi) a androdioecických rostlin (samci a hermafroditi). Výzkum *M. annua* odhalil význam duplikace genomu a hybridizace pro vznik velké části pozorovaných variací. Pannell et al. (2008b) dále uvádí, že k přechodům v pohlavním systému dochází i v rámci stejné ploidní úrovně. Přezkoumané studie a předložené nové výsledky zdůrazňují roli, kterou mohou hrát posuny v ekologickém a genetickém kontextu rostlinných populací při vyvolávání přechodů mezi rozmnožovacími systémy.



Obrázek 4 - Rozšíření bažanky roční v Evropě. Upraveno podle Obbard et al. (2006); Pannell et al. (2008).

Obrázek č. 4 zobrazuje rozšíření *Mercurialis annua* v Evropě a v okolí Středozemního moře. Na severu a východě tohoto areálu je *M. annua* dvoudomá a diploidní, zatímco na Pyrenejském poloostrově a v severní Africe je jednodomá (a androdioická) a polyploidní. Kroužky označují místa sběru semen, která Pannell et al. (2004) použili k odhadu vzorců diverzity. Oblasti označené jako "Dioexie", "Monoesexie" a "Androdioecy" označují zóny obsazené odpovídajícími pohlavními systémy.



Obrázek 5 - Mapa ploidních úrovní. Upraveno podle (Pannell et al. 2004)

Mapu rozložení různých ploidních úrovní *Mercurialis annua* v oblasti Středozemního moře ukazuje obrázek č. 5. Čárkované elipsy označují oblasti, ve kterých se vyskytují androdioické populace.

Mercurialis annua vykazuje neobvyklou variabilitu v projevech pohlavních znaků na několika úrovních genealogické hierarchie. Variabilitu v rámci genotypů a mezi nimi, mezi populacemi v domnělých metapopulacích, mezi regiony v různých částech Evropy a mezi příbuznými druhy reprezentovanými liniemi s fylogenetickými vztahy. Tato variabilita odráží složitou historii divergence, migrace a toku genů, které přispěly k přechodům mezi pohlavními systémy. Výzkum *M. annua* vrhl světlo na řadu témat evoluce pohlavních systémů. Patří k nim význam ploidie, hybridizace a rozšiřování areálu při regulaci variability pohlavních systémů, a tím i při vytváření podmínek, na nichž pak působí přírodní výběr. Významná je také fenotypová plasticita, která je základem velké části pozorovaných variací mezi jedinci. Je odpovědná za regulaci vývoje poměru pohlaví a potenciální roli androdioecie v evolučních cestách mezi dvoudomostí a hermafroditismem. O této cestě se dosud vědělo jen velmi málo (Pannell et al. 2008).

3.7.7 Pohlavní determinace a chromozomy

Durand & Durand (1991) uvádějí, že v karyotypu bažanky roční neexistují žádné heterochromozomy. Identické karyotypy charakterizují obě pohlaví. Během samčí meiózy tvoří 16 chromozomů páry s osmi viditelnými bivalenty v pachytenu, v diplotenu tvoří všechny páry 1, 2 nebo 3 chiasmata v závislosti na jejich délce. Dědičnost pohlaví nelze vysvětlit z hlediska heterochromozomů nebo dokonce z hlediska determinace jediným genem, protože

ve všech kříženích se objevují různé typy segregace pohlaví. Zdá se, že selekce podporuje plasticitu v reprodukčním rozdělování u dvoudomé *M. annua*, čímž se udržuje relativně konstantní hierarchie velikostí mezi pohlavními morfami. Podobně jako u jiných dvoudomých se zdá, že se niky obsazené samci a samicemi *M. annua* příliš neliší (Hesse & Pannell 2011).

3.7.8 Principy dvoudomosti u *M. annua*

Durand & Durand (1991) popsali původ, morfologii a ontogenezi jednodomých a dvoudomých bažanek ročních. Květy jsou striktně jednopohlavní. Dvoudomost u *Mercurialis annua* je řízena třemi geny. Samčí determinace závisí na 2 komplementárních genech, A a jednom z B genů. ($A + B_1 + B_2 > a + B_1 > a + B_2 > A$). Síla samčího pohlaví (citlivost na feminizační hormony) závisí na počtu dominantních genů B, dominantní A nebo pouze dominantní B vyvolávají feminitu. Exogenní auxiny vyvolávají na samičích nodech tyčinkové květy, cytokininy vyvolávají na samčích rostlinách pestíkové květy. V nedávné době bylo na základě pokusů s křížením dokázáno, že pohlaví bažanky roční je určováno jen jedním lokusem s dominantní alelou. Přelomem bylo použití pohlavně specifického markeru definujícího samčí rostliny. Pohlavní systém je tedy savčí XY (Durand & Durand 1991; Russell & Pannell 2015).

3.7.9 Vliv fytohormonů na tvorbu pohlavních orgánů

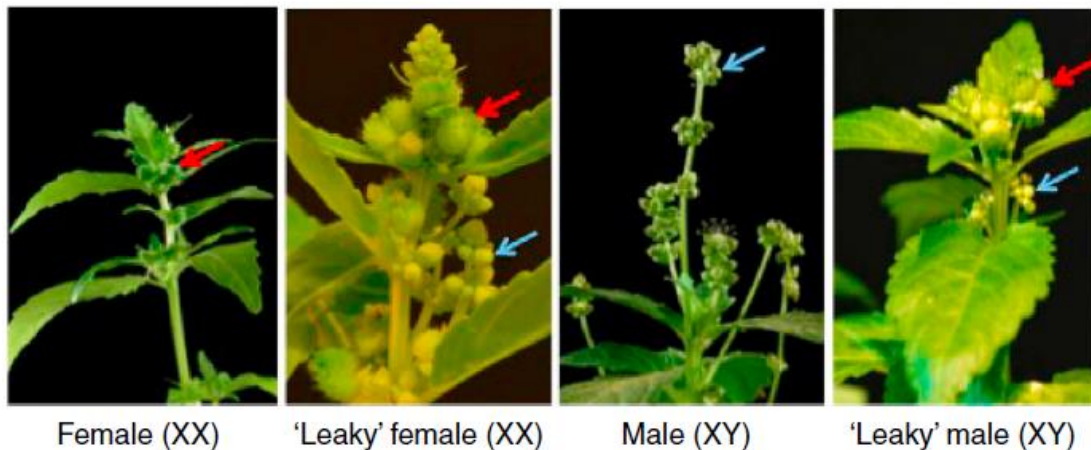
Hormonální regulace sexuálního projevu byla zkoumána u jednodomých rostlin, nejčastěji u kukuřice (*Z. mays*) a okurky (*C. sativus*). Existují různé regulační systémy, které řídí jejich sexuální výraz a představují genetický model pohlavního projevu rostlin kukuřice a okurky. U kukuřice gibereliny působí tak, že zastaví zárodek tyčinky v primárních a sekundárních kvítcích a nízké hladiny giberelinů nezpůsobí zastavení růstu zárodku pestíku v primárních kvítcích. Gibereliny v zásadě neovlivňují vývoj zárodečných pestíků, jak dokazuje analýza trpasličích (d) mutantů. Naopak v rostlinách okurek působí ethylen jak na vývoj zárodku pestíku, tak na zastavení růstu zárodku tyčinky, což má za následek vyvolání samičího projevu. Proto má ethylen protichůdné účinky na vývoj pohlavních orgánů, tyčinek a pestíků. Pokud jde o hormonální regulaci sexuálního projevu, je zajímavé, že oba rostlinné hormony, gibereliny a ethylen, způsobují zastavení růstu zárodku tyčinky u kukuřice, respektive okurky. To naznačuje, že signální dráhy ethylen – a gibereliny zprostředkovávají zastavení (pomocí PCD) zárodku tyčinky u kukuřice i okurky (Yamasaki et al. 2005).

Stresy prostředí vyvolávají hormony, které rostlinám umožňují překonat negativní účinky stresů. Mnoho z těchto hormonů se podílí na regulaci vývojových genů květů. Nedávné studie objasnily mechanismy, kterými tyto hormony interagují a mohou působit jako spínací body v regulačních drahách. Důsledkem toho mohou rozdílné koncentrace rostlinných hormonů regulovat celé vývojové dráhy, což poskytuje mechanismus pro diferenciální vývoj u isogenních jedinců, jak je vidět u jednodomých rostlin. Geny určující pohlaví v takových systémech se budou vyvíjet tak, aby vytvářely shluky společně exprimovaných sad. Osud sexuálního vývoje bude definovat spíše koexprese než dědičnost genů specifických pro pohlaví. Proto výběr pro typ pohlaví bude řídit vývoj regulačních sekvencí takových genů spíše

než jejich syntézu. Následné mutace hyper – nebo hyposensitivních alel v cestě hormonální odpovědi mohou vést k segregaci dvoudomých populací. Současně tyto vývojové systémy zůstanou citlivé na vnější podněty, které mění hormonální reakce (Golenberg & West 2013).

Vývoj orgánů je výsledkem exprese genetických programů vyvolaných specifickými fyzikálními nebo chemickými signály. Organogeneze je řízena jedním nebo více hlavními regulačními geny. Působení regulátorů se uskutečňuje přímo nebo nepřímo prostřednictvím jejich produktů. Zdá se, že pohlavní systém *Mercurialis annua* odpovídá tomuto klasickému pojetí. Pohlaví jsou oddělena a některé geny určují dvoudomost. Výsledky pokusů naznačovaly, že fytohormony jsou induktory vývoje tyčinek nebo plodolistu u opačného pohlaví. "Feminizační nebo maskulinizační hormony" indukovaly u jedinců opačného genetického pohlaví programy diferenciaci. Každý jedinec, genetický samec nebo samice, má oba programy. Když byl jeden z nich exprimován, druhý byl potlačen. Zbývalo zjistit, jak spolu mohou souviset determinace pohlaví, "pohlavní" hormony a programy sexuálního projevu (Durand & Durand 1991).

U Bažanky roční se samčí a samičí květenství vyvíjejí v paždí každého listu, v sousedství vegetativního pupenu. Tento vzorec se opakuje v každém uzlu od prvního páru listů rostlinky. Toto opakující se uspořádání je výhodou při rozpoznávání pohlaví před experimentálním ošetřením. Hlavní vrchol výhonu iniciuje nové listy s axilárními produkty po celou dobu vývoje. Jeho pohlavní determinace není předem určená, jeho přeměna na výhon produkující květy je pozorována pouze tehdy, když dojde ke změnám endogenní hormonální rovnováhy. Samčí stonky jsou štíhlé, bez sekundárního větvení. Téměř všechny vegetativní pupeny zůstávají inhibovány (Durand & Durand 1991).



Obrázek 6 – Srovnání jednopohlavných a oboupohlavných rostlin *M. annua*. Upraveno podle Pannell (2017).

Obrázek č. 6 zobrazuje chromozomální určování pohlaví u druhu rostliny *Mercurialis annua*. Modré šipky označují samčí (tyčinkové) květy; červené šipky označují samičí (pestíkové) květy.

Tabulka 1- Vliv genotypu na ošetření FUP podle Durand & Durand (1991).

Genotyp		Fenotyp
Jaderný + Cytoplazmatický		
Samčí		
A/A, B1/b 1, B2/b2 N		Rezistentní k FUP
A/a, B1/b 1, B2/b2 N	Trojité heterozygot	Rezistentní k FUP
A/A, B1/B 1, b2/b2 N	Trojité homozygot	Intermediální samec
A/a, B1/B 1, b2/b2 N		Intermediální samec
A/a, B1/b 1, b2/b 2 N		Intermediální samec
A/A, b1/b1, B2/B2 N	Trojité homozygot	Slabý samec
A/A, b1/b 1, B2/b2 N		Slabý samec
A/a, b1/b 1, B2/B 2 N		Slabý samec
A/a, b1/b 1, B2/b 2 N		Slabý samec
Samičí		
A/A, b1/b t, b2/b2* N	Trojité homozygot	Samice
A/a, B1/B 1, b2/b 2 N	Trojité homozygot	Samice
A/a, b1/b 1, B2/B2 N	Trojité homozygot	Samice

(FUP – Furfurylaminopurine – f6Ade)

Předcházející tabulka č. 1 popisuje vliv genotypu při aplikaci cytokininů. Samčí pohlaví je indukováno dvěma komplementárními geny A a jedním z genů B. Schopnost samců fenotypově se měnit na samičí za pomoci cytokininů je řízena geny B. B1 plus B2 indukují odolnost vůči feminizaci furfurylaminopurinem, cytokininem střední síly. Dominantní B1 vyvolává střední citlivost; samotný B2 vyvolává vysokou citlivost. Dominantní a oba recesivní geny b nebo recesivní a dominantní B geny indukují samičkovitost. Všechny segregují nezávisle. Několik kombinací, jako jsou A/a, B1/b1, B2/b2 a A/A, B1/b1, B2/b2, vyvolávají nejsilnější fenotyp, rezistentní vůči f6Ade, ale je možné je přeměnit na feminní rostliny pomocí benzylaminopurinu nebo silnějšího cytokininu. Absence rozdílů v citlivosti naznačuje, že mezi alelickými formami neexistuje kumulativní účinek. Neexistují žádné geny modifikující pohlaví, protože v potomstvu byla vždy pozorována očekávaná segregace při použití každého samčího genotypu. Jedná se o jaderné geny působící v normální cytoplazmě (N). Naproti tomu sterilita se může projevit pouze v citlivé cytoplazmě (S).

Vyšlo mnoho publikací zabývajících se experimentální kontrolou exprese pohlaví (Simmonds 1978; Durand & Durand 1984). Prostředky schopné měnit pohlaví jsou často růstové regulátory aplikované na celé rostliny nebo přidávané do syntetických médií pro in vitro kultury květních pupenů. Studovány byly také četné faktory prostředí (Meagher 1980; Freeman et al. 1984).

U *M. annua* spočívá změna pohlavního projevu v indukci vývoje pestíků místo tyčinek u samčích jedinců a naopak. Takové změny znamenají, že buňky květních zárodků jsou bipotenciální a vytvářejí buď tyčinkové, nebo karpální vývojová pole. Geneticky samčí jedinci se mění ve fenotypové samičí jedince schopné po oplození dávat plodná semena. Genetické samice jsou přeměněny na fenotypové samce produkující životaschopný pyl. Po ukončení

ošetření rostlina pokračuje v růstu a vrací se zpět ke svému původnímu pohlavnímu projevu. U jednoděložných rostlin, nejčastěji u čeledi *Cucurbitaceae*, se pohlavní modifikace obvykle projevují jako změny v načasování výskytu prvního samičího květu na hlavním výhonu. U těchto rostlin se samčí květy objevují dříve než květy sterilní nebo samičí. Pohlavní "přeměna" odpovídá změnám v pohlavní tendenci a modifikacím v poměru tyčinek a pestíků květů (Li et al. 2019).

Rostliny s oddělenými pohlavími často vykazují „nestálý“ pohlavní projev, přičemž samičí nebo samčí rostliny vytvářejí několik květů opačného pohlaví. Frekvence a stupeň může odrážet zbytkové hermafroditní rozdělení pohlaví po evolučním vývoji, přechodu od kombinovaného k oddělenému pohlaví. Pohlavní nestálost také představuje možný první krok při rozpadu dvoudomosti na cestě zpět k hermafroditismu. U *Mercurialis annua* se jednodomost a androdioecie vyvinuly z dvoudomých polyploidních populací.

Několik autorů se pokoušelo modifikovat pohlavní expresi pomocí roubů růstových regulátorů (IAA a NAA) nebo modifikací prostředí (CO atmosféra ve sklenících); pokusy byly důsledně neúspěšné (Yampolsky 1930). Fyziologické studie zahrnující další roubování polyploidů a diploidů byly opět neúspěšné (Heslop-Harrison 1964). Z fytohormonů byly na *M. annua* schopny vyvolat pohlavní změny in vivo pouze cytokininy (častěji báze b6Ade 10–7 M). Na počátku hlavní výhonky ošetřených samčích rostlin, nejprve tvořily sterilní květenství, což naznačuje, že pohlaví a sterilita-plodnost mohou záviset na stejných fytohormonech. Další iniciovaná květenství vytvářela plodné pestíkové květy. Změnily se pouze primární pohlavní znaky, délka květenství se nezměnila. Zakrslá květenství se objevila po delším ošetření (Durand 1967).

Všichni samci z přírodních populací nereagovali podobně. 'Slabí samci' byli snadno a zcela feminizováni cytokininem střední síly, jako je báze f6Ade. 'Odolní samci' nebyli feminizováni f6Ade. Pouze syntetický silný cytokinin b6Ade dokázal tyto jedince "přeměnit". "Střední samci" byli částečně feminizováni f6Ade (30 %). Tyto tři typy samců byly původními kmeny umožňujícími studie určování pohlaví (Durand 1969). Cytokininy neměly na samičí rostliny žádný morfologický účinek. Expresí pohlaví *M. Ambigua* (2n -- 48) může být také modifikována pomocí b6Ade. Všechny květy květenství se staly samičími, jednalo se o hexaploidní fenotypové samičí rostlina. Další růstové regulátory (IAA, NAA, TIBA nebo např. GA 3) nebyly schopny modifikovat primární pohlaví in vivo. GA 3 podporoval kvetení u obou pohlaví působením na organizaci listů. Axilární vegetativní pupen byl nahrazen druhým květenství bez pohlavní změny. GA 3 také podporoval sterilitu u obou pohlaví. Maskulinizace samičích rostlin nebyla objevena na celých rostlinách, proto byly provedeny in vitro kultury uzlin.

3.8 Specifikace vybraných herbicidů

Součástí nádobových pokusů byl i pokus s aplikací vybraných herbicidů na pokusné rostliny. Dále uvádím specifikace použitých herbicidů a principy jejich působení.

- **Basagran**

Účinná látka (bentazon 480 g/l) Doporučené množství vody – 200-400 l / ha. Bentazon je účinná látka patřící do skupiny benzodiathiazolů. Je to kontaktní herbicid. Vstřebává se především prostřednictvím pokožky mladých listů. Vyvíjí určitou mobilitu v rostlině (pohybuje se v akropetálním směru). Herbicidní účinnost spočívá především v brzdění fotosyntézy, a to poškozením buněčných membrán a poruchami transportu elektronů a specifických reakcí CO₂. Díky svému kontaktnímu způsobu účinku je efektivnější v případě mladého rostoucího plevelu (kotyledony se 4 listy) za teplého počasí. Selektivní herbicidní přípravek ve formě rozpustného koncentráту (SL) pro ředění vodou proti dvouděložným plevelům v obilninách bez podsevu a s podsevem trav na semeno, s podsevem jetele lučního a vojtěšky, v čistých porostech jetele lučního a vojtěšky, v kukuřici, v hrachu, sóji, lnu, fazoli, bobu, bramborách, travách na semeno, luskovinoobilních směskách a jetelotravních směskách. Dále je přípravek povolen k minoritnímu použití do vičence ligru, komonice bílé, jetele inkarnátu, pískavice řecké seno, tolíce dětelové, jetele zvrhlého, jetele perského, jetele alexandrijského, jetele panonského, cizrny beraní a hrachoru setého. Basagran je kontaktní herbicid s účinností na dvouděložné plevelu, především na heřmánky a rmeny. Citlivé plevelu: svízel přítula, pětour malouborný, hořčice rolní, kapustka obecná, ředkev ohnice, zemědělský lékařský, heřmánky, rmen rolní, rdesno blešník, ptačinec žabinec, mléč zelinný, penízek rolní, kopřiva žahavka, kopretina osenní, kokoška pastuší tobolka a drchnička rolní. Méně citlivé plevelu: pryšce, mák vlčí, violka rolní, laskavec ohnutý, lilek černý, merlík bílý, pohanka svlačovitá, rdesno červivec, starček obecný, pomněnka rolní. Odolné plevelu: jednoleté a víceleté trávy, bažanka roční, čistec rolní, hluchavky, konopice polní, rdesno ptačí, rozrazil, svlačec rolní a šťovíky.

- **Laudis**

Účinné látky (tembotrione 44 g/l isoxadifen-ethyl 22 g/l (safener)). Herbicidní přípravek ve formě olejové disperze určený k postemergentnímu ošetření kukuřice, kukuřice cukrové, máku setého, kmínu kořeného a semenných porostů svazanky shlučené proti jednoletým travám a dvouděložným plevelům. Účinná látka tembotrione patří do skupiny triketonů, je přijímána především listy plevelů a menší části kořeny přes půdu. Většina účinné látky je přijata do 6 hodin po ošetření a je transportována xylémem a floémem k citlivým buňkám v rostlinných vrcholech plevelů. Tembotrione účinkuje jako inhibitor enzymu HPPD (HRAC skupina F1). Bloádou biosyntézy karotenoidů způsobuje zastavení růstu plevelů, blednutí jejich listů, vzniku nekrotických a následné uhynutí do 2 týdnů po aplikaci. První symptomy jsou zřetelné 3–5 dnů po aplikaci, jedná se o silné vybělování listů. Safener isoxadifen-ethyl je specifický safener, který urychluje odbourávání účinné látky tembotrione v kukuřici a zajišťuje tím dostatečnou selektivitu herbicidu až do 8 listů kukuřice. V plevelu a máku setém je safener neúčinný. Účinnost přípravku je relativně nezávislá na teplotě. Teplu, slunečné počasí, vyšší vzdušná vlhkost a vlhká půda v období aplikace účinnost přípravku urychlují. Herbicid nemá reziduální působení v půdě. Přípravek je určen pro

samostatné použití v dávce 2–2,25 l/ha nebo v kombinacích v dávce 1,5–2 l/ha. Ve svazence shlučené je dávka 1–1,5 l/ha. Laudis® není třeba kombinovat s externím smáčedlem, všechny potřebné látky jsou již ve formulaci obsaženy.

- **Onyx**

Účinná látka: pyridát 600 g/l (60 % hmot.) Přípravek je selektivní herbicid proti jednoletým dvouděložným plevelům v kukuřici. Pyridate je selektivní herbicidní účinná látka ze skupiny fenyropyridazinů (HRAC group C3) přijímaná listy rostlin. Mechanismem účinku je inhibice fotosystému II (PS II). Přípravek hubí zejména jednoleté dvouděložné plevele. Příznaky působení se objevují poměrně rychle a projevují se žloutnutím a později usycháním a odumíráním plevelů. Vhodné dávkování je 1,5l / ha koncentrátu. Aplikujeme do 200-400 l vody na hektar.

3.8.1 Princip účinku vybraných herbicidů

- **Inhibitory fotosyntézy (PS II)**

Naylor (2008) uvádí, že herbicidy, které inhibují fotosyntézu, působí jen na primární procesy. Ty probíhají na lipoproteinových tylakoidních membránách chloroplastů. Tam jsou lokalizovány dva druhy reakčních center: fotosystém I a fotosystém II. Centra poutají sluneční energii prostřednictvím chlorofylu a excitované elektrony pak putují přes systém přenašečů. Na jejich místo se dostávají volné elektrony, uvolněné při fotolýze vody. Protony jsou „pumpovány“ za tylakoidní membránu a později využívány ke vzniku NADPH a ATP. Herbicidy, které inhibují proces fotosyntézy, narušují výše uvedené transportní pochody nebo syntézu pigmentů. U PS II dochází k porušení přenosu elektronů mezi plastochinonem Qa a integrálním proteinem D1. Volné elektrony se hromadí a vzniklá energie je absorbována chlorofylem a karotenoidy. V důsledku toho dochází k jejich fotooxidaci. Projevem jsou chlorózy listů.

- **Inhibitory HPPD (syntéza p-hydroxyfenyl pyruvát dioxygenázy)**

HPPD je důležitým enzymem anabolického řetězce karotenoidových barviv. HPPD jednak katalyzuje biosyntézu plastochinonu (PQ) z tyrosinu a současně syntézu a-tokoferolu. Inhibice těchto pochodů ovlivňuje současně fotosyntézu i biosyntézu karotenoidů, protože PQ slouží jako redoxní prvek pro oba procesy. Následkem inhibice HPPD dochází k zastavení tvorby asimilátů a tím pádem k letálnímu narušení látkové výměny citlivých rostlin. Dalším účinkem je porušení chlorofylu a následně i celých chloroplastů v důsledku ztráty ochranných funkcí tokoferolu a karotenoidů (Naylor 2008; Jursík et al. 2018).

4 Metodika

Byly vyhodnoceny poměry pohlaví (zastoupení samčích, samičích, intermediálních, případně jednodomých jedinců) v populacích bažanky roční, vyskytující se jako plevel v polních plodinách. Byla odebrána semena bažanky roční z různých lokalit. Z těchto semen byly založeny nádobové pokusy, v nichž jsem sledoval poměr pohlaví v jednotlivých populacích. Z lokality s prokázaným výskytem jednodomých jedinců byla odebrána semena od jednotlivých rostlin (čistě samičí, jednodomé) a založeny nádobové pokusy k vyhodnocení podílu jednotlivých pohlavních typů rostlin v následné generaci. Získaná data byla statisticky vyhodnocena a vyvozeny příslušné závěry.

4.1 Monitoring pohlavní struktury bažanky roční

Monitoring pohlavní struktury bažanky roční jsem prováděl i v polních podmínkách. Lokality jsem zvolil na základě dostupnosti a vizuálního potvrzení výskytu bažanky na polích. Níže uvádím stručné charakteristiky pozemků.

4.1.1 Lokality

- **Lysolaje**

Pozemek se nachází mezi obcemi Lysolaje a Horoměřice. Je využívám v režimu konvenčního zemědělství. Monitoring bažanky roční jsem prováděl v době, kdy se na pozemku nacházelo strniště po pšenici. Průměrná výška pozemku je 312 m n. m. Jedná se o pozemek se všesměrnou expozicí a sklonitostí do 3°. Bonitovaná půdně ekologická jednotka je definována jako 2.25.01. Jedná se o druhý klimatický region, mírně suchý, teplý (T2). Půdní představitel dle KPP je modální kambizem vytvořená na substrátu opuky nebo pískovce, spadá do skupiny půdních typů kambizemě. Hloubka půdy je uvedena jako hlubší než 30 cm. Půda je bezskeletovitá nebo s příměsí až slabě skeletovitá, s celkovým obsahem skeletu do 25 %. Průměrný úhrn srážek se pohybuje mezi 500 a 600 mm za rok. Rozměry hodnoceného pozemku byly cca 100 x 100 m. Termín pozorování 30. 08. 2021.

- **Horoměřice**

Pozemek se nachází na severozápad od obce Horoměřice. Je využíván v režimu konvenčního zemědělství. Monitoring bažanky roční jsem prováděl v době, kdy se na pozemku nacházel zelený úhor. Průměrná výška pozemku je 319 m n. M. Jedná se o pozemek se všesměrnou expozicí a sklonitostí do 3°. Bonitovaná půdně ekologická jednotka je definována jako 2.19.04. Jedná se o druhý klimatický region, mírně suchý, teplý (T2). Půdní představitel podle KPP je modální parendzina vytvořená na substrátu opuky a smíšené karb. svahoviny, spadá do skupiny půdních typů rendziny, parendziny. Hloubka půdy je uvedena jako hlubší než 30 cm. Půda je bezskeletovitá nebo s příměsí až slabě skeletovitá, s celkovým obsahem skeletu do 25 %. Průměrný úhrn srážek se pohybuje mezi 500 a 600 mm za rok. Rozměry hodnoceného pozemku byly cca 30 x 30 m. Termín pozorování 30. 08. 2021.

- **Demonstrační a pokusný pozemek ČZU**

Pozemek se nachází v areálu ČZU v Praze. Na stanovišti bylo pole po řepce ozimé s rozměry 35 x 16 m. Termín hodnocení 03. 08. 2021. Hlavní půdní jednotkou je modální hnědozem vytvořená na substrátu spraše. Jedná se o půdu bezskeletovitou s hloubkou od 60 cm. Bonitovaná půdně ekologická jednotka je definována jako 2.10.00.

4.1.2 Teploty a srážky v roce 2021

V následujících tabulkách uvádím hodnoty srážek (tabulka č. 4) a naměřených teplot (tabulka č. 5) v roce 2021 v regionu Praha a Středočeský kraj.

Tabulka 2 - Územní srážky v roce 2021 v Praze a Středočeském kraji

Územní srážky v roce 2021

Region: Praha a Středočeský kraj

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	ROK
S	49	37	24	23	102	96	107	84	16	19	37	34	627
N	33	28	38	31	64	77	79	72	48	41	36	36	583
%	148	132	63	74	159	125	135	117	33	46	103	94	108

(S = Úhrn srážek v mm., N = Dlouhodobý normál)

Tabulka 3 - Územní teploty v roce 2021 v Praze a Středočeském kraji

Územní teploty v roce 2021

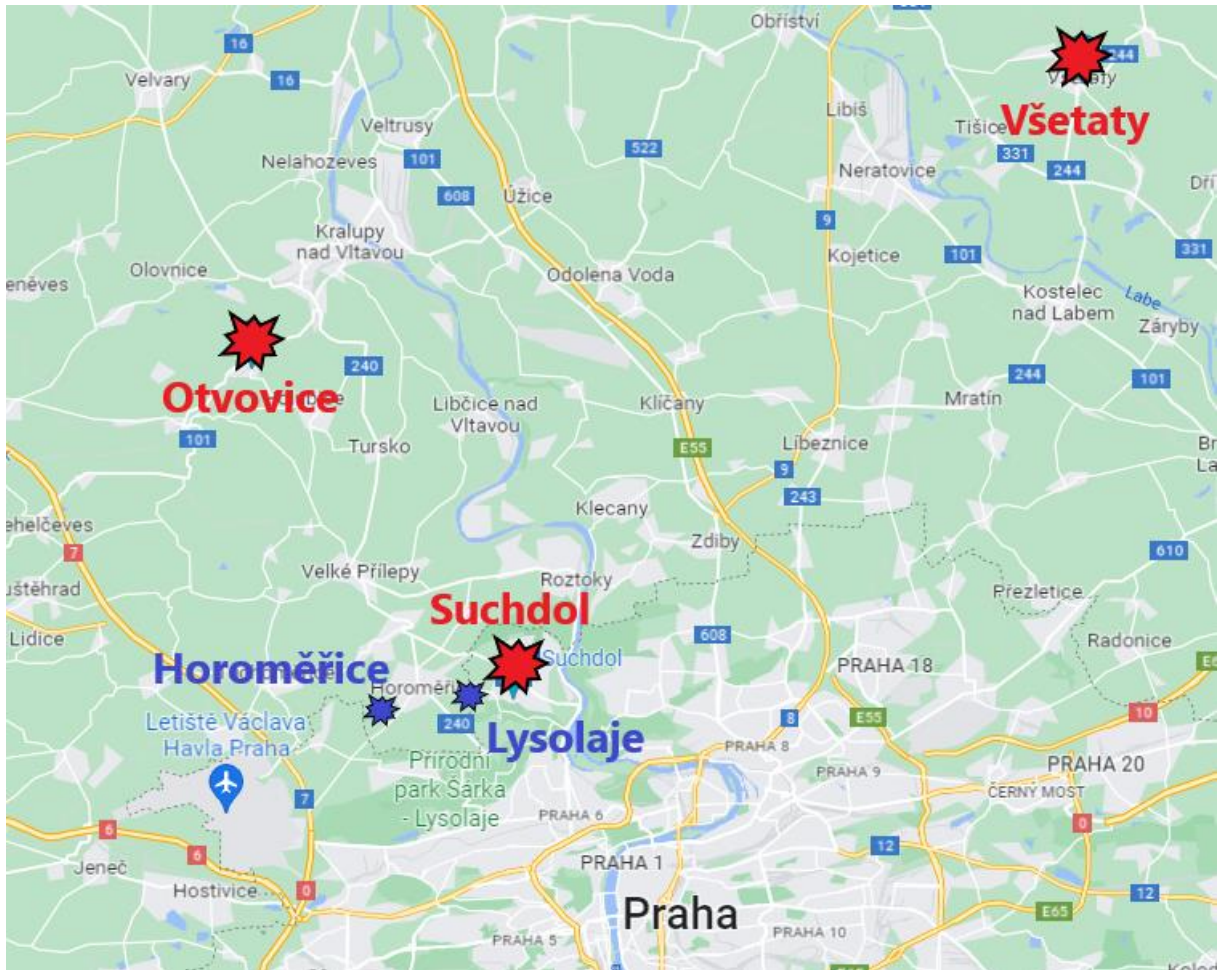
Region: Praha a Středočeský kraj

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	ROK
T	-0,3	-0,3	3,5	6,1	11,1	19,5	19	16,7	15,1	8,5	4,2	1,5	8,7
N	-0,6	0,4	4	9,2	13,8	17,2	19	18,6	13,7	8,7	4	0,4	9
O	0,3	-0,7	-0,5	-3,1	-2,7	2,3	0	-1,9	1,4	-0,2	0,2	1,1	-0,3

(T = Teplota vzduchu v °C, N = Dlouhodobý normál teploty, O = Odchylka od normálu)

4.1.3 Mapa lokalit

Na obrázku č. 7 jsou na mapě vyznačeny lokality původu semen nádobových pokusů i polního monitoringu. Semena použitá při nádobových pokusech pocházejí z červeně označených míst. V modře označených lokalitách byl proveden polní monitoring.



Obrázek 7 - Mapa lokalit původu semen a polního monitoringu. Mapový podklad z www.mapy.cz

4.2 Nádobové pokusy

Místo: školní pozemky ČZU

Cílem pokusů bylo hodnocení struktury pohlaví květů bažanky roční. Byly založeny a vyhodnoceny následující pokusy:

- Vliv lokality na strukturu pohlaví. Vyšetá semena pocházejí ze stejné lokality (Suchdol, Všetaty a Otovice).
- Vliv typu mateřské rostliny na pohlavní strukturu potomstva. Vyšetá semena pocházejí z rostlin s určitým typem květů (samičí, intermediální, oboupohlavní). Všechna tato semena pocházejí z lokality Suchdol.
- Vliv herbicidů na strukturu pohlaví květů.

Pokus pro hodnocení vlivu lokality na strukturu pohlaví potomstva byl založen se čtyřmi opakováními do nádob o rozměrech 15 x 15 x 15 cm. Nádoby byly označeny zkratkou lokality a číslem (SU 1-4, VS 1-4, OT 1-4) viz obrázek č. 8. Celkový počet nádob pro tuto variantu pokusu je 12 kusů.



Obrázek 8 - Založení nádobového pokusu – Vliv lokality na strukturu potomstva.

Pokus pro hodnocení vlivu typu mateřské rostliny na strukturu potomstva byl založen s deseti opakováními do nádob o rozměrech 7 x 7 x 8 cm. Nádoby byly označeny symbolem a číslem (samičí jako ♀ 1-3, intermediální jako N 1-3, oboupohlavní jako ♂ 1-3). Celkový počet nádob pro tuto variantu je 90 kusů, viz obrázek č. 9.



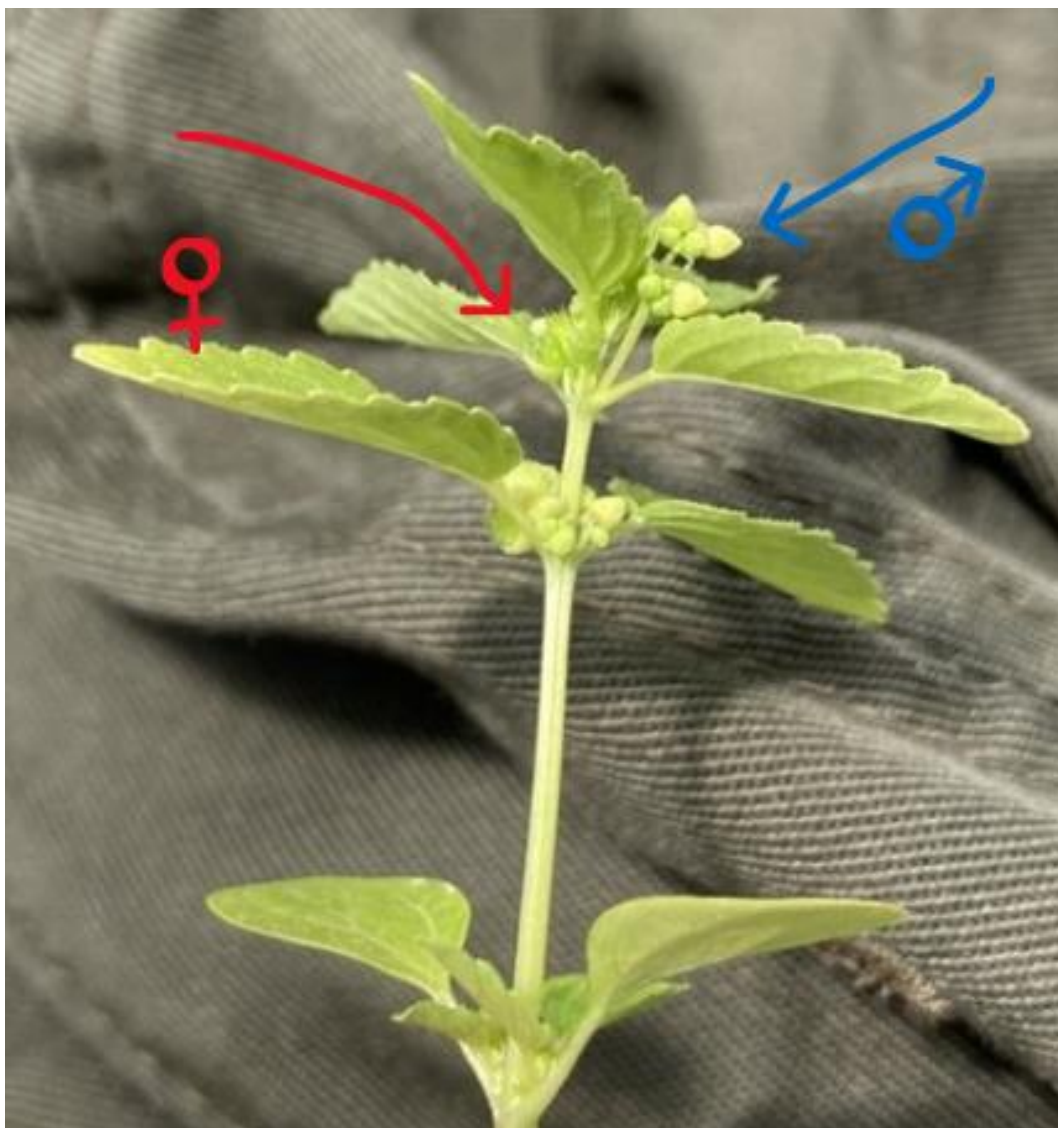
Obrázek 9 - Založení nádobového pokusu – Vliv typu mateřské rostliny na strukturu pohlaví potomstva.

Oba výše uvedené pokusy byly založeny 02.07.2021 do specifikovaných nádob naplněných zeminou. Zemina pocházela z lokality, ve které se bažanka nevyskytuje. Tím bylo zamezeno vzejití rostlin z půdní zásoby. Do každé nádoby bylo vyseto cca 30 semen do menších nádob a cca 50 semen do větších nádob. Semena byla zasypána 0,5 cm kypré zeminy.

03.08.2021 byla provedena kontrola polního pokusu a selekce. Proběhla selekce rostlin, u kterých bylo možné určit pohlaví. Selektované rostliny byly rozděleny podle pohlaví a spočítány. Nádobové pokusy před první kontrolou a selekcí jsou zobrazené na obrázku č. 10. Oboupohlavní rostlina je zdokumentovaná na obrázku č. 11.



Obrázek 10 – Oba nádobové pokusy před selekcí.



Obrázek 11 - Oboupohlavní rostlina pocházející z nádobového pokusu.

30.08.2021 bylo provedeno druhé sčítání a likvidace nádobového pokusu.

4.2.1 Pokus s aplikací herbicidů

30.08.2021 - Založen nádobový pokus.
 06.10.2021 - Aplikace herbicidů

Tabulka 4 - Použité herbicidy pro ošetření bažanky roční.

Přípravek	Dávka	Účinné látky	Herbicidní skupina
Basagran	1,0 l/ha	Bentazon (Benzothiadiazinone)	PS II. inhibitory
Laudis	1,5 l/ha	Tembotrion (Triketony)	HPPD inhibitory
Onyx	0,75 l/ha	Pyridát (Fenylpyridaziny)	PS II. inhibitory

Postemergentní listová aplikace herbicidů byla provedena v růstové fázi 1. - 2. páru pravých listů bažanky roční dne 6. 10. 2021. Každá varianta měla 4 opakování. Přípravky byly testovány v registrované dávce. Rozpis testovaných přípravků je uveden v tabulce č. 5. Aplikace herbicidů byla provedena přesným laboratorním postřikovačem ANIKO 5. Byla použita tryska Lurmark 01 E 80 a nastaven tlak na hodnotu 0,23 mpa, celkový objem postřikové kapaliny odpovídal dávce 250 l ha⁻¹. Dávka kapaliny byla regulována rychlostí pojezdu.

15. 12. 2021 - Hodnocení pokusu s herbicidy

Byla provedena kontrola a zjištěny následující hodnoty výskytů rostlin. Hodnocení bylo provedeno dne 15. 12. 2021 v době, kdy rostliny měly vytvořené generativní orgány. U každého opakování byl vyhodnocen podíl jednotlivých pohlaví a mortalita vyvolaná aplikací herbicidu.

4.2.2 Statistické vyhodnocení dat

Pro vyhodnocení dat byl použit program Statistica 12.

Na základě dat získaných z pokusů byly prověřeny a vyhodnoceny následující základní hypotézy:

- Jednotlivé geograficky odlišné populace bažanky roční se liší v zastoupení jednotlivých pohlaví.
- Ve vybraných populacích se kromě jedinců dvoudomých vyskytují i jedinci jednodomí.
- Pohlavní struktura potomstva jednodomých jedinců je odlišná od potomstva jedinců dvoudomých.
- Hladina významnosti byla nastavena na 5 %, $\alpha=0,05$.

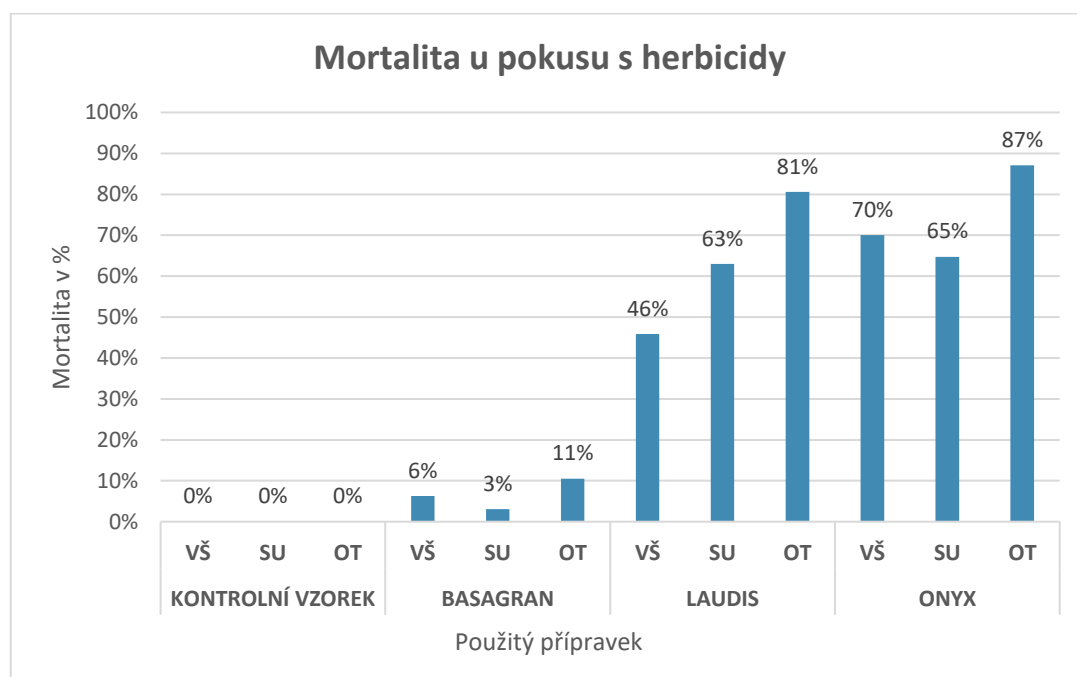
Data byla vyhodnocena nejdříve pomocí dvourozměrné tabulky pozorovaných četností, která převáděla výskyt jednotlivých typů pohlaví na procenta. Data byla dále analyzována pomocí Pearsonova Chí-kvadrát testu.

5 Výsledky

5.1 Výsledky pokusu s herbicidy

5.1.1 Mortalita

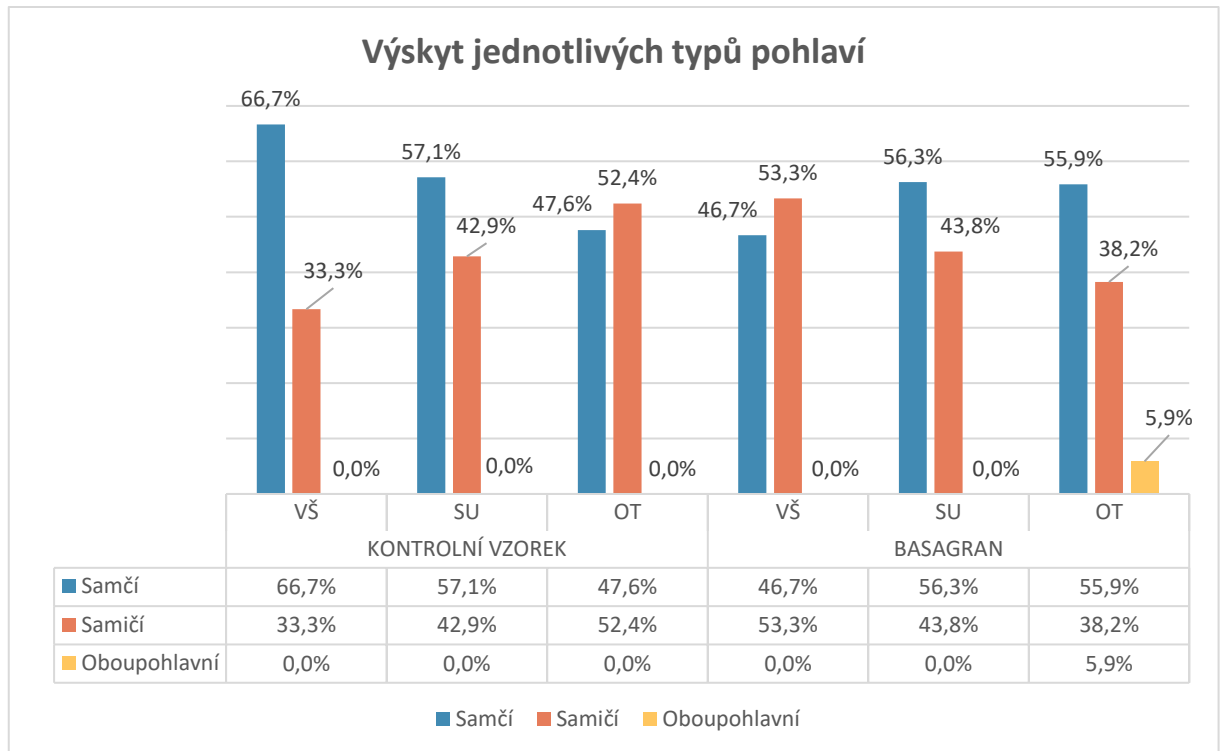
Součástí nádobového pokusu byla aplikace tří druhů herbicidů na porosty bažanky roční. Procentuální hodnotu mortality uvádím v grafu č. 1. Vzhledem k velmi vysoké mortalitě u přípravku Laudis a Onyx nebylo možné vyhodnotit vliv těchto přípravků na tvorbu oboupohlavných jedinců. Data pro Laudis a Onyx nebyla dále zpracována.



Graf 1 - Vyhodnocení účinků herbicidů na nádobový pokus.

5.1.2 Výskyt typů pohlaví v pokusu s herbicidy

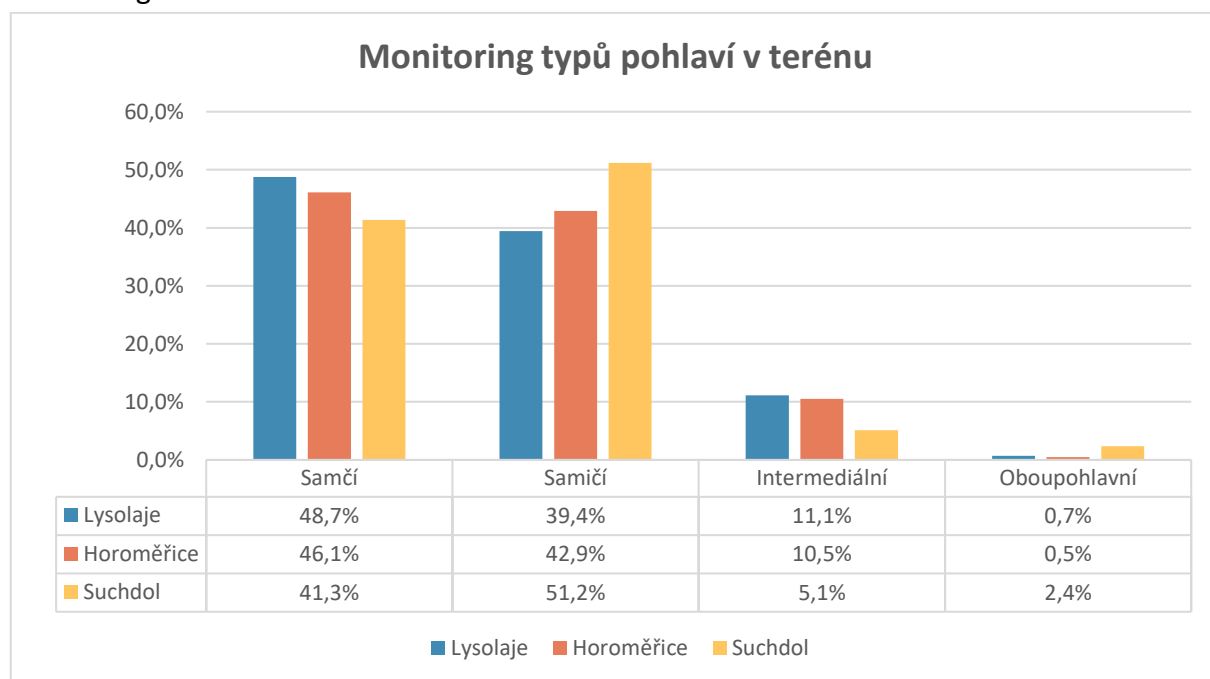
Procentuální hodnoty výskytů jednotlivých typů pohlaví uvádím v grafu č. 2.



Graf 2 - Výskyt jednotlivých typů pohlaví v pokusu s herbicidy.

5.2 Polní monitoring

Výsledky polního monitoringu typů pohlaví bažanky roční v polních podmínkách uvádím v grafu č. 3.



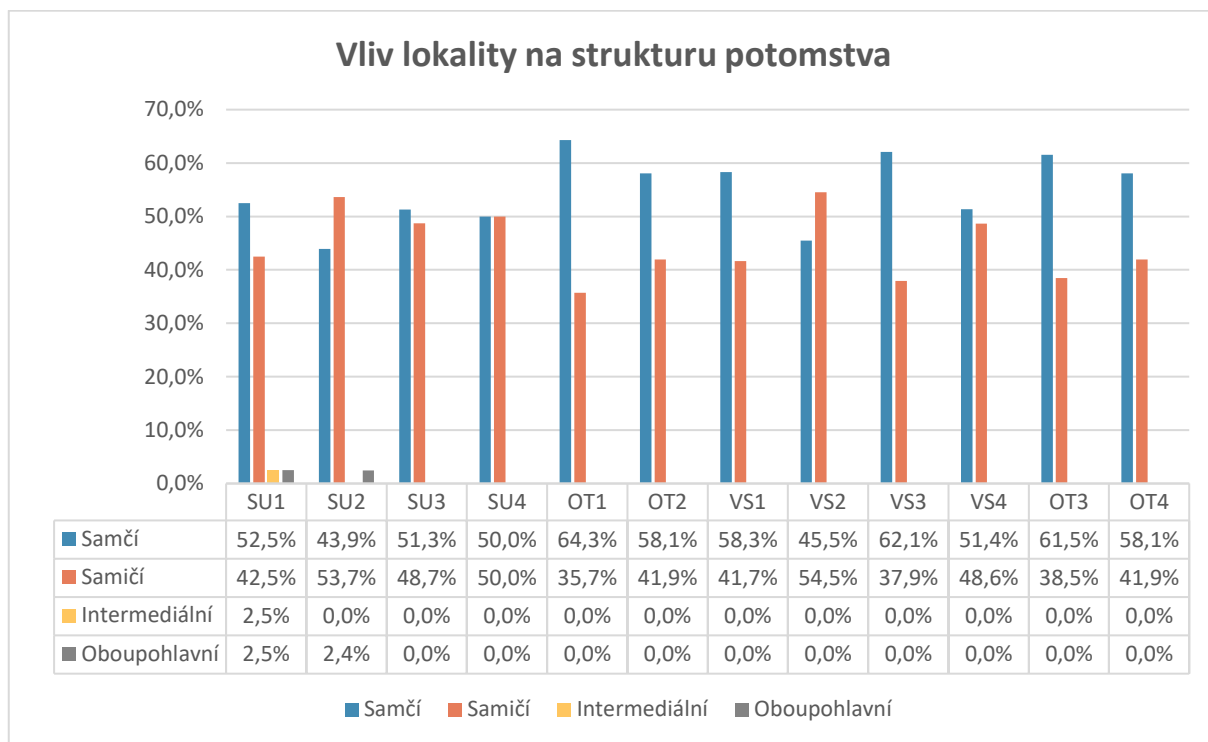
Graf 3 - Monitoring typů pohlaví v terénu.

Pro úplnost uvádím, že rostliny označené jako intermediální byly ve 100 % případů rostliny samičí, které fenotypově vypadaly jako rostliny samčí. Na rozdíl od klasických samičích rostlin měly světlejší barvu listů, více členěné lodyhy a tenčí lodyhy. Květy byly, ale typicky samičí.

5.3 Výsledky nádobových pokusů

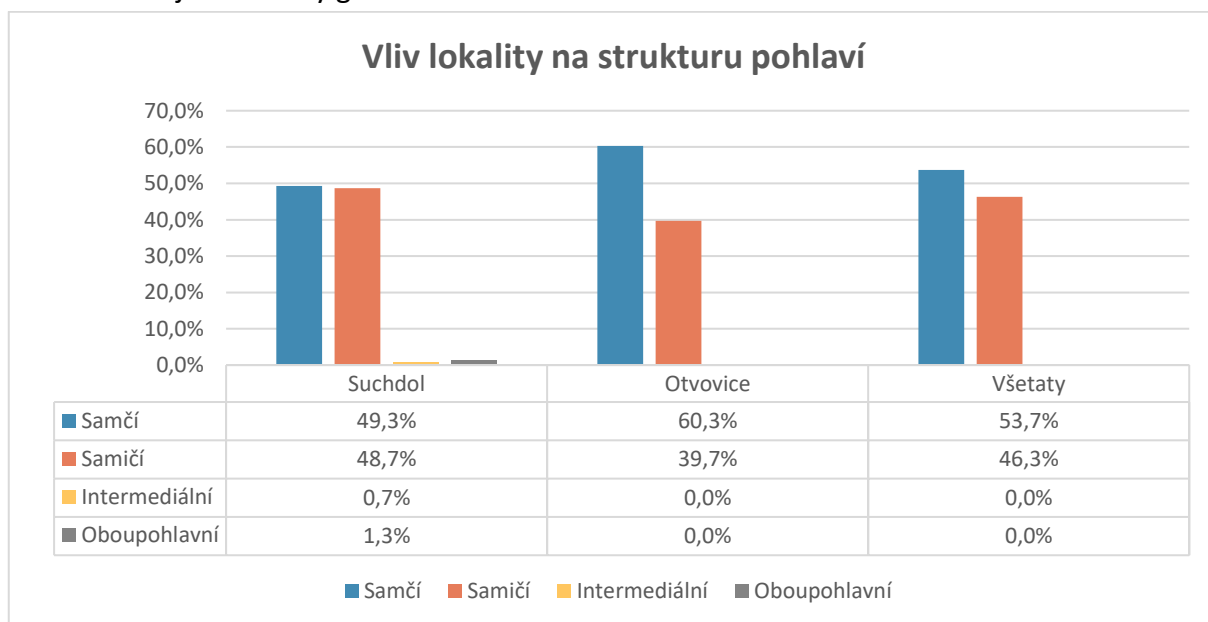
5.3.1 Vliv lokality na strukturu potomstva

Vyhodnocení pokusu zkoumajícího vliv lokality na strukturu potomstva uvádím v následujícím grafu. Zkratky lokalit jsou: SU = Suchdol, OT = Otovice, VS = Všetaty.



Graf 4 - Vyhodnocení vlivu lokality na strukturu potomstva bažanky roční.

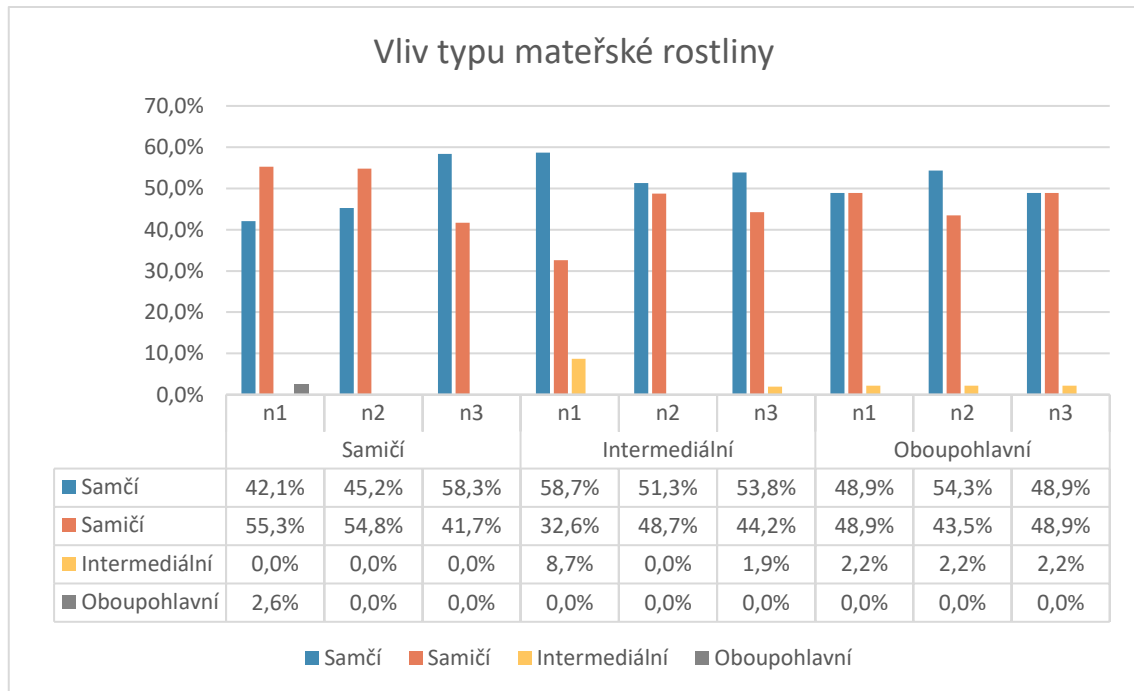
Dále následuje souhrnný graf č. 5.



Graf 5 - Vyhodnocení vlivu lokality na strukturu potomstva bažanky roční – souhrn.

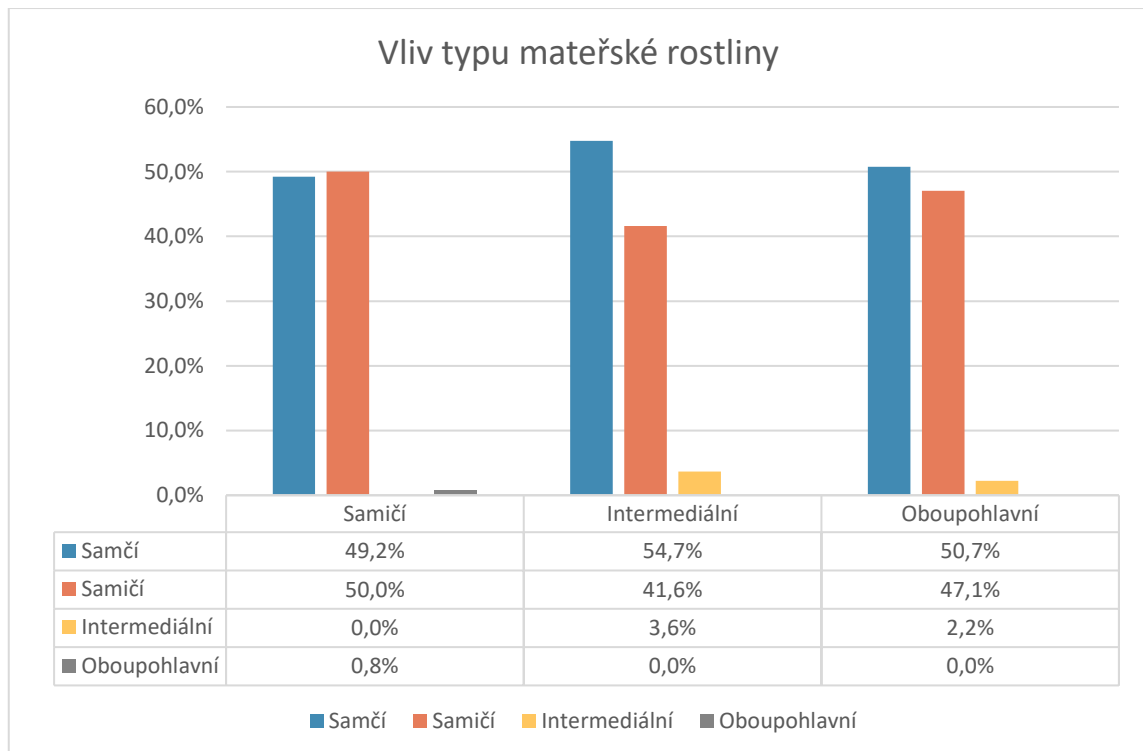
5.3.2 Vliv typu mateřské rostliny na strukturu potomstva

Graf č. 6 popisuje variabilitu jednotlivých nádob v pokusu.



Graf 6 - Vliv typu mateřské rostliny na strukturu pohlaví potomstva bažanky roční. Data pro jednotlivé nádoby.

V grafu č. 7 přikládám souhrnná data pro stejný pokus.



Graf 7 - Vliv typu mateřské rostliny na pohlavní strukturu potomstva bažanky roční. Souhrnná data.

5.4 Statistické vyhodnocení dat

5.4.1 Vliv lokality na strukturu potomstva

H0: Geograficky odlišné populace bažanky roční jsou shodné v zastoupení jednotlivých pohlaví. Mezi strukturou pohlaví bažanky a lokalitou neexistuje závislost.

H1: Geograficky odlišné populace bažanky roční vykazují v zastoupení jednotlivých pohlaví statisticky významné rozdíly. Struktura pohlaví je závislá na lokalitě původu.

Hladina významnosti byla nastavena na 5 %, $\alpha=0,05$.

Tabulka 5 - Četnosti a procentuální zastoupení pohlaví v lokalitách.

Lokalita	2-rozměrná tabulka: Pozorované četnosti (DATA - výskyt pohlaví)				
	Pohlaví Hermafrodit	Pohlaví Intermediální	Pohlaví Female	Pohlaví Male	Řádk. součty
Suchdol	2	1	73	74	150
Celková	0,51%	0,26%	18,72%	18,97%	38,46%
Otovice	0	0	46	70	116
Celková	0,00%	0,00%	11,79%	17,95%	29,74%
Všetaty	0	0	57	67	124
Celková	0,00%	0,00%	14,62%	17,18%	31,79%
Celk.	2	1	176	211	390
Celková	0,51%	0,26%	45,13%	54,10%	100,00%

Tabulka 6- Chí-kvadrát test – vliv lokality na strukturu pohlaví.

Statist.	Statist. : Lokalita(3) x Pohlaví(4) (DATA - výskyt pohlaví)		
	Chí-kvadr.	sv	p
Pearsonův chí-kv.	7,471688	df=6	p=,27942
M-V chí-kvadr.	8,416327	df=6	p=,20916
Fí	,1384131		
Kontingenční koeficient	,1371059		
Cramér. V	,0978728		

- **Vyhodnocení**

Četnosti jednotlivých pohlaví a jejich procentuální zastoupení v mapovaných lokalitách je uvedeno v tabulce č. 6. Statistické vyhodnocení pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu je uvedeno v tabulce č. 7.

Jelikož je p-hodnota pro Pearsonův chí-kvadrát test vyšší než hladina významnosti $\alpha=0,05$, neexistuje závislost mezi lokalitou a strukturou pohlaví potomstva. H0 tedy platí.

5.4.2 Vliv typu mateřské rostliny na strukturu pohlaví potomstva

H0: Struktura pohlaví potomstva různých typů mateřských rostlin je shodná. Neexistuje závislost pohlavní struktury potomstva na typu mateřské rostliny.

H1: Struktura pohlaví potomstva různých typů mateřských rostlin není shodná a existuje závislost pohlaví potomstva na typu mateřské rostliny.

$\alpha=0,05$.

Tabulka 7 - Četnosti a procentuální zastoupení pohlaví potomstva – Vliv typu mateřské rostliny.

Pohlaví matky	2-rozměrná tabulka: Pozorované četnosti (DATA – výskyt pohlaví)		
	Pohlaví potomstva Hermafrodit	Pohlaví potomstva Female	Pohlaví potomstva Male
Samičí	1	64	63
Celková	0,25%	15,96%	15,71%
Intermediální	0	57	75
Celková	0,00%	14,21%	18,70%
Oboupohlavní	0	64	69
Celková	0,00%	15,96%	17,21%
Celk.	1	185	207
Celková	0,25%	46,13%	51,62%

Tabulka 8 - Chí-kvadrát test – Vliv typu mateřské rostliny.

Statist.	Statist. : Pohlaví matky(3) x Pohlaví potomstva(4) (DATA - výskyt pohlaví)		
	Chí-kvadr.	sv	p
Pearsonův chí-kv.	8,068273	df=6	p=,23314
M-V chí-kvadr.	10,40497	df=6	p=,10860
Fí	,1418463		
Kontingenční koeficient	,1404405		
Cramér. V	,1003005		

- Vyhodnocení

Četnosti jednotlivých pohlaví a jejich procentuální zastoupení je uvedeno v tabulce č. 8. Statistické vyhodnocení pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu je uvedeno v tabulce č. 9. Jelikož je p-hodnota pro Pearsonův chí-kvadrát test vyšší než hladina významnosti $\alpha=0,05$, neexistuje závislost mezi typem mateřské rostliny a strukturou pohlaví potomstva. H_0 tedy platí.

5.4.3 Pokus s aplikací herbicidů

H_0 : Struktura pohlaví rostlin ošetřených herbicidem je stejná jako struktura u rostlin neošetřených. Neexistuje závislost pohlavní struktury rostlin na ošetření herbicidem.

H_1 : Struktura pohlaví rostlin ošetřených herbicidem se liší od struktury rostlin neošetřených. Existuje závislost pohlavní struktury rostlin na ošetření herbicidem.

$\alpha=0,05$.

Tabulka 9 - Četnosti a procentuální zastoupení pohlaví rostlin bažanky roční – Vliv ošetření herbicidem.

Herbucid	2-rozměrná tabulka: Pozorované četnosti (DATA – výskyt pohlaví)			
	Pohlaví Female	Pohlaví Male	Pohlaví Hermafrodit	Řádk. součty
Kontrolní vzorek	27	34	0	61
Celková	19,01%	23,94%	0,00%	42,96%
Basagran	35	44	2	81
Celková	24,65%	30,99%	1,41%	57,04%
Celk.	62	78	2	142
Celková	43,66%	54,93%	1,41%	100,00%

Tabulka 10 - Chí-kvadrát test - Vliv ošetření rostlin herbicidem na strukturu pohlaví.

Statist.	Statist. : Herbucid(2) x Pohlaví(3) (DATA - výskyt pohlaví)		
	Chí-kvadr.	sv	p
Pearsonův chí-kv.	1,527714	df=2	p=,46587
M-V chí-kvadr.	2,267028	df=2	p=,32190
Fí	,1037234		
Kontingenční koeficient	,1031699		
Cramér. V	,1037234		

- **Vyhodnocení**

Četnosti jednotlivých pohlaví a jejich procentuální zastoupení je uvedeno v tabulce č. 10. Statistické vyhodnocení pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu je uvedeno v tabulce č. 11. Jelikož je p-hodnota pro Pearsonův chí-kvadrát test vyšší než hladina významnosti $\alpha=0,05$, neexistuje závislost mezi ošetřením herbicidy a strukturou pohlaví rostlin. H_0 tedy platí.

5.4.4 Polní pokus

H_0 : Geograficky odlišné populace bažanky roční jsou shodné v zastoupení jednotlivých pohlaví. Mezi strukturou pohlaví bažanky a lokalitou neexistuje závislost.

H_1 : Geograficky odlišné populace bažanky roční vykazují v zastoupení jednotlivých pohlaví statisticky významné rozdíly. Struktura pohlaví je závislá na lokalitě původu.

$$\alpha=0,05$$

Tabulka 11 - Četnosti a procentuální zastoupení pohlaví v lokalitách.

	Kontingenční tabulka (DATA - výskyt pohlaví)					
	Pozemek	Pohlaví Male	Pohlaví Female	Pohlaví Intermediální	Pohlaví Hermafrodit	Řádk. součty
Četnost	Lysolaje	136	110	31	2	279
Celková četn.		27,31%	22,09%	6,22%	0,40%	56,02%
Četnost	Horoměřice	101	94	23	1	219
Celková četn.		20,28%	18,88%	4,62%	0,20%	43,98%
Četnost	Vš.skup.	237	204	54	3	498
Celková četn.		47,59%	40,96%	10,84%	0,60%	

Tabulka 12 - Chí-kvadrát test – vliv lokality na strukturu pohlaví.

Statist.	Statist. : Pozemek(2) x Pohlaví(4) (DATA - výskyt pohlaví)		
	Chí-kvadr.	sv	p
Pearsonův chí-kv.	,7237876	df=3	p=,86760
M-V chí-kvadr.	,7267718	df=3	p=,86689
Fí	,0381233		
Kontingenční koeficient	,0380957		
Cramér. V	,0381233		

- **Vyhodnocení**

Četnosti jednotlivých pohlaví a jejich procentuální zastoupení v mapovaných lokalitách je uvedeno v tabulce č. 12. Statistické vyhodnocení pomocí Pearsonova chí-kvadrát testu je uvedeno v tabulce č. 13.

Jelikož je p-hodnota pro Pearsonův chí-kvadrát test vyšší než hladina významnosti $\alpha=0,05$, neexistuje závislost mezi lokalitou a strukturou pohlaví potomstva. H_0 tedy platí.

6 Diskuse

Tato diplomová práce je rozdělena do dvou částí. První z nich je literární rešerše týkající se determinace pohlaví u rostlin, principů založení pohlaví, pokusů se změnami pohlaví, případně ovlivňování typu tvořícího se pohlavního orgánu pomocí chemikálií nebo fytohormonů. Samostatná část literární rešerše je zaměřena na bažanku roční a dává obecné informace o rostlině a monitoruje pokusy a výsledky výzkumu bažanky roční.

Druhou částí práce jsou vlastní praktické pokusy s bažankou roční a jejich vyhodnocení. Základem pokusů bylo ověření hypotéz. Ty byly formulovány na základě zkušeností s výskytem oboupohlavních jedinců v populacích rostlin, které jsou považované za dvoudomé. Problematikou se budu dále zabývat v následujících částech diskuse.

Pohlaví u rostlin je poměrně obsáhlé téma. Na pohlaví u rostlin je třeba nahlížet z několik úhlů. Rostliny tvoří v rámci svých pohlavních strategií samčí, samičí, oboupohlavné i bezpohlavní květy. Na rostlinách – jednotlivcích se vyskytují různé kombinace uvedených květů a to v různých časových obdobích nebo na různých místech rostliny. Zajímavými příklady jsou akropetální gradient nebo synchronizace kvetení bambusu jednou za cca 120 let (de Jong & Klinkhamer 2005). V rámci populací rostlin již rozlišujeme na populace tvořené jedinci jednodomými, dvoudomými, gyno– nebo androdioecickými nebo trioecickými, kde se vyskytují všechny tři typy jedinců. Na úrovni genetiky rozlišujeme na rostliny s pohlavními chromozomy, tedy XY, ZW nebo více lokusy a na rostliny bez pohlavních chromozomů, které tvoří svá pohlaví na základě genové exprese, působením fytohormonů nebo vnějšího prostředí. Všechny ty to cesty jsou výsledkem evoluce, tedy schopnosti přizpůsobit se selekčním tlakům. Rostliny jsou schopné, v reakci na stres, měnit svoji genetickou informaci, ploidii nebo determinaci pohlaví. Další vliv mají mutace způsobené například chybami v přepisu DNA (viz *stepwise mutation model*) nebo působením retrotranspozonů. Bažanka roční je zajímavým kandidátem na studium díky svému vícelokusovému založení pohlaví a hlavně kvůli výskytu jednodomých rostlin v populacích dvoudomých rostlin. Výzkumy struktury pohlaví bažanky roční prováděl ve Středozeří například Pannell et al. (2004). Ve svém článku označuje výskyt $2n$ a $6n$ bažanek jako běžný a potvrzuje výzkum provedený Durandem (1967) Výzkum vlivu změny ploidie na změnu determinace pohlaví zkoumali Obbard et al. (2006) nebo (Ashman et al. 2013). Výsledkem byly mapy výskytů populací bažanky roční, které se lišily ploidii i typem determinace pohlaví.

Pannell et al. (2008) uvádějí statistiku výskytů samčích bažanek ročních a popisují vlivy, které změnilo očekávané hodnoty. Jedním z faktorů, které ovlivnily jejich pokusy, byla těsnost výsevu (hustota populace) bažanky. Husté porosty vykazovaly až o 38 % vyšší zastoupení samců. Dalším faktorem byla dostupnost živin. Výsledky naznačují, že plasticita populací reguluje četnost jednopohlavních rostlin v pohlavně dimorfních populacích. Přestože experiment probíhal v jedné generaci, zjistili značné změny ve frekvenci samčích jedinců v reakci na podmínky prostředí. Konkrétně doložili, že frekvence samců může reagovat nejen na hustotu, která reguluje samčí schopnost opylování, jak předpovídá Pannell (2007), ale také může přímo reagovat na změny způsobené rozdíly v počtech hermafroditů. Tyto výsledky

ukazují význam fenotypické plasticity v rozdělování pohlaví hermafroditů a její vliv na četnosti samců u androdioecického druhu *M. annua*. Hustota výsevu mohla být jedním z faktorů ovlivňujících frekvence výskytů jednotlivých pohlaví v nádobových pokusech, které jsem zakládal já.

V kapitole 5.1.3 – Teploty a srážky v roce 2021 uvádím informace z ČHMÚ ohledně průměrných měsíčních srážek a teplot v roce, kdy probíhal polní monitoring bažanky. Z dat vyplývá, že srážky byly za celý rok 8 % nad dlouhodobým normálem. Velmi suché měsíce byly září a říjen, kdy srážky dosahovaly jen 33 a 46 % dlouhodobého normálu. Vliv na strukturu pohlaví a na data v diplomové práci sucho nemělo. Hlavním důvodem je, že polní monitoring probíhal v měsíci srpnu a sucho se tedy ještě neprojevalo. Rok 2021 byl z pohledu teplot chladnější, než vykazuje dlouhodobý normál. Průměrná roční teplota byla o 0,3 °C nižší. Duben a květen byly chladnější o 3,1 °C a 2,7 °C, což mohlo zapříčinit pomalejší vzcházení bažanky. Jelikož žádný z citovaných vědeckých článků nepopisuje vliv teploty na pohlavní strukturu bažanky roční, ani já jsem tento faktor nebral v úvahu i proto, že odchylka o -0,3 °C od dlouhodobého normálu není významná.

Monitoring pohlavní struktury bažanky roční na pozemku v Lysolajích jsem prováděl v době, kdy se na poli nacházelo strniště po pšenici. Rostliny bažanky roční byly na pozemku zkráceny v důsledku sklizně na výšku strniště. Ačkoliv jsem na tomto stanovišti zaznamenal nejvíce intermediálních rostlin (v porovnání s ostatními poli), statistické vyhodnocení dat tento rozdíl nepovažuje za statisticky významný. Z hlediska struktury pohlaví bažanky roční není stres způsobený sklizní průkazný.

Pokus s aplikací herbicidů byl proveden nad rámeček nádobových pokusů. Impulsem k založení tohoto pokusu byla pozorování výskytu oboupohlavních rostlin v blízkosti porostů ošetřených herbicidy. V kapitole metodika jsou uvedeny použité herbicidy, jejich koncentrace i nastavení postřikovače. V kapitole 6.1.1 se nachází graf s uvedenou procentuální mortalitou herbicidů na nádobový pokus. Herbicid Onyx hubil 65–87 % bažanek. Herbicid Laudis hubil 46–81 % bažanek a Basagran hubil 3–11 % rostlin bažanky. Vzhledem k vysoké mortalitě u herbicidů Onyx a Laudis nebylo možné s daty z těchto porostů dále pracovat a nebyly tudíž statisticky vyhodnoceny.

Durand & Durand (1991) uvádějí výsledky podobných nádobových pokusů s bažankou roční. Autoři těchto pokusů se pokoušeli změnit pohlaví rostlin aplikací roubů, použitím regulátorů růstu nebo změnami podmínek prostředí. Veškeré tyto pokusy skončily nezdarem. Stejně tak dopadly pokusy s rouby diploidních a polyploidních bažanek. Z fytohormonů byly pouze cytokininy schopné vyvolat změny in vivo u bažanky roční. Durand & Durand (1991) dále uvádějí rozdíly ve výsledcích jako reakci genotypu rostliny na použitý cytokinin a na použitou koncentraci. Osobně bych považoval za zajímavé tento pokus zopakovat a porovnat výsledky včetně určení všech třech lokusů zodpovědných za determinaci pohlaví. Pro doplnění uvádím,

že výše uvedené, neúspěšné pokusy s bažankou roční byly provedeny úspěšně u jiných rostlin, například u okurky seté nebo chmele otáčivého.

Z důvodu vysoké mortality pokusných rostlin bažanky roční, ošetřených herbicidy Onyx a Laudis, byla vyhodnocena a dále zpracována pouze data z kontrolního vzorku a části rostlin ošetřených herbicidem Basagran. U kontrolního vzorku je patrný nepoměr mezi samčími a samičími rostlinami. Nádoby se semeny pocházejícími z lokality Všetaty obsahovaly 66,7 % samčích rostlin. Nádoby se semeny pocházejícími z lokality Suchdol obsahovaly 57,1 % samčích rostlin. Nádoby se semeny pocházejícími z lokality Otovice obsahovaly 52,4 % samčích rostlin.

Pokud čísla porovnáme s hodnotami z nádob ošetřených herbicidem Basagran, zjistíme, že ošetření herbicidem změnilo strukturu pohlaví v jednotlivých nádobách. Druhou možností je vliv hustoty populace na výskyt samčích rostlin, kterou popisuje Pannell et al. (2008), který uvádí, že husté populace bažanky roční vykazovaly vyšší procentuální zastoupení samčích rostlin. Hesse & Pannell (2011) ve svých pokusech došli k závěru, že konkurence mezi jednotlivými bažankami v porostu ovlivňuje jejich biomasu. Zajímavé je, že konkurence více ovlivňuje samčí rostliny než samičí. Samičí rostliny byly naopak více ovlivněny přítomností dalších samičích rostlin než přítomností samců. Vnitřní konkurence byla jedním z faktorů, které ovlivnily výsledky nádobových pokusů.

Pannell (1997) porovnával u bažanky roční velikost a počty květů na každé rostlině. Zjistil, že samčí rostliny vytvářejí čtyřikrát více květů než rostliny samičí. Investice do vytvoření samičího květu je 4x vyšší. U mého pokusu byla hustota porostů ošetřených herbicidem nižší než u kontrolního vzorku díky mortalitě způsobené herbicidem. Pro statistické vyhodnocení byla použita sumární data – součty jedinců ze všech nádob kontrolního vzorku a všech nádob ošetřených Basagranem. Ačkoliv je u některých vzorků viditelná disproporce v zastoupení pohlaví, rozdíly v celkových číslech byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. Stejný závěr platí i při vyhodnocení vlivu herbicidu na výskyt oboupohlavních jedinců. Nádoba se semeny pocházejícími z lokality Otovice ošetřenými Basagranem jako jediná obsahovala oboupohlavní rostliny. Po statistickém analyzování sumárních dat byl vliv ošetření herbicidem na výskyt oboupohlavních jedinců vyhodnocen jako statisticky nevýznamný.

Data zkoumání pohlavní struktury bažanky roční pocházejí ze třech lokalit – Suchdola, Lysolajů a Horoměřic. Procentuální hodnoty výskytů jednotlivých pohlaví se pohybují v rozsahu 41,3 % - 48,7 % u samčích rostlin, 39,4 % - 51,2 % u samičích rostlin, 5,1 % - 11,1 % u rostlin intermediálních a 0,5 % - 2,4 % u rostlin oboupohlavních. Nalezené intermediální rostliny byly ve všech případech rostliny samičí, které fenotypově odpovídaly samčím rostlinám. Květy na nich byly, ale pouze samičí. Tento typ rostlin je v literatuře označován jako „leaky female“. Pokud se podíváme na hodnoty výskytů jednotlivých pohlaví, je zřejmé, že v případě pozemku v Lysolajích a Horoměřicích pocházejí intermediální rostliny z rostlin samičích. V případě pozemku v Suchdole intermediální rostliny také pocházejí ze skupiny rostlin samičích, ale hodnoty jejich procentuálního výskytu se od hodnot získaných z jiných pozemků. Data byla

statisticky vyhodnocena. Ačkoliv jsou patrné rozdíly ve výskytech jednotlivých typů pohlaví napříč pozemky, rozdíly nejsou statisticky významné. Platí tedy, že neexistuje závislost mezi lokalitou a strukturou pohlaví. Výsledky polních sčítání mohl ovlivnit vliv úrodnosti půdy na frekvenci výskytu pohlaví. Tomuto tématu se věnuje Hesse & Pannell (2011). Výzkum dokládá, že absolutní výskyt samičích rostlin (tedy kusů na jednotku plochy) není ovlivněn úrodností půdy. Naopak samčí rostliny se vyskytují výrazně více na půdách bohatých na živiny. Na chudých půdách jsou frekvence velmi podobné samičím. Intermediální a oboupohlavní rostliny nejsou ve výzkumu zmiňovány. Porovnáním výsledky svých polních pokusů s výsledky Hesse & Pannell (2011) jsem zaznamenal následující podobnosti/rozdíly. Frekvence výskytu samců i samic se v polních podmínkách blíží 50 %. To by odpovídalo chudší půdě, případně vysoké konkurenci s pěstovanou polní plodinou. Nádobové pokusy vykazují vyšší výskyt samců (až 58 %), což odpovídá úrodné půdě používané ve sklenících.

V rámci nádobového pokusu jsem zkoumal závislost struktury pohlaví bažanky roční na lokalitě původu semen. V pokusu byla použita semena posbíraná na pozemcích v Suchdole, Otavovicích a Všetatech. Nejvyšší procentuální zastoupení samčích rostlin (60,3 %) se nacházelo v nádobách se semeny z Otavovic. Intermediální rostliny se vyskytly pouze v nádobách se semeny z lokality Suchdol a to jen ve dvou ze čtyř nádob. Oboupohlavní rostliny se vyskytly pouze v jedné nádobě se semeny pocházejícími z lokality Suchdol. Ačkoliv jsou patrné rozdíly ve výskytech pohlaví potomstva, po statistickém vyhodnocení dat musím konstatovat, že rozdíly jsou statisticky nevýznamné. Platí tedy, že neexistuje závislost mezi původem semen a strukturou pohlaví rostlin. De Jong & Klinkhamer (2005) srovnávali několik pokusů s rostlinami a vyvodili závěr, že větrem opylované rostliny zvyšují se svou výškou i počet samčích rostlin, rostliny opylované živočichy naopak zvyšovaly počty samičích rostlin. Konkrétně je uveden pokus prováděný Pannell (1997) s populacemi španělské bažanky roční. Pokud porovnáím výsledky s vlastními pozorováními, vychází, že frekvence výskytů jednotlivých pohlaví během polního monitoringu jsou blíže průměru. Dále zaznamenávám vyšší výskyt intermediálních rostlin. Frekvence samčích jedinců na polích se pohybovala mezi 41 % - 48 %, v nádobových pokusech bylo rozpětí mezi 43 % a 64%. Intermediálních rostlin bylo na polích mezi 5 % a 11 %, v nádobových pokusech od 0 % do 3,6 %. Rozdíly v číslech naznačují možný vliv růstové fáze rostliny na fenotyp. Konkrétně tedy proto, že rostliny z nádobových pokusů byly selektovány krátce po zformování rozpoznatelného květu a rostliny na polích byly v době sčítání výrazně vzrostlejší.

Druhý nádobový pokus se zabýval zkoumáním závislosti typu mateřské rostliny na strukturu potomstva. Byla odebrána semena z rostlin typicky samičích, intermediálních i oboupohlavních a vyseta v nádobovém pokusu. Všechna semena pocházela z lokality Suchdol. Procentuální zastoupení samčích rostlin v jednotlivých nádobách se pohybovalo od 42,1 % do 58,7 %. Největší rozpětí měly nádoby se semeny pocházejícími ze samičích rostlin. U potomstva intermediálních matek byla převaha samčích rostlin. Intermediální potomstvo vzešlo ze semen intermediálních a oboupohlavních matek. Oboupohlavní potomstvo se

naopak vyskytnulo pouze v nádobách se semeny samičích matek. Po statistickém vyhodnocení dat musím konstatovat, že výše uvedené odlišnosti jsou statisticky nevýznamné. Platí tedy, že neexistuje závislost mezi typem mateřské rostliny a strukturou pohlaví potomstva.

Pokusy s vlivem typu mateřské rostliny na pohlaví semene dělali například de Jong & Klinkhamer (2005) u silenky širolisté a kopřivy dvoudomé, u nichž sledovali výskyty samčích semen jednotlivých matek. Došli k závěru, že výskyty odpovídají normálnímu rozdělení. Stejní autoři dále hodnotili založení dědičnosti u bažanky roční. Výsledkem bylo, že bažanka roční, která má multilokusově založené pohlaví (Hobza et al. 2018), štěpí na základě pravidel mendelismu. Pokud tyto výsledky porovnáme s naším pokusem, zjistíme, že jsou velmi podobné. Frekvence výskytů samčích i samičích rostlin se pohybuje okolo 50 %.

7 Závěr

- Pokus s aplikací herbicidů byl ovlivněn vysokou mortalitou rostlin ošetřených herbicidy Onyx a Laudis. Mortalita dosahovala až 87 %. Vyhodnocen tak byl pouze pokus s rostlinami ošetřenými herbicidem Basagran. Ačkoliv byly během hodnocení struktury pohlaví zaznamenané rozdíly, byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. V případě pokusu s aplikací herbicidů platí H₀: Struktura pohlaví rostlin ošetřených herbicidem je stejná jako struktura u rostlin neošetřených. Neexistuje závislost pohlavní struktury rostlin na ošetření herbicidem.
- Byla vyhodnocena data z pokusu zkoumajícího vliv lokality na strukturu potomstva. Ve struktuře potomstva byly zaznamenány rozdíly a to převážně mezi jednotlivými nádobami. Lišily se procentuální hodnoty výskytu samčích rostlin (od 43,9 % do 64,3 %). Intermediální a oboupohlavné rostliny se vyskytovaly pouze v nádobách se semeny z lokality Suchdol. Rozdíly byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. Platí tedy H₀: Geograficky odlišné populace bažanky roční jsou shodné v zastoupení jednotlivých pohlaví. Mezi strukturou pohlaví bažanky a lokalitou neexistuje závislost.
- Byla vyhodnocena data z pokusu zkoumajícího vliv typu mateřské rostliny na strukturu potomstva. Byly zaznamenány rozdíly v procentuálním zastoupení jednotlivých pohlaví. Intermediální rostliny se vyskytovaly v potomstvech intermediálních a oboupohlavných matek. Oboupohlavné potomstvo se vyskytovalo jen v potomstvu samičích matek. Rozdíly byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. Platí tedy H₀: Struktura pohlaví potomstva různých typů mateřských rostlin je shodná. Neexistuje závislost pohlavní struktury potomstva na typu mateřské rostliny.
- Byla vyhodnocena data z polního pokusu. Byly zaznamenány rozdíly v procentuálním zastoupení jednotlivých pohlaví. Rozdíly byly vyhodnoceny jako statisticky nevýznamné. Platí tedy H₀: Geograficky odlišné populace bažanky roční jsou shodné v zastoupení jednotlivých pohlaví. Mezi strukturou pohlaví bažanky a lokalitou neexistuje závislost.

8 Literatura

- Akagi T, Kawai T, Tao R. 2016. A male determinant gene in diploid dioecious *Diospyros*, OGI, is required for male flower production in monoecious individuals of Oriental persimmon (*D. kaki*). *Scientia Horticulturae* **213**:243–251. Available from <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0304423816305593>.
- Arber AR. 1925. *Monocotyledons: a morphological study*. CUP Archive.
- Ashman T-L, Kwok A, Husband BC. 2013. Revisiting the Dioecy-Polyploidy Association: Alternate Pathways and Research Opportunities. *Cytogenetic and Genome Research* **140**:241–255. Available from <https://www.karger.com/Article/FullText/353306>.
- Atsmon D. 1960. A morphogenetic study of staminate, pistillate and hermaphrodite flowers in *Cucumis sativus* (L.). *Phytomorphology* **10**:110–115.
- Bai Q, Su S, Lin Z, Leng P, Wang W. 2016. The Variation Characteristics and Blooming Phenophase of Monoecious *Pistacia chinensis* Bunge. *HortScience* **51**:961–967. Available from <https://journals.ashs.org/view/journals/hortsci/51/8/article-p961.xml>.
- Barrett SCH. 2002. The evolution of plant sexual diversity.
- Barrett SCH. 2010. Understanding plant reproductive diversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**:99–109. Available from <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rstb.2009.0199>.
- Benson BL. 1982. Sex influences on foliar trait morphology in asparagus.
- Bocharkina J V, Alexandrov OS, Razumova O V, Karlov GI. 2021. The Comparative Analysis of the DNA Repeat Composition among *Cannabis Sativa* L., *Humulus Lupulus* L. And *Humulus Japonicus* Siebold & Zucc. With Heteromorphic Sex Chromosomes. Preprints.
- Burgess AH. 1964. *Hops: Botany, Cultivation, and Utilisation*. Hops: Botany, Cultivation, and Utilisation. Leonard Hill (Grampian Press Ltd), London, and Interscience Publishers Inc
- Chanderbali AS et al. 2010. Conservation and canalization of gene expression during angiosperm diversification accompany the origin and evolution of the flower. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**:22570–22575.
- Charlesworth B, Charlesworth D. 1978. A Model for the Evolution of Dioecy and Gynodioecy. *The American Naturalist* **112**:975–997. Available from <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/283342>.
- Charlesworth D. 2002. Plant sex determination and sex chromosomes. *Heredity* **88**:94–101. Available from <http://www.nature.com/articles/6800016>.
- Cremer J, Halwaß E. 1991. *Acker-und Gartenwildkräuter: ein Bestimmungsbuch*. Dt. Landwirtschaftsverl.
- Currence TM. 1932. Nodal sequence of flower type in the cucumber. West Virginia University.
- Darwin C. 1877. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. Cambridge University Press, Cambridge. Available from <http://ebooks.cambridge.org/ref/id/CBO9780511731419>.
- Dax-Fuchs E, Atsmon D, Halevy AH. 1978. Vegetative and floral bud abortion in cucumber plants: hormonal and environmental effects. *Scientia Horticulturae* **9**:317–327. Elsevier.
- de Jong T, Klinkhamer P. 2005. *Evolutionary Ecology of Plant Reproductive Strategies*. Cambridge University Press, Cambridge. Available from www.cambridge.org/9780521821421.
- Dellaporta SL, Calderon-Urrea A. 1993. Sex determination in flowering plants. *The Plant Cell* **5**:1241–1251. Available from <https://academic.oup.com/plcell/article/5/10/1241->

- 1251/5984657.
- Desfeux C, Maurice S, Henry J-P, Lejeune P, Goujon P-H. 1996. Evolution of reproductive systems in the genus *Silene*. Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences **263**:409–414. Available from <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.1996.0062>.
- Durand B. 1967. L'expression du sexe chez les Mercuriales annuelles. Bull. Soc. Fr. Physiol. Veg **13**:195–202.
- Durand B. 1969. Sélection de géotypes mâles de *Mercurialis annua* L.(2n= 16) en fonction de leur sensibilité aux cytokinines. CR Acad Sci Paris Ser D **268**:2049–2051.
- Durand B, Durand R. 1991. Sex determination and reproductive organ differentiation in *Mercurialis*. Plant Science **80**:49–65.
- Durand R, Durand B. 1984. Sexual differentiation in higher plants. Physiologia Plantarum **60**:267–274. Wiley Online Library.
- Falavigna A, Soressi GP. 1983. Recent progress in asparagus breeding by anther in vitro culture. Genetica Agraria.
- Fechter I, Hausmann L, Daum M, Rosleff Sørensen T, Viehöver P, Weisshaar B, Töpfer R. 2012. Candidate genes within a 143 kb region of the flower sex locus in *Vitis*. Molecular Genetics and Genomics **287**:247–259. Available from <http://link.springer.com/10.1007/s00438-012-0674-z>.
- Ferguson AR, Seal AG, McNeilage MA, Fraser LG, Harvey CF, Beatson RA. 1996. Kiwifruit In: Janick J, Moore JN (eds) Fruit breeding. vol II: vine and small fruits crops. Wiley and Sons, New York.
- Freeman DC, McArthur ED, Harper KT. 1984. The adaptive significance of sexual lability in plants using *Atriplex canescens* as a principal example. Annals of the Missouri Botanical Garden:265–277. JSTOR.
- Galun E. 1962. Study of the inheritance of sex expression in the cucumber. The interaction of major genes with modifying genetic and non-genetic factors. Genetica **32**:134–163. Available from <http://link.springer.com/10.1007/BF01816091>.
- Glick L, Sabath N, Ashman T-L, Goldberg E, Mayrose I. 2016. Polyploidy and sexual system in angiosperms: Is there an association? American journal of botany **103**:1223–35. Available from <http://doi.wiley.com/10.3732/ajb.1500424>.
- Goffinet MC, Bates DM, Robinson RW. 1990. Comparative ontogeny of male and female flowers of *Cucumis sativus* in biology and utilization of the cucurbitaceae. New York: Cornell University Press **1**:288–304.
- Goldberg MT, Spigler RB, Ashman T-L. 2010. Comparative Genetic Mapping Points to Different Sex Chromosomes in Sibling Species of Wild Strawberry (*Fragaria*). Genetics **186**:1425–1433. Available from <http://www.genetics.org/lookup/doi/10.1534/genetics.110.122911>.
- Golenberg EM, West NW. 2013. Hormonal interactions and gene regulation can link monoecy and environmental plasticity to the evolution of dioecy in plants. American Journal of Botany **100**:1022–1037. Available from <http://doi.wiley.com/10.3732/ajb.1200544>.
- Harkess A et al. 2017. The asparagus genome sheds light on the origin and evolution of a young Y chromosome. Nature Communications **8**:1279. Available from <http://www.nature.com/articles/s41467-017-01064-8>.
- Harvey CF, Gill GP, Fraser LG, McNeilage MA. 1997. Sex determination in *Actinidia* . 1. Sex-linked markers and progeny sex ratio in diploid *A. chinensis*. Sexual Plant Reproduction **10**:149–154. Available from <http://link.springer.com/10.1007/s004970050082>.

- Heilbut JC. 2000. Lower Species Richness in Dioecious Clades. *The American Naturalist* **156**:221–241. Available from <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/303389>.
- Hejný S, Slavík B, Kirschner J, Kříša B. 1992. Květena České republiky 3. Academia, Praha.
- Henry IM, Akagi T, Tao R, Comai L. 2018. One Hundred Ways to Invent the Sexes: Theoretical and Observed Paths to Dioecy in Plants. *Annual Review of Plant Biology* **69**:553–575. Available from <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev-arplant-042817-040615>.
- Heslop-Harrison J. 1964. Sex expression in flowering plants. Pages 109–125 *Brookhaven Symp. Biol.*
- Hesse E, Pannell JR. 2011. Sexual dimorphism in a dioecious population of the wind-pollinated herb *Mercurialis annua*: The interactive effects of resource availability and competition. *Annals of Botany* **107**:1039–1045.
- Hobza R, Hudzieczek V, Kubat Z, Cegan R, Vyskot B, Kejnovsky E, Janousek B. 2018. Sex and the flower – developmental aspects of sex chromosome evolution. *Annals of Botany* **122**:1085–1101. Available from <https://academic.oup.com/aob/article/122/7/1085/5055666>.
- Hofstetter W. 1986. Untersuchungen zur Schadwirkung und zur Populationsdynamik von Einjährigen Bingelkraut (*Mercurialis annua* L.). Biologische Bundesanstalt für Land und Forstwirtschaft Berlin-Dahlem.
- Hough JS, Briggs DE, Stevens R, Young TW. 2012. *Malting and Brewing Science: volume II hopped wort and beer*. Springer.
- Iwahori S, Lyons JM, Smith OE. 1970. Sex Expression in Cucumber Plants as Affected by 2-Chloroethylphosphonic Acid, Ethylene, and Growth Regulators. *Plant Physiology* **46**:412–415. Available from <https://academic.oup.com/plphys/article/46/3/412-415/6094188>.
- Jorgensen RA. 2009. Genetics and Genomics of Rosaceae (*Plant Genetics and Genomics: Crops and Models*, 6). Available from <http://www.springer.com/series/7397>.
- Jursík M, Holec J, Hamouz P, Soukup J. 2018. *Bilogie a regulace plevelů*, 1st edition. Kurent, České Budějovice.
- Lebel-Hardenack S, Grant SR. 1997. Genetics of sex determination in flowering plants. *Trends in Plant Science* **2**:130–136. Available from <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S1360138597010121>.
- Li X, Veltsos P, Cossard GG, Gerchen J, Pannell JR. 2019. YY males of the dioecious plant *Mercurialis annua* are fully viable but produce largely infertile pollen. *New Phytologist* **224**:1394–1404.
- Liang CF. 1984. Actinidia. *Flora reipublicae popularis sinicae* **49**:196–268. Science Press Beijing.
- Lloyd DG. 1973. Sex ratios in sexually dimorphic umbelliferae. *Heredity* **31**:239–249. Available from <http://www.nature.com/articles/hdy197379>.
- Lloyd DG. 1980. The Distributions of Gender in Four Angiosperm Species Illustrating Two Evolutionary Pathways to Dioecy. *Evolution* **34**:123. Available from <https://www.jstor.org/stable/2408321?origin=crossref>.
- Lloyd DG. 1984. Modification of the gender of seed plants in varying conditions. *Evolutionary biology* **17**:255–338. Plenum Press.
- Magyar L, Hunyadi K. 2002. A contribution to the biology of annual mercury (*Mercurialis annua* L.). *Journal of Plant Diseases and Protection*:145–152.
- Magyar L, Lukács D. 2002. Germination and emergence of annual mercury (*Mercurialis annua* L.). *Journal of Plant Diseases and Protection*:197–203.
- Massonnet M et al. 2020. The genetic basis of sex determination in grapes. *Nature*

- Communications **11**:2902. Available from <http://www.nature.com/articles/s41467-020-16700-z>.
- McElreavey K, Vilain E, Abbas N, Herskowitz I, Fellous M. 1993. A regulatory cascade hypothesis for mammalian sex determination: SRY represses a negative regulator of male development. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **90**:3368–3372. Available from <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.90.8.3368>.
- Meagher TR. 1980. Population biology of *Chamaelirium luteum*, a dioecious lily. I. Spatial distributions of males and females. *Evolution*:1127–1137. JSTOR.
- Ming R, Wang J, Moore PH, Paterson AH. 2007. Sex chromosomes in flowering plants. *American Journal of Botany* **94**:141–150. Available from <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.3732/ajb.94.2.141>.
- Molliard M. 1898. De l'hermaphroditisme chez la Mercuriale et le Chanvre. *Rev Gen Bot* **26**:157–454.
- Morton CM, Chase MW, Kron KA, Swensen SM. 1996. A Molecular Evaluation of the Monophyly of the Order Ebenales Based Upon *rbcl* Sequence Data. *Systematic Botany* **21**:567. Available from <https://www.jstor.org/stable/2419616?origin=crossref>.
- Naylor REL. 2008. *Weed management handbook*. John Wiley & Sons.
- Nitsch JP, Kurtz Jr EB, Liverman JL, Went FW. 1952. The development of sex expression in cucurbit flowers. *American Journal of Botany*:32–43. JSTOR.
- Obbard DJ, Harris SA, Pannell JR. 2006. Sexual Systems and Population Genetic Structure in an Annual Plant: Testing the Metapopulation Model. *The American Naturalist* **167**:354–366. Available from <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/499546>.
- Okada S, Fujisawa M, Sone T, Nakayama S, Nishiyama R, Takenaka M, Yamaoka S, Sakaida M, Kono K, Takahama M. 2000. Construction of male and female PAC genomic libraries suitable for identification of Y-chromosome-specific clones from the liverwort, *Marchantia polymorpha*. *The Plant Journal* **24**:421–428. Wiley Online Library.
- Pannell J. 1997. Mixed genetic and environmental sex determination in an androdioecious population of *Mercurialis annua*. *Heredity* **78**:50–56. Available from <http://www.nature.com/articles/hdy19976>.
- Pannell JR. 2017, March 6. *Plant Sex Determination*. Cell Press.
- Pannell JR, Dorken ME, Pujol B, Berjano R. 2008. Gender variation and transitions between sexual systems in *Mercurialis annua* (Euphorbiaceae). *International Journal of Plant Sciences* **169**:129–139.
- Pannell JR, Obbard DJ, Buggs RJA, Buggs RJA. 2004. Polyploidy and the sexual system: what can we learn from *Mercurialis annua*? *Biological Journal of the Linnean Society* **82**:547–560. Available from <https://academic.oup.com/biolinnean/article-lookup/doi/10.1111/j.1095-8312.2004.00340.x>.
- Parker JS, Clark MS. 1991. Dosage sex-chromosome systems in plants.
- Renner SS, Ricklefs RE. 1995. Dioecy and its correlates in the flowering plants. *American Journal of Botany* **82**:596–606. Available from <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/j.1537-2197.1995.tb11504.x>.
- Robinson RW, Shannon S, de la Guardia MD. 1969. Regulation of Sex Expression in the Cucumber. *BioScience* **19**:141–142. Available from <https://academic.oup.com/bioscience/article-lookup/doi/10.2307/1294675>.
- Roy RP. 1990. Sex expression in the Cucurbitaceae. *Biology and utilization of the Cucurbitaceae*:251–268. Cornell University Press.
- Russell JRW, Pannell JR. 2015. Sex determination in dioecious *Mercurialis annua* and its close

- diploid and polyploid relatives. *Heredity* **114**:262–271. Nature Publishing Group.
- Sarkissian TS, Barrett SCH, Harder LD. 2001. GENDER VARIATION IN SAGITTARIA LATIFOLIA (ALISMATACEAE): IS SIZE ALL THAT MATTERS? *Ecology* **82**:360–373. John Wiley & Sons, Ltd. Available from [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2001\)082\[0360:GVISLA\]2.0.CO](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[0360:GVISLA]2.0.CO).
- Simmonds NW. 1978. *Pollination Mechanisms, Reproduction and Plant Breeding*. By R. Frankel and E. Galun. Berlin: Springer-Verlag (1977), pp. 281, N.P. *Experimental Agriculture* **14**:95. Cambridge University Press. Available from <https://www.cambridge.org/core/article/pollination-mechanisms-reproduction-and-plant-breeding-by-r-frankel-and-e-galun-berlin-springerverlag-1977-pp-281-np/5A62B4C59456FB86B2F5064F99DA140E>.
- Small E. 1978. A Numerical and Nomenclatural Analysis of Morpho-Geographic Taxa of *Humulus*. *Systematic Botany* **3**:37. Available from <https://www.jstor.org/stable/2418532?origin=crossref>.
- Smith BW. 1963. The Mechanism of Sex Determination in *Rumex Hastatulus*. *Genetics* **48**:1265–88. Available from <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/17248184>.
- Sousa A, Fuchs J, Renner SS. 2013. Molecular Cytogenetics (FISH, GISH) of *Coccinia grandis*: A ca. 3 myr-Old Species of Cucurbitaceae with the Largest Y/Autosome Divergence in Flowering Plants. *Cytogenetic and Genome Research* **139**:107–118. Available from <https://www.karger.com/Article/FullText/345370>.
- Tanurdzic M. 2004. Sex-Determining Mechanisms in Land Plants. *THE PLANT CELL ONLINE* **16**:S61–S71. Available from https://academic.oup.com/plcell/article/16/suppl_1/S61-S71/6010547.
- Uchida W, Matsunaga S, Sugiyama R, Kazama Y, Kawano S. 2003. Morphological development of anthers induced by the dimorphic smut fungus *Microbotryum violaceum* in female flowers of the dioecious plant *Silene latifolia*. *Planta* **218**:240–248. Available from <http://link.springer.com/10.1007/s00425-003-1110-8>.
- Warmke HE, Blakeslee AF. 1939. Sex Mechanism in Polyploids of *Melandrium*. *Science* **89**:391–392. Available from <https://www.science.org/doi/10.1126/science.89.2313.391>.
- Webb CJ. 1999. Empirical Studies: Evolution and Maintenance of Dimorphic Breeding Systems. Pages 61–95 *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg. Available from http://link.springer.com/10.1007/978-3-662-03908-3_3.
- Weller SG, Wagner WL, Sakai AK. 1995. A Phylogenetic Analysis of *Schiedea* and *Alsinidendron* (Caryophyllaceae: Alsinoideae): Implications for the Evolution of Breeding Systems. *Systematic Botany* **20**:315. Available from <https://www.jstor.org/stable/2419498?origin=crossref>.
- Westergaard M. 1958. The Mechanism of Sex Determination in Dioecious Flowering Plants. Pages 217–281. Available from <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0065266008601637>.
- Weston EW. 1960. Changes in Sex in the Hop caused by Plant Growth Substances. *Nature* **188**:81–82. Available from <https://www.nature.com/articles/188081b0>.
- Williams IH, Roberts JB, Coley Smith JR. 1960. Studies on the dormant phase of the hop. *Humulus lupulus*:46–53.
- Wolf DE, Satkoski JA, White K, Rieseberg LH. 2001. Sex Determination in the Androdioecious Plant *Datisca glomerata* and Its Dioecious Sister Species *D. cannabina*. *Genetics* **159**:1243–1257. Available from <https://academic.oup.com/genetics/article/159/3/1243/6049637>.

- Yamasaki S, Fujii N, Takahashi H. 2003. Characterization of ethylene effects on sex determination in cucumber plants. *Sexual Plant Reproduction* **16**:103–111. Available from <http://link.springer.com/10.1007/s00497-003-0183-7>.
- Yamasaki S, Fujii N, Takahashi H. 2005. Hormonal Regulation of Sex Expression in Plants. Pages 79–110 *Vitamins and Hormones*. Available from <https://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0083672905720033>.
- Yampolsky C. 1930. The further behavior of sex in *Mercurialis annua*. *Zeitschrift für Induktive Abstammungs-und Vererbungslehre* **55**:267–299. Springer.
- Zluvova J, Georgiev S, Janousek B, Charlesworth D, Vyskot B, Negrutiu I. 2007. Early Events in the Evolution of the *Silene latifolia* Y Chromosome: Male Specialization and Recombination Arrest. *Genetics* **177**:375–386. Available from <https://academic.oup.com/genetics/article/177/1/375/6062187>.

8.1 Seznam obrázků

Obrázek 1 – Cesty od hermafroditismu ke dvoudomosti. Upraveno podle Sarkissian et al. (2001); Wolf et al. (2001).....	5
Obrázek 2 - Genetický ABCE model. Upraveno podle Chanderbali et al. (2010)	10
Obrázek 3 - Samčí rostlina (A), samičí rostlina (B), jednodomá rostlina (C) druhu Bažanka roční (<i>Mercurialis annua</i>). (Pannell et al. 2008).....	21
Obrázek 4 - Rozšíření bažanky roční v Evropě. Upraveno podle Obbard et al. (2006); Pannell et al. (2008).....	25
Obrázek 5 - Mapa ploidních úrovní. Upraveno podle (Pannell et al. 2004)	26
Obrázek 6 – Srovnání jednopohlavných a oboupohlavných rostlin <i>M. annua</i> . Upraveno podle Pannell (2017).....	28
Obrázek 7 - Mapa lokalit původu semen a polního monitoringu. Mapový podklad z www.mapy.cz	35
Obrázek 8 - Založení nádobového pokusu – Vliv lokality na strukturu potomstva.....	36
Obrázek 9 - Založení nádobového pokusu – Vliv typu mateřské rostliny na strukturu pohlaví potomstva.	37
Obrázek 10 – Oba nádobové pokusy před selekcí.....	38
Obrázek 11 - Oboupohlavní rostlina pocházející z nádobového pokusu.	39

8.2 Seznam tabulek

Tabulka 1- Vliv genotypu na ošetření FUP podle Durand & Durand (1991).....	29
Tabulka 3 - Územní srážky v roce 2021 v Praze a Středočeském kraji	34
Tabulka 4 - Územní teploty v roce 2021 v Praze a Středočeském kraji.....	34
Tabulka 5 - Použité herbicidy pro ošetření bažanky roční.....	39
Tabulka 6 - Četnosti a procentuální zastoupení pohlaví v lokalitách.	46
Tabulka 7- Chí-kvadrát test – vliv lokality na strukturu pohlaví.	46
Tabulka 8 - Četnosti a procentuální zastoupení pohlaví potomstva – Vliv typu mateřské rostliny.	47
Tabulka 9 - Chí-kvadrát test – Vliv typu mateřské rostliny.....	47
Tabulka 10 - Četnosti a procentuální zastoupení pohlaví rostlin bažanky roční – Vliv ošetření herbicidem.....	48
Tabulka 11 - Chí-kvadrát test - Vliv ošetření rostlin herbicidem na strukturu pohlaví.....	48
Tabulka 12 - Četnosti a procentuální zastoupení pohlaví v lokalitách.	48
Tabulka 13 - Chí-kvadrát test – vliv lokality na strukturu pohlaví.	49

8.3 Seznam grafů

Graf 1 - Vyhodnocení účinků herbicidů na nádobový pokus.....	41
Graf 2 - Výskyt jednotlivých typů pohlaví v pokusu s herbicidy.	42
Graf 3 - Monitoring typů pohlaví v terénu.....	43
Graf 4 - Vyhodnocení vlivu lokality na strukturu potomstva bažanky roční.	44
Graf 5 -Vyhodnocení vlivu lokality na strukturu potomstva bažanky roční – souhrn. .	44
Graf 6 - Vliv typu mateřské rostliny na strukturu pohlaví potomstva bažanky roční. Data pro jednotlivé nádoby.....	45
Graf 7 - Vliv typu mateřské rostliny na pohlavní strukturu potomstva bažanky roční. Souhrnná data.....	45