

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE
FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
KATEDRA EKOLOGIE



MORFOLOGICKÁ VARIABILITA VYBRANÝCH DRUHŮ
SKUPINY *CHENOPODIUM ALBUM* AGG.

Vedoucí práce: doc. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.
Diplomant: Jakub Starosta

2015



Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Autor práce: Jakub Starosta
Studijní program: Inženýrská ekologie
Obor: Ochrana přírody

Vedoucí práce: doc. Mgr. Bohumil Mandák, Ph.D.
Garantující pracoviště: Katedra ekologie

Název práce: **Morfologická variabilita vybraných druhů skupiny *Chenopodium album* agg.**

Název anglicky: **Morphological variability of selected species from *Chenopodium album* agg.**

Cíle práce: Morfologická variabilita druhů ze skupiny *Chenopodium album* agg. je značná, mnohdy dalece přesahující variabilitu ostatních druhů. Cílem práce je pomocí klasického zahradního experimentu odhadnout rozsah této variability pro pět běžných druhů: *C. album*, *C. ficifolium*, *C. striatiforme*, *C. strictum*, *C. suecicum*. Hlavní otázkou je, zda variabilita pozorovatelná v přírodě je způsobena (a) plasticitou odpovědí několika genotypů na podmínky prostředí, anebo (b) výskytem vysokého množství genotypů v populacích, které reagují na prostředí odlišně.

Metodika: Semena pěti druhů merlíků ze skupiny *C. album* agg. (*C. album*, *C. ficifolium*, *C. striatiforme*, *C. strictum*, *C. suecicum*) budou posbírána z přírodních populací. Pomocí zahradního experimentu bude testován rozsah jejich morfologické variability ve vztahu ke koncentraci živin v půdě, intenzitě oslunění a disturbancím. Jednotlivé testované rostliny budou jednak měřeny v průběhu experimentu, a jednak u nich budou stanoveny parametry charakterizující nárůst biomasy a změny ve tvarech listů.

Doporučený rozsah práce: cca 60 stran

Klíčová slova: *Chenopodium*, morfologická variabilita, živiny, světlo, disturbance

Doporučené zdroje informací:

1. BEGON, M. -- TOWNSEND, C R. -- HARPER, J L. *Ecology : from individuals to ecosystems*. Malden, MA: Blackwell Pub., 2006. ISBN 978-1-4051-1117-1.
2. BRIGGS, D. -- WALTERS, S M. *Proměnlivost a evoluce rostlin*. Olomouc: Univerzita Palackého, 2001. ISBN 80-244-0186-.

Předběžný termín
obhajoby: 2015/16 ZS - FŽP
Konzultant: Mgr. Petr Vít, Ph.D.

Elektronicky schváleno: 9. 12. 2015
prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.
Vedoucí katedry

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením doc. Mgr. Bohumila Mandáka, Ph.D., a že jsem uvedl všechny literární prameny, ze kterých jsem čerpal.

V Praze dne

Poděkování

Poděkování patří mému školiteli Bohumilu Mandákovi za odborné vedení diplomové práce. Dále bych chtěl poděkovat Petru Vítovi a Davidu Svobodovi za trpělivost, cenné rady, čas strávený při konzultacích a za odbornou pomoc při práci se softwarem.

Abstrakt

Práce se zabývá změnou morfologické variability mezi vybranými druhy skupiny *Chenopodium album* agg. a jejich odpovědí na různé podmínky prostředí. Cílem práce bylo pomocí klasického zahradního experimentu odhadnout rozsah této variability pro pět běžných druhů: *C. album*, *C. ficifolium*, *C. striatiforme*, *C. strictum*, *C. suecicum*. Popsat, zda se tyto druhy liší svou odpovědí na dané podmínky prostředí, a jestli je tato variabilita zapříčiněna výskytem vysokého množství různých genotypů v populacích.

Pomocí zahradního experimentu, který simuloval 8 rozdílných prostředí, jsem získal data pro zjištění morfologické variability jednotlivých rostlin. Data byla vyhodnocena pomocí geometrické i klasické morfometriky a podrobena statistickým analýzám.

