

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Karyologická variabilita druhů z okruhu snědku
chocholičnatého (*Ornithogalum umbellatum* agg.)
ve střední Evropě**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Barbora Kovalová

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: **RNDr. Michal Hroneš, Ph.D.**

Rok: 2023

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně s vyznačením všech použitých pramenů a spoluautorství. Souhlasím se zveřejněním bakalářské práce podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách, ve znění pozdějších předpisů. Byl/a jsem seznámen/a s tím, že se na moji práci vztahují práva a povinnosti vyplývající ze zákona č. 121/2000 Sb., autorský zákon, ve znění pozdějších předpisů.

V Olomouci dne 25. 7. 2023

.....
Podpis studenta

Poděkování

Tisíceré díky patří vedoucímu mé bakalářské práce RNDr. Michalovi Hronešovi, Ph.D., za železnou trpělivost, vedení v laboratoři ale i mimo ni, za poskytnutí literatury, ochotu být na příjmu ve dne v noci, cenné rady a nejcennější motivaci. Díky za možnost podílet se na výzkumu této bílé krásky. Za nejpevnější nervy, vřelá objetí a neutuchající podporu děkuji rodině a přátelům.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Barbora Kovalová

Název práce: Karyologická variabilita druhů z okruhu snědku chocholičnatého (*Ornithogalum umbellatum* agg.) ve střední Evropě

Typ práce: Bakalářská

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

Vedoucí práce: RNDr. Michal Hroneš, Ph.D.

Rok obhajoby práce: 2023

Abstrakt:

Příbuzenský komplex *Ornithogalum umbellatum* agg., pod nějž se řadí tři základní taxony *O. kochii*, *O. umbellatum* a *O. divergens*, je dodnes nedostatečně morfologicky a cytologicky charakterizován. Taxonomie této polyploidní skupiny ve střední Evropě stále není jednotná. Cílem práce bylo vypracovat karyologický přehled populací *O. umbellatum* agg. ze středoevropské literatury, stanovit a ověřit počty chromozomů pro vybrané populace a výsledky porovnat s údaji z průtokové cytometrie. Při stanovování počtu chromozomů byly odebírány buňky kořenových špiček a barveny železitým acetokarmínem. Cytometrická data byla získána z probíhajícího výzkumu pod vedením Michala Hroneše a kolektivu. Z chromozomových počtů se podařilo potvrdit existenci všech ploidních úrovní předpokládaných dle relativní velikosti genomu i dle karyologického přehledu z literatury. Stanoveny byly počty $2n = 18, 27, 36, 45, 54$ a 63 . Byla objevena aneuploidní populace ze Staré Vsi nad Ondřejnicí odvozená od diploidů ($2n = 19, 20$). Pro Českou republiku se podařilo poprvé ověřit počty pro pentaploidní (Miroslav, Český Krumlov) a hexaploidní (Grygov, Letovice) populace. Pro Maďarsko a Polsko se podařilo poprvé potvrdit počty pro pentaploidy, konkrétně pro populace u obce Lomza, Alsószölnök a Vajta. Pro celou střední Evropu byl poprvé ověřen heptaploidní počet patřící populaci v Českých Budějovicích. Při porovnávání zjištěných chromozomových počtů s relativní velikostí genomu bylo zjištěno, že hodnoty pro tetraploidní i pentaploidní populace se výrazně překrývají. Naopak u pentaploidů a hexaploidů by bylo zapotřebí více dopočtů, jelikož hranice mezi relativními velikostmi genomu pro tyto dvě ploidie není dostatečně stanovena. Pro populace z okolí Brumovic, Chl'aby, Leli a Opavy byly napočítány chromozomové počty, které neodpovídaly morfologickému popisu nebo cytometrickým údajům. Tyto výjimky by bylo zapotřebí v budoucnu lépe prozkoumat.

Klíčová slova: aneuploidie, heptaploidie, chromozom, karyotyp, polyploidie, relativní velikost genomu

Počet stran: 62

Počet příloh: 1

Jazyk: český

Bibliographical identification

Autor's first name and surname: Barbora Kovalová

Title: Karyological variability of species from the *Ornithogalum umbellatum* agg. range in Central Europe

Type of thesis: Bachelor

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

Supervisor: RNDr. Michal Hroneš, Ph.D.

The year of presentation: 2023

Abstract:

The species complex *Ornithogalum umbellatum* agg., under which the three basic taxa *O. kochii*, *O. umbellatum* and *O. divergens* are placed, is still poorly characterized morphologically and cytologically. The taxonomy of this polyploid group in Central Europe is still not sufficiently resolved. The aim of this work was to prepare a karyological survey of *O. umbellatum* agg. populations from the Central Europe using literature review, to determine and verify the chromosome numbers for selected populations and to compare the results with already obtained flow cytometry data. To determine chromosome numbers, root tip cells were collected and stained with ferric acetocarmine. Flow cytometry data were obtained from ongoing research led by Michal Hroneš and his team. With the chromosome counts, I was able to confirm the existence of all ploidy levels predicted from the relative genome size and karyological survey from the literature. The numbers of $2n = 18, 27, 36, 45, 54$ and 63 were determined. An aneuploid population from Stará Ves nad Ondřejnicí derived from diploids was discovered ($2n = 19, 20$). For the Czech Republic we verified for the first time the numbers for pentaploid (Miroslav, Český Krumlov) and hexaploid (Grygov, Letovice) populations. For Hungary and Poland we confirmed for the first time the numbers for pentaploids, specifically for the populations at Lomza, Alsószölnök and Vajta. For the whole Central Europe, the heptaploid count belonging to the population from České Budějovice was confirmed for the first time. When comparing the observed chromosome counts with the relative genome sizes, it was found that the values for the tetraploid and pentaploid populations overlap significantly. In contrast, more counts would be needed for pentaploids and hexaploids, as the boundary between the relative genome sizes for these two ploidy groups is not well established. Chromosome numbers that were counted for populations from the vicinity of Brumovice, Chřaba, Leřa and Opava did not match the morphological description or flow cytometry data. These exceptions should be further investigated in the future.

Key words: aneuploidy, heptaploidy, chromosome, karyotype, polyploidy, relative genome size

Number of pages: 62

Number of appendices: 1

Language: Czech

Obsah

1. Úvod	10
2. Cíle práce.....	11
3. Literární přehled.....	11
3.1 Karyologie	11
3.1.1 Struktura a morfologie chromozomu	11
3.1.2 Typy chromozomů podle polohy centromery	13
3.1.3 Karyotyp	14
3.1.4 Chromozomové abnormality	16
3.1.4.1 Heteroploidie.....	16
3.1.4.2 B chromozomy.....	17
3.2 Velikost genomu	18
3.3 Polyploidie.....	20
3.3.1 Polyploidie podle způsobu vzniku	21
3.3.2 Polyploidie podle stáří	22
3.3.3 Vlastnosti polyploidů	23
3.3.4 Polyploidie v evoluci	26
3.4 Charakteristika okruhu <i>Ornithogalum umbellatum</i> agg.	28
4. Materiál a metody.....	31
4.1 Karyologický přehled populací ve střední Evropě	31
4.2 Rostlinný materiál.....	32
4.2.1 Stanovení počtu chromozomů.....	33
5. Výsledky.....	34
5.1 Karyologický přehled populací ve střední Evropě	34
5.2 Stanovení počtu chromozomů	37
5.3 Srovnání zjištěných výsledků s údaji z průtokové cytometrie	43
6. Diskuze.....	45

6.1 Karyologický přehled populací ze střední Evropy	45
6.2 Srovnání stanovených počtů chromozomů s karyologickým přehledem	46
6.3 Stanovené počty chromozomů ve vztahu k relativní velikosti genomu	48
7. Závěr.....	51
8. Literatura	52
Přílohy	63

1. Úvod

Polyploidie je stav, kdy se v jádře buňky organismu nachází více než dvě sady chromozomů. U rostlin je polyploidie považována za jednu z hlavních hnacích sil evoluce (Otto 2007, Levin 2020). Dle dnešních teorií všechny krytosemenné rostliny musely v minulosti prodělat alespoň jednu genomovou duplikaci (Wood et al. 2009, Jiao et al. 2011, Levin 2020). Polyploidizace má pozitivní vliv na diverzifikaci druhů, protože představuje účinnou reprodukční bariéru a zároveň přináší polyploidním organismům nové vlastnosti (Spoelhof et al. 2017). Jedná se o ukázkový příklad sympatrické speciace ve velkém měřítku (Soltis et al. 2007). Kromě důležité evoluční role je pro nás polyploidizace významná také kvůli značným morfologickým a anatomickým změnám hlavně ve velikosti rostlin a produkci biomasy (Stebbins 1971, Leitch & Bennett 1997, Levin 2002). S duplikací genomu se zvětšuje velikost buněk a tím i velikost celé rostliny. Toho se využívá hlavně v zemědělství. Velká většina užitkových plodin je v dnešní době polyploidní (Leitch & Bennett 1997). Je jisté, že porozumění polyploidizačním mechanismům je jedním z nejdůležitějších posláních dnešní vědy.

S polyploidizací jde ruku v ruce nespočet karyologických, morfologických, ekogeografických a evolučních změn. S neustále se vyvíjejícími metodami studia karyologie můžeme pozorovat řadu trendů ve spojitosti se změnami ve struktuře genomu. Polyploidní druhy mají lepší schopnosti přizpůsobovat se podmínkám vnějšího prostředí, obsazovat nové niky a jsou více konkurenceschopní (Levin 2002, Ramsey 2011, Duchoslav et al. 2020, Anneberg et al. 2023). Z morfologického hlediska se jedná o rostliny robustnější. Naopak mohou mít problémy třeba s generativním rozmnožováním nebo sterilitou.

Se studiem polyploidie úzce souvisí studium karyologických vlastností rostlin. Existuje mnoho metod charakterizace velikosti genomu, struktury karyotypu, stanovení počtu chromozomů a tak dále. Mezi standartní karyologické postupy patří například měření velikosti genomu metodou průtokové cytometrie nebo stanovování počtů chromozomů různými metodami barvení.

Tato práce je zaměřena na příbuzenský komplex *Ornithogalum umbellatum* agg. V rámci tohoto agregátu se rozlišují tři základní taxony: *O. kochii* Parl., *O. umbellatum* L. a *O. divergens* Boreau. Jedná se o polyploidní komplex s velkým množstvím ploidních stupňů a nejasným taxonomickým uspořádáním. Systematika této skupiny je problematická nejenom v České republice, ale i v celé Evropě. Cílem mé práce bylo vypracovat karyologický přehled populací *O. umbellatum* agg. uváděných ve střední Evropě z literatury, prakticky stanovit

a ověřit počty chromozomů u vybraných populací a výsledky porovnat s literaturou a údaji z průtokové cytometrie.

2. Cíle práce

1. Vypracování karyologického přehledu populací *O. umbellatum* agg. uváděných ze studovaného území v literatuře.
2. Praktické ověření počtu chromozomů u vybraných populací *O. umbellatum* agg.
3. Srovnání zjištěných výsledků s literaturou a údaji z průtokové cytometrie.

3. Literární přehled

3.1 Karyologie

Jednou z nejdůležitějších vlastností jádra buňky je schopnost uchovávat, přenášet a replikovat genetickou informaci, která určuje dědičné znaky a vlastnosti organismů (Jonák 2003). Základní jednotkou genetické informace je gen, tedy úsek deoxyribonukleové kyseliny (DNA) kódující informace v pořadí nukleotidů. Jednotlivé dvouřetězcové lineární molekuly DNA spolu s dalšími proteiny a menším množstvím molekul RNA pak tvoří vlákna chromatinu. Toto nukleohistonové vlákno se může v jádrech eukaryotních buněk ve fázi buněčného dělení shlukovat v jaderné chromozomy (Snustad & Simons 2009, Heslop-Harrison & Schwarzacher 2011). Shluk vláken DNA do podoby chromozomů usnadňuje rovnoměrné rozdělení genetické informace do vznikajících dceřiných buněk. Eukaryotické buňky nejčastěji obsahují jednu nebo dvě kopie chromozomů v jádře. Jednu kopii chromozomů mají buňky gametické, které tak nabývají haploidního stavu (n). Dvě kopie chromozomů mají buňky somatické, které tak nabývají diploidního stavu ($2n$). Počet chromozomů se dá vyjádřit základním chromozomovým číslem x , které představuje počet chromozomů v jedné chromozomové sadě (Levin 2002, Greilhuber 2005, Šafářová 2011).

3.1.1 Struktura a morfologie chromozomu

Předpokládá se, že každý chromozom obsahuje jednu obrovskou lineární molekulu DNA. Aby buňka mohla tento někdy až několik miliónů nukleotidů dlouhý úsek bezpečně předat při dělení do dceřiných buněk, shlukuje jej pomocí mnoha proteinů do specifických struktur. Nejnižší strukturní jednotkou chromozomu jsou nukleozomy. Nukleozomy jsou tvořeny sekvencí 146 nukleotidových párů stočených kolem oktameru histonových proteinů, které jsou dále upevněny řadou dalších histonových i nehistonových proteinů. Za pomoci malého množství RNA je tak z nukleozomových jednotek tvořeno 11 nm široké vlákno. Nukleozomy jsou

vzájemně propojeny spojovacími úseky vlákna DNA, tzv. spojovníky. Nukleozomy se dále strukturují podle cik-cak modelu nebo modelu solenoidů do 30 nm širokých chromatinových vláken. Chromatinová vlákna jsou ve fázi buněčného dělení hustě kondenzována a vytváří specifickou stavbu chromozomu. Při segregaci chromozomů díky tomu nedochází k chybnému rozdělení nebo lámání vlákna DNA (Snustad & Simons 2009, Heslop-Harrison & Schwarzach 2011).

Chromatin dále rozlišujeme podle funkce na transkripčně aktivní euchromatin a transkripčně neaktivní heterochromatin. Vlákna euchromatinu jsou rozvolněná, a proto se při pozorování jeví jako světlé úseky. Vlákno heterochromatinu je naopak hustě kondenzované, a proto se při pozorování jeví jako tmavý úsek. Heterochromatin dále rozlišujeme na fakultativní, jehož neaktivita se v průběhu života buňky může měnit, a konstitutivní, který je trvale neaktivní (Brown 1966, Heslop-Harrison & Schwarzach 2011). Heterochromatin v chromozomu může nabývat buď rozptýleného rozložení nebo vytvářet větší shluky, tzv. heterochromatinové uzly. Při studiu heterochromatinu u hybridů rodu *Nicotiana* L. bylo zjištěno, že větší nahloučené úseky heterochromatinu se snáze lámou a častěji tak dochází k poškozování celých chromozomů (Burns & Gerstel 1969, Levin 2002). Při porovnávání křehkosti chromozomů u druhů *Nigella damascena* L. a *Vicia faba* L. bylo potvrzeno, že větší množství heterochromatinu v chromozomu způsobuje častější lámání (Natarajan & Ahnstrom 1969).

Nejlépe kondenzovaná chromatinová vlákna mají chromozomy v metafázi mitózy nebo meiózy. V této fázi můžeme u chromozomu rozlišit chromatidy a centromeru. Chromozom je standardně tvořen jednou chromatidou, která se v syntetické fázi buněčného cyklu replikuje. Replikovaná chromatida je pak v místě zvaném centromera propojena se sesterskou chromatidou. Centromera je místem primární konstrikce, které rozděluje chromatidy na dvě raménka. Centromeru lze často pozorovat v mikroskopu jako místo zúžení nebo mezeru mezi chromatidami. Zároveň je zodpovědná za správný rozchod chromozomů seřazených do metafázní destičky, kdy se na ni napojují kinetochorová vlákna dělicího vřeténka. Raménka chromatidy rozlišujeme podle délky na krátké raménko „short“ (*s*) a dlouhé raménko „long“ (*l*). Konce chromozomových ramen se nazývají telomery. Pro telomery a centromery jsou charakteristické repetitivní sekvence nukleotidů (Battaglia 1955, Snustad & Simons 2009, Heslop-Harrison & Schwarzach 2011).

Na některých raménkách chromozomů se mohou nacházet také místa sekundární konstrikce, která se podílí na organizaci jadérka (nachází se zde tzv. organizátor jadérka neboli

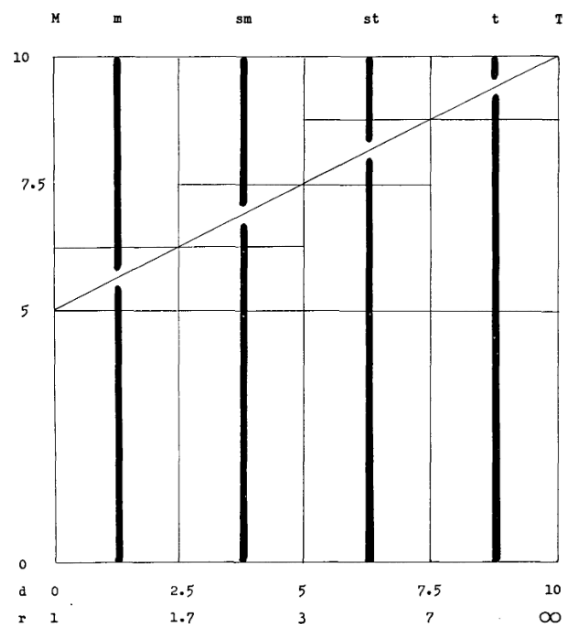
NOR). Jedna haploidní sada u eukaryotických buněk má standardně jeden chromozom s organizátorem jádérka. Jestliže pak máme somatickou buňku s diploidní sadou chromozomů, může docházet ke splývání těchto organizátorů do jednoho většího. Variabilita ve výskytu těchto fúzních organizátorů se liší pro různé typy pletiv a také pro různé ploidní úrovně rostlin (Jackson 1971, Heslop-Harrison & Schwarzacher 2011).

Za místem sekundární konstriktce se často na koncové části raménka nachází satelit. Satelit je na první pohled prostorově oddělenou strukturou, která je však stále propojena chromatinovým vláknem s místem sekundární konstriktce. Vzhled satelitu je definován jako sférické kulovité těleso s průměrem stejným nebo menším, než je průměr chromozomu. Tento vzhled však závisí na vzdálenosti satelitu od místa sekundární konstriktce. Jestliže je místo sekundární konstriktce daleko od konce chromozomu, nabývá satelit spíše protáhlého tvaru, ztrácí svůj charakteristický kulovitý tvar a je pozorovatelný jako prodloužený chromozomální segment. Z toho důvodu rozlišujeme různé typy satelitů, jako jsou například mikrosatelity, makrosatelity nebo lineární satelity. Podle polohy satelitu pak určujeme satelity terminální a vmezežené (Battaglia 1955, Heslop-Harrison & Schwarzacher 2011).

3.1.2 Typy chromozomů podle polohy centromery

Jedním z nejdůležitějších morfologických faktorů pro identifikaci chromozomů je poloha centromery. Polohu centromery můžeme vyjádřit jako rozdíl délky krátkého a dlouhého raménka, kdy je velikost chromatidy definována hodnotou 10 ($d = l - s$). Nebo také polohu centromery často vyjadřujeme pomocí centromerického indexu, kdy dáváme do poměru délku krátkého raménka s k celkové délce chromatidy c ($i = 100s / c$; Levan et al. 1964).

Podle polohy centromery rozlišujeme čtyři typy chromozomů (obrázek č. 1). Centromera lokalizovaná ve střední oblasti chromatidy je typická pro metacentrický chromozom. Centromerický index se pohybuje v rozmezí hodnot 50–37,5. Chromozom s centromerou mírně posunutou k jednomu konci nazýváme submetacentrický. Centromerický index se pohybuje v rozmezí hodnot 37,5–25. Centromera lokalizovaná tak, že dlouhé raménko l převyšuje krátké raménko s alespoň o 75 % své délky, je typická pro akrocentrický chromozom. Centromerický index se pohybuje v rozmezí hodnot 25–12,5. Centromera lokalizovaná téměř u konce chromatidy je typická pro telocentrický chromozom. Centromerický index se pohybuje v rozmezí hodnot 12,5–0 (Levan et al. 1964, Heslop-Harrison & Schwarzacher 2011).



Obrázek č. 1: Rozsah hodnot pro umístění centromery specifický pro typ chromozomu. Rozlišujeme čtyři typy rozsahů: *m* (metacentrický), *sm* (submetacentrický), *st* (akrocentrický) a *t* (telocentrický). Hodnota pro bod *M* znázorňuje chromozom s centromerou umístěnou v samotném středu, řadí se tedy k metacentrickému typu chromozomů. Hodnota pro bod *T* znázorňuje chromozom s centromerou umístěnou na samotném okraji chromozomu, řadí se tedy k telocentrickému typu chromozomů. Převzato z Levan et al. 1964.

3.1.3 Karyotyp

Karyotyp lze definovat jako soubor všech chromozomů v jádře uspořádaný podle typů chromozomů a zobrazený v diagramu (Vokurka & Hugo 2004) nebo také jako „fenotypový vzhled somatických chromozomů“ (Jackson 1971). Studium morfologie karyotypu u příbuzných taxonů je základním aspektem pro pochopení genetické variability, evoluce genomu, speciace a samotného vývoje taxonů (Stebbins 1971, Levin 2002). Morfologii karyotypu lze charakterizovat zkoumáním struktury, počtu a velikosti chromozomů; umístění primární a sekundární konstriktce; velikosti centromer a počtu míst připojení mikrotubulových vláken; počtu, velikosti a polohy sekundárních konstriktcí a satelitů; míry asymetrie; umístění a množství heterochromatinu (zjišťováno metodou proužkování chromozomů); lokalizace specifické DNA sekvence metodou FISH (fluorescenční *in situ* hybridizace); rodičovských chromozomů metodou GISH (genomová *in situ* hybridizace) a mnohých dalších charakteristik, které se neustále vyvíjí a pro různé hypotézy je vhodná jejich různá aplikace (Jackson 1971, Levin 2002, Jara-Arancio et al. 2012, Peruzzi & Eroğlu 2013).

Karyotypická asymetrie může být intrachromozomální nebo interchromozomální. V případě intrachromozomální asymetrie nás zajímá umístění centromery v chromozomu. Interchromozomální asymetrie vypovídá o odlišnostech ve velikosti chromozomů v rámci celého chromozomového komplementu (Peruzzi & Eroğlu 2013). Příkladem interchromozomální asymetrie je třeba bimodální karyotyp *Eleutherine bulbosa* (Mill.) Urb. Bulb., kde ve velikosti kontrastuje jeden velký pár chromozomů se zbylými pěti páry chromozomů, které jsou třikrát až čtyřikrát menší ($2n = 12$; Báez et al. 2019). Při určování symetrie karyotypu je tedy důležitá velikost chromozomů a poloha centromery. Karyotyp rozlišujeme symetrický, kdy převažují přibližně stejně velké metacentrické a submetacentrické chromozomy, nebo asymetrický, kdy převažují akrocentrické a telocentrické chromozomy různých velikostí (Zuo & Juan 2011). Většina krytosemenných rostlin má symetrické karyotypy. V případě jednoděložných s velkými chromozomy a s velkým genomem ale převažují spíše asymetrické karyotypy. Jelikož má většina rostlin se složitou morfologickou strukturou asymetrický karyotyp, odvozuje se, že symetrické karyotypy jsou pro rostliny primitivním znakem a asymetrické karyotypy znakem odvozeným. Například rostliny čeledi Ranunculaceae mají karyotyp symetrický (Lewitzky 1931, Weiss–Schneeweiss & Schneeweiss 2012).

Počet a velikost chromozomů jsou druhově specifické charakteristiky, nicméně nesouvisí nijak se složitostí nebo velikostí organismů. Chromozomy se mohou štěpit, splývat, duplikovat, může docházet k inzercím, delecím, translokacím a mnoha dalším strukturním změnám. U buněk, ve kterých dochází ke zkracování délky chromozomů, se zkracuje i délka buněčného cyklu. Buňky se tak dělí rychleji a rostlina rychleji roste. Zároveň však takové buňky nedorůstají velkých rozměrů a rostlina bývá malého vzrůstu. Zmenšené chromozomy jsou typické třeba pro letničky, které se rychle se měnícím periodickým změnám prostředí přizpůsobily krátkověkou životní strategií a zároveň dosahují malých rozměrů (Watanabe et al. 1999, Levin 2002, Heslop-Harrison & Schwarzacher 2011). V rostlinné říši mohou mít jedinci chromozomů pouze pár, jako má například *Haplopappus gracilis* (Nutt.) Shinners s počtem chromozomů $2n = 4$ (Jackson 1957). Jiní jedinci mohou mít naopak i několik stovek chromozomů, jako má například *Ophioglossum reticulatum* L. s počtem $2n = 1286$ (Sinha et al. 1979). Odlišnosti ve velikosti chromozomů mohou být jak mezidruhové, tak interchromozomální a samozřejmě záleží i na typu pletiva. Chromozomy mohou nabývat různých velikostí i v rámci jedné tkáně, kdy například při barvení chromozomů v kořenových špičkách více jedinců jednoho druhu velmi záleží na typu a množství použitých chemikálií,

délce působení chemikálií a podobně (Jackson 1971). Velkou variabilitu ve velikosti chromozomů také potvrzují studie Levina a Funderburga, kdy byla naměřena průměrná délka chromozomů u krytosemenných rostlin v rozmezí hodnot od 0,6 μm po 14,6 μm a celková délka chromozomů v diploidním genomu v rozmezí hodnot od 14,6 μm po více než 250 μm (Levin & Funderburg 1979, Levin 2002).

3.1.4 Chromozomové abnormality

Chromozomové abnormality mohou být numerické, kdy dochází ke změně v počtu celých chromozomů v rámci chromozomových sad, nebo strukturní, kdy počet chromozomů zůstává zachován, ale mění se jejich struktura (Snustad & Simmons 2017, Heslop-Harrison & Schwarzacher 2011).

3.1.4.1 Heteroploidie

Jakákoliv odlišnost od normálního počtu chromozomů se nazývá heteroploidie. Jestliže dochází ke snižování nebo zvyšování kompletní sady chromozomů v rámci celého genomu, bavíme se o euploidii. Jestliže přebývá nebo chybí jeden nebo více chromozomů ve všech buňkách organismu, bavíme se o aneuploidii (Jackson 1971, Orr et al. 2015).

V rámci euploidie rozlišujeme haploidii, diploidii, polyhaploidii a polyploidii. Haploidie popisuje stav, kdy má jedinec jednu sadu chromozomů. Haploidie je naprosto běžná pro rostlinné gamety. Existuje ale také případ heteroploidní haploidie. Jedná se o stav, kdy má organismus v jinak diploidní fázi vývoje pouze jednu sadu chromozomů. Takové chromozomy pak mají problém s párováním v profázi I při meiotickém dělení, a to vede obvykle ke sterilitě jedinců (Jackson 1971). Heteroploidní haploidy můžeme pozorovat u druhu *Ginkgo biloba* L. Mnoho kultivarů tohoto druhu je haploidních nebo plynule přecházejících z haploidie do diploidie (Šmarda et al. 2018). V diploidním stavu se běžně nachází všechny somatické buňky sporofytní fáze rostlin. Nižší rostliny však mohou být velmi často diploidní i ve fázi gametofytu (Jackson 1971). Polyhaploidii se rozumí jev, kdy polyploidní jedinci dají za vznik potomkovi s poloviční výbavou chromozomů a vzniká tak haploidní jedinec (Anderson 1972). Polyhaploidie není v rostlinné říši vzácným jevem. Ačkoliv je většina polyhaploidů sterilní, u některých zástupců rodů, jako jsou *Bromus* L., *Dactylis* L., *Dichanthium* Willemet, *Medicago* L., *Solanum* L. nebo třeba *Valeriana* L., mohou být polyhaploidní jedinci i fertilní (Jackson 1971). Polyploidie je stav, kdy se v jádře buňky nachází více než dvě sady chromozomů. Podle počtu sad chromozomů rozlišujeme triploidy ($2n = 3x$), tetraploidy ($2n = 4x$), pentaploidy ($2n = 5x$), hexaploidy ($2n = 6x$), heptaploidy ($2n = 7x$), oktoploidy ($2n = 8x$) atd. (Levin 2002, Bernardo et al. 2015, Orr et al. 2015).

V případě aneuploidie pak můžeme rozeznávat holoaneuploidii a meroaneuploidii (Jackson 1971). Holoaneuploidním jedincům může jeden celý chromozom chybět, pak se bavíme o primární monosomii ($2n-1$), nebo mohou chybět oba chromozomy, pak se bavíme o nuliosomii ($2n-2$; Sapre & Barve 1984, Chauhan & Brandham 1985). V opačných případech může u rostlin a živočichů jeden nebo více chromozomů přebývat, pak se bavíme podle počtu přebývajících chromozomů o trisomii ($2n+1$), tetrasomii ($2n+2$), pentasomii ($2n+3$) a hexasomii ($2n+4$) (Sapre & Barve 1984, Kosterin et al. 2009, Barge & Sangeetha 2011). V živočišné říši pak byly objeveny i případy heptasomie ($2n+5$), oktasomie ($2n+6$), nonasomie ($2n+7$), a dokonce i dekasomie ($2n+8$), často se jedná o karcinogenní buňky (Schachter 1946, Mori et al. 2010, Yang 2022). Tyto chromozomy nesou plně funkční genetickou informaci svých rodičů a jejich přítomnost nebo absence tak ovlivňuje genotypový i fenotypový projev jedince. V případě meroaneuploidie pak přebývá nebo chybí pouze část chromozomu (Jackson 1971).

Aneuploidní změny v počtu chromozomů výrazně ovlivňují genetickou rovnováhu organismů. Jedná se o stav spíše nevýhodný pro svého nositele, v případě živočichů mnohdy i neslučitelný se životem (Weiss-Schneeweiss & Schneeweiss 2012). Aneuploidní počty u rostlin se většinou vyvíjí u polyploidních druhů, které mají mechanismy kompenzující chromozomové aberace a obecně plastičtější genom. Zatímco u živočichů je aneuploidie spíše slepou uličkou evoluce, u rostlin naopak zvyšuje jejich evoluční potenciál. Zajímavým příkladem je druh *Claytonia virginica* L., v jehož případě dochází ke kombinaci aneuploidie s polyploidii. Tento druh se základním chromozomovým číslem $x = 8$ nabývá počtů $2n = 12$ až 190, s 40 různými číselnými variantami (Rothwell & Kump 1965, Weiss-Schneeweiss & Schneeweiss 2012). I u zástupců rodu *Ornithogalum* mohou vznikat aneuploidní jedinci. Například u druhu *Ornithogalum umbellatum* L. byla potvrzena populace v Anglii s aneuploidním počtem chromozomů $2n = 28$ (Czapik 1968).

Aneuploidii se podobá dysploidie. Dysploidní stav je také charakteristický ztrátou nebo nadbytkem chromozomů v rámci jedné chromozomové sady. Na rozdíl od aneuploidie však nedochází ke ztrátám genetické informace, jednotlivé chromozomy nebo segmenty jsou pouze přeskupovány a slučovány (Weiss-Schneeweiss & Schneeweiss 2012, Orr et al 2015).

3.1.4.2 B chromozomy

B chromozomy jsou nadpočetné chromozomy nacházející se v jádře spolu s A chromozomy. Pro jedince jsou postradatelné. Při buněčném dělení netvoří páry homologních chromozomů ani u nich nedochází k rekombinaci s A chromozomy, což je jejich dobrý determinační znak.

Nepodléhají mendelovským zákonům dědičnosti, a dokonce i jejich evoluce probíhá odlišně (Jones 2012). V rostlinné říši byly poprvé popsány u kukuřice (Randolph 1928). B chromozomy jsou často menší než A chromozomy. Zvýšený počet B chromozomů může způsobovat například nižší vitalitu nebo sterilitu rostlin. U jiných druhů, např. pažitky (*Allium schoenoprasum* L.), ale zřejmě mohou mít adaptivní potenciál (Plowman & Bougourd 1994). V jádře se mohou vyskytovat v počtu od 1 do 13 chromozomů. Některé studie uvádí počty B chromozomů řádově i v desítkách, kdy dokonce převyšují počet A chromozomů v karyotypu, nicméně je těžké posoudit, jestli se nejedná spíše o chybné vyjádření. Podle karyologických dat pro vyšší rostliny na území Itálie bylo zjištěno, že B chromozomy se nachází u 5,3 % taxonů (Bedini et al. 2012), toto procentuální vyjádření se však bude lišit v různých zeměpisných šířkách. B chromozomy byly nalezeny i u rodu *Ornithogalum*. Například u diploidního cytotypu druhu *O. umbellatum* v Itálii (Rejón et al. 1987) nebo u dalšího italského druhu *O. montanum* Cirillo, kde studie potvrdila existenci B chromozomů v počtu $2n = 18 + 1B$ a $2n = 18 + 2B$ (Barbujani & Pigliucci 1989).

3.2 Velikost genomu

Ve vědeckém prostředí se setkáme s celou řadou pojmů definujících velikost genomu. Jedním z nejčastěji používaných vyjádření je tzv. C-value. C-value znázorňuje obsah DNA haploidní chromozomové sady, jejíž chromozomy nebyly replikovány (Greilhuber et al. 2005). Jindy je tato hodnota nazývána také jako holoploidní velikost genomu. Kromě C-value, v jejímž případě se nebere ohled na polyploidii nebo aneuploidii, se často využívá také pojem C_x -value, kde písmeno x už vyjadřuje stupeň polyploidie. C_x -value tak vyjadřuje obsah DNA v genomu somatických buněk vydělený počtem ploidních stupňů. Jindy je tato hodnota nazývána také jako monoploidní velikost genomu. Kvantitativně je potom velikost genomu vyjádřena jako $1C$, $2C$, $1C_x$ a podobně. Obě veličiny mohou být vyjádřeny dvěma jednotkami: Mbp a pg. Mbp vyjadřuje milion párů bází, zatímco pg vyjadřuje pikogram. Převod jednotek se pak řídí rovnicí $1 \text{ pg} = 978 \text{ Mbp}$ (Bennet & Smith 1976, Greilhuber et al. 2005, Heslop-Harrison & Schwarzacher 2011).

Právě díky porovnávání nereplikovaného haploidního jaderného genomu (C-value) je možné pozorovat odlišnosti ve velikostech genomu u všech organismů. U cévnatých rostlin dosahují minimální velikosti genomu diploidní rostliny druhu *Genlisea margaretae* Hutch. s $1C = 0,0648 \text{ pg}$ (Greilhuber et al. 2006) a maximální velikosti genomu rostliny druhu *Paris japonica* Franchet s $1C = 152,23 \text{ pg}$, které jsou polyploidní ($2n = 8x$; Pellicer et al. 2010). Největší diploidní genom mají rostliny druhu *Fritillaria japonica* Miq. s $1C = 87,3 \text{ pg}$

(Ambrožová et al. 2011). Variabilita ve velikosti genomu cévnatých rostlin je tedy obrovská, jednotlivé druhy se mohou svými hodnotami lišit více než 2300krát (Veselý et al. 2012). Zajímavé je, že velikost genomu neodpovídá komplexitě, odvozenosti nebo velikosti organismů. Tento jev je známý jako C-value paradox (Thomas jr. 1971). Obecně je pak u kvetoucích rostlin původnější malý genom, odvozenější druhy mají genom velký (Leitch et al. 1998). Je dokázáno, že rostliny s menší velikostí genomu jsou častěji polyploidní než ty s větší velikostí genomu. Například jednoděložné rostliny s jadernými genomy o velikostech 7–8 pg (4C-value) mají 86–96% zastoupení polyploidních druhů, zatímco rostliny s jadernými genomy o velikostech 48–79 pg mají 20–25% zastoupení polyploidních druhů. Podobně je tomu i u dvouděložných rostlin, kdy rostliny s jadernými genomy o velikostech 2–3 pg mají 55–80% zastoupení polyploidních druhů, zatímco rostliny s jadernými genomy o velikostech větších než 23 pg mají 5–29% zastoupení polyploidních druhů. Negativní korelace velikosti genomu s polyploidí by mohla poukazovat na špatnou toleranci rostlin k příliš velkým genomům (Grif 2000, Levin 2002).

S velikostí genomu koreluje celá řada fenotypových, genotypových a evolučních vlastností rostlin. Obecně můžeme říci, že selekční síly zmenšují velikost genomu a mutační síly zvětšují velikost genomu (Levin 2002). S velikostí genomu (C-value) například pozitivně koreluje velikost buněk, objem jádra a jadérka, objem pylových zrn nebo počet chloroplastů. Současně větší buňky potřebují více času na replikaci svého velkého genomu, tudíž i čas mitózy a meiózy je delší. Druhy s menším množstvím DNA mají kratší generační čas. Efemerní jednoletky tak mají zpravidla velmi malý genom, zatímco obligátní vytrvalé rostliny naopak velký genom (Bennet 1987, Levin 2002). Navíc druhotně tloustnoucí rostliny kvůli malým kambiálním buňkám, a tím i omezené maximální velikosti jádra, mají menší rozdíly ve velikosti genomu než třeba byliny. U bylin pak největší variabilitu ve velikosti genomu způsobuje rozdílnost ploidních stupňů (Stebbins 1950, Levin 2002). Zajímavé v tomto ohledu jsou třeba geofytní rostliny. Geofyty jsou často součástí jarního aspektu, pro který se předpokládá rychlý růst rostlin kvůli konkurenci o světlo. Jarní rostliny by tak měly mít zpravidla malý genom. To pro geofyty však neplatí. Naopak je pro ně typická přítomnost velkého genomu, která u předpřipravených buněk v cibuli zajistí na jaře rychlý růst. To poukazuje na variabilitu ve velikosti genomu u různých životních forem rostlin (Veselý et al. 2012). Dále s velikostí genomu roste například procentuální zastoupení repetitivní DNA v genomu. To bylo prokázáno například při srovnání rodu *Arabidopsis* L., jehož genom obsahuje 14 % repetitivní DNA,

s pšenicí, která má ca. 600krát větší genom, jehož součástí je téměř 80 % repetitivní DNA (Flavell 1986, Lapitanz 1991, Levin 2002).

Existují i ekogeografické preference rostlin v závislosti na velikosti genomu. Obecně můžeme říct, že díky flexibilitě genomu se vytváří takové genetické varianty rostlin, které pak lépe reagují na enviromentální stres. Tedy variabilita v genomu (spojená s velikostí genomu) vede k tomu, že rostliny lépe reagují na stresové faktory a lépe se přizpůsobují změnám prostředí (Levin 2002, Spoelhof et al. 2017). Například velké množství rostlin rostoucích v tropech má spíše malé genomy a nízkou frekvenci polyploidů, zatímco většina druhů rostlin rostoucích v temperátních oblastech má velké genomy a vysokou frekvenci polyploidů (Rice et al. 2019). V temperátu není prostředí tak stabilní jako v tropech, rostliny musí mít schopnost odolávat zimním mrazům, jsou odolnější vůči více stresovým faktorům a mívají proto větší velikost genomu (Levin & Funderburg 1979, Levin 2002). S tím úzce souvisí také faktory jako jsou teplota, nadmořská výška nebo UV záření. Většinou najdeme polyploidy ve vyšších nadmořských výškách. Studie druhu *Festuca arundinacea* Schreb. na Apeninském poloostrově potvrdily, že se snižující se teplotou a zvyšující se nadmořskou výškou se zvětšuje i velikost genomu. Zároveň však nelze říci, že v nejvyšších nadmořských výškách mají rostliny největší genom. Zvýšená intenzita UV záření v polárních a některých vysokohorských oblastech může naopak potlačovat výskyt rostlin s velkým genomem. Dlouhé působení denního světla zabraňuje rostlinám v reparacích poškozené DNA vystavené intenzivnímu UV záření (Ceccarelli et al. 1992, Levin 2002). Další negativní korelace ve velikosti genomu s rostoucí nadmořskou výškou byla pozorována například u druhu *Dactylis glomerata* L. ve Španělsku, Itálii a Francii (Reeves et al. 1998).

3.3 Polyploidie

Polyploidii se rozumí stav, kdy se v rostlinné buňce nachází přirozeně více než dvě sady chromozomů. U rostlin s vyššími chromozomovými počty však bývá těžké rozlišit, zda se jedná o diploidní jedince s velkým počtem chromozomů v holoploidní sadě, nebo o několikanásobného polyploida. S duplikací genomu se duplikují i samotné geny. Rostliny, které prodělaly jeden nebo více duplikačních procesů, tak obsahují jako důkaz polyploidizace velké množství nadbytečných kopií genů. Větší počet genů rychleji podléhá evolučním silám a tím podněcuje genetickou a odvozeně fenotypovou variabilitu. Variabilita se poté promítá do celého genofondu populace a může docházet až k samotné speciaci. Polyploidizace je typickým příkladem sympatrické speciace a pozitivně ovlivňuje diverzifikaci (Leitch & Bennett 1997, Adams & Wendel 2005, Soltis et al. 2007, Suda 2009).

Ke vzniku polyploidie může docházet buď zdvojením somatické diploidní chromozomové výbavy endomitózou, splýváním neredukovaných gamet nebo mezidruhovým křížením (deWet 1980, Levin 2002, Leitch et al. 2010). Tvorba neredukovaných gamet je zřejmě nejběžnější příčinou vzniku polyploidie, u rostlin se jedná o velmi častý proces. Buď dochází tzv. bilaterální cestou k fúzi dvou diploidních gamet za vzniku tetraploidů. Nebo splývá tzv. unilaterální cestou jedna diploidní a jedna haploidní gameta za vzniku triploidního genomu (Kreiner et al. 2017). Triploidní jedinci mohou být sice částečně nebo úplně sterilní, nicméně mohou tvořit větší množství neredukovaných gamet, čímž pak zvyšují šanci na vznik tetraploidů. Tvorba takového triploidního mostu významně přispívá ke vzniku stabilních autotetraploidů i allotetraploidů (Levin 2002, Ramsey & Schemske 1998). Zvýšenou produkcí neredukovaných gamet u některých rostlin mohou nastartovat vlivy vnějších (často stresových) podmínek, jako jsou nízké teploty, nedostatek živin nebo přítomnost virů a parazitů (Levin 2002, Spoelhof et al. 2017). Diploidní samčí gamety můžeme pozorovat například u druhu *Solanum commersonii* L. (Camadro et al. 1992).

3.3.1 Polyploidie podle způsobu vzniku

Podle způsobu vzniku se tradičně rozlišuje autopolyploidie, allopolyploidie a segmentální allopolyploidie (Stebbins 1947, Leitch & Bennet 1997, Levin 2002, Heslop-Harrison & Schwarzacher 2011). Autoploidní druhy vznikají duplikací počtu chromozomů v genomu v rámci populace jednoho druhu, typicky nondisjunkcí chromozomů v meióze, tvorbou neredukovaných gamet a jejich následným splýváním (Ramsey & Schemske 1998). Pro takové jedince je charakteristická přítomnost několika identických nebo velmi podobných chromozomových sad (AAAA), tudíž při meiotickém dělení dochází k tvorbě bivalentů a multivalentů (Stebbins 1947). Multivalenty jsou považovány za škodlivé, protože kvůli nim rostliny produkují neživotaschopné aneuploidní gamety a tím dochází k redukci fertility (Spoelhof et al. 2017). Mezi příkladové autopolyploidní druhy řadíme třeba tetraploidní druh *Dactylis glomerata* L., který je odvozený od diploidního druhu *Dactylis polygama* Horv. (Stebbins 1956, Mizianty 1990, Levin 2002). Autopolyploidie byla v minulosti považována za velmi vzácnou. Na rozdíl od allopolyploidů se autopolyploidi mnohdy morfologicky neliší od diploidů a je tedy těžké je identifikovat (Soltis et al. 2007, Barker et al. 2016, Spoelhof et al. 2017).

Allopolyploidní druhy vznikají mezidruhovou hybridizací dvou různých rodičovských druhů. Jejich chromozomové sady jsou proto rozdílné (AABB) a většinou zde nemůže docházet k párování chromozomů v multivalenty (Ramsey & Schemske 1998, Levin 2002). Novější

studie dokazují, že částečně se multivalenty párují i u allopolyploidů (Spoelhof et al. 2017). Většina allopolyploidů jsou ortoploidní, tedy vytváří sudý počet chromozomových sad. Jedním z prvních laboratorně potvrzených allopolyploidů byl tetraploidní druh *Galeopsis tetrahit* L., který má původ v hybridizaci mezi diploidními druhy *Galeopsis pubescens* Besser a *Galeopsis speciosa* Mill (Müntzing 1932). Nejznámějším příkladem allopolyploidie je však hexaploidní *Triticum aestivum* L. Tato užitková plodina v minulosti vznikla mezidruhovou hybridizací tří druhů. Nejdříve hybridizoval druh *Triticum urartu* Tumanian ex Gandilyan (AA) s dodnes neznámým nebo vyhynulým druhem (BB), který je odvozený od *Aegilops speltoides* Tausch. Dále pak došlo k hybridizaci tetraploida (AABB) s druhem *Aegilops tauschii* Coss. (DD). Dnešní pšenice *Triticum aestivum* tak v jádrech buněk obsahuje tři různé genomy (AABBDD; Levy & Feldman 2022).

Segmentální allopolyploidii lze pozorovat většinou u druhů, které se kvůli geografické bariéře začnou cytogeneticky odlišovat. Vznikají tak dva druhy, někdy spíše pouze ekotypy nebo variety, s podobnými, nicméně odlišnými genotypy ($A_1A_1A_2A_2$). Jestliže se tyto dva podobné druhy pak setkají a dojde k hybridizaci, mohou se v genomu hybrida potkat homologní chromozomy. Takto může občas docházet k párování chromozomů do bivalentů a multivalentů. Segmentální allopolyploidie představuje jistý střed mezi autopolyploidii a allopolyploidii. Někdy takoví jedinci vznikají z obyčejných allopolyploidů jako výsledek kompenzace aneuploidie (Levin 2002, Spoelhof et al. 2017).

3.3.2 Polyploidie podle stáří

Podle toho, kdy k duplikaci genomu v historii určité systematické skupiny došlo a jak moc daný taxon prošel diploidizací, rozlišujeme neopolyploidii, mesopolyploidii a paleopolyploidii. Neopolyploidní druhy jsou nedávno vzniklé taxony, které se vyznačují dobře rozlišitelným znásobeným množstvím chromozomových sad, současně u nich nalezneme duplikované oblasti „single copy“ genů a jejich rodičovské druhy, od kterých byly dovozeny, existují současně s nimi. Příkladem neopolyploidního druhu je tetraploidní druh *Arabidopsis suecica* (Fr.) Norrl. (Levin 2002, Mandáková & Lysak 2018).

Jelikož se polyploidizací dostává rostlinný genom do nerovnovážného stavu, uplatňuje se v evoluci spousta dějů, které těžko zpracovatelný rozměrný genom zmenšují a reorganizují. Takovým důležitým procesem je právě diploidizace (někdy také rediploidizace) (Wolfe 2001, Levin 2002). V důsledku diploidizace, kdy dochází k častým chromozomovým přestavbám, delecím, genovému umlčování a podobně, se vytváří evoluční bariéry. Neopolyploidní druhy se tak časem mění v mesopolyploidní druhy. Mesopolyploidní druhy mají poměrně menší počet

chromozomů, velikost genomu začíná být silně redukována, nicméně stále jsou dohledatelné rodičovské druhy. Příkladem mesopolyploidních druhů jsou třeba taxony *Stenopetalum nutans* F. Muell. nebo *Ballantinia antipoda* (F. Muell.) E. A. Shaw (Mandáková et al. 2010, Mandáková & Lysak 2018).

Paleoploidní druhy jsou velmi staré taxony, u kterých díky plně funkčním evolučním bariérám došlo k výrazným speciálním procesům a mnohdy jsou jejich příbuzenské vztahy s ostatními druhy nejasné. Známymi paleoploidními druhy jsou například *Arabidopsis thaliana* L. nebo *Vitis vinifera* L. (The French-Italian public consortium for grapevine genome characterization 2007, Levin 2002, Mandáková & Lysak 2018).

3.3.3 Vlastnosti polyploidů

Jelikož se s duplikací genomu zvětšuje i jeho velikost, tato kapitola se překrývá s kapitolou o velikosti genomu a vlivu na fenotypové, genotypové, ekologické a evoluční vlastnosti rostlin. Pro rostliny s duplikovaným genomem zpravidla platí, že s rostoucí ploidí se zvětšuje velikost buněk. Někdy se tento trend nazývá také jako „gigas efekt“. Při porovnávání tetraploidů s diploidy bylo potvrzeno, že tetraploidi mají buňky zhruba dvakrát větší, zatímco povrch buňky se zvětšuje o násobek hodnoty 1,58 (Levin 2002). Tento efekt ve zmenšení povrchu s rostoucí velikostí buňky je známý u všech organismů a díky němu existují pro velikosti buněk, orgánů i celých organismů maximální a minimální limity ve velikostech (Gregory 2001). Celková stavba rostlinných polyploidů je tedy robustnější a s tím souvisí i větší produkce biomasy. Toho se využívá hlavně v zemědělství. Většina dnešních užitkových plodin je polyploidní. Polyploidi jsou spíše rostliny vytrvalé. Opakem jsou třeba druhotně tloustnoucí stromy nebo jednoletky (Stebbins 1971, Leitch & Bennett 1997, Levin 2002)

Kromě toho lze tento trend ve zvětšování buněk velmi dobře demonstrovat také na buňkách průduchů. Čím vyšší počet sad chromozomů rostlinné jádro obsahuje, tím větší svěrací buňky rostlina má. Toho se často využívá třeba při určování velikosti genomů a ploidního stupně u fosilních druhů (Stebbins 1971, Masterson 1994, Levin 2002). Oproti tomu s rostoucím genomem se hustota průduchů na jednotku plochy snižuje. Polyploidní druhy mají sice větší průduchy, ale v menším počtu. Navíc čím větší svěrací buňky, tím pomaleji se průduchy zavírají a tím hůř rostlina hospodáří s vodou. Rychlost zavírání průduchů a hustota tedy nepřímo ovlivňuje i rychlost transpirace, intenzitu fotosyntézy, a tedy i syntézu látek a celý metabolismus. Například studie polyploidního druhu *Betula papyrifera* L. potvrdila, že pentaploidi mají nižší vodní potenciál než diploidi. Proto diploidi vyhledávají spíše vlhčí místa (Li et al. 1996, Levin 2002). Snížená rychlost příjmu CO₂ u polyploidů, a tedy i nižší intenzita

fotosyntézy, je však spíše druhově specifickou vlastností, která ne vždy koreluje s ploidním stupněm. Snížený příjem CO₂ listy byl potvrzen například u polyploidních druhů *Hordeum vulgare* L., *Galeopsis pubescens* nebo *Panicum virgatum* L. Opačně to ale mají třeba druhy *Beta vulgaris* L. a *Atriplex confertifolia* (Torr. & Frém.) S. Wats. (Warner & Edwards 1989, Levin 2002).

Velká část metabolických dějů probíhá na povrchu buňky. Jestliže se s velikostí buňky povrch vzhledem k jejímu objemu zmenšuje, znamená to, že se bude snižovat i rychlost metabolismu. Polyploidní rostliny tedy většinou pomaleji rostou, později klíčí i později vykvétají a plodí. Obecně se tento jev potvrdit dá. Jakmile se však ve studiích zaměříme na konkrétní enzymy, zjistíme, že spousta z nich funguje kaskádově, ovlivňují se navzájem, a navíc se jejich působnost u různých druhů liší. Proto u různých polyploidních druhů některé enzymy intenzitu metabolismu silně zvyšují, zatímco u jiných mohou jeho činnost spíše tlumit (Albuzio et al. 1978, Levin 2002). Duplikace genomu má vliv i na sekundární metabolismus rostlin. Studie druhu *Vinca minor* L. ukázaly, že tetraploidi produkují více alkaloidů na jednotku hmotnosti než diploidi. Opět je však produkce sekundárních metabolitů u polyploidů spíše druhově specifická (Dnyansagar & Sudhakaran 1970).

Zvýšení počtů chromozomů je pro rostliny překážkou při generativním rozmnožování. Proto se polyploidní druhy často rozmnožují spíše apomikticky, autogamicky nebo jsou úplně sterilní. Sterilita bývá nejčastější u triploidů a dalších lichých ploidních stupňů, pak se rostliny mohou rozmnožovat vegetativně nebo jejich populace časem zanikají. Není to však pravidlem. Výjimkou je například druh *Poa pratensis* L., u které se s ploidií intenzita generativního rozmnožování zvyšuje (Müntzing 1940, Levin 2002). Jestliže se polyploidi rozmnožují generativně, mívají zpravidla méně větších květů, ale naopak s více vajíčky. Ve výsledku pak tvoří stejný nebo větší počet semen než diploidi. Tento jev byl sledován například u druhu *Epilobium angustifolium* L., kde tetraploidi mají menší počet květů než diploidi, ale větší počet vajíček a semen v přepočtu na jeden květ (Husband 2000, Levin 2002). Jak bylo zmíněno výše, se zpomalením metabolismu souvisí i pozdní klíčení a doba květu. Navíc spousta polyploidů se liší i stavbou květu nebo zvýšenou produkcí nektaru. To všechno má vliv na preferenci květů různými opylovači. Například u druhů *Heuchera grossulariifolia* Rydb. nebo *Plantago media* L. se tak odlišnou dobou květu a odlišnou skladbou opylovačů vytvořila dobrá reprodukční bariéra mezi cytotypy. Nebo třeba u druhu *Trifolium repens* L. mají tetraploidi delší a širší korunní trubku než diploidi, čehož pak využívají různé druhy opylovačů. U druhu

Lamium amplexicaule L. s duplikací genomu pozitivně koreluje výskyt kleistogamických květů (Thompson et al. 1997, Levin 2002).

Předpokládá se, že polyploidizace má vliv i na hormonální řízení rostlin. Pár studií potvrdilo, že se zvyšující se ploidií se koncentrace zkoumaného hormonu v rostlině snižuje. Například u druhu *Sedum pulchellum* L. diploidi mají nejvyšší hladiny hormonů, tetraploidi nižší a hexaploidi nejnižší. Zatím však nelze potvrdit, že se jedná o trend platný pro všechny polyploidní druhy rostlin. Jelikož jsou všechny fytohormony mezi sebou v úzké rovnováze, nestačí studie zaměřené pouze na vybrané hormony (Smith 1946, Levin 2002).

Z genetického hlediska vykazují polyploidní druhy větší variabilitu. Geneticky nejvariabilnější bývají právě allopolyploidi, kteří vznikají mezidruhovým křížením. Díky kombinaci odlišných rodičovských genomů nabývají allopolyploidi stavu fixované heterozygotnosti. Díky heterozygotnosti tak dochází k maskování recesivních často i letálních mutací. Procesem polyploidizace tedy dochází ke zvyšování heterozygotnosti populací, snižuje se riziko inbreední deprese, dochází k úpravám chromozomových aberací, umlčují se některé geny a podobně. Navíc vzhledem k tomu, že k polyploidizaci může docházet opakovaně, různé geny mají tendenci se kumulovat a zvyšovat tak genetickou variabilitu (Soltis & Soltis 2000, Brochmann et al. 2004). Polyploidi obsahují větší podíl polymorfních lokusů, více alel na lokus, více genů atd. Jestliže je pak populace polyploidů podrobena příbuzenskému křížení, nedochází tak snadno ke snižování genetické diverzity. Na to jsou rostliny s diploidní genetickou výbavou mnohem více náchylní. Polyploidi tak mají možnost osidlovat širší rozpětí ekologických podmínek, bývají konkurenčně zdatnější a odolnější vůči různým patogenům a škůdcům (Levin 2002, Weis–Schneeweiss & Schneeweiss 2012, Van de Peer et al. 2017).

Polyploidi mívají také odlišné ekogeografické preference. Opět se jedná o vlastnosti druhově specifické, nicméně při zaměření na konkrétní druhy dostatečně výrazné. V tomto případě také záleží, zda se jedná o druh vzniklý autopolyploidii nebo allopolyploidii (Levin 2002, Van de Peer et al. 2017).

Jelikož vznikají allopolyploidi mezidruhovou hybridizací, jejich ekogeografické preference se většinou průměrují z těch rodičovských. Buď se pak allopolyploidní populace překrývají s těmi rodičovskými nebo s postupem času dojde k úplnému oddělení nik, kdy může jedna nebo i obě rodičovské populace plně zaniknout. Například allotetraploidní druh *Erythronium quinaultense* G. A. Allen roste jako endemit na Olympijském poloostrově ve státě Washington a preferuje vlhké jehličnaté horské lesy ve výškách okolo 500–850 m n. m. Naopak jeho rodičovský druh *Erythronium montanum* S. Watson roste na pobřeží Tichého oceánu na

sever od Britské Kolumbie a preferuje horské až subalpínské oblasti ve výškách 800–2000 m n. m. Druhý rodičovský druh *Erythronium revolutum* Sm. roste hlavně na východě Kaskádového pohoří v jižním Washingtonu a severním Oregonu. Kromě toho jej můžeme nalézt na odloučených stanovištích právě na Olympijském poloostrově a v Britské Kolumbii. Preferuje nížinné oblasti podél říčních břehů. Z toho můžeme usoudit, že allotetraploidní potomek se opravdu vykytuje na pomezí těchto dvou rodičovských areálů a nik (Allen 2001, Levin 2002).

Pro autopolyploidy pak platí spousta stejných vlastností, jako pro allopolyploidy. Diploidi mnoha druhů jsou tolerantnější k chladnějším teplotám než tetraploidi, jako například *Vaccinium uliginosum* L., *Anthoxanthum odoratum* L. nebo *Centaurea jacea* L. (Levin 2002). Třeba u cytotypů druhu *Epilobium angustifolium* L. lze pozorovat hezky odstupňované preference teplotního prostředí. Diploidi preferují nejchladnější, tetraploidi méně chladné a hexaploidi naopak nejteplejší klima (Mosquin 1967). Nelze však říci, že by se jednalo o pravidlo. Polyploidní druhy rodů *Hedyotis caerulea* L., *Empetrum nigrum* L. a *Suaeda maritima* Pall. naopak vyhledávají chladnější klima oproti diploidům. Polyploidi také většinou preferují různé světelné podmínky. Například diploidi *Deschampsia caespitosa* L. preferují spíše lesní stinné porosty, zatímco tetraploidi spíše otevřené prostory. Naopak to mají zase diploidi a tetraploidi rodu *Achlys triphylla* (Sm.) DC. (Levin 2002). Stejně tak vyhledávání různě vlhkých substrátů je druhově specifická vlastnost. Například diploidi druhu *Eragrostis cambessediana* (Kunth) Steud. preferují vlhčí habitat, zatímco tetraploidi se vyskytují u sušších okrajů písčinych dun a oktoploidi rostou výhradně na samotných dunách. Naopak diploidi druhu *Galax urceolata* (Poir.) Brummitt preferují více xerothermní habitaty než tetraploidi (Hagerup 1932, Baldwin 1941, Levin 2002). Při srovnávání polyploidů s diploidy u druhů *Biscutella laevigata* L. (Manton 1937) nebo třeba *Parnassia palustris* L. (Gadella & Kliphuis 1968) byl objeven pattern, kdy polyploidi preferovali nově vzniklá prostředí v oblastech po ustoupení zalednění (Levin 2002).

3.3.4 Polyploidie v evoluci

U rostlin je polyploidie považována za jednu z hlavních hnacích sil evoluce. Podle většiny studií polyploidizace proběhla u zhruba 95 % kaprad'orostů, 30–80 % krytosemenných, zatímco u nahosemenných se odhaduje pouhých 5 % polyploidních druhů (Stebbins 1971, Leitch & Bennett 1997, Levin 2002, Suda 2009). Tyto procentuální odhady se však u spousty autorů liší. Dnešní teorie se spíše přiklání k tvrzení, že všechny krytosemenné rostliny musely v minulosti prodělat alespoň jednu nebo i více než deset duplikací genomu (Leitch & Bennet

1997, Wendel 2000, Wang et al. 2021). Například u druhu *Sedum suaveolens* Kimnach bylo napočítáno ca. $n = 320$ chromozomů, což by mohlo odpovídat ikosaploidii, tedy $2n = 20x$ (Uhl 1978). Jak již bylo zmíněno výše, poznání neulehčuje ani časté přehlížení polyploidních rostlin, které jsou chybně považovány za diploidní jedince. To byl případ i druhu *Arabidopsis thaliana*, u kterého až sekvenování DNA umožnilo objev důkazů pro duplikaci genomu, která u tohoto druhu v minulosti musela proběhnout minimálně třikrát (Kaul et al. 2000, Ku et al. 2000, Leitch & Bennet 2004, Leitch et al. 2010).

S rozšiřujícími se znalostmi o polyploidních událostech v evoluci rostlin se pomocí statistických analýz dá dnes již potvrdit, že polyploidizace má pozitivní vliv na diverzifikaci. Navíc s polyploidizací často souvisí mezidruhovému křížení, které také podporuje variabilitu a speciaci druhů (Leitch & Bennet 1997, Levin 2002). Zároveň se začíná uplatňovat názor, že polyploidie mohou mít v rámci jednoho druhu mnohonásobný nezávislý původ. Tradiční názor, že polyploidní druh vzniká vzácně, pouze jednou a v rámci jedné populace, je už minulostí (Leitch & Bennet 1997, Soltis et al. 2007). Po duplikaci genomu může docházet k zafixování nových genů a tvorbě evolučních novinek. Jiné geny se mohou naopak vypínat nebo úplně ztrácet. To souvisí s jevem zvaným „genome downsizing“ (Spoelhof et al. 2017, Wang et al. 2021).

Na evoluční potenciál polyploidů má vliv původ sekvencí DNA, tedy od jakého rodiče získal potomek jaké geny. Důležité také je, o jaký typ sekvencí se jedná (zdali obsahují repetitivní DNA nebo kódující DNA), jaké mají umístění na chromozomu a jak daleko leží od centromer nebo satelitů. Důležitý je i stupeň genetické podobnosti mezi odlišnými genomy, které jsou následně spojeny v jednom polyploidním jádře, nebo třeba stupeň polyploidie (Leitch & Bennet 1997, Levin 2002).

Velké množství naměřených velikostí genotypů (C-value) u mnoha krytosemenných rostlin umožnilo vědcům poznání evolučních trendů ve velikost genomu v souvislosti s polyploidizací. Obecně bylo předpokládáno, že s duplikací genomu se budou C-value (holoploidní velikost genomu) a C_x -value (monoploidní velikost genomu) přímo úměrně zvětšovat. Analýza více než 10000 naměřených velikostí rostlinného genomu ukázala, že většina druhů má menší genom, než bylo očekáváno. Tedy že monoploidní velikosti genomu rostou nepřímo úměrně s ploidním stupněm a holoploidní velikosti genomu se snižují s ploidním stupněm. Tento trend ztráty DNA u polyploidů najdeme v literatuře nejčastěji pod pojmem „genome downsizing“. Jak už bylo zmíněno v kapitole o typech polyploidie podle stáří, polyploidizací se zvětšuje celý genom a buňka se tak dostává do nerovnovážného stavu.

Proto v buňce po polyploidizaci dochází k eliminacím nekódujících sekvencí DNA, které představují velkou část genomu organismů, nebo se úplně ztrácí celé chromozomové segmenty, případně části sekvencí DNA a podobně (Leitch & Bennet 2004, Weiss-Schneeweiss & Schneeweiss 2012, Wang et al. 2021).

Při porovnávání velikostí genomů diploidů s tetraploidy dnes víme, že množství DNA se mezi generacemi snižuje ve velmi malém množství. Takto malé množství DNA se stává problémem při vysvětlování působení selekčních tlaků, při překonávání síly genetického driftu a zmenšování velikosti genomu. Je jisté, že po duplikaci genomu následuje ztráta některých genů nebo jejich umlčování (epigenetické změny) a již výše zmíněná diploidizace. Například u kukuřice bylo potvrzeno, že od poslední polyploidizační události před 11 miliony lety byla ztracena více než polovina duplikovaných genů (Adams & Wendel 2005, Leitch & Leitch 2008). Z evolučního hlediska se pak nabízejí dvě vysvětlení (Wang et al 2021).

První vysvětlení se týká zmenšování genomu po duplikaci, kdy se rostlina snaží snížit náklady dusíku a fosforu, které potřebuje na syntézu nukleových kyselin pro s ploidií zvětšující se genom. Rostliny s větším genomem tak mohou být ohroženy konkurencí rostlin s menším genomem, které nejsou tolik náročné na zdroj dusíku a fosforu (Šmarda et al. 2013, Wang et al. 2021). Toto tvrzení by také mohla podporovat skutečnost, že parazitický druh *Viscum album* L. má velkou velikost genomu právě proto, že pro něj neexistuje limitace dusíkem ani fosforem. Zajímavé jsou také hmyzožravé rostliny, pro které je typická malá velikost genomu, což by opět odpovídalo ekologické selekci rostlin na chudší půdy s extrémně nízkým obsahem dusíku a fosforu (Veleba et al. 2020, Wang et al. 2021).

Druhé vysvětlení se týká zmenšení genomu po duplikaci, kdy dochází ke změnám ve velikosti buňky a tím i zvýšení nároků na absorpci CO₂, snížení účinnosti fotosyntézy a zvětšení ztrát vody v buňkách. Takto může být u rostlin definována například minimální velikost buněk průduchů, která pak přímo ovlivňuje výměnu plynů a tím nepřímo udává i maximální hustotu průduchů v listech. Malé průduchy o vysoké hustotě tak lépe dodávají CO₂ fotosyntetizujícím buňkám. Zároveň se malé průduchy uzavírají rychleji než velké, a tudíž zvyšují efektivitu využívání vody rostlinou (Beaulieu et al. 2008, Lawson & Vialet–Chabrand 2019, Roddy et al. 2020, Wang et al. 2021).

3.4 Charakteristika okruhu *Ornithogalum umbellatum* agg.

Ornithogalum umbellatum agg. je taxonomicky velmi problematickou skupinou. Jedná se o polyploidní komplex, u kterého se jednotlivé cytologické odlišnosti včetně ploidií nijak výrazně morfologicky neprojevují. Jedná se totiž o taxony v raném stádiu speciace, tudíž

je těžké odlišit morfologické znaky dané příbuzností od konvergentních znaků způsobených selekčními tlaky nebo náhodou (Hrouda 1980). Rostliny navíc bývají často přehlíženy, jelikož jejich doba květu je velmi krátká a tenké zelené listy často splývají s travním porostem. Řada populací se také vyskytuje synantropně, kde se porost pravidelně seče a rostliny mají možnost se rozmnožovat pouze vegetativně. K tomu všemu se ještě pojí fakt, že se jedná o oblíbené okrasné rostliny mezi zahrádkáři a výskyt populací snědků často může být spojen se zplaňováním ze záhonů a trávníků spravovaných člověkem. Z toho důvodu je zařazení *O. umbellatum* agg. do systému u mnoha autorů různě interpretované a dodnes se setkáváme s různým pojmenováním nejenom ve střední Evropě, ale i v České republice (Hrouda 1980, Hroneš et al. 2019).

Podle současného pojetí podle Květeny ČR patří *Ornithogalum umbellatum* agg. do podrodu *Ornithogalum* subgen. *Ornithogalum*. V rámci *O. umbellatum* agg. se pak obecně rozlišují tři taxony, které částečně zohledňují cytologickou variabilitu komplexu. Základní chromozomové číslo podrodu je $x = 9$. Popisovány jsou cytotypy diploidní, triploidní, tetraploidní, pentaploidní a hexaploidní ($2n = 18, 27, 36, 45$ a 54 ; Hrouda 2010).

Z morfologického hlediska se jedná o geofytní rostliny tvořící hroznovitá květenství s šestičetnými, hvězdovitě rozestálými bílými květy. Okvětní lístky mají zelený střední pruh, nitky tyčinek jsou bez zubů a odspodu se zužují. Cibule je důležitým determinačním znakem pro rozeznávání jednotlivých taxonů v rámci *O. umbellatum* agg. U diploidů má cibule protáhlé kulovitý tvar a netvoří pacibulky (někdy může vytvářet pacibulky, ale ve velmi malém počtu). Z toho důvodu je v přírodě najdeme hlavně jako jednotlivě rostoucí jedince. U triploidů, pentaploidů a hexaploidů se pak tvoří velké množství pacibulek. Triploidní jedinci mají cibule velmi protáhlé a z pacibulek často vyrůstají listy. Vytváří husté trsy. Pentaploidi a hexaploidi mají mateřské cibule naopak spíše široce zploštělé. Pacibulky se nachází jak kolem hlavní cibule, tak pod jejím obalem, což může vytvářet dojem hrbolatého povrchu. Pacibulky bývají spíše bezlisté a mívají tvar kulovitých čoček. Také se jedná o trsnaté rostliny, které navíc ve srovnání s ostatními cytotypy dosahují největšího vzrůstu. I přes to, že je morfologie cibulí nejpresnějším determinačním znakem, stále bývá při zakládání položek nebo při obyčejné determinaci v terénu opomíjena. (Hrouda 2010, Štolfová 2017, Hroneš & Uvírová 2020). S rostoucí ploidií se snižuje počet semen v tobolce, a tudíž se mění i její struktura. Jedná se o dobrý doplňující determinační znak, kdy nižší ploidní úrovně tvoří více semen, pouzdra tobolk jsou plná a žebra tobolky se tak po dvou sblížují. Rostliny vyšších ploidií tvoří menší počet semen, pouzdra tobolk tak mohou být i úplně prázdná a tím pádem nabývají žebra

pravidelného uspořádání (Hrouda 2010). Nižší počet semen u vyšších ploidii souvisí také s tím, že tyto rostliny vytváří pacibulky, a tudíž energii investují spíše do vegetativního rozmnožování (van Raamsdonk 1985).

Cytotypy se liší i fenologicky, kdy diploidi vykvétají nejdříve a triploidi naopak nejpozději. Doba květu je obecně velmi krátká, kvetou na jaře na přelomu dubna a května. Často tak bývají rostliny v porostu přehlíženy (Hrouda 2010, Štolfová 2017). Mírnou odlišnost můžeme pozorovat i ve stanovištních nárocích. Diploidní populace preferují spíše suchá a osluněná stanoviště. Často rostou na mezích, stráních, sušších loukách a pastvinách, ale najdeme je i v prosvětlených akátinách a křovinách. Antropogenní stanoviště pro ně nejsou typická. Rostou jak na půdách písčitých, tak na půdách jílovitých. Vyhýbají se kyselým substrátům. Triploidní populace jsou výrazně synantropní, často je najdeme při okrajích komunikací, v příkopech, ve městských trávnících a parcích, jindy pak na mezích, loukách a vzácně i ve světlých lesích. Rostliny to jsou spíše mezofilní, které preferují vlhké, hlinité, hlubší, na živiny bohaté půdy. Vyhledávají slabě kyselé i slabě zásadité substráty. Pentaploidní populace a hexaploidní populace najdeme především na vlhkých stanovištích, jako jsou například deprese podél komunikací nebo třeba i vlhké louky a lužní lesy (Prokešová 2019). Dalo by se říct, že především vyšší ploidní stupně *O. umbellatum* agg. mají jisté preference pro antropogenní stanoviště (akátiny, trávníky a parky, křoviny, okraje komunikací). V minulosti se jednalo dokonce o častý polní plevel rostoucí třeba i na vinicích. Z toho se usuzuje, že se jedná o nepůvodní taxony pro Českou republiku, nicméně nemůžeme bezpečně určit, kdy k nám byly zavlečeny (Hrouda 2010, Hroneš 2019).

V rámci agregátu *O. umbellatum* se podle morfologie a cytologie rozlišují v Květeně ČR tři taxony *O. kochii*, *O. angustifolium* a *O. umbellatum*. Do taxonu *O. kochii* se řadí rostliny diploidní, do taxonu *O. angustifolium* se řadí rostliny triploidní a do taxonu *O. umbellatum* se řadí pentaploidní a hexaploidní rostliny (Hrouda 2010). Podle aktuální typifikace by mělo být používáno pro diploidy jméno *O. kochii*, pro triploidy jméno *O. umbellatum* a pro pentaploidy s hexaploidy jméno *O. divergens* (Martínez-Azorín et al. 2009). V literatuře se zmiňují také tetraploidní populace, o kterých je v Květeně ČR pouze poznámka, že se vyskytují v západní Evropě. Hrouda ve své disertační práci zmiňuje populace tetraploidů nebo smíšené populace tetraploidů s diploidy nalezené na území Slovenska a přiřazuje jim jméno *O. ruthenicum* subsp. *serotinum*. Toto jméno je však neplatné, a proto je zatím tento cytotyp řazen pod jméno *O. kochii* (Pravcová 2021). Dále popisuje tetraploidy jako morfologicky velmi podobné rostliny s diploidy. Tuto podobnost pak přisuzuje autopolyloidnímu vzniku tetraploidní populace.

Tetraploidi se od diploidů údajně liší větším počtem pacibulek a pozdější dobou květu (Hrouda 1980). V západní Evropě pravděpodobně existují další tetraploidi, kteří jsou odvození od triploidních cytotypů, avšak o jejich morfologii i taxonomické příslušnosti se toho moc neví (Hrouda 2010). Aktuálně platné taxonomické pojetí s přiřazenými cytotypy i s naměřenou průměrnou monoploidní velikostí genomu (Cx) je zobrazeno v tabulce č. 1 (Pravcová 2021).

Podle studií z jižních Čech byly také objeveny heptaploidní populace ($2n = 7x$; počet chromozomů odhadnut přibližně) doposud bez bližšího taxonomického zařazení. Populace byly nalezeny celkem tři, dvě z Budějovické pánve a jedna z Třebońska. Rostliny rostly na synantropních stanovištích, a proto se usuzuje, že se jedná o zplaněné populace (Kunzová et al. 2020). Při studiu velikosti genomu u všech cytotypů tohoto komplexu pomocí průtokové cytometrie byla ověřena existence všech šesti ploidních úrovní (tabulka č.1).

Tabulka č. 1: Monoploidní velikosti genomu cytotypů *Ornithogalum umbellatum* agg., N vyjadřuje počet jedinců. Převzato z Pravcová 2021.

Taxon	Ploidie	N	Průměrná monoploidní velikost genomu Cx [pg]	Procento zvýšení/snížení genomu vzhledem k diploidní úrovni
<i>O. kochii</i>	2x	30	8,45	
<i>O. umbellatum</i>	3x	10	8,66	+2,49
<i>O. kochii</i>	4x	10	8,48	+0,36
<i>O. divergens</i>	5x	28	8,17	-3,31
<i>O. divergens</i>	6x	5	7,97	-5,68
<i>O. divergens</i>	7x	6	7,67	-9,23

4. Materiál a metody

4.1 Karyologický přehled populací ve střední Evropě

Informace o karyologii a výskytu konkrétních populací ve střední Evropě byly čerpány především z karyologických atlasů (Dobeš & Vitek 2000, Májovský & Murín 1987), online karyologické databáze (Paule et al. 2017) a dílčích publikací (Hrouda 1980, Skalińska et al. 1961, Löve 1973). Získané informace z literatury byly zpracovány do přehledné tabulky v programu MS Excel (verze 2019). Současně byly ke každé lokalitě vypracovány georeference, podle kterých byla zhotovena mapa výskytu všech populací různých ploidních stupňů v programu QGIS 3.12. Jména taxonů v celé práci jsou řízena taxonomickým rozdělením podle nejnovější typifikace (Martínez-Azorín et al. 2009) a Pravcové, která se ve své práci zabývala závislostí velikosti genomu a ploidního stupně jednotlivých populací (Pravcová 2021).

4.2 Rostlinný materiál

Materiál pro stanovení počtu chromozomů byl odebírán z rostlin pěstovaných ve sklenících katedry botaniky přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci. V rámci několikaletého výzkumu se na sběru rostlin podíleli Michal Hroneš a kolektiv, kdy byly jednotlivé rostliny odebírány z různých populací ve střední Evropě, byly označeny speciálním třímístným kódem populace a pořadovým číslem jedince v populaci. Následně byla metodou průtokové cytometrie stanovena jejich ploidní úroveň a relativní velikost genomu (Hroneš et al. nepublikováno). Relativní velikost genomu byla stanovena měřením s interním standardem *Vicia faba* 'Inovec' (2C = 26,9 pg; Doležel et al. 2007).

Na základě získaných informací z cytometru o ploidní úrovni byly pro mou práci vybrány rostliny s průměrnou, hraniční nebo nejasnou relativní velikostí genomu, u kterých byly následně stanoveny počty chromozomů (tabulka č. 2).

Tabulka č. 2: Přehled odebraných jedinců populací, u kterých byla metodou průtokové cytometrie stanovena ploidní úroveň a relativní velikost genomu dosahující nejasných nebo hraničních hodnot. Pro jedince LOM3, KAL4 a ZOB2 nebyly hodnoty v cytometru naměřeny.

Taxon	Kód a číslo jedince	Ploidie	Poměr vzorek/standard
<i>O. kochii</i>	SLA7	2x	0,544
<i>O. kochii</i>	BLA4	2x	0,535
<i>O. kochii</i>	NER8	2x	0,517
<i>O. kochii</i>	ZIB2	2x	0,528
<i>O. umbellatum</i>	STZ1	3x	0,894
<i>O. umbellatum</i>	LHO2	3x	0,811
<i>O. kochii</i>	ŠTR2	4x	1,054
<i>O. kochii</i>	ŠTR3	4x	1,073
<i>O. umbellatum</i>	BRA1	3x	0,841
<i>O. divergens</i>	BAJ4	5x	1,201
<i>O. divergens</i>	CBU7	7x	1,620
<i>O. divergens</i>	GRY4	6x	1,526
<i>O. kochii</i>	BRM3	3x	0,670
<i>O. kochii</i>	POO3	2x	0,662
<i>O. divergens</i>	ŠTR19	6x	1,408
<i>O. kochii</i>	CHL5	4x	1,075
<i>O. divergens</i>	CHL6	5x	1,221
<i>O. kochii</i>	CHL8	4x	1,026
<i>O. divergens</i>	INN3	5x	1,322
<i>O. divergens</i>	INN7	5x	1,323
<i>O. divergens</i>	LOM3	5x	-
<i>O. divergens</i>	MIR2	5x	1,193
<i>O. umbellatum</i>	OPO1	4x	1,123
<i>O. umbellatum</i>	OPO3	3x	0,895

Taxon	Kód a číslo jedince	Ploidie	Poměr vzorek/standard
<i>O. umbellatum</i>	POH5	3x	0,803
<i>O. kochii</i>	POO2	2x	0,624
<i>O. kochii</i>	SPL2	2x	0,587
<i>O. divergens</i>	STE5	6x	1,425
<i>O. divergens</i>	ŠTR30	6x	1,561
<i>O. divergens</i>	VAJ3	5x	1,197
<i>O. divergens</i>	ALS1	5x	1,200
<i>O. divergens</i>	BAJ3	5x	1,150
<i>O. divergens</i>	LTV1	6x	1,509
<i>O. umbellatum</i>	OPO2	4x	1,192
<i>O. umbellatum</i>	BUK1	3x	0,916
<i>O. divergens</i>	CKR1	5x	1,299
<i>O. kochii</i>	FLO2	2x	0,540
<i>O. umbellatum</i>	KAL4	3x	-
<i>O. umbellatum</i>	PLA1	3x	0,873
<i>O. kochii</i>	VIN1	2x	0,532
<i>O. kochii</i>	ZOB2	2x	-

4.2.1 Stanovení počtu chromozomů

Pro stanovení počtu chromozomů bylo vybráno 71 jedinců z 51 populací z Česka, Slovenska, Rakouska, Polska, Maďarska a Německa. Z vybraných jedinců byly odebrány kořinky s rostoucími kořenovými špičkami. Odběry byly prováděny v prosinci, lednu a únoru, kdy u cibulí snědků ustupovala zimní dormance a vyrůstaly první kořeny. Kromě roční doby byla preferována také denní doba samotného odběru, a to v ranních hodinách (7:00–8:00), kdy je růst kořenů intenzivní.

Odříznuté kořinky byly zbaveny nečistot v destilované vodě a poté ponechány v 8-hydroxychinolinu po dobu 6 hodin při pokojové teplotě a ve tmě. Toto předpůsobení způsobilo narušení dělicího vřeténka, nedošlo k rozchodu jednotlivých chromatid, chromozomy se zkrátily a nabyly tak lépe počítatelného rozložení. Předpůsobení bylo ukončeno propláchnutím kořinek destilovanou vodou a následně byl rostlinný materiál přenesen do fixační směsi 96% ethanolu a ledové kyseliny octové v poměru 3:1. Ve fixační směsi byly kořinky uchovávány v lednici při teplotě 4 °C po dobu alespoň 2 hodin. Následoval postup macerace, při kterém byly kořinky opět opláchnuty v destilované vodě a ponořeny do směsi koncentrované kyseliny chlorovodíkové a 96% ethanolu v poměru 1:1. Kořinky byly v macerační směsi ponechány 4 minuty, aby došlo k rozrušení středních lamel a buněčných stěn. Poté byly propláchnuty v destilované vodě, přeneseny na podložní sklíčko a zakápnuty železitým acetokarmínem. Aby došlo k dostatečnému navázání barviva na chromatinové

struktury, byly kořínky barveny 5 minut. Následně byl proveden řez žiletkou, kdy byl odstraněn nepotřebný zbytek kořínku od samotné kořenové špičky. Pomocí krycího sklíčka a preparační jehly byl proveden roztlak kořenové špičky v kapce barviva. V závěru bylo sklíčko krátce nahříváno nad kahanem.

Hotový roztlak byl pozorován v mikroskopu Olympus BX60F-3, kde byla fotodokumentace zajišťována kamerou Olympus DP72 při zvětšení 400x, dále také v mikroskopu Carl Zeiss, Axio Scope.A1, kde byla fotodokumentace zajišťována kamerou Axiocam 105 color při zvětšení 630x. Samotné stanovení počtu chromozomů bylo vyhodnocováno z pořízených fotografií.

5. Výsledky

5.1 Karyologický přehled populací ve střední Evropě

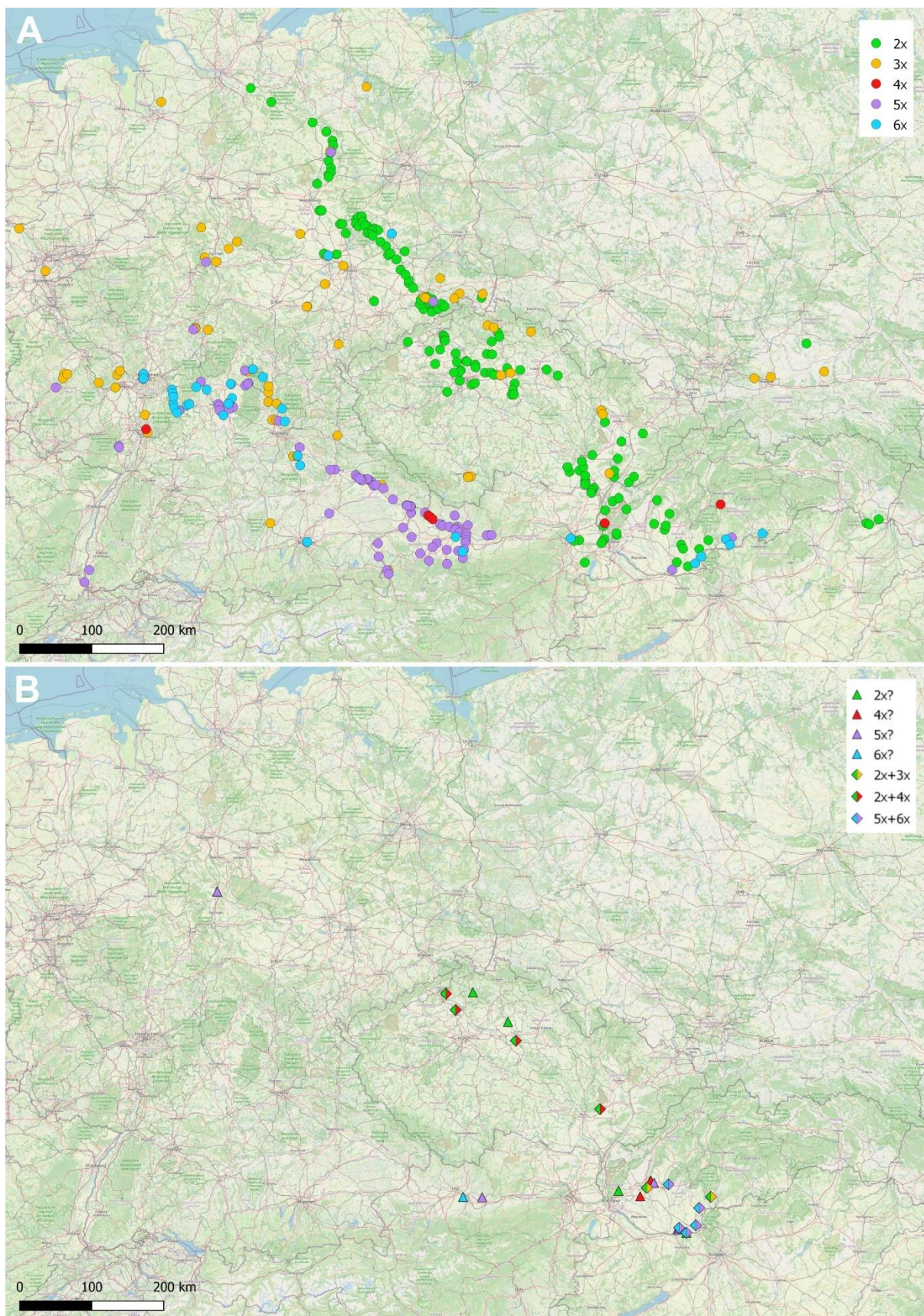
Při vypracovávání karyologického přehledu populací ve střední Evropě bylo nalezeno 388 záznamů z Česka, Německa, Polska Rakouska a Slovenska. Pro Maďarsko nebyly žádné relevantní karyologické údaje nalezeny. U těchto populací byly získány informace o ploidním stupni, stanoveném počtu chromozomů a přesném popisu lokality nálezu (příloha č. 1). Originální jména taxonů z literatury se často lišila od aktuálně používaných jmen taxonů.

Nejvíce bylo nalezeno diploidních populací (167) vyskytujících se na území všech pěti zemí, tedy hlavně v Česku a Německu, ale také na Slovensku, v Rakousku a jedna populace i v Polsku. Triploidních populací bylo nalezeno 68, nejvíce v Německu, Česku, ale i v Rakousku a Polsku. Žádný záznam nebyl nalezen pro Slovensko. Tetraploidů bylo nalezeno nejméně, a to pouhých 6 populací. Konkrétně se jednalo o tři rakouské, dvě slovenské a jednu německou populaci. Pentaploidních populací bylo nalezeno 91. Nejvíce záznamů připadalo Německu, poté Rakousku, ale 3 záznamy také Slovensku. V počtu 36 populací byli zaznamenáni hexaploidi, nejvíce opět v Německu, ale pár populací také v Rakousku a na Slovensku. Celkově na území Polska byly nalezeny karyologické údaje pro pouhé 4 populace *O. umbellatum* agg.

Aneuploidních populací bylo nalezeno celkem 13. Pět populací aneuploidů bylo zaznamenáno pro počty chromozomů $2n = 40, 41, 42, 45, 46, 47, 48, 49$. Méně pak byly zastoupeny počty chromozomů $2n = 17, 18, 19$ a $2n = 36, 37, 38$, vzácně i jedna populace s počtem $2n = 54 + 1B$. Poskrovnou se v literatuře objevily i informace o smíšených populacích, kterých bylo nalezeno celkem 11. Na jihovýchodě Slovenska byly nalezeny 2 populace smíšených diploidů s tetraploidy nebo také 5 populací smíšených pentaploidů s hexaploidy.

Na území Česka pak byly zaznamenány 4 populace smíšených diploidů s tetraploidy, viz mapa (obrázek č. 4B).

Kromě těchto dobře specifikovaných záznamů bylo v literatuře dohledatelných několik dalších populací, u kterých však nebylo možné získat bližší informace o lokalitě nebo o způsobu počítání chromozomů. Jediné dostupné informace k těmto údajům jsou země původu a počet chromozomů. Z toho důvodu nejsou v přehledu uvedeny. Jednalo se o diploidní populaci ($2n = 18$) z Maďarska uváděnou pod názvem taxonu *Ornithogalum gussonei* (Pólya 1949), diploidní populaci ($2n = 18$) z bývalého Československa uváděnou pod názvem *O. gussonei*, diploidní, triploidní a aneuploidní populace ($2n = 18, 19, 20 + B, 27, 28, 29$) z Polska uváděné pod názvem taxonu *O. gussonei* a diploidní, triploidní, tetraploidní a aneuploidní populace ($2n = 18, 19, 27, 28, 36$) z Polska uváděné pod názvem taxonu *O. umbellatum* (Czapik 1965).



Obrázek č. 4: Výskyt populací *Ornithogalum umbellatum* agg. se stanovenými počty chromozomů z literatury. A) Hlavní ploidní stupně (zobrazeny zelenými symboly diploidní,

žlutými symboly triploidní, červenými symboly tetraploidní, fialovými symboly pentaploidní a modrými symboly hexaploidní populace). B) Smíšené populace hlavních ploidních stupňů a aneuploidní rostliny (symboly kosočtverce jsou zobrazeny smíšené populace a symboly trojúhelníku aneuploidní populace; zelenožlutý kosočtverec označuje smíšené populace diploidů s triploidy, zelenočervený kosočtverec označuje smíšené populace diploidů s tetraploidy a modrofialový kosočtverec označuje smíšené populace pentaploidů s hexaploidy; zelené trojúhelníky označují aneuploidní populace s chromozomovými počty $2x = 17, 18, 19$; červené trojúhelníky označují aneuploidní populace s chromozomovými počty $2x = 36, 37, 38$; fialové trojúhelníky označují aneuploidní populace s chromozomovými počty $2x = 40, 41, 42, 45, 46, 47, 48, 49$; modrý trojúhelník označuje aneuploidní populaci s chromozomovým počtem $2x = 54 + B$.

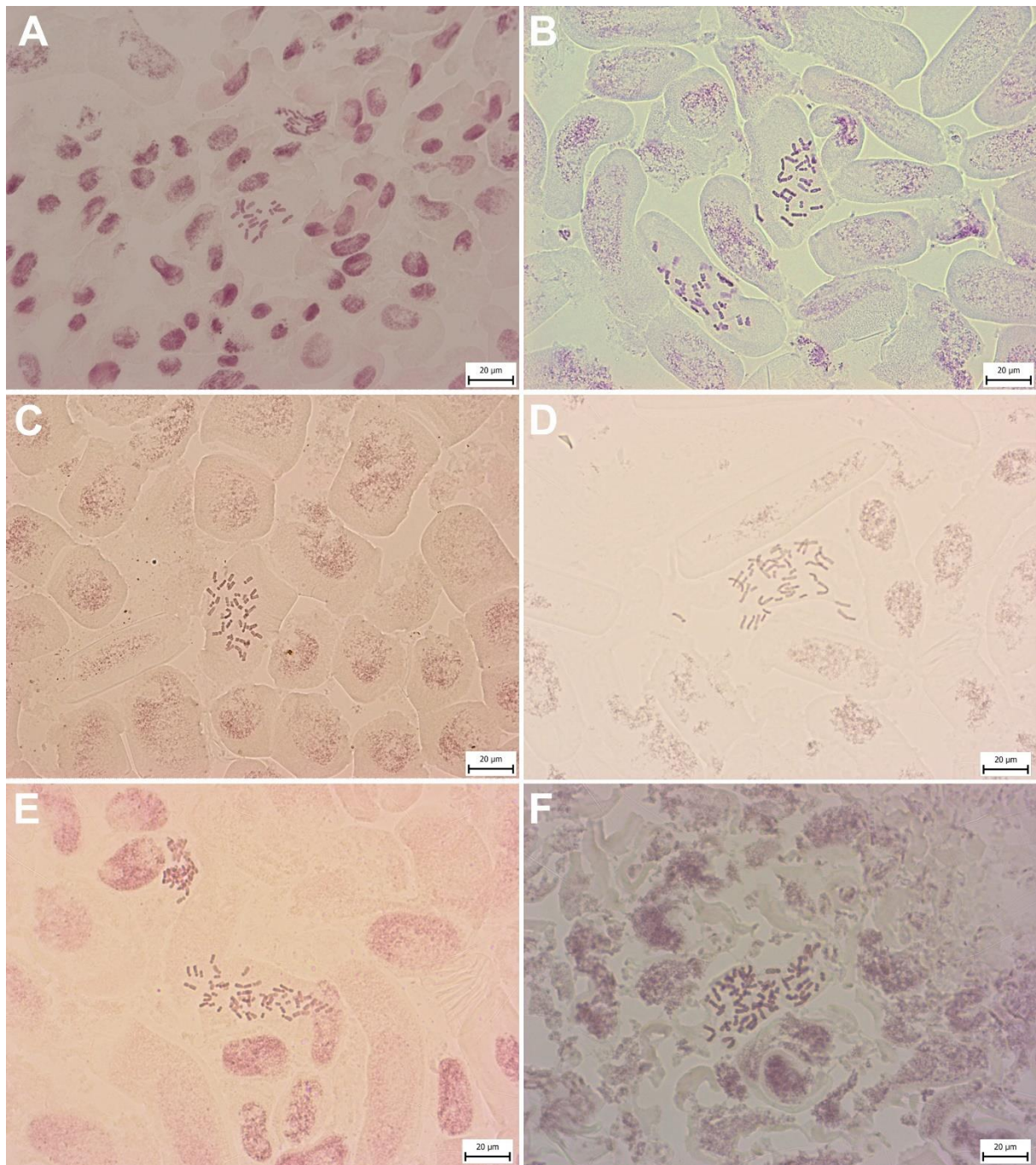
5.2 Stanovení počtu chromozomů

Pro stanovení počtu chromozomů bylo vybráno 71 jedinců z 51 populací z území Česka, Maďarska, Německa, Polska, Rakouska a Slovenska. Z celkového výběru se podařilo stanovit chromozomové počty pouze pro 38 jedinců (tabulka č. 3). U zbylých vzorků se opakovaně nenacházely buňky ve fázi mitózy nebo byly chromozomy špatně spiralizovány, případně příliš hustě nahloucheny.

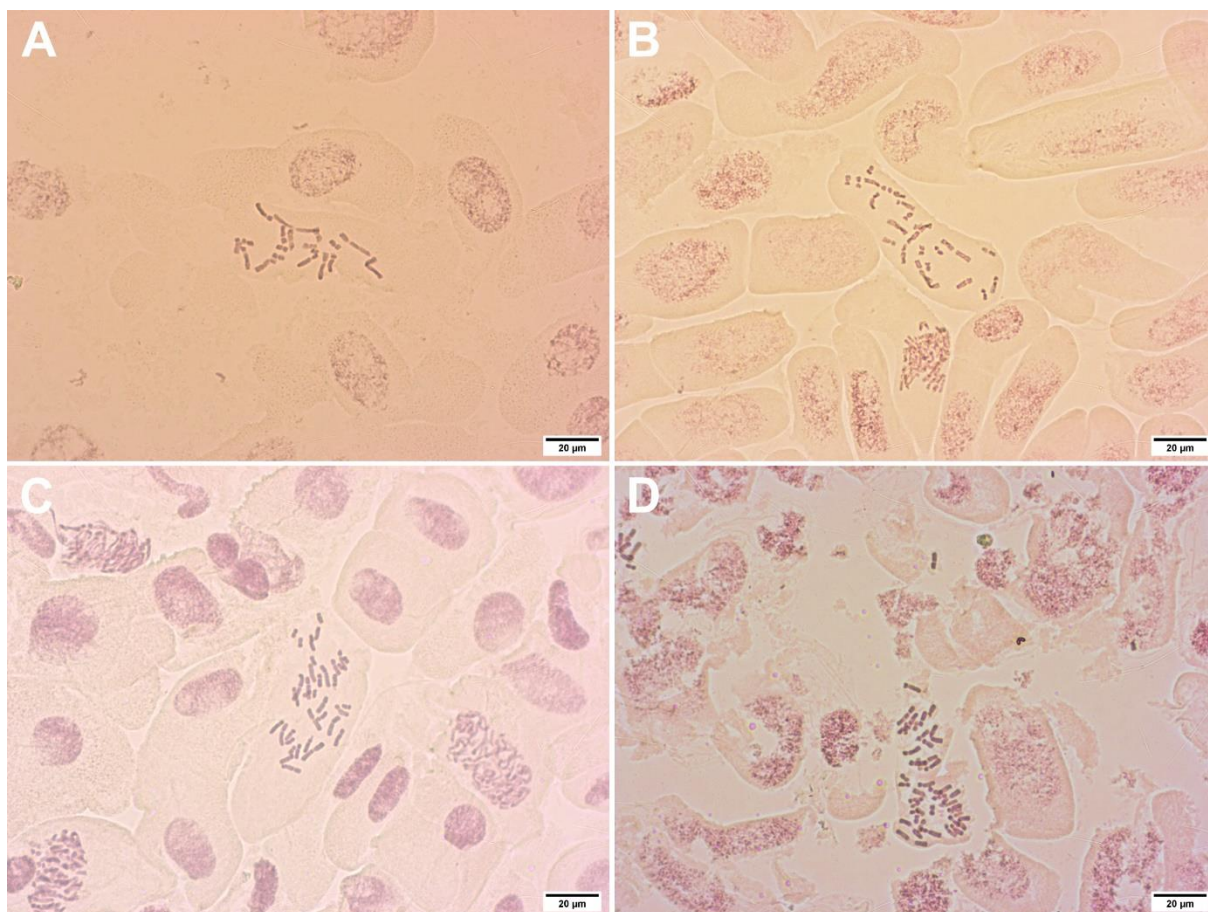
Byly potvrzeny všechny ploidní úrovně, které byly předpokládány podle hodnot relativních velikostí genomu získaných cytometrickým měřením (obrázek č. 5). Počet chromozomů byl stanoven pro 6 diploidních populací z Česka a 2 diploidní populace ze Slovenska. Dále se podařilo napočítat chromozomy pro 8 triploidních populací z Česka a 1 triploidní populaci z Německa. Počty chromozomů u tetraploidních populací se podařilo ověřit pouze pro 2 populace, z toho jedna pocházela ze Slovenska a druhá z nich byla smíšená. Jednalo se o populaci tetraploidů s triploidy z Opavy. Pentaploidní počty chromozomů se podařilo ověřit pro 7 populací z území Česka, Maďarska, Polska, Rakouska a Slovenska. Hexaploidní počty chromozomů se podařilo ověřit pro 5 populací z území Česka, Rakouska a Slovenska. Pro populaci z Českých Budějovic byl dokonce napočítán heptaploidní počet chromozomů. Pro populaci ze Staré Vsi nad Ondřejnicí byl stanoven aneuploidní počet chromozomů ($2n = 19, 20$; obrázky č. 6, 7 a 8).

Problémové byly rostliny odebrané ze slovenské populace u obce Chľaba (CHL5, CHL6, CHL8), u kterých byl stanoven počet chromozomů ca. $2n = 45$. Kvůli nedostatečné spiralizaci chromozomů nebylo možné stanovit jejich přesný počet a pro tuto populaci by bylo

vhodné stanovení počtu chromozomů opakovat. V tabulce ani v mapě nejsou tyto rostliny uvedeny.



Obrázek č. 5: Příklady pořízených metafázních roztlakových preparátů, zvětšení 400x. A) Diploidní jedinec (BLA4) s $2n = 18$, B) triploidní jedinec (STZ1) s $2n = 27$, C) tetraploidní jedinec (ŠTR2) s $2n = 36$ D) pentaploidní jedinec (VAJ3) s $2n = 45$, E) hexaploidní jedinec (STE5) s $2n = 54$ F) heptaploidní jedinec (CBU7) s $2n = 63$.



Obrázek č. 6: Příklady pořízených metafázních roztakových preparátů, zvětšení 400x. A) Aneuploidní jedinec (POO2) s počtem chromozomů $2n = 19$, B) Triploidní jedinec z diploidní populace (BRM3) s $2n = 27$, C) tetraploidní jedinec z triploidní populace (OPO1) s $2n = 36$, D) pentaploidní jedinec (BAJ3) s $2n = 5x$ a relativní velikostí genomu odpovídající tetraploidní rostlině.

Tabulka č. 3: Přehled populací *Ornithogalum umbellatum* agg. u kterých byl úspěšně stanoven počet chromozomů. Doplněny jsou údaje pro jméno taxonu, unikátní kód populace a číslo jedince, počet chromozomů, ověřená nebo doplněná informace o ploidii, lokalita a sběratelé rostlin. Stanovením počtu chromozomů byla potvrzena existence diploidní, triploidní, tetraploidní, pentaploidní, hexaploidní, heptaploidní ale i aneuploidní či smíšené populace triploidů s tetraploidy.

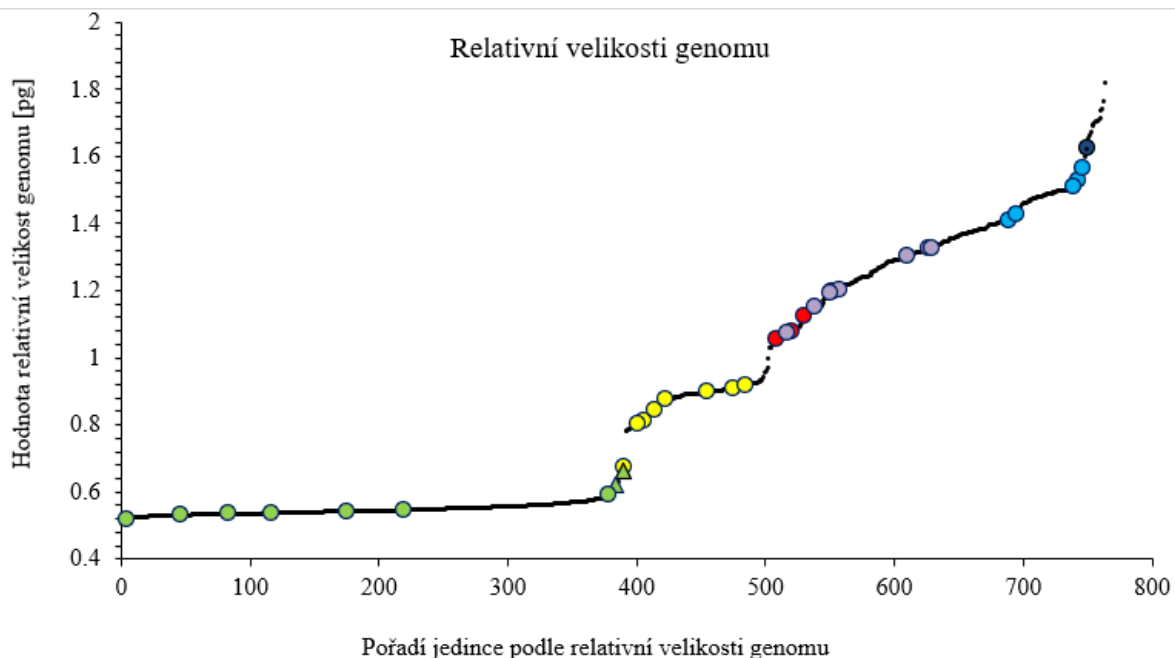
Taxon	Kód a číslo jedince	Počet chrom.	Ploidie	Země	Lokalita	Sběratel
<i>O. kochii</i>	SLA7	18	2x	CZ	Šlapanice, Přírodní památka Velký hájek, suchý trávník, 237 m n. m.	B. Píchalová & K. Štolfová
<i>O. kochii</i>	BLA4	18	2x	CZ	Blatnice pod Sv. Antonínkem, trávník pod kostelem, 345 m n. m.	M. Hroneš & L. Koblrová
<i>O. kochii</i>	NER8	18	2x	CZ	Olomouc - Neředín, městský trávník, 235 m n. m.	B. Píchalová & K. Štolfová
<i>O. kochii</i>	ZIB2	18	2x	CZ	Zibohlavý, údolí Pekelského potoka severně od obce, 260 m n. m.	M. Hroneš & L. Koblrová
<i>O. kochii</i>	POO3	20	2x +	CZ	Stará Ves nad Ondřejnicí, Košatka, mezofilní louky severně od soutoku Odry s Ondřejnicí, 240 m n. m.	M. Hroneš & A. Uvírová
<i>O. kochii</i>	POO2	19	2x +	CZ	Stará Ves nad Ondřejnicí, Košatka, mezofilní louky severně od soutoku Odry s Ondřejnicí, 240 m n. m.	M. Hroneš & A. Uvírová
<i>O. kochii</i>	SPL2	18	2x	CZ	Chroustov, Přírodní rezervace Stráně u Splavu, západně orientovaný strmý svah s acidofilními suchými loukami, 215 m n. m.	M. Hroneš & A. Uvírová
<i>O. kochii</i>	FLO2	18	2x	CZ	Olomouc, městský park Smetanovy sady, trávníky, 215 m n. m.	B. Píchalová & K. Štolfová
<i>O. kochii</i>	VIN1	18	2x	SK	Vinosady, Holubyho lesostep, okraj silnice v dubovém lese, 254 m n. m.	M. Hroneš & B. Trávníček
<i>O. kochii</i>	ZOB2	18	2x	SK	Nitra, Národní přírodní rezervace Zoborská lesostep, suché louky, 310 m n. m.	B. Trávníček & M. Hroneš
<i>O. umbellatum</i>	STZ1	27	3x	CZ	Stráž nad Nežárkou, mezofilní louky západně od města, 445 m n. m.	M. Hroneš, L. Koblrová & P. Kunzová
<i>O. umbellatum</i>	LHO2	27	3x	CZ	Lhotka, Přírodní památka Lhotka u Přerova, suchá louka, 250 m n. m.	M. Hroneš
<i>O. umbellatum</i>	BRA1	27	3x	D	Brachwitz, trávníky v aleji vedle cesty, 122 m n. m.	B. Trávníček
<i>O. kochii</i>	BRM3	27	3x	CZ	Brumovice, akátina západně od obce, 275 m n. m.	M. Hroneš

Taxon	Kód a číslo jedince	Počet chrom.	Ploidie	Země	Lokalita	Sběratel
O. umbellatum	OPO3	27	3x	CZ	Opava, pravý břeh řeky Opavy u mostu v ulici U Opavice, 251 m n. m.	M. Hroneš & A. Uvírová
O. umbellatum	POH5	27	3x	CZ	Pohránov, Přírodní památka U Pohránovského rybníka, dubový les, 220 m n. m.	M. Hroneš
O. umbellatum	BUK1	27	3x	CZ	Bukvice, trávníky v obci, 500 m n. m.	P. Kunzová
O. umbellatum	KAL4	27	3x	CZ	Černilov, les Kaltouz, mokrá louka na jihozápadním okraji lesa, 246 m n. m.	L. Koblřová
O. umbellatum	PLA1	27	3x	CZ	Hradec Králové, trávníky na břehu řeky Labe u obce Plácky, 232 m n. m.	M. Hroneš
O. kochii	ŠTR2	36	4x	SK	Chľaba, trávníky a keře u nádraží, 102 m n. m.	B. Trávníček
O. kochii	ŠTR3	36	4x	SK	Chľaba, trávníky a keře u nádraží, 102 m n. m.	B. Trávníček
O. umbellatum	OPO1	36	4x	CZ	Opava, pravý břeh řeky Opavy u mostu v ulici U Opavice, 251 m n. m.	M. Hroneš & A. Uvírová
O. umbellatum	OPO2	36	4x	CZ	Opava, pravý břeh řeky Opavy u mostu v ulici U Opavice, 251 m n. m.	M. Hroneš & A. Uvírová
O. divergens	BAJ4	45	5x	SK	Bajtava, zalesněná cesta do obce Leľa, 195 m n. m.	M. Hroneš, L. Koblřová & A. Uvírová
O. divergens	INN3	45	5x	A	Město Innsbruck, trávníky v parku u ulice Rennweg, 570 m n. m.	B. Trávníček
O. divergens	INN7	45	5x	A	Město Innsbruck, trávníky v parku u ulice Rennweg, 570 m n. m.	B. Trávníček
O. divergens	LOM3	45	5x	PL	Lomza, trávníky vedle hřbitova, 105 m n. m.	B. Trávníček
O. divergens	MIR2	45	5x	CZ	Miřslav, akátový les severovýchodně od obce, 233 m n. m.	M. Hroneš & L. Koblřová
O. divergens	VAJ3	45	5x	HU	Vajta, akátový les severně od obce, 140 m n. m.	M. Hroneš, L. Koblřová & G. Király
O. divergens	ALS1	45	5x	HU	obec Alsószölnök (u města Szentgotthárd), trávníky u kapličky na západním okraji obce, 236 m n. m.	B. Trávníček, G. Király & V. Žíla
O. divergens	BAJ3	45	5x	SK	Bajtava, zalesněná cesta do obce Leľa, 195 m n. m.	M. Hroneš, L. Koblřová & A. Uvírová
O. divergens	CKR1	45	5x	CZ	Český Krumlov, severovýchodní svah Křížové hory, mezofilní louky a křoviny, 600 m n. m.	M. Lepší & P. Kunzová

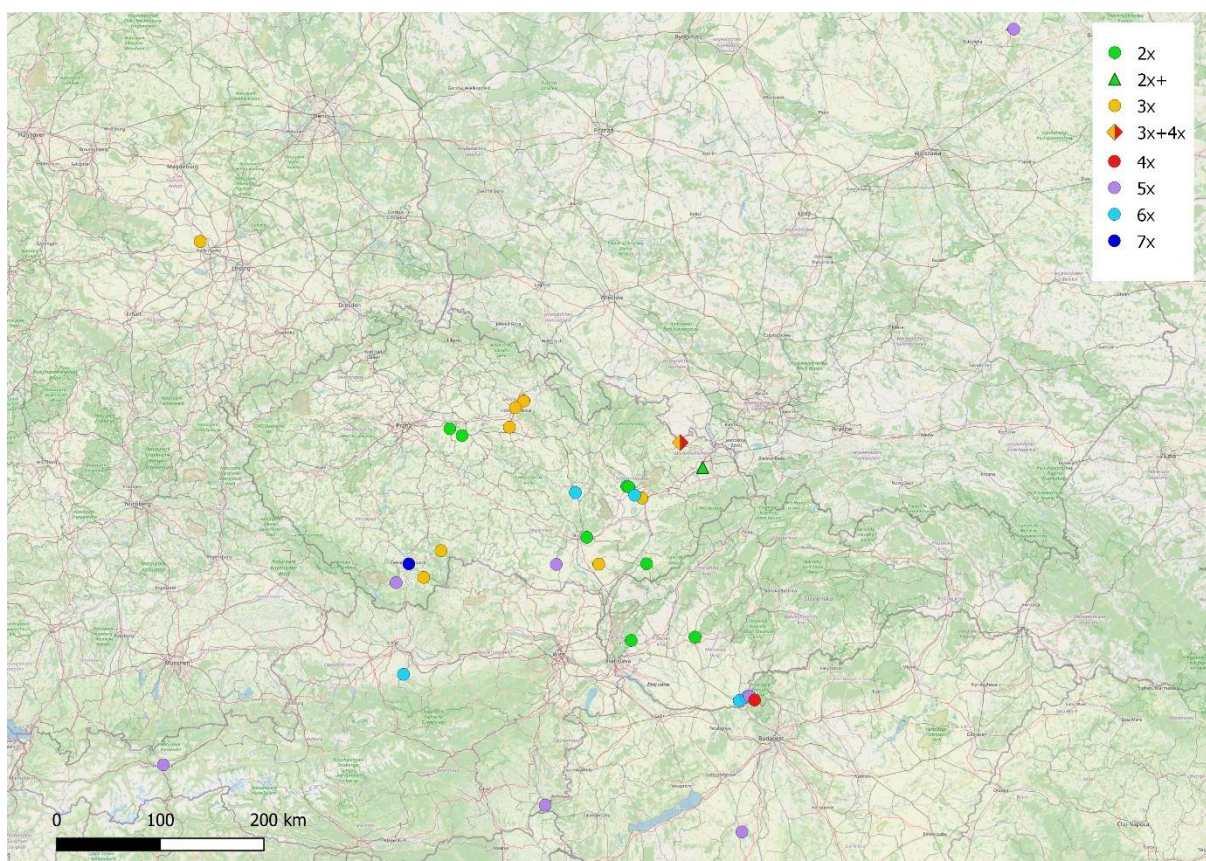
Taxon	Kód a číslo jedince	Počet chrom.	Ploidie	Země	Lokalita	Sběratel
O. divergens	GRY4	54	6x	CZ	Grygov, řídký porost akátiny vlevo od polní cesty na Krčmaň, 218 m n. m.	M. Hroneš & A. Uvírová
O. divergens	ŠTR19	54	6x	SK	Belá, keře u cesty východo-jihovýchodně od obce, 163 m n. m.	B. Trávníček
O. divergens	STE5	54	6x	A	Štýr, trávníky v parku v centru města	B. Trávníček
O. divergens	ŠTR30	54	6x	SK	Bajtava, travnatý okraj cesty směrem na obec Kamenice nad Hronom, 152 m n. m.	B. Trávníček
O. divergens	LTV1	54	6x	CZ	Letovice, trávníky v zámeckém parku, 370 m n. m.	B. Trávníček
O. divergens	CBU7	63	7x	CZ	České Budějovice, ulice Františka Halase, městské trávníky, 390 m n. m.	M. Hroneš, L. Koblrová, P. Kunzová & M. Lepší

5.3 Srovnání zjištěných výsledků s údaji z průtokové cytometrie

Zjištěné počty chromozomů byly použity pro kalibraci dříve zjištěných relativních velikostí genomu. Pro diploidní populace byly naměřeny hodnoty mezi $x_{\min.2x} = 0,517$ a $x_{\max.2x} = 0,587$. Pro aneuploidní populace byly naměřeny hodnoty mezi $x_{\min.2x?} = 0,624$ a $x_{\max.2x?} = 0,662$. Pro triploidní populace byly naměřeny hodnoty mezi $x_{\min.3x} = 0,670$ a $x_{\max.3x} = 0,916$. Pro tetraploidní populace byly naměřeny hodnoty mezi $x_{\min.4x} = 1,053$ a $x_{\max.4x} = 1,123$. Pro pentaploidní populace byly naměřeny hodnoty mezi $x_{\min.5x} = 1,072$ a $x_{\max.5x} = 1,323$. Pro hexaploidní populace byly naměřeny hodnoty mezi $x_{\min.6x} = 1,409$ a $x_{\max.6x} = 1,561$. Pro heptaploidní populace byly naměřena hodnota $x_{7x} = 1,620$. S rostoucím ploidním stupněm se začaly hodnoty relativní velikosti genomu pro tetraploidy a pentaploidy výrazně překrývat. U diploidů, triploidů a hexaploidů byla hranice minimální a maximální relativní velikosti od ostatních ploidních stupňů výrazně odlišná. Zároveň byly nejvyšší hodnoty relativní velikosti genomu diploidů prokázány pro populaci ze Staré Vsi nad Ondřejnicí, kde byl stanoven aneuploidní počet ($2n = 19, 20$). Vysoký počet chromozomů tedy odpovídá vyšším hodnotám relativní velikosti genomu. Zajímavá byla také populace z Brumovic, která se svou relativní velikostí genomu řadí těsně za tyto aneuploidní populace, a to i přes to, že se jedná o triploidní rostliny. Stanovením počtu chromozomů u vybraných jedinců byly upřesněny hranice ploidních úrovní (obrázek č. 7), nicméně u vyšších ploidií (především 5x a 6x) jsou tyto výsledky stále nedostačující a pro stanovení přesné hranice relativní velikosti genomu mezi ploidiemi by bylo třeba dalších počtů.



Obrázek č. 7: Zobrazení relativních velikostí genomů rostlin *Ornithogalum umbellatum* agg. seřazených od nejnižších po nejvyšší hodnoty (černé body). Barevné body zvýrazňují hodnoty relativní velikosti genomu pro jedince se stanoveným počtem chromozomů. Nejnižší hodnota relativní velikosti genomu (minimum) dosahuje $x = 0,505$, nejvyšší hodnota (maximum) dosahuje $x = 1,820$. Údaje pro diploidní jedince jsou označeny zelenými symboly kolečka, aneuploidní jedinci odvození od diploidů ($2n = 19, 20$) zelenými symboly trojúhelníku, triploidní jedinci žlutými symboly kolečka, tetraploidní jedinci červenými symboly kolečka, pentaploidní jedinci fialovými symboly kolečka, hexaploidní jedinci světle modrými symboly kolečka a heptaploidní jedinci tmavě modrým symbolem kolečka.



Obrázek č. 8: Mapa studovaných populací *Ornithogalum umbellatum* agg. se stanovenými počty chromozomů. Na mapě jsou symboly koleček zobrazeny zelenou barvou diploidní, žlutou barvou triploidní, červenou barvou tetraploidní, fialovou barvou pentaploidní, světle modrou barvou hexaploidní a tmavě modrou barvou heptaploidní populace. Symboly kosočtverce znázorňují smíšenou populaci triploidů a tetraploidů. Symboly zeleného trojúhelníku znázorňují aneuploidní populaci ($2n = 19, 20$).

6. Diskuze

6.1 Karyologický přehled populací ze střední Evropy

Při vypracovávání karyologického přehledu populací ze střední Evropy podle literatury bylo objeveno celkem 388 záznamů z Česka, Německa, Polska, Rakouska a Slovenska. Nedostatečný počet záznamů pochází hlavně z Polska, odkud jsou uváděny chromozomové počty pro pouhé 4 populace. Vzhledem k tomu, že v minulosti byly uvedeny zvláštní aneuploidní chromozomové počty pro polské populace od autorky Czapik (1965), bylo by vhodné zaměřit se na sběr vzorků v této zemi a ověřit existenci těchto zvláštních počtů, ale i dalších počtů běžných populací.

Nejvíce rozšířenou ploidií byli diploidi, kteří byli nalezeni ve všech pěti zemích a zároveň měli největší počet záznamů v literatuře. Triploidi dominovali spíše v severozápadní části střední Evropy. Naopak pentaploidi a hexaploidi byli nalezeni hlavně v jižní části střední Evropy. Nejméně záznamů bylo vedeno pro tetraploidy, kteří zřejmě také preferují jižněji položené oblasti (Skalińska et al. 1961, Löve 1973, Hrouda 1980, Májovský & Murín 1987, Dobeš & Vitek 2000, Paule et al. 2017).

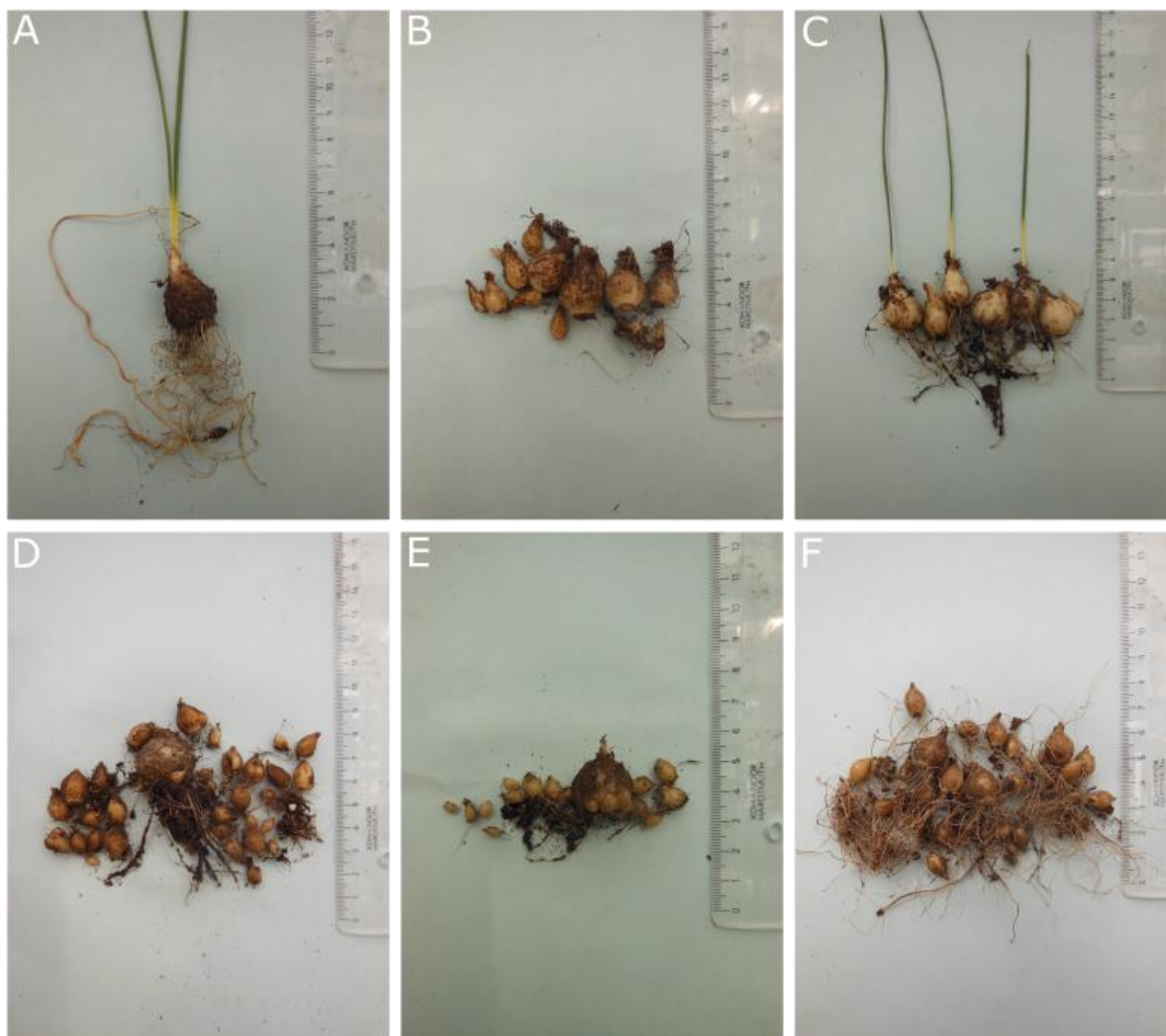
Pro smíšené populace je vedeno velmi málo záznamů (Hrouda 1980). Navíc jsou tvořeny pouze některými cytotypy. Smíšeně se vyskytují například pentaploidi s hexaploidy, a to pouze v jihozápadní části Slovenska. Oba tyto cytotypy mají velmi podobnou morfologii, proto často bývají řazeni do jednoho taxonu (Hrouda 2010). Na jižním Slovensku najdeme smíšeně i populace diploidů s triploidy. Dalo by se předpokládat, že jejich vznik souvisí s tvorbou neredukovaných gamet, které splývají s gametami redukovanými za vzniku triploidních jedinců (unilaterální cesta; Kreiner et al. 2017, Spoelhof et al. 2017). Výhradně v Česku se pak nachází smíšené populace diploidů s tetraploidy. Opět by zde hlavní roli mohly mít neredukované gamety, které splýváním tvoří tetraploidní jedince (bilaterální cesta; Kreiner et al. 2017, Spoelhof et al. 2017).

Stejně tak aneuploidní populace jsou vzácné (Hrouda 1980, Májovský & Murín 1987, Dobeš & Vitek 2000, Paule et al. 2017). Velké rozmezí odlišných aneuploidních počtů měly populace odvozené od pentaploidů ($2n = 40, 41, 42, 46, 47, 48$ a 49). Na jednu stranu by se takové výsledky daly vysvětlit jako početní nepřesnost, jelikož u vyšších ploidií s velkým počtem chromozomů je zkrátka těžší všechny chromozomy správně napočítat. Další vysvětlení nabízí hypotéza, podle které se předpokládá, že s rostoucím stupněm polyploidie se zvyšuje genetická nerovnováha. Tedy organismus s velkým počtem duplikovaných chromozomů lépe reaguje na jejich ztrátu nebo poškození, protože pro každý chromozom existuje několikanásobná náhrada (Weiss-Schneeweiss & Schneeweiss 2012).

6.2 Srovnání stanovených počtů chromozomů s karyologickým přehledem

Z celkového počtu 38 stanovených chromozomových počtů se podařilo potvrdit existenci všech ploidií úrovní předpokládaných dle relativní velikosti genomu i dle vypracovaného přehledu z literatury (Skalińska et al. 1961, Löve 1973, Hrouda 1980, Májovský & Murín 1987, Dobeš & Vitek 2000, Paule et al. 2017, Pravcová 2021). Stanoveny byly počty $2n = 18, 27, 36, 45, 54$ a 63 . Jelikož jsou cibule nejpřesnějším determinačním znakem pro *O. umbellatum* agg. (viz Hrouda 2010), byla pro každý ploidií stupeň pořízena fotografie morfologie cibulí pro porovnání s jedinci s netradičními morfologickými nebo cytologickými znaky (obrázek č. 9).

Stanovením počtu chromozomů pro jedince z populací u Miroslavi a Českého Krumlova se podařilo ověřit první pentaploidní populace pro Českou republiku. Stejně tak byly pro Českou republiku poprvé ověřeny hexaploidní populace z Grygova a Letovic. Poprvé potvrzení jsou také pentaploidi z Polska (populace v obci Lomza) a Maďarska (populace u obce Alsószölnök a populace u obce Vajta). Poprvé pro celou střední Evropu byl potvrzen heptaploidní počet chromozomů u jedinců z populace v Českých Budějovicích.



Obrázek č. 9: Fotodokumentace cibulí jedinců odlišných cytotypů *O. umbellatum* agg. populací, pro které byl ověřen počet chromozomů. A) Diploidní jedinec z Blatnice pod Svatým Antonínkem (BLA4), B) triploidní jedinec z Brachwitz, Německo (BRA1), C) tetraploidní jedinec z okolí obce Chl'aba (ŠTR2), D) pentaploidní jedinec z Innsbrucku (INN7), E) hexaploidní jedinec z okolí Grygova (GRY4), F) heptaploidní jedinec z Českých Budějovic (CBU7).

Kromě euploidních počtů byly napočítány dva aneuploidní počty pro populaci ze Staré Vsi nad Ondřejnicí, konkrétně $2n = 19$, 20 (jedinci POO2 a POO3). S tím souhlasí i data

z průtokové cytometrie. Měření odpovídají mírně zvýšeným hodnotám relativní velikosti genomu diploida. Z morfologického hlediska mají v obou případech tito jedinci oproti ostatním cytotypům obrovské cibule (obrázek č. 10D, 10E). Mohlo by se tedy jednat o holoaneuploidní jedince odvozené od diploidů. Díky chromozomovým aberacím obsahují v jádře o jeden nebo dva chromozomy více, což vede ke zvětšení velikosti genomu, buňky by tak mohly mít tendenci se zvětšovat a rostlina nabývá robustního vzrůstu (Levin 2002, Leitch & Bennet 2004, Wang 2021). Je zajímavé, že aneuploidní počty chromozomů byly podle literatury nalezeny i u vyšších ploidních stupňů, hlavně u tetraploidů a pentaploidů (Hrouda 1980, Dobeš & Vitek 2000, Paule et al. 2017). Ty se však v této práci ověřit nepodařilo. Stejně tak se nepodařilo potvrdit existenci B chromozomů, které byly nalezeny podle literatury u dvou populací (Dobeš & Vitek 2000). Jedinci *O. umbellatum* agg. však mají velmi asymetrický karyotyp. Při stanovování počtu tak mohlo dojít k záměně B chromozomu za obyčejný chromozom patřící aneuploidnímu jedinci.

6.3 Stanovené počty chromozomů ve vztahu k relativní velikosti genomu

Zajímavá je populace z Brumovic (BRM3). Z této populace byli do skleníku odebráni 3 jedinci. Všichni tři jedinci nesou diploidní morfologické znaky, kdy netvoří žádné pacibulky (obrázek č. 10A). Při cytometrování však u dvou jedinců (BRM1 a BRM2) vyšly hodnoty relativní velikosti genomu 0,53, zatímco u jedince BRM3 vyšly hodnoty 0,67. Pro jedince BRM3 se pak podařilo potvrdit triploidní cytotyp při stanovování počtu chromozomů, tedy $2n = 27$. Mohlo by se jednat o případ, kdy došlo ke splynutí jedné redukované haploidní a neredukované diploidní gamety za vzniku autotriploidního jedince (Levin 2002, Spoelhof et al. 2017). Podle relativní velikosti genomu diploidů z téže populace by se však dalo očekávat, že triploidi budou mít hodnotu převyšující 0,8. Zjištěná hodnota 0,67 je příliš nízká. Je tedy možné, že při cytometrickém měření došlo vlivem sekundárních metabolitů ke změnám v poměru a měření by bylo zapotřebí opakovat (Bainard et al. 2010, Kolarčík et al. 2018).

Další zvláštností je populace z Opavy (OPO1–3). Morfologicky se totiž jedná o triploidy. Mají protáhlé cibule s velkým množstvím olistěných pacibulek a v porostu tvoří husté trsy (obrázek č. 10F). U dvou vzorků z této populace však byla zjištěna relativní velikost genomu odpovídající tetraploidům, což bylo následně i potvrzeno stanovením počtu chromozomů (OPO1, OPO3; $2n = 36$). U jiného jedince odpovídala cytometrická data i počty chromozomů triploidnímu stavu (OPO2; $2n = 27$). Existence smíšených populací triploidů s tetraploidy je již známa ze západní Evropy (Hrouda 2010). Tyto smíšené populace by se tak mohly nacházet ve fázi vývoje, kdy triploidní jedinci vytváří tzv. triploidní most, tedy

přechodnou fází pro vznik tetraploidních jedinců. To by vysvětlovalo, proč jsou si triploidi s tetraploidy tak morfologicky podobní. Tito tetraploidi tedy s největší pravděpodobností nemohli vzniknout klasickou cestou duplikace celého genomu diploidů (Levin 2002, Jike et al. 2020). Nicméně je zvláštní, že se s nimi v populaci nenachází také diploidní jedinci, kteří by tvořili jistý druh základny pro takový triploidní most. Triploidní rostliny jsou obecně známé svou sterilitou nebo právě nadměrnou tvorbou neredukovaných gamet, kterou přispívají k udržování triploidního mostu (Levin 2002, Ramsey & Schemske 1998). Triploidní jedinci mohou tvořit haploidní ($n = x$), diploidní ($n = 2x$) i neredukované ($n = 3x$) gamety (Ramsey & Schemske 1998, Husband 2004). Triploidi tak mohou dávat za vznik tetraploidům buď zpětným křížením s diploidy, nebo křížením s dalšími triploidy (Husband 2004). Může nastat i situace, kdy je vznikající populace tetraploidních jedinců díky neustálému přísunu gamet triploidních jedinců fixována. Dále mohou tetraploidi získat evoluční výhodu (vyšší fitness na společném stanovišti s diploidy), díky které časem vytlačí diploidy. Jestliže spolu koexistují dva cytotypy se stejnými stanovištními nároky, uplatňuje se tzv. nevýhoda menšiny (minority cytotype disadvantage), kdy dochází k zániku celého cytotypu (Levin 1975). To by vysvětlovalo, proč může dojít k zániku diploidů a udržitelné koexistenci smíšené populace triploidů s tetraploidy (Husband 2004). Pro lepší pochopení mechanismu vzniku a udržování smíšených populací triploidů s tetraploidy, ale třeba i pentaploidů s hexaploidy, by bylo vhodné stanovit počet chromozomů v gametách obou cytotypů ve smíšené populaci.

Populace u obce Chřaba (CHL5, CHL6 a CHL8) tvoří pár větších cibulí protáhlého tvaru a z morfologického hlediska by se nejspíš přiřazovali k tetraploidní populaci (obrázek č. 10B). Podle hodnot z cytometru odpovídají jedinci CHL5 a CHL8 tetraploidům a jedinec CHL6 pentaploidům. Pro všechny tři jedince pak byl stanoven počet chromozomů pentaploidní $2n = 45$. Chromozomy však nebyly dostatečně spiralizované a tato čísla tak nelze s jistotou potvrdit. Bylo by potřeba v budoucnu tuto zvláštní populaci prozkoumat jak po morfologické, tak po cytologické stránce. Podobná situace je i pro populaci u obce Leřa (BAJ3, BAJ4), kde jedinci nesou morfologické znaky tetraploidů, ale cytometrická měření a stanovení počtu chromozomů určili jedince za pentaploidy.



Obrázek č. 10: Fotodokumentace cibulí jedinců odlišných cytotypů *O. umbellatum* agg. populací, pro které byl ověřen počet chromozomů. A) Tetraploidní jedinec od Brumovic (BRM3), B) pentaploidní jedinec z okolí obce Chl'aba (CHL5), C) pentaploidní jedinec z okolí obce Le'a (BAJ3), D) aneuploidní jedinec ze Staré Vsi nad Ondřejnicí (POO2), E) aneuploidní jedinec ze Staré Vsi nad Ondřejnicí (POO3), F) tetraploidní jedinec z Opavy (OPO1).

V grafu zobrazujícím relativní velikosti genomu rostlin (obrázek č. 7) lze pozorovat trend ve zmenšování rozdílů ve velikostech pro jednotlivé ploidní úrovně. Čím vyšší ploidní úroveň, tím hůře je rozpoznatelné rozpětí pro relativní velikosti genomu daného stupně. Stanovení počtu chromozomů v tomto případě pomohlo u diploidů, tetraploidů a hexaploidů. Problémový úsek relativních velikostí genomu je pro hodnoty od 1,072 po 1,323. Zde se silně překrývají tetraploidní a pentaploidní jedinci. Podobný překryv hodnot ve velikosti genomu můžeme pozorovat také u cytotypů tetraploidů a pentaploidů druhu *Allium oleraceum* L. (Duchoslav et al. 2020). K prolínání dochází zřejmě i po morfologické stránce, kdy právě

populace z okolí obce Leřa (BAJ3, BAJ4) nese morfologické znaky tetraploidů, ale cytotypem se jedná o pentaploidy. Znamená to, že jsou pentaploidi odvozeni od tetraploidů? Mimo jiné největší hodnota relativní velikosti genomu ověřená pro pentaploida (1,323) je velmi vzdálená od nejmenší hodnoty relativní velikosti genomu hexaploida (1,425). Je tedy možné, že i tyto ploidní úrovně by se mohly prolínat. Proto by bylo pro budoucí výzkum vhodné zaměřit se na tyto vyšší ploidní úrovně a stanovit a ověřit další počty chromozomů. Proč k takovému prolínání hodnot však dochází? Jako nejjednodušší vysvětlení se nabízí genome downsizing (Levin 2002, Spoelhof et al. 2017). Se zvětšující se ploidií nepřímou úměrně stoupá velikost genomu. To by mohlo způsobit zmenšující se odchylky v relativní velikosti genomu mezi jedinci odlišných ploidních stupňů.

Jestli se u studovaného komplexu jedná o případy autopolyploidie nebo allopolyploidie se nedá podle obyčejných chromozomových počtů přesně určit. Bylo by zapotřebí podrobnější genomové a morfologické analýzy. Smíšených populací různých polyploidních úrovní není tolik, aby se podle nich dalo usoudit, jakým způsobem ke vzniku jednotlivých polyploidních cytotypů došlo. Poznání by mohl komplikovat také fakt, že spoustu druhů z tohoto komplexu se běžně pěstuje pro okrasu. Může se tak i ve volné přírodě často jednat o zplanělé jedince, kteří se navíc dále mohou křížit s těmi původními.

7. Závěr

Komplex *O. umbellatum* agg. není po morfologické ani cytologické stránce doposud dostatečně prostudován. Cílem práce bylo vypracovat karyologický přehled tohoto komplexu ze střeoevropské literatury. S vypracovaným přehledem pak byly porovnávány stanovené počty chromozomů, získané metodou barvení železitým acetokarmínem, a data z cytometrického měření, získaná z předchozího výzkumu. Podařilo se ověřit počty chromozomů pro všechny doposud známé ploidní stupně ze střední Evropy ($2n = 18, 27, 36, 45, 54$ a 63). Díky tomu jsme byli schopni stanovit minimální a maximální relativní velikosti genomu pro konkrétní ploidní stupně, a tím cytometrická data konkrétních cytotypů nakalibrovat. Problematickými skupinami zůstávají populace tetraploidů, pentaploidů a hexaploidů, u nichž by bylo vhodné provést další počítání chromozomů pro stanovení hraničních hodnot.

Byla potvrzena existence některých smíšených i aneuploidních populací, nicméně stále se jedná spíše o vzácnost. Bylo také nalezeno pár populací, které po morfologické stránce neodpovídají odhadovaným cytotypům. Těmto zvláštnostem by se v budoucnu bylo vhodné

také věnovat. Počet byl úspěšně stanoven pro pouhých 38 jedinců, tudíž se dá očekávat více takových zvláštností, aneuploidních počtů a smíšených populací.

8. Literatura

- Adams K. L. & Wendel J. F. (2005) Polyploidy and genome evolution in plants – Current Opinion in Plant Biology 8: 135–141.
- Albuzio A., Spettoli P. & Cacco G. (1978) Changes in gene expression from diploid to autotetraploid status of *Lycopersicon esculentum* – Physiologia Plantarum 44: 77–80.
- Allen G. A. (2001) Hybrid speciation in *Erythronium* (Liliaceae): a new allotetraploid species from Washington State – Systematic Botany 26: 263–272.
- Ambrožová K., Mandáková T., Bureš P., Neumann P., Leitch I. J., Koblížková A., Macas J. & Lysak M. A. (2011) Diverse retrotransposon families and an AT-rich satellite DNA revealed in giant genomes of *Fritillaria* lilies – Annals of Botany 107: 255–268.
- Anderson L. C. (1972) *Flaveria campestris* (Asteraceae): A case of polyhaploidy or relic ancestral diploidy? – Evolution 26: 671–673.
- Anneberg T. J., O'Neill E. M., Ashman T. L. & Turcotte M. M. (2023) Polyploidy impacts population growth and competition with diploids: multigenerational experiments reveal key life-history trade-offs – New Phytologist 238: 1294–1304.
- Bainard J. D., Fazekas A. J. & Newmaster S. G. (2010) Methodology significantly affects genome size estimates: quantitative evidence using bryophytes – Cytometry Part A 77: 725–732.
- Baldwin jr. J. T. (1941) *Galax*: the genus and its chromosomes – Journal of Heredity 32: 249–254.
- Barbujani G. & Pigliucci M. (1989) Geographical patterns of karyotype polymorphism in Italian populations of *Ornithogalum montanum* (Liliaceae) – Heredity 62: 67–75.
- Barker M. S., Arrigo N., Baniaga A. E., Li Z. & Levin D. A. (2016) On the relative abundance of autopolyploids and allopolyploids – New Phytologist 210: 391–398.
- Barve S. S. & Sangeetha J. S. (2011) Cytological studies in a pentasomic of $2n = 12$ *Coix* taxon – The Nucleus 54: 95–98.
- Báez M., Vaio M., Dreissig S., Schubert V., Houben A. & Pedrosa-Harand A. (2019) Together but different: the subgenomes of the bimodal *Eleutherine* karyotypes are differentially organized – Frontiers in Plant Science 10: 1170.

- Beaulieu J. M., Leitch I. J., Patel S., Pendharkar A., & Knight C. A. (2008) Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms – *New Phytologist* 179: 975–986.
- Bedini G., Garbari F. & Peruzzi L. (2012) Karyological knowledge of the Italian vascular flora as inferred by the analysis of “Chrobase.it” – *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 146: 889–899.
- Bennett M. D. & Smith J. B. (1976) Nuclear DNA amounts in angiosperms – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences* 274: 227–274.
- Brochmann C., Brysting K. A., Alsos I. G., Borgen L., Grundt H. H., Scheen A.-C. & Elven R. (2004) Polyploidy in arctic plants – *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 521–536.
- Brown S. W. (1966) Heterochromatin – *Science* 151: 417–425.
- Burns J. A. & Gerstel D. U. (1969) Consequences of spontaneous breakage of heterochromatic chromosome segments in *Nicotiana* hybrids – *Genetics* 63: 427.
- Camadro E. L., Masuelli R. W. & Cortés M. C. (1992) Haploids of the wild tetraploid potato *Solanum acaule* ssp. *acaule*: generation, meiotic behavior, and electrophoretic pattern for the aspartate aminotransferase system – *Genome* 35: 431–435.
- Ceccarelli M., Falistocco E. & Cionini P. G. (1992) Variation of genome size and organization within hexaploid *Festuca arundinacea* – *Theoretical and Applied Genetics* 83: 273–278.
- Czapik R. (1965) Karyotype analysis of *Ornithogalum umbellatum* L. and *Ornithogalum gussonei* – *Acta Biologica Cracoviensia* 8: 21–36.
- Czapik R. (1968) Chromosome numbers of *Ornithogalum umbellatum* L. from three localities in England – *Watsonia* 6: 345–349.
- deWet J. M. J. (1980) *Origins of polyploids* – Springer, Boston.
- Dnyansagar V. R. & Sudhakaran I. V. (1970) Induced tetraploidy in *Vinca rosea* Linn. – *Cytologia* 35: 227–241.
- Dobeš Ch. & Vitek E. (2000) Documented chromosome number checklist of Austrian vascular plants – *Museum of Natural History, Vienna*.
- Doležel J., Greilhuber J. & Suda J. (2007) Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry – *Nature Protocols* 2: 2233–2244.

- Duchoslav M., Jandová M., Kobrlová L., Šafářová L., Brus J. & Vojtěchová K. (2020) Intricate distribution patterns of six cytotypes of *Allium oleraceum* at a continental scale: niche expansion and innovation followed by niche contraction with increasing ploidy level – *Frontiers in Plant Science* 11: 591137.
- Emilio Battaglia (1955) Chromosome morphology and terminology – *Caryologia* 8: 179–187.
- Flavell R. B. (1986) Repetitive DNA and chromosome evolution in plants – *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biological Sciences* 312: 227–242.
- Gadella T. W. & Kliphuis E. (1968) *Parnassia palustris* in the Netherlands – *Acta Botanica Neerlandica* 17: 165–172.
- Gregory T. R. (2001) Coincidence, coevolution, or causation? DNA content, cell size, and the C-value enigma – *Biological Reviews* 76: 65–101.
- Greilhuber J., Doležel J., Lysák M. A. & Bennett M. D. (2005) The origin, evolution and proposed stabilization of the terms ‘genome size’ and ‘C-value’ to describe nuclear DNA contents – *Annals of Botany* 95: 255–260.
- Greilhuber J., Borsch T., Müller K., Worberg A., Porembski S. & Barthlott W. (2006) Smallest angiosperm genomes found in Lentibulariaceae, with chromosomes of bacterial size – *Plant Biology* 8: 770–777.
- Grif V. G. (2000) Some aspects of plant karyology and karyosystematics – *International Review of Cytology* 196: 131–175.
- Hagerup O. (1932) Über polyploidie in Beziehung zu Klima, Ökologie und Phylogenie: Chromosomenzahlen aus Timbuktu – *Hereditas* 16: 19–40.
- Heslop-Harrison J. S. & Schwarzacher T. (2011) Organisation of the plant genome in chromosomes – *The Plant Journal* 66: 18–33.
- Hroneš M., Štolfova K., Lepší M. & Kunzová P (2019) *Ornithogalum umbellatum* L. – In: Lustyk P. & Doležel J. (ed), *Additamenta ad floram Reipublicae Bohemicae XVII* – *Zprávy České botanické společnosti* 17: 111–113.
- Hroneš M. & Uvírová A. (2020) Rozšíření rodu snědek (*Ornithogalum* L., Asparagaceae) v Olomouci – *Zprávy Vlastivědného muzea v Olomouci* 319: 5–15.
- Hrouda L. (1980) Studie rodu *Ornithogalum* L. s. 1. v Československu. – Kandidátská disertační práce, Botanický ústav ČSAV, Průhonice.

- Hrouda L. (2010) *Ornithogalum* L. – snědek (snědovec, snědovka) – In: Štěpánková J. (ed), Květena České republiky 8: 600–613 – Academia, Praha.
- Husband B. C. (2000) Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle – Proceedings of the Royal Society of London, Biological Sciences 267: 217–223.
- Husband, B. C. (2004) The role of triploid hybrids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations – Biological Journal of the Linnean Society 82: 537–546.
- Chauhan K. P. S. & Brandham P. E. (1985) The significance of Robertsonian fusion and monosomy in *Cardiocrinum* (Liliaceae) – Kew Bulletin 40: 567–571.
- Jackson R. C. (1957) New Low Chromosome Number for Plants – Science 126: 1115–1116.
- Jackson R. C. (1971) The karyotype in systematics – Annual Review of Ecology and Systematics 2: 327–368.
- Jara-Arancio P., Jara-Seguel P, Palma-Rojas C., Arancio G. & Moreno R. (2012) Karyological study in fifteen *Leucocoryne* taxa (Alliaceae) – Biologia 67: 289–295.
- Jiao Y., Wickett N. J., Ayyampalayam S., Chanderbali A. S., Landherr L., Ralph P. E., Tomsho L. P., Hu Y., Liang H., Soltis S. P., Soltis D. E., Clifton S. W., Schlarbaum S. E., Schuster S. C., Ma H., Leebens-Mack J. & dePamphilis C. W. (2011) Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms – Nature 473: 97–100.
- Jike W., Li M., Zadra N., Barbaro E., Sablok G., Bertorelle G., Rota–Stabelli O. & Varotto C. (2020) Phylogenomic proof of recurrent demipolyploidization and evolutionary stalling of the “triploid bridge” in *Arundo* (Poaceae) – International Journal of Molecular Sciences 21: 5247.
- Jonák Z. (2003) Genetická informace. – KTD, Česká terminologická databáze knihovnictví a informační vědy (TDKIV), Národní knihovna ČR, Praha.
- Kaul S., Koo H. L., Jenkins J., Rizzo M., Rooney T., Tallon L. J., Feldblyum T., Nierman W., Benito M. I., Lin X. Y., et al. (2000) Analysis of the genome sequence of the flowering plant *Arabidopsis thaliana* – Nature 408: 796–815.
- Kolarčík V., Kocová V., Caković D., Kačmárová T., Piovár J. & Mártonfi P. (2018) Nuclear genome size variation in the allopolyploid *Onosma arenaria*-*O. pseudoarenaria* species group: methodological issues and revised data – Botany 96: 397–410.
- Kosterin O. E., Galieva E. R. & Bogdanova V. S. (2009) The first record of tetrasomy in pea (*Pisum sativum* L.) – Euphytica 166: 109–121.

- Kreiner J. M., Kron P. & Husband B. C. (2017) Frequency and maintenance of unreduced gametes in natural plant populations: associations with reproductive mode, life history and genome size – *New Phytologist* 214: 879–889.
- Ku H. M., Vision T., Liu J. & Tanksley S. D. (2000) Comparing sequenced segments of the tomato and *Arabidopsis* genomes: large-scale duplication followed by selective gene loss creates a network of synteny – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 9121–9126.
- Kunzová P., Lepší M. & Koutecký P. (2020) Rozšíření snědků z okruhu snědku rozkladitého (*Ornithogalum umbellatum* agg.) v jižní části Čech – *Sborník Jihočeského muzea v Českých Budějovicích, Přírodní vědy* 60: 6–28.
- Jones N. (2012) B chromosomes in plants – *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 146: 727–737.
- Lapitanz N. L. (1992) Organization and evolution of higher plant nuclear genomes – *Genome* 35: 171–181.
- Lawson T., & Vialet–Chabrand S. (2019) Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency – *New Phytologist* 221: 93–98.
- Leitch I. J. & Bennett M. D. (1997) Polyploidy in angiosperms – *Trends in Plant Science* 2: 470–476.
- Leitch I. J., Chase M. W. & Bennett M. D. (1998) Phylogenetic analysis of DNA C-values provides evidence for a small ancestral genome size in flowering plants – *Annals of Botany* 82: 85–94.
- Leitch I. J. & Bennett M. D. (2004) Genome downsizing in polyploid plants – *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 651–663.
- Leitch A. R. & Leitch I. J. (2008). Genomic plasticity and the diversity of polyploid plants – *Science* 320: 481–483.
- Levan A., Fredga K. & Sandberg A. A. (1964) Nomenclature for centromeric position on chromosomes – *Hereditas* 52: 201–220.
- Martínez-Azorín et al. 2009). Levin D. A. (1975) Minority cytotype exclusion in local plant populations – *Taxon* 24: 35–43.
- Levin D. A. (2002) *The role of chromosomal change in plant evolution* – Oxford University Press, New York.

- Levin D. A. (2020) Has the polyploid wave ebbed? – *Frontiers in Plant Science* 11: 251.
- Levin D. A. & Funderburg S. W. (1979) Genome size in angiosperms: temperate versus tropical species – *The American Naturalist* 114: 784–795.
- Levy A. A. & Feldman M. (2022) Evolution and origin of bread wheat – *The Plant Cell* 34: 2549–2567.
- Lewitsky G. A. (1931) The karyotype in systematics – *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding* 27: 220–40.
- Li W. L., Berlyn G. P. & Ashton P. M. S. (1996) Polyploids and their structural and physiological characteristics relative to water deficit in *Betula papyrifera* (Betulaceae) – *American Journal of Botany* 83: 15–20.
- Löve, Á. (1973) IOPB Chromosome Number Reports XLI – *Taxon* 22: 459–463.
- Mandáková T., Joly S., Krzywinski M., Mummenhoff K. & Lysak M. A. (2010) Fast diploidization in close mesopolyploid relatives of *Arabidopsis* – *The Plant Cell* 22: 2277–2290.
- Mandáková T. & Lysak M. A. (2018) Post-polyploid diploidization and diversification through dysploid changes – *Current Opinion in Plant Biology* 42: 55–65.
- Manton I. (1937) The Problem of *Biscutella laevigata* L. II. The Evidence from Meiosis – *Annals of Botany* 1: 439–462.
- Májovský J. & Murín A. (1987) Karyotaxonomický prehľad flóry Slovenska. – Veda, Bratislava.
- Masterson J. (1994) Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms – *Science* 264: 421–424.
- Mizianty M. (1990) Biosystematic studies on *Dactylis* L. Review of the previous studies. Cytology, genetics, experimental studies, and evolution – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 59: 105–118.
- Mori M., Matsushita A., Takiuchi Y., Arima H., Nagano S., Shimoji S., Kimura T., Inoue D., Tabata S., Yanagita S., Nagai K., Imai Y. & Takahashi T. (2010) Histiocytic sarcoma and underlying chronic myelomonocytic leukemia: a proposal for the developmental classification of histiocytic sarcoma – *International Journal of Hematology* 92: 168–173.

- Mosquin T. (1967) Evidence for autopolyploidy in *Epilobium angustifolium* (Onagraceae) – *Evolution* 21: 713–719.
- Müntzing A. (1940) Further studies on apomixis and sexuality in *Poa* – *Hereditas* 26: 90–115.
- Müntzing, A. (1932) Cytogenetic investigations on synthetic *Galeopsis tetrahit* – *Hereditas* 16: 105–154.
- Natarajan A. T. & Ahnstrom G. (1969) Heterochromatin and chromosome aberrations – *Chromosoma* 28: 48–61.
- Orr B., Godek K. M. & Compton D. (2015) Aneuploidy – *Current Biology* 25: 538–542.
- Paule J., Gregor T., Schmidt M., Gerstner E.-M., Dersch G., Dressler S., Wesche K. & Zizka G. (2017) Chromosome numbers of the flora of Germany – a new online database of georeferenced chromosome counts and flow cytometric ploidy estimates. – *Plant Systematics and Evolution* 303: 1123–1129.
- Pellicer J., Fay M. F. & Leitch I. J. (2010) The largest eukaryotic genome of them all? – *Botanical Journal of the Linnean Society* 164: 10–15.
- Peruzzi L. & Eroğlu H. E. (2013) Karyotype asymmetry: again, how to measure and what to measure? – *Comparative Cytogenetics* 7: 1–9.
- Plowman A. B. & Bougourd S. M. (1994) Selectively advantageous effects of B chromosomes on germination behaviour in *Allium schoenoprasum* L. – *Heredity* 72: 587–593.
- Pólya L. (1949) Chromosome numbers of some Hungarian plants. – *Acta Geobotanica Hungarica* 6: 124–139.
- Prokešová M. (2019) Stanovištní nároky a fenologie zástupců okruhu snědku rozkladitého (*Ornithogalum umbellatum* agg.) v České republice – Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci, katedra botaniky, Olomouc.
- Ramsey, J. (2011) Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 7096–7101.
- Ramsey J. & Schemske D. W. (1998) Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants – *Annual Review of Ecology and Systematics* 29: 467–501.
- Randolph L. F. (1928) Chromosome numbers in *Zea mays* L. – *Cornell University Agricultural Experiment Station Memoir* 117: 1–44

- Reeves G., Francis D., Davies M. S., Rogers H. J. & Hodkinson, T. R. (1998) Genome size is negatively correlated with altitude in natural populations of *Dactylis glomerata* – *Annals of Botany* 82: 99–105.
- Rejón C. R., Lozano R. & Rejón M. R. (1987) Polysomy and supernumerary chromosomes in *Ornithogalum umbellatum* L. (Liliaceae) – *Genome* 29: 19–25.
- Rice A., Šmarda P., Novosolov M., Drori M., Glick L., Sabath N., Meiri S., Belmaker J. & Mayrose I. (2019) The global biogeography of polyploid plants – *Nature Ecology & Evolution* 3: 265–273.
- Roddy A. B., Thérroux–Rancourt G., Abbo T., Benedetti J. W., Brodersen C. R., Castro M., Castro S., Gilbride A. B., Jensen B., Jiang G.–F., Perking J. A., Perkins S. D., Loureiro J., Syed Z., Thompson R. A., Kuebbing S. E. & Simonin K. A. (2020) The scaling of genome size and cell size limits maximum rates of photosynthesis with implications for ecological strategies – *International Journal of Plant Sciences* 181: 75–87.
- Rothwell N. V. & Kump J. G. (1965) Chromosome numbers in populations of *Claytonia virginica* from the New York metropolitan area – *American Journal of Botany* 52: 403–407.
- Sapre A. B. & Barve S. S. (1984) Nullisomy to hexasomy in *Coix gigantea* (Poaceae) – *Cytologia* 49: 345–349.
- Schachter M. (1946) Two observations of Roger's disease with nanosomy; dwarfism known as cardiac – *Archivos de Pediatría del Uruguay* 17: 712–715.
- Sinha B. M. B., Srivastava D. P. & Jha J. (1979) Occurrence of various cytotypes of *Ophioglossum reticulatum* L. in a population from NE India. – *Caryologia* 32: 135–146.
- Skalińska M., Piotrowicz M. & Sokołowska-Kulczycka A. (1961) Further additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms. – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 30: 481–482.
- Smith H. E. (1946) *Sedum pulchellum*: a physiological and morphological comparison of diploid, tetraploid and hexaploid races – *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 73: 495–541.
- Snustad D. P. & Simons M. J. (2017) *Genetika* – Relichová J. (ed), Masarykova univerzita, Brno.

- Soltis P. S. & Soltis D. E. (2000) The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids – *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 7051–7057.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Schamske D. W., Hancock J. F., Thompson J. N., Husband B. C. & Judd W. S. (2007) Autopolyploidy in angiosperms: have we grossly underestimated the number of species? – *Taxon* 56: 13–30.
- Spoelhof J. P., Soltis P. S. & Soltis D. E. (2017) Pure polyploidy: closing the gaps in autopolyploid research – *Journal of Systematics and Evolution* 55: 340–352.
- Stebbins jr. G. L. (1947) Types of polyploids: their classification and significance – *Advances in Genetics* 1: 403–429.
- Stebbins G. L. (1950) *Variation and evolution in plants* – Columbia University Press, New York.
- Stebbins G. L. (1956) *Cytogenetics and evolution of the grass family* – *American Journal of Botany* 43: 890–905.
- Stebbins G. (1971) *Chromosomal evolution in higher plants* – Edward Arnold Publishing, Londýn.
- Suda J. (2009) Darwinova „odporná záhada“ po 130 letech aneb souvisí polyploidie s rozmanitostí krytosemenných rostlin? – *Živa* 5: 204–207.
- Štolfová K. (2017) *Cytogeografie a morfologie okruhu snědku rozkladitého (*Ornithogalum umbellatum* agg.) ve východní části střední Evropy* – Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého v Olomouci, katedra botaniky, Olomouc.
- Šafářová D. (2011) *Kapitoly z obecné genetiky*. – Univerzita Palackého v Olomouci, přírodovědecká fakulta, Olomouc.
- Šmarda P., Hejcman M., Březinová A., Horová L., Steigerova H., Zedek F., Bureš P., Hejcamnová P. & Schellberg J. (2013) Effect of phosphorus availability on the selection of species with different ploidy levels and genome sizes in a long-term grassland fertilization experiment – *New Phytologist* 200: 911–921.
- Šmarda P., Horová L., Knápek O., Dieck H., Dieck M., Ražná K., Hrubík P., Orlóci L., Papp L., Veselá K., Veselý P. & Bureš P. (2018) Multiple haploids, triploids, and tetraploids found in modern-day “living fossil” *Ginkgo biloba* – *Horticulture Research* 5: 55.
- The French-Italian Public Consortium for Grapevine Genome Characterization (2007) The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla – *Nature* 449: 463–467.

- Thomas jr. C. A. (1971) The genetic organization of chromosomes – Annual Review of Genetics 5: 237–256.
- Thompson J. N., Cunningham B. M., Segraves K. A., Althoff D. M. & Wagner D. (1997) Plant polyploidy and insect/plant interactions – The American Naturalist 150: 730–743.
- Uhl C. H. (1978) Chromosomes of Mexican Sedum II. section pachysedum – Rhodora 80: 491–512.
- Van de Peer Y., Mizrachi E., & Marchal K. (2017) The evolutionary significance of polyploidy – Nature Reviews Genetics 18: 411–424.
- Van Raamsdonk L. W. D. (1985) Crossing and Selfing Experiments in the *Ornithogalum umbellatum/augustifolium* Complex – Plant Systematics and Evolution 150: 179–190.
- Veleba A., Zedek F., Horová L., Veselý P., Srba M., Šmarda P., & Bureš P. (2020) Is the evolution of carnivory connected with genome size reduction? – American Journal of Botany 107: 1253–1259.
- Veselý P., Bureš P., Šmarda P. & Pavlíček T. (2012) Genome size and DNA base composition of geophytes: the mirror of phenology and ecology? – Annals of Botany 109: 65–75.
- Vokurka M. & Hugo J. (2004) Velký lékařský slovník, 4. aktualizované vydání – Maxdorf, Praha.
- Wang X., Morton J. A., Pellicer J., Leitch I. J. & Leitch A. R. (2021) Genome downsizing after polyploidy: mechanisms, rates and selection pressures – The Plant Journal 107: 1003–1015.
- Warner D. A. & Edwards G. E. (1989) Effects of polyploidy on photosynthetic rates, photosynthetic enzymes, contents of DNA, chlorophyll, and sizes and numbers of photosynthetic cells in the C4 dicot *Atriplex confertifolia*. – Plant Physiology 91: 1143–1151.
- Watanabe K., Yahara, T., Denda, T., Kosuge K. (1999) Chromosomal evolution in the genus *Brachyscome* (Asteraceae, Astereae): statistical tests regarding correlation between changes in karyotype and habit using phylogenetic information – Journal of Plant Research 112: 145–161.
- Weiss–Schneeweiss H. & Schneeweiss G. M. (2012) Karyotype diversity and evolutionary trends in angiosperms – In: Leitch I. J. (ed), Plant Genome Diversity 2, Physical Structure, Behaviour and Evolution of Plant Genomes: 209–230 – Springer, Vídeň.

- Wilson E. B. (1925) *The cell in development and heredity*. – Macmillan, Londýn.
- Wolfe K. H. (2001) Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization – *Nature Reviews Genetics* 2: 333–341.
- Wood T. E., Takebayashi N., Barker M. S., Mayrose I., Greenspoon P. B. & Rieseberg L. H. (2009) The frequency of polyploid speciation in vascular plants – *Proceedings of the national Academy of sciences* 106: 13875–13879.
- Yang F., Akkari Y., Fan G., Olson S. & Moore S. (2022) A novel heptasomy 21 associated with complete loss of heterozygosity and loss of function RUNX1 mutation in acute myeloid leukemia – *Cancer Genetics* 266: 69–73.
- Zuo L. & Yuan Q. (2011) The difference between the heterogeneity of the centromeric index and intrachromosomal asymmetry – *Plant Systematics and Evolution*: 297: 141–145.

Přílohy

Příloha č. 1: Karyologický přehled populací *Ornithogalum umbellatum* agg. ve střední Evropě vypracovaný podle literatury. V tabulce jsou uvedena data pro jméno taxonu, počet chromozomů, ploidii, zemi, lokalitu, zdrojovou literaturu a originální jméno z literatury. Byly získány informace o populacích diploidů (2x), triploidů (3x), tetraploidů (4x), pentaploidů (5x), hexaploidů (6x), o aneuploidních populacích (2x?, 4x?, 5x?, 6x?) a o smíšených populacích diploidů s triploidy (2x + 3x), diploidů s tetraploidy (2x + 4x) a pentaploidů s hexaploidy (5x + 6x). U hodnot označených symbolem "*" není známo, zda byl počet chromozomů stanoven z haploidních buněk pylových zrn s jednou sadou chromozomů nebo z diploidních buněk kořenových špiček se dvěma sadami chromozomů. U lokalit označených "[?]" nesedí popis lokality s uveřejněnými georeferencemi z originálních zdrojů.

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	18	2x	A	Burgenlandsko, obec Donnerskirchen	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. kochii</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	A	Dolní Rakousko, vrch Braunsberg u města Hainburg an der Donau	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. kochii</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	A	Dolní Rakousko, Hundsheimské vrchy u města Hainburg an der Donau	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. kochii</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	A	Vídeň, Lobau	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. kochii</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	A	Vídeň, Neugebäude	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. kochii</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Krušné hory, Jindřišská, louka 1 km JV obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Podorlíčí, Čestice, louka "Pšenička" u obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Drahanská vrchovina, Laškov, u polní cesty 0,5 km V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Českodubská pahorkatina, Hradiště nad Jizerou, při silnici 0,5 km od osady Branka	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Českodubská pahorkatina, Jivina, mez při silnici 1 km J obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Český ráj, Příšovice, louky u Jizery JV obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Poohří, Klapý, les na západním úpatí Házmburku	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Pražská plošina, Pitkovice, SPR Pitkovická stráň	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Pražská plošina, Královice, úd. Rokytky k Nedvězí	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Povltaví, Větrušice, Větrušické skály	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Povltaví, Řež, navigace Vltavy	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Český kras, Srbsko, 1 km V Kubrychtovy boudy	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dyjsko-svratecký úval, Bohutice, vrch Sv. Michálek	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dyjsko-svratecký úval, Smolín, akátina u obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dyjsko-svratecký úval, Vojkovice, akátina S obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dyjsko-svratecký úval, Želešice, akátina nad kostelem	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dyjsko-svratecký úval, Tvarožná, akátina u kost. Santon	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dyjsko-svratecký úval, Dolní Věstonice, při Dyji ke Strachotínu	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Pálavské vrchy, Pavlov, vrch Děvín	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Pálavské vrchy, Klentnice, Tabulová hora	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Jihomoravská pahorkatina, Pouzdřany, SPR Pouzdřanská step	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Podyjí, Lednice, levý břeh Mlýnského potoka	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Podyjí, Lednice, břehy Hlohoveckého rybníka	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Podyjí, Hlohovec, u silnič. křižovatky V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Podyjí, Hlohovec, les u rybníka Allach II	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Podyjí, Valtice, louka před zámečkem ČSAV	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Dolní Podyjí, kóta 198 při silnici S obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Pomoraví, Muka mezi Ratíškovcemi a Vacenovicemi	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	České středohoří, Mnichov, vrch Oblík	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	České středohoří, Sebužín, násep JZ vrchu Matrý	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	České středohoří, Tlučeň, úd. potoka k Sebužínu	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	České středohoří, Michalovice, mez nad vodojemem	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	České středohoří, Žalhostice, vrch Radobýl	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Džbán, Bilíčov, Z od Smradovské myslivny	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Slánsko-bělohorská plošina, Ctiněves, vrch Říp	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Slánsko-bělohorská plošina, Stráně mezi Hledšebí a Podhořany	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Slánsko-bělohorská plošina, Okoř, křoviny S zříceniny při potoku	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Slánsko-bělohorská plošina, Praha-Košíře, vrch Skalka	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Obríství, louka v obci	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Obríství, Štěpánský most	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Dřísy, Horní les S obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Borek, louky 2 km JV obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Horní Krnsko, Strenické úd. z obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Vinařice, sad J obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Přerov n. Lab., les Volšina V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Hradištko, při silnici Z obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Hradištko, navigace Labe V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Sadská, písčiny u lesa Bory	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Velenice, u křižovatky SV obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Nopolisy, při cestě J lesa Borek	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Vinařice, sad na JZ okraji obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Nové Dvory-Ovčáry, u potoka Klejnárka	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Olšany, údolíčko Z obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Střední Polabí, Močovice, akátina J obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Východní Polabí, Bělec n. Orl., při silnici V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Haná, Kojetín, louky u Moravy	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Praebohemikum, Mor. Krumlov, les pod Sv. Floriánkem	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Chřiby, Zástřizly, násep dálnice VSV obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Chřiby, Kelčany, les Chrást SZ obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Bílé Karpaty, Malá Vrbka, les na vrcholu Výzkum	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Bílé Karpaty, Blatnička, úd. Svodnice V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	CZ	Moravská brána, Vítonice, úd. Potoka 1,5 km V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Schartau, zámek SV Magdeburgu: údolí Labe S Schartau, písčité nábřeží	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Braniborsko, S města Bad Liebenwerda, Wahrenbrück, břeh řeky u Schwarzen Elster SV města	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, východní Krušné hory, JV města Possendorf, vrchol Wilisch	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, východní Krušné hory, V od města Dippoldiswalde, Reinholdshain	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, východní Krušné hory, Seitenhain, břeh potoka u vjezdu do obce, hojně	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, východní Krušné hory, Seitenhain, Liebstadt, Zimmerstraße 4, zahrada	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, východní Krušné hory, Berthelsdorf, Gänsehalsweg, pastvina	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, východní Krušné hory, Berthelsdorf, Cottaer Spitzberg, na úpatí hory, cesta, čedič	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, východní Krušné hory, Cottaer Spitzberg	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Saské Švýcarsko, Wehlen, Burgberg, náhorní plošina	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Saské Švýcarsko, Lilienstein, J hory	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Polabská pahorkatina, Dohna, Neuborthen, živý plot	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Polabská pahorkatina, Bosewitz, u silnice	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Polabská pahorkatina, Spechtritz, nádraží	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Polabská pahorkatina, Freital, lom u vjezdu do obce	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Polabská pahorkatina, Dresden, Südvorstadt, Roher Stein	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Elbtal, Dresden, Großer Garten	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Elbtal, Dresden-Lockvitz, okraj dubového lesa	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Elbtal, Dresden-Pillnitz, poblíž labského přívozu	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Elbtal, Rottewitz, Meißen, pravý břeh Labe u osady Rottewitz, ve svahu nad čistírnou odpadních vod, akátový les u lesní cesty	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Elbtal, Löbsal, SZ obce Meissen, okraj lesa	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Arneburg, řeka Labe mezi městy Arneburg a Billberge, travnaté louky, hojně	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Šlesvicko-Holštýnsko, Lauenburg, břeh řeky Labe u města Lauenburg, ca. 300 m V Labského mostu, JZ orientovaný svah	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Wittenberge, údolí řeky Labe v blízkosti města Wittenberge, osada Neu Goldbeck, ca. 1300 m SZ na břehu řeky	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Dolní Sasko, Vockfey, ca. 700 m JZ od obce na malé vnitrozemské duně	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Wittenberge, ca. 3 km ZJZ města na břehu Labe přímo naproti městu Wahrenberg	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Sandau, na břehu Labe ca. 500 m S obce	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Schönfeld, ca. 1 km Z od města na břehu řeky Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Kliezt, ca. 2800 m Z města Kliezt, u města Arneburg na protějším břehu řeky Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Tangermünde, ca. 800 m V řeky Labe, na hrázi ca. 600 m od starého mostu	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Parey, zdymadlo Schleuse Parey, břeh Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Jerichow, ca. 1200 m JV města, na křižovatce silnice B 107 do města Klieztznick, na písčitém silničním náspu	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Ferchland, na S okraji obce	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Parey, zdymadlo Schleuse Parey na kanálu Labe-Havel, ca. 2000 m JZ od něj na břehu Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Ranies, břeh Labe ca. 100 m Z od města	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Monplaisir [?], ca. 2 km S továrny na břehu Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Ranies, břeh Labe ca. 200 m V od města	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Wörpen, ca. 2 km JZ města na silnici do města Coswig, na JV okraji Pfaffenheide, na písčitém silničním náspu	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Wahlsdorf, ca. 1 km J města, na Z straně silnice vedoucí do města Wörpen	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Straach, ca. 300 m JZ od města, u silnice vedoucí na město Pülzig, přímo za zatačkou na silničním náspu, J strana silnice	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Saalberghau, ca. 2 km SZ od budovy Kornhaus ve městě Dessau	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Dessau, ca. 150 m Z budovy Kornhaus na břehu řeky Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Coswig, louka na J okraji coswigerské nivy	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Rehsen [?], ca. 800 m V města u přehrady	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Boos, přímo naproti břehu Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Reinsdorf, ca. 500 m J obce při železničním náspu	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Wartenburg, břeh Labe ca. 800 m V obce	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Hemsendorf, přehrada na SZ okraji obce	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Pratau, břeh Labe V okraj obce [?]	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Niesau, Schierau: Muldedamm SV Niesau	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Gaditz, ca. 800 m JV města u silnice do Merkwitz, na jižně orientovaném svahu na okraji borového háje	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Bleddin, ca. 750 m Z obce přímo naproti farmářské usedlosti, na rovném písčitém břehu silnice	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Trebitz, ca. 250 m J obce, ca. 50 m V B 182, v polním pásu	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Merschwitz, na B 182 ca. 300 m SZ železničního přejezdu	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Prensendorf, ca. 500 m J obce na náspu	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Döhlen, chráněná oblast Prude Döhlen při Döhlen	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Halle, Kleiner Lunsberg Z města Halle, svah orientovaný na východ	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Halle, Galgenberg v Halle, jihozápadní strana, ca. 150 m od průchodu pro pěší pod železnicí	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Prettin, u přívozu na břehu Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Landsberg, mezi městy Landsberg a Hohenthurm ca. 500 m SV od vrcholu Spitzberg	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Kamitz, ca. 800 m JZ obce na břehu Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Triestewitz, zámecký park S Triestewitz	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Prettin, Brottewitz, na louce u Labe 200 m Z města	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Gohlis, břeh Labe na západním okraji města	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko-Anhaltsko, Neugoldbeck, ca. 1300 m severozápadně na břehu Labe	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Bosel bei Dresden	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	D	Sasko, Leutewitz, břeh Labe ca. 600 m SV od obce	Paule et al. 2017	<i>O. angustifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	PL	Miechow, oblasti řeky Nidy, Busko, stepní rezervace Skorocice	Skalińska et al. 1961	<i>O. tenuifolium</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Záhorie, Závod, louky Abrod Z obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Záhorie, akátina mezi obcemi Zohor a Láb	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Jur, louky kolem lesa Šúr	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Jur, násep u nádraží ČSD	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Rišnovce, les Stoky	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Nitra, vrch Kalvária nad městem	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Pozba, akátina u Mariánské studničky	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Dedinka, okraj lesa V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Chotín, mezi nádražím a obcí	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Príbета, les nad statkem Príbetský dvor J obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Gbelce, Dřínová hora	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Kamenín, slanišisko J obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Hontianská pahorkatina, Trhyňa, doubrava J obce před dv. Mária	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Hontianská pahorkatina, Dudince, travertinové svahy u obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Potisi, Streda n. Bodrogom, příkop u nádraží	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Potisi, Velký Kamenec, vrch Tarbucka	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Potisi, Král. Chlmec, les Erös SZ obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Potisi, Král. Chlmec, Malá Královská hora	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Devínská Kobyla, Devín, svahy Kobyly nad obcí	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Malé Karpaty, Buková, V okraj obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Myjavská pahorkatina, Šaštín-Stráže, akátina 2 km VSV obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Myjavská pahorkatina, Dojč, akátina 1 km Z obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Považský Inovec, Stará Lehota, louky nad chatou Bezovec	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Tríbeč, Nitra, J svahy vrchu Zobor	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Tríbeč, Kovarce, u kapličky sv. Anna V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Gbelce	Májovský & Murín 1987	<i>O. ruthenicum</i> <i>subsp. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Šrobárovo	Májovský & Murín 1987	<i>O. ruthenicum</i> <i>subsp. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18	2x	SK	Podunajská nížina, Štúrovo	Májovský & Murín 1987	<i>O. ruthenicum</i> <i>subsp. ruthenicum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	A	Horní Rakousko, Linz, Dornach	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	A	Horní Rakousko, Linz, z hory Luftenberg	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Krkonoše, Horní Lánov, louky u býv. samoty Na Bieneru, v blízkosti zbořenišť	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Drahanská vrchovina, Obectov, mez J obce při cestě k Podolí	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Drahanská vrchovina, Slavětín, při silnici V obce	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Budějovická pánev, Doubravice, mez u lesa SV obce	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Budějovická pánev, Zborov, louka na JV okraji lesa Chlumek	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Budějovická pánev, Nedabyle, při silnici SSZ obce	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Dokeská plošina, Břevniště, mez J obce	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Českosudská pahorkatina, Modlibohov, při silnici do Kotle Z obce	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Čejčská pahorkatina, Mistřín, les Lésky J obce, akátina	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Střední Polabí, Žehuň, okraj doubravy na vrchu Bář	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	CZ	Střední Polabí, Kluk, okraj lesa u myslivny V Boru	Hrouda 1980	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Dolní Sasko, Worpsswede, Osterholz-Scharmbeck: Worpsswede, travnatý silniční násep	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Dolní Sasko, Mackensen jihovýchodně od města Stadtoldendorf: u rybníka pod Amtsberge, louka	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Dolní Sasko, Aschenhütte, Herzberg am Harz, zalesněné Sieberaue východně od Aschenhütte	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Dolní Sasko, Wollbrandshausen, obec Ebergötzen východně od Göttingen: hřbitov ve městě Wollbrandshausen, pod křovím	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Dolní Sasko, Dransfeld jihozápadně od Göttingen: Gehölzinsel mezi Dransberg a Wellersche Hecke	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Dolní Sasko, Groß Schneen, Friedland/Leine: na hřbitově v Groß Schneen, pod křovím	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Dolní Sasko, Bavorsko, Rottenstein, chudý sad	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Meklenbursko-Přední Pomořansko, Ludorf, západní břeh jezera Müritz, Röbel E, hřbitov Ludorf	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko, Schkeuditz, Leipzig, Schkeuditz, hřbitov Papitzer Straße	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Dolní Sasko, Elbtal, Dresden, Südvorstadt, ulice Kaitzer 62, louka	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko, Elbtal, Dresden, Südvorstadt, hřbitov na Chemnitzer Straße	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko, Elbtal, Dresden, Südvorstadt, Michelangelostraße, u cesty	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko, Oberlausitz, Weifa u města Neukirch, hlavní ulice Hauptstraße, ruderál	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko, Oberlausitz, Kemnitz, Hauptstraße 35, zahrada se slepicemi	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko, Vogtland, Plauen, obec Reusa, hlavní hřbitov	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hesensko, Schlitz, Heidberg, opuštěná zahrada	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Porýní-Falc, mezi městy Ingelheim a Heidesheim, vinice	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Severní Porýní-Vestfálsko, hráz u rezervace Biener Altrhein	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko, Oberlausitz, Langburkersdorf, Böhmische Straße 16, u řeky Polenz, louka	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko, Oberlausitz, Bischheim-Häslich, Neukircher Straße	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bádensko-Württembersko, J města Schriesheim, vinice	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, Hallstadt, trávník na hřbitově	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Durynsko, Jena, Kurfürstenstraße	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Durynsko, Jena, zarostlý trávník v zahradě Ernsta Haeckela, "vila Medusa"	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko-Anhaltsko, Leißling	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko-Anhaltsko, Aschersleben, městský park	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Porýní-Falc, Cochem	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Severní Porýní-Vestfálsko, Lintorf	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Porýní-Falc, Mosel, Ediger-Eller	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bádensko-Württembersko, Leutershausen	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Porýní-Falc, Mosel, Ernst	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hesensko, Hemsberg, akátový les	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hessensko, Schlitz, zámecký park, na louce osázené keři	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hesensko, Schlitz, nábřeží u města Schlitz před bývalým nádražím	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko-Anhaltsko, Giebichenstein, Halle/Saale-Giebichenstein, v zahradách Amtsgarden	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Sasko-Anhaltsko, Arneburg, nábřeží na Elbstraße, akátina	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, Deggendorf, Mettener Straße 10a, zahrada	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hesensko, Frankfurt nad Mohanem, vedle Kleingartengelände u řeky Nidda, louky se stromy	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, Lechhausen, Augsburg-Lechhausen, na řece Lech, parkový trávník	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, hřítov Stulln	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, Erlangen, obydlené území In der Reuth, okraj lesa	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, mezi městy Frensdorf a Reundorf, silniční násep	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, Erlangen-Sever, hranice lesa 'Meilwald', 50m S Spardorfer Straße	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, Buttenheim, 50m J hostince Löwenbräu-Keller, poblíž kaple, křoví	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, Ohausen, chatová zahrada	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, Passau, Oberhauserleite, smíšený listnatý les	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Bavorsko, 1 km J města Rattelsdorf, mláží	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hesensko, Rheingau-Taunus-Kreis, Taunusstein-Bleidenstadt, park u kostela, pod tisovým živým plotem	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hesensko, Rheingau-Taunus-Kreis, Taunusstein-Orlen, na hřbitově, sečený trávník	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hesensko, Rheingau-Taunus-Kreis, Lorch/Rhein, u ulice Jahnstraße	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	D	Hesensko, Landkreis Fulda, obec Hünfeld, Mackenzell, u ulice Nüster Straße, severně od sportovního hřiště, břeh mezi silnicí a potokem	Paule et al. 2017	<i>O. umbellatum</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	PL	Krakow, Batowice, plevel kukuřičných polí a zahrady	Skalińska et al. 1961	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	PL	Krakow, Brzoskwinia, plevel kukuřičných polí a zahrady	Skalińska et al. 1961	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. umbellatum</i>	27	3x	PL	Krakow, Dabrowa Tarnowska, plevel kukuřičných polí a zahrady	Skalińska et al. 1961	<i>O. umbellatum</i>
<i>O. kochii</i>	36	4x	A	Horní Rakousko, Niederrana, pod mostem, keřový okraj, ca. 290 m n. m.	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. kochii</i>	36	4x	A	Horní Rakousko, na protějším břehu města Wesenufer, nad osadou Freizell, ca. 290 m n.m.	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. kochii</i>	36	4x	A	Horní Rakousko, město Schlögen, niva protějšiho břehu	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. kochii</i>	36	4x	D	Bádensko-Württembersko, Leutershausen	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. kochii</i>	36	4x	SK	Kováčovské kopce, Kováčová, SV svahy Burdy	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	36	4x	SK	Záhorie, Plavecký Štvrtok, vlhké příkopy S nádraží	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Zwickledt, travnatá zahrada Kubínova domu (paní Maringerová přesadila cibule z Bavorského lesa do zahrady)	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, V města Passau u Dunaje, "Komplestein" (ne Krämpelstein)	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, naproti městu Engelhartzell, podél Dunaje u Uferhäusl, lesní louka, 302 m n. m.	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, niva u Schlögen, na pravém břehu Dunaje, vysoko nad řekou, louka na okraji lesa s ovocnými stromy	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, 1,8 km S obce Zwettl an der Rodl, 690 m n. m.	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Wartberg/Aist	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Obernberg am Inn	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, vodní elektrárna Aschach, levý břeh	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Hartkirchen	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, město Feldkirchen an der Donau, Dunaj	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Ottensheim	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Linz-Katzbach	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Linz-Furth	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Ried im Innkreis	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Linz-Kleinmünchen, zahrady	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Linz, Bauernberg	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Weikerlsee, u hostince, na přehradě, JZ svah	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Langenstein u města St. Georgen an der Gusen	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Enns, u vlakového nádraží	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Struden, skály u cesty	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, 1 km V obce Grein, u silnice	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, V z obce Sarmingstein, u silnice	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Ach (obec Hochburg)	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Gunskirchen	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Thaling S obce Kronstorf	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Kronstorf	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Vöcklabruck	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Stadl-Paura	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Kremsmünster	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Steyr-Münichholz	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Steyr, železniční trať u stanice Neuzeug	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, obec Gmunden	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, Laussa, osada Brunngraben, 500 m n. m.	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	A	Horní Rakousko, horní část obce Micheldorf in Oberösterreich, u vlakového nádraží, ruderál	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Franken, Haßfurt, hřbitov	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Sasko, Elbtal, Heidenau, ca. 200 m podél Labe od přívozu, u cyklostezky (vlevo od Labe), řada topolů, ruderální	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Regensburg	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Waltenhofen	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Sasko-Anhaltsko, Arneburg, ruderální písčité trávník	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Porýní-Falc, Ürzig, údolí východně od hradního kopce, pás trávy na okraji lesní cesty	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Hesensko, Frankfurt nad Mohanem, Goldstein JV, okraj lesa u tramvajové trati, pod mlázím	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Würzburg, „Am Galgenberg“	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, západní okraj města Hofstetten, rozlehlá louka	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, 0,8 km J města Gerbrunn, okraj lesa nad vinicemi	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Hesensko, Frankfurt nad Mohanem, hřbitov Alter Friedhof Bockenheim, u vysazeného křoví	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, severní nábřeží kanálu Mittleren Isarkanals poblíž města Moosburg	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, JZ města Ermerhausen, louka J města Dippach	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Passau, ulice Klosterberg, umělé terasy se smíšeným lesem	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Z obce Hilgartsberg, poblíž Dunaje, starý sad	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Passau, ulice Stadtberg (J Sturmberg), mladý smíšený les	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Passau, S ulice Donauhof	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Passau, Z od Maierhof Wörth, luční násep na spráši	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Sulzbürg, Weingasse, nábřeží	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Reibersdorf, přehrada na řece Dunaj, na opačné straně řeky, na přehradě	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Lenzing JV Pfelling, břeh Dunaje	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Mnichov, anglická zahrada, jižní část, pastviny u stromů	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, V Bürgstadt, na řece Main	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Nassach, před hřbitovem, trávník	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Oberndorf, hřbitov, písčité travnaté hřiště	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Dettelbach, pod městskými hradbami	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Hohenfeld, jižní okraj 'Tännig', písčité okraj lesa	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Großlangheim, hřbitov, písčité travnaté hřiště	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Winterhausen, louky u řeky Main	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, jihozápadní okraj obce Eibelstadt, před městskými hradbami, trávník	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Bogenberg, okraj silnice, teplomilný živý plot	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, čerpací stanice ve městě Bogen, břeh Dunaje, na úpatí přehrady	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Mariaposching, břeh Dunaje, na úpatí přehrady	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Mariaposching, Sommersdorf, nedaleko slepičí farmy, na břehu řeky	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Straubing, Gstütt, lužní les (u cesty)	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Straubing, Gstütt, okraj lesa v příkopu	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Straubing, Gstütt, Neumark in der Oberpfalz, městská část u starého kanálu Ludwig-Donau-Mainkanal	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Kitzingen, u řeky Main v centru města, travnatý porost	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, rezervace Isarmünd, Dunaj a přítok řeky Isar, trávník na břehu	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Aholfing, břeh Dunaje, trávník na úpatí nábřeží	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, Niedermotzing, trávník na břehu řeky	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, rezervace Oberauer Donauschleife, na břehu, travní porosty chudé na živiny	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, ve městě Uttenreuth, háj 'Schmauserwäldchen'	Paule et al. 2017	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Hesensko, Musterliede JZ Schlitz	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, trávníky v zámeckých zahradách Wonfurtu	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bavorsko, hřbitov ve městě Haßfurt	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bádensko-Württembersko, Müllheim	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Porýní-Falc, Kirrweiler	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Porýní-Falc, Venningen	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Bádensko-Württembersko, Istein SZ města Lörrach:mezi obcí Isteiner Klotz	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	D	Dolní Sasko, Scheden JZ města Göttingen: na východní straně Brackenberges JZ města Meensen, pěšina	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	SK	Záhorie, Plavecký Štvrtok, svah nad silnicí č. 2 V obce	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	SK	Krupinská vrchovina, Dolné Plachtince, při silnici nad samotou Dol. Vrbina	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45	5x	SK	Podunajská nížina, Chotín, mezi nádražím a obcí	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. divergens</i>	54	6x	A	Horní Rakousko, přehrada na řece Kremže u Ansfeldenu	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	A	Horní Rakousko, botanická zahrada Vídeňské univerzity	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	A	Horní Rakousko, zámecké zahrady Belvederegarten ve Vídni	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, poblíž hřbitova v obci Eyrichshof S města Ebern, trávník	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, 0,6 km JZ města Dippach, louka	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Mainwiesen 0,5 km JZ města Dettelbach, trávník	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, poblíž hřbitova ve městě Oberndorf JZ města Schweinfurt, trávník	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, východní okraj města Lohr am Main, trávník	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Karlstadt, vně hřbitova Alten Friedhofs	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Stadtprozelten, hřbitov, trávník	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, SZ města Faulbach SV osady Gußhof, řídký ovsíkový porost	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Hesensko, Frankfurt nad Mohanem, ulice Damaschkeanger, parkový trávník	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Hesensko, Frankfurt nad Mohanem, cesta na V od dálnice A5, poblíž ulice Erzbergerstraße okraj cesty	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Sasko-Anhaltsko, Prensendorf: na východním okraji města na kompostu	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Sasko-Anhaltsko, Halle/Saale Galgenberg, severní strana, u sportovního hřiště, ruderál	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Sulzbürg, ulice Hinterer Berg, tesařství	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Sulzbürg, ulice Hinterer Berg, pozemek Leo Fuchse	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Plankstetten, silnice do města Schweigersdorf, nábřeží	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Eckental-Brand, silnice ST 2240 u mostu Schwabachbrücke	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Wörth am Main, městské hradby, trávník	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, ono Nilkheim poblíž města Aschaffenburg am Main	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, 0,5 km SV města Niedernberg u Mohanu, písčité okraj silnice	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, 0,5 km J města Großwallstadt, trávník v blízkosti řeky Main	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Laudenbach, výjezd na sever, odsádka základové zdi u silnice	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Breitendiel, hřbitov, travnatá plocha	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Volkach, JZ před městem, parkový trávník	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, JJZ města Dettelbach, trávník u řeky Main	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Ochsenfurt, hřbitov, písčité	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Unterweilersbach, areál pivního sklepa	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	D	Bavorsko, Mnichov, anglická zahrada, jižní část, pastviny u stromů, 511 m n. m.	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	SK	Cerová vrchovina, Čamovce, Belinský vrch	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	SK	Podunajská nížina, Kamenín, vlhký okraj slaniska, Irtováni rétek	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	SK	Hontianská pahorkatina, Pastovce, vrch Puszkéz JZ obce	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	SK	Krupinská vrchovina, Kosihovce, V svah vrchu Vápník	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	54	6x	SK	Krupinská vrchovina, Opatovská Nová Ves, Z svah vrchu Lesík	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. kochii</i>	18, 36	2x, 4x	CZ	Drahanská vrchovina, Luleč, akátina u kostela Sv. Martin	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18, 37	2x, 4x	CZ	České středohoří, Čerěníš, Babinské louky V obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18, 38	2x, 4x	CZ	Slánsko-bělohorská plošina, Krabčice, Krabčická obora	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18, 39	2x, 4x	CZ	Střední Polabí, Týnec n. Lab., akátina Z obce Svárava	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i> , <i>O. umbellatum</i>	18, 27	2x, 3x	SK	Podunajská nížina, Vinohrady n. Váhom, okraj lesa Dubník	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i> , <i>O. umbellatum</i>
<i>O. kochii</i> , <i>O. umbellatum</i>	18, 28	2x, 3x	SK	Hontianská pahorkatina, Dvorníky, akátina Z Devičianského vrchu	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i> , <i>O. umbellatum</i>
<i>O. divergens</i>	45, 54	5x, 6x	SK	Podunajská nížina, Dolné Štitáre, príkop JZ obce	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45, 54	5x, 6x	SK	Podunajská nížina, Modrany, křižovatka na Mudroňovo	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45, 54	5x, 6x	SK	Podunajská nížina, Kravany n. Dun., Z osady Čenkov	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45, 54	5x, 6x	SK	Podunajská nížina, Kamenný Most, louka SZ obce	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45, 54	5x, 6x	SK	Hontianská pahorkatina, Trhyňa, príkop J obce ke dvoru Mária	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>

Taxon	Počet chromozomů	Ploidie	Země	Lokalita	Literatura	Originální jméno
<i>O. kochii</i>	17, 18	2x ?	CZ	Dokeská plošina, Provodín, J úpatí vrchu Lysá	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	17, 18, 19	2x ?	CZ	Střední Polabí, Malý Nouzov, pod rybníkem J lesa Dubina	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18, 19	2x ?	SK	Podunajská nížina, Kravany n. Dun., písčiny u dvora Čenkov	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	18, 19	2x ?	SK	Malé Karpaty, Myslenice, JZ obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	36, 37	4x ?	SK	Podunajská nížina, Sládkovičovo, při silnici do Vel. Úlan u mostu přes Čiernou vodu	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. kochii</i>	36, 38	4x ?	SK	Podunajská nížina, Hlohovec, les Mladý háj JV obce	Hrouda 1980	<i>O. ruthenicum</i>
<i>O. divergens</i>	45, 47	5x ?	SK	Podunajská nížina, Rišňovce, při silnici JZ obce	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	40, 45	5x ?	SK	Podunajská nížina, Šrobárová, okraj lesa při silnici do Modran	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45, 47	5x ?	SK	Podunajská nížina, Modrany, při silnici V obce	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45, 47	5x ?	SK	Podunajská nížina, Rišňovce, při silnici JZ obce	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	40, 45	5x ?	SK	Podunajská nížina, Šrobárová, okraj lesa při silnici do Modran	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	45, 47	5x ?	SK	Podunajská nížina, Modrany, při silnici V obce	Hrouda 1980	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	42	5x ?	SK	Devínská Kobyla	Májovský & Murín 1987	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	41	5x ?	A	Horní Rakousko, Eizendorf u obce Saxen, V jezera, pastviny v nivě	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	46-49 (48)	5x ?	D	Dolní Sasko, Northeim/Leine: hřbitov ve městě Hohnstedt	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	41	5x ?	A	Horní Rakousko, Eizendorf u obce Saxen, V jezera, pastviny v nivě	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. vulgare</i>
<i>O. divergens</i>	54 + B	6x ?	A	Horní Rakousko, Tillysburg u Sv. Floriána	Dobeš & Vitek 2000	<i>O. divergens</i>
<i>O. divergens</i>	46-49 (48)	5x ?	D	Dolní Sasko, Northeim/Leine: hřbitov ve městě Hohnstedt	Paule et al. 2017	<i>O. divergens/vulgare</i>