Výsledky analýz ukázaly, že (1) jednotlivé druhy se od sebe liší reakcí na podmínky prostředí, (2) svou odpovědí se liší i jednotlivé rostliny téhož druhu, (3) nepodařilo se prokázat rozdílnou reakci na množství dostupného světla.

Klíčová slova: *Chenopodium*, morfologická variabilita, tvar listu, světlo, živiny

Abstract

The diploma thesis focused on morphological variation among selected species of the *Chenopodium album* group and their responses to different environmental conditions. The main aim of the study was to evaluate morphological variability of five common species of the genus *Chenopodium*, i.e. *C. album*, *C. ficifolium*, *C. striatiforme*, *C. strictum* and *C. suecicum* using common garden experiment. This study particularly focused on variation in biomass allocation and leaves shapes under different fertilization, light and disturbance levels. Hence, I simulated eight different environmental conditions and collected morphological data including both classical and geometrical morphometrics, that were analysed using several statistical techniques to determine responses on inter- and intraspecific levels.

Analyses have shown that (1) individual species differ in their reaction on different simulated environments and (2) within species variation significantly increased plastic response of individual plants to simulated treatments.

Key words: *Chenopodium*, morphological variability, light, leaf shape, fertilization

Obsah

1	Úvod.....	8
1.1	Čeleď <i>Amaranthaceae</i>	8
1.2	Historie rodu <i>Chenopodium</i>	8
1.3	Morfologická a ekologická charakteristika.....	12
1.4	Charakteristika vybraných zástupců	13
1.4.1	<i>C. album</i> L. – merlík bílý.....	13
1.4.2	<i>C. ficifolium</i> Smith – merlík fíkolistý.....	14
1.4.3	<i>C. striatiforme</i> Murr – merlík drobnolistý	14
1.4.4	<i>C. strictum</i> Roth – merlík tuhý.....	15
1.4.5	<i>C. suecicum</i> Murr – merlík švédský	16
1.5	Fenotypová plasticita.....	16
1.6	Morfometrika	17
1.6.1	Klasická morfometrika	17
1.6.2	Geometrická morfometrika	17
1.7	Statistické zpracování morfologických dat	19
2	Cíl práce.....	20
3	Metodika.....	21
3.1	Kultivace rostlin pro morfometrická měření	21
3.2	Stanovištní experiment	23
3.3	Příprava vzorků a provedené analýzy	24
4	Výsledky.....	29
4.1	Klasická morfometrika	29
4.2	Geometrická morfometrika	33
4.3	Stanovištní charakteristiky	35
5	Diskuse.....	44
6	Závěr	48
7	Seznam použité literatury	49
8	Přílohy	52

1 Úvod

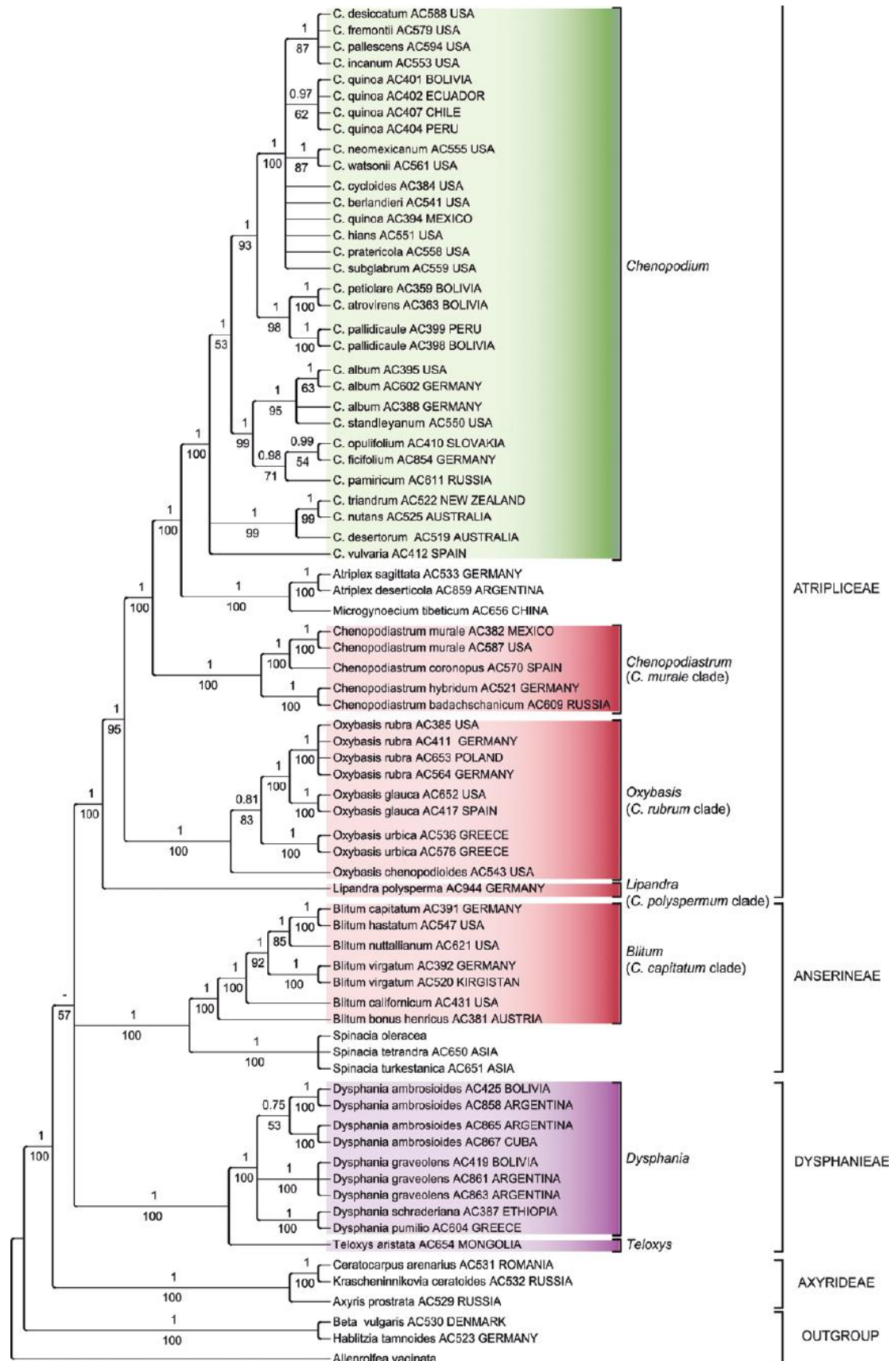
1.1 Čeleď *Amaranthaceae*

Rod *Chenopodium*, merlík, náleží do na zástupce velmi bohaté čeledi *Amaranthaceae*, laskavcovité. Čeleď zahrnuje 174 rodů a kolem 2050 druhů rostlin. V současné době se skládá z 5 podčeledí (*Chenopodioideae*, *Amaranthoideae*, *Gomphrenoideae*, *Salicornioideae* a *Salsoloideae*), některé podčeledi bývaly dříve samostatné (APG III 2009). Zástupci jsou kosmopolitně rozšíření a najdeme je od chladných oblastí Patagonie, přes deštné lesy až po kontinentální pouště vyznačující se extrémními klimatickými podmínkami. Mezi druhy se nacházejí jak nitrofilní, halofilní a heliofilní specialisté obývající specifické biotopy (rod *Salicornia*, *Allenrolfea*), tak rostliny s širokou ekologickou valencí osidlující ruderalní a disturbovaná stanoviště (rod *Atriplex*, *Chenopodium*). Jedná se převážně o rostliny s bylinnou růstovou formou, občas keře či polokeře, výjimečně se můžeme setkat se zástupci stromovitého nebo liánovitého vzrůstu. Zástupci mají střídavé nebo vstřícné listy s celistvou nebo zubatou čepelí. Drobné jednopohlavné i oboupohlavné květy jsou umístěny ve vrcholičnatých nebo hroznovitých květenstvích. Okvětní lístky bývají většinou nenápadné. Plodem jsou nažky nebo tobolky umístěné v latách či klubíčkách.

1.2 Historie rodu *Chenopodium*

Dvě staletí tvořily merlíky hlavní složku čeledi *Chenopodiaceae*. V roce 1998 došlo na základě molekulárních dat ke snížení taxonomické jednotky na *Chenopodioideae* a zařazení do čeledi *Amaranthaceae* s kterou sdílí některé anatomické, fyziologické a morfologické znaky (Rodman 1990, Judd et al. 1999, APG I 1998). Fuentes - Bazan et al. (2012a, 2012b) nadále podčeleď dělí na 6 nezávislých větví – *Chenopodium*, *Chenopodiatrum*, *Oxybasis*, *Lipandra*, *Blitum* a *Dysphania -Teloxys*, které jsou výsledkem analýzy jaderného genu ITS a chloroplastové oblasti matK/trnK (obr. 1).

Obr. 1: **Fylogenetická klasifikace podčeledi *Chenopodioideae* podle studie Fuentes – Bazan et al. (2012b) založená na analýze ITS a chloroplastové oblasti matK/trnK.**



Samotný rod *Chenopodium* popsal v roce 1753 švédský přírodovědec Carl Linné v díle *Species Plantarum*. Tato taxonomicky velice složitá skupina byla v 18. a 19. století důkladně zkoumána mnohými botaniky. Bylo popsáno mnoho nových rodů (např.: *Morocarpus*, *Dysphania*, *Anserina*, *Lipandra*, *Oxybasis*) a druhů. Zároveň rod procházel různými přestavbami na úrovni podrodů a sekcí (tab. 1). Nyní probíhá fylogenetické zpracování rodu a podčeledí na základě molekulárních a fylogeografických dat.

Rod v současné době zahrnuje přes 150 druhů rozšířených celosvětově s centrem diverzity v mírném a subtropickém pásu (Rahiminezhad 1995, Fuentes-Bazan et al. 2012a) s vysokou schopností se sekundárně šířit. Vybraní zástupci merlíků jsou v různých částech světa využívány jako zemědělské plodiny - *Chenopodium quinoa* a *C. berlandieri* subsp. *nuttalliae* pěstované v Jižní Americe, *C. giganteum* pěstované ve vysokohorských částech Indie, *C. album* využívané jako plodina pro energetický průmysl. Některé druhy mají uplatnění ve farmaceutickém průmyslu, který využívá jejich antioxidační, protizánětlivé, antimikrobiální účinky – *C. botrys*, *C. ambrosioides*, *C. murale* (Kokanova-Nedialkova et al. 2009). Na druhou stranu se mezi zástupci nacházejí značně odolné a vytrvalé plevele, které se spolu s lidskou činností rozšířily po celém světě – *C. album*, *C. ficifolium*, *C. hybridum* (Kühn et al. 1993, Fajmon et Simonová 2008, Mandák et al. 2012).

Tab. 1: Vývoj pojetí rodu *Chenopodium* podle různých autorů.

Autor kombinace	Rod	Podrod	Sekce
Linnaeus 1773	Chenopodium L.	/	
	Blitum L.	/	
Meyer 1829	Chenopodium L.	Chenopodia C. a. Mey.	/
		Botryoides C. a. Mey.	
	Blitum L.	/	
Graebner 1919	Chenopodium L.	Euchenopodium Gren.	Ambrina (Spach) Hook. f.
			Botrydium (Spach) Hook. f.
			Chenopodiastrum Moq.
		Blitum (L.) Aschers	Orthosporum R. Br.
			Pseudoblitum (Gren.) Aschers.
			Morocarpus (Boehm.) Aschers. Agathophytum (Moq.) Aschers
Ulbrich 1934	Chenopodium L.	/	Euchenopodium (Gren.) Ulbr.
			Rhagodioides Benth.
			Skottsbergia Aellen (1931)
			Agathophyton (Moq.) Aschers.
			Roubieva (Moq.) Rouy
			Ambrina (Spach) Hook. f.
			Botryoides (C. A. Mey.) Gren.
			Orthosporum R. Br.
			Tetrasepala Aellen (1930)
			Degenia Aellen (1927)
			Pseudoblitum (Gren.) Aschers.
			Eublitum (Moq.) Aellen (1930)
Tellungia Aellen (1931)			
Aellen 1960	Chenopodium L.	/	Botryoides (C. A. Mey.) Gren.
			Ambrina (Spach) Hook. f.
			Tetrasepala Aellen
			Orthosporum R. Br.
			Roubieva (Moq.) Rouy
			Agathophyton (Moq.) Aschers.
			Tellungia Aellen
			Eublitum (Moq.) Aellen
			Pseudoblitum (Gren.) Aschers.
			Degenia Aellen
			Polygonoidea Aellen
			Auricoma Aellen
Chenopodium			

Autor kombinace	Rod	Podrod	Sekce	
Scott 1978	Blitum L.	/	/	
	Chenopodium L.	Ambrosia A. J. Scott	Atriplicina Aellen (1931)	
			Margaritaria Brenan (1956)	
			Meiomeria (Standl. 1916) A. J. Scott	
			Botryoides (C. A. Mey.) Gren.	
			Roubieva (Moq.) Rouy	
			Orthosporum R. Br.	
		Chenopodium L.	Skottsbergia Aellen	
			Auricoma Aellen	
			Rhagodioides Benth.	
			Agathophyton (Moq.) Aschers.	
			Tellungia Aellen	
			Chenopodium L.	
			Degenia Aellen	
			Polygonoides Aellen	
			Leprophyllum Dumort.	
			Uotila 2001	Chenopodium
Chenopodium				
Ambrosia				
Clemants et Mosyakin 2003	Chenopodium	Blitum	Agathopytum (Moq.) Aschers	
			Blitum L.	
			Degenia Aellen (1927)	
			Pseudoblitum (Gren.) Aschers.	
			Glauca	
			Grosefoveata	
	Dysphania	/	/	Chenopodium L.
				Adenois
				Orthosporum R. Br.
			Botryoides(C. A. Mey.) Gren.	

1.3 Morfologická a ekologická charakteristika (dle Dostálek et al. 2003).

Zástupci rodu *Chenopodium* jsou převážně terofyty – jednoleté rostliny bez jakýchkoli obnovovacích pupenů nebo orgánů umožňující přežít zimu. Rostliny přežívají zimní období ve formě semen a svůj rozmnožovací cyklus musí stihnout během jedné sezony. Rostliny mají hlavní kořen, který se postupem růstu dále rozvětluje. V raných stádiích se rostliny vyznačují oděním na listech i stoncích. Krycí měchýřkovité trichomy způsobují pomoučněný vzhled rostliny a poskytují

rostlině ochranu před dopadajícím UV zářením. Na rostlině se mohou nacházet i další druhy trichomů např. bradavčité nebo kyjovité obsahují žláзки se silicemi. Tyto silice zapříčiňují silně aromatický charakter některých zástupců.

Listy střídavé nebo vstřícné, řapíkaté s celokrajnou nebo s různě zubatou čepelí, která může přecházet až v laloky. Ve vrcholových částech stonku přecházejí listy v celokrajné listeny.

Merlíky mají většinou nedřevnatějící stonek, lodyhu, často vzpřímeného, vystoupavého až poléhavého vzrůstu. Lodyha se může bohatě větvit nebo být pouze jednoduchá. U některých zástupců je charakteristický výrazně hranatý tvar stonku nebo přítomnost barevných pruhů na lodyze (*C. probstii*, *C. strictum*, *C. opulifolium*).

Oboupohlavné květy se nacházejí v úžlabí listů v klubíčkách a utvářejí květenství. Opylení zajišťuje vítr nebo hmyz a výsledkem je nažka uzavřená v okvětí. Merlíky jsou rostliny slunných stanovišť špatně snášející zastínění a konkurenci ostatních rostlin. Z tohoto důvodu osidlují pro jiné rostliny nepříliš vhodné biotopy, obnažené půdy, disturbované plochy, ruderální a antropogenně vzniklá stanoviště. V kulturní krajině se velice rychle šíří jako plevel zemědělských plodin (Dostálek et al. 2003).

1.4 Charakteristika vybraných zástupců

Vybraní zástupci patří do skupiny *Chenopodium album* agg., skupina je velice fenotypově plastická v celkové velikosti rostliny a velikosti a tvaru listů, což zapříčiňuje taxonomické problémy při klasifikaci jednotlivých druhů. Zároveň se zde vyskytuje více ploidních hladin a přechodných hybridních linií (Uotila 2001). Podle Fuentes-Bazan et al. (2012b) je agregát *C. album* řazen do větve *Chenopodium* s. str., vnitřní členění této větve není pro odlišné morfologické synapomorfní znaky ještě vyřešeno a prozatím tvoří 3 skupiny.

1.4.1 *C. album* L. – merlík bílý

Ekologie a rozšíření

Původně evropský druh, dnes kosmopolitně rozšířen po celém světě. Druh s velmi širokou ekologickou valencí. Osidluje minerální i organické substráty, vysychavé i podmáčené lokality. Jako plevel doprovází všechny kulturní plodiny, kde na okraji polí tvoří porosty, které nejsou v přímé kompetici s pěstovanou plodinou.

Morfologie:

V dospělosti světle zelené až žlutavé byliny, obvykle slabě pomoučené. Lodyha je vzpřímená, 10-70(-150) cm vysoká, chudě větvená, nevýrazně

vícehranná, slabě pomoučená., tmavě olivově zelená, žlutozeleně, někdy také načervenalé pruhovaná. Postranní větve jsou krátké, přitisklé, odstálé a ukončeny květenstvím. Listy střídavé, řapíkaté, v dospělosti světle zeleně až žlutozeleně zbarvené. Dolní listy jsou kosníkovité, kosníkovitě vejčité či kosočtverečně kopinaté. Čepel je 2,0-3,5(-5) cm dlouhá a 0,8-2,0 cm široká. Čepel je ostře zubatá, na bázi klínovitá a na vrcholu zašpičatělá. Čepel horních listů je kopinatá, 1,0-2,5 cm dlouhá a 0,2-0,7 cm široká, celokrajná až drobně zubatá, na vrcholu zašpičatělá. Listy na větvích jsou přibližně stejného tvaru jako lodyžní. Květenství tvoří koncový lichoklas až licholatu mnoha vícekvětých, nahloučených stažených klubíček. Okvětí je srostlé do 1/5 až 1/3; okvětní lístky vejčitě kopinaté, nevýrazné kýlnaté, bíle lemované, pomoučené, špičaté až tupé. Nažky jsou v obrysu vejčité až okrouhlé, v průměru mají 1,2-1,4 mm, oplodí žlutozelené až hnědavé. Osemení je hladké či s nevýraznými brázdami (Dostálek et al. 2003).

1.4.2 *C. ficifolium* Smith – merlík fíkolistý

Ekologie a rozšíření

Původně rozšířen od Středozeří až po východní Asii. Sekundárně se rozšířil do celé Eurasie a Severní Ameriky. Vyhledává půdy s vysokým obsahem dusíku a živin – obnažená dna rybníků, smetiště a komposty. Šíří se podél okrajů cest.

Morfologie:

Lodyha vzpřímená až vystoupavá, 80-150(-170)cm vysoká, řídce až bohatě větvená, rýhovaná, nezřetelně vícehranná. Listy jsou světle zelené, s čepelí 1-7 cm dlouhou a 0,5-3,0 cm širokou. Čepel je úzce kosníkovitá, na líci pomoučená až lysá, na rubu nápadně pomoučená, dolní listy výrazně řapíkaté, trojlaločné, s klínovitou bází a postranními úkrojky kratšími než středními. Čepel horních listů je většinou řapíkatá, nevýrazně trojlaločná až kopinatá, celokrajná až zubatá, špičatá. Květenství tvoří vodorovně rozložená, v horní části rostliny bohatě větvená, poněkud rozvolněná licholata s četnými listeny a s 5-20květými klubíčky. Květy jsou velmi malé v průměru 1,3-1,8 mm, často jednotlivé a také pomoučené. Okvětí je do 1/2 srostlé a okvětní lístky jsou na vnější straně zaoblené až nepatrně kýlnaté, na vrcholu tupé až špičaté. Nažky jsou v obrysu okrouhlé, v průměru mají 0,8-1,0 mm. Osemení je čtyř až mnohoúhelníkovitě jamkované, s radiálními brázdami nebo bez nich (Dostálek et al. 2003).

1.4.3 *C. striatiforme* Murr – merlík drobnolistý

Ekologie a rozšíření

Celkové rozšíření není dostatečně zmapováno. Rostliny se vyskytují od Španělska po Severní Evropu přes Ukrajinu a zasahují do Malé Asie. Druh

vyhledává převážně ruderalní stanoviště, v polních kulturách se vyskytuje jen zřídka v okopaninách a zelenině. Upřednostňuje lehké písčité půdy. V České republice se jedná o neindigenofyt vyskytující se hlavně v termofytiku.

Morfologie:

Lodyha vzpřímená až vystoupavá, 30-50(-90) cm vysoká, nevýrazně hranatá, žlutavá, zelenavá až načervenalá, pruhovaná různými odstíny zelené. Lodyha je od báze hustě větvená, postranní větve ve srovnání s lodyhou tenké až prutovité, výrazně obloukovitě vystoupavé. Listy řapíkaté, na líci lysé, sivozelené, na rubu olivově zelené, občas pomoučené. Čepel dolních listů je kosníkovitě vejčitá až kopinatá, 2,5-3,5 cm dlouhá a 0,8-2,0 cm široká. Okraj listu je zubatý až celokrajný, na bázi obvykle klínovitý a na vrcholu špičatý. Čepel horních listů je vejčitě kopinatá až úzce kopinatá 1,5-2,5 cm dlouhá a 0,5-1,5 cm široká s celokrajným či drobně zubatým okrajem. Květenství je vrcholový lichoklas mnoha malých nahloučených až oddálených klubíček. Okvětí je srostlé pouze na bázi, okvětní lístky široce vejčité nezakrývající úplně plod. Nažky jsou široce oválné, 1,1-1,2 mm v průměru, oplodí blanité, osemení bývá převážně hladké (Dostálek et al. 2003).

1.4.4 C. strictum Roth – merlík tuhý

Ekologie a rozšíření

Druh původní ve střední Asii odkud se sekundárně rozšířil do celého světa. Na našem území se vyskytuje od nížin do podhůří, hojně až roztroušeně v termofytiku, méně často také v mezofytiku a ojediněle v oreofytiku. Druh vyhledává písčité až hlinité substráty velmi teplých poloh. Ve velmi teplých oblastech se vyskytuje jako plevel polních kultur a to hlavně okopanin. V méně teplých a chladnějších oblastech obsazuje pouze ruderalní stanoviště.

Morfologie:

Jedná se o temně zelené až načervenalé byliny. Lodyha vzpřímená až vystoupavá, 40-120 cm vysoká, nevýrazně vícehranná, hladká až řídce pomoučená, většinou s červenými nebo tmavozelenými pruhy. Postranní větve jsou silné, rovnovážně odstálé a obloukovitě vystoupavé. Listy střídavé, řapíkaté, tmavě zelené až načervenalé, v dospělosti okraj listu výrazně červený. Čepel dolních listů je úzce vejčitě kopinatá až podlouhlá, 2-8 cm dlouhá, 1-4 cm široká, nepravidelně drobně ostře zubatá až téměř celokrajná, při klínovité bázi obvykle s výrazným zubem na každé straně, na vrcholu tupě špičatá až tupá. Horní a střední listy jsou téměř celé celokrajné či nepravidelně jemně zubaté, úzce vejčité až vejčitě kopinaté. Nejčastěji se na rostlině vyskytují listy krátce řapíkaté, které se směrem k vrcholu zmenšují až na velmi drobné. Květenství je stažený lichoklas

s kulovitými přisedlými klubíčky téměř bez listenů. Okvěť je do 1/3 srostlé. Okvětní lístky jsou na vnější straně slabě kýlnaté. Nažky jsou v obrysu široce vejčité až okrouhlé, v průměru mají 1,0-1,3 mm, na obvodu zaoblené. Osemení je více či méně hladké (Dostálek et al. 2003).

1.4.5 *C. suecicum* Murr – merlík švédský

Ekologie a rozšíření

Pochází ze severní polokoule, kde se vyskytuje hlavně v mírném a boreální pásmu. Vyhledává zastíněnější stanoviště a půdy bohaté na živiny, zvládá i půdy s nadměrným množstvím čpavkového dusíku. Během posledních desetiletí se začleňuje do polních kultur, kde roste převážně v okopaninách. Na našem území není rozšíření tohoto druhu dostatečně zmapováno.

Morfologie:

Světlezelené nebo sivozelené byliny, v mládí řídce pomoučené, později olysávající. Lodyha většinou vzpřímená 40-90 cm vysoká, šikmo odstále větvená, většinou světle zelená nebo žlutavá, s úzkými světlezelenými pruhy. Listy řapíkaté, střídavé, velmi tenké, trávově nebo olivově zelené, na podzim červenající nebo žloutnoucí, v mládí oboustranně stejnoměrně pomoučené. Čepel dolních a středních listů široce vejčité až kosníkovité (-1)4-7(-8) cm dlouhá a (-1)3-5(-6) cm široká, s klínovitou až tupou bází. Okraj je většinou hustě až ostře zubatý. Listy se směrem k vrcholu postupně zmenšují. V horních partiích je čepel často bez postraních úkrojků, zubatá až celokrajná. Květenství je listnatá licholata s vrcholičnatými stopkatými klubíčky a častými jednotlivými květy. Okvěť je do 1/2 srostlé, okvětní lístky jsou vejčité a člunkovitě prohnuté, světlezelené. Okvětní lístky mají bělavě lemovaná okraj a v období dozrávání semen žloutnou nebo červenají. Nažky jsou v obrysu kruhové, v průměru mají 1,1-1,4 mm. Osemení je paprskovitě rýhované až zbrázděné (Dostálek et al. 2003).

1.5 Fenotypová plasticita

Fenotypová plasticita je schopnost jedince přizpůsobovat svou fyziologii i morfologii měnícím se podmínkám prostředí (Briggs et Walters 2001). Tato schopnost je nejlépe vidět na rostlinách nebo jiných přisedlých formách života, které se nemohou změnou stanoviště vyhnout okolním měnícím se podmínkám. Jedná se o projev genotypové výbavy jedince, která vlivem prostředí může mít různý fenotypový projev (Gordon 1992, Scheiner 1993, Pigliucci 2005). Plasticita se projevuje pouze tehdy, je-li okolní prostředí heterogenní, v prostředí bez gradientů

abiotických a biotických faktorů jsou všichni jedinci uniformní (Schlichting 1986, Bradshaw 2006).

S rozvojem molekulárních metod a evoluční biologie se fenotypová plasticita dostala znovu do popředí zájmu badatelů. Fyziologické a morfologické adaptace jsou ale evolučně výhodné pouze za podmínky, že jejich přínos je vyšší než náklady na jejich vývoj a používání. Většina těchto změn je reverzibilní a naprostá většina je omezena pouze na jedince, u kterého došlo k projevu daného znaku a nedochází k projevu u potomků. Faktory vyvolávající fenotypové změny jsou často v prostředí přítomné déle než je život jedince a díky tomu se mohli v evoluci vyvinout i takové mechanismy, které umožňují předávat modifikace fenotypu i do dalších generací (Agrawal et al. 1999). Schopnost aktivně se přizpůsobovat prostředí přináší jedincům výhodu při soutěžení o místo v ekosystému. Při takovémto soutěžení může vzniknout klíčová evoluční inovace dovolující svým nositelům obsadit a využít nové niky, které byli dříve nedostupné.

V poslední době se vědecké týmy snaží hlavně osvětlit mechanismy a genetický základ fenotypové plasticity. Tento pokrok je hlavně možný díky neustále se vyvíjející technice a metodice (heterologní hybridizaci na DNA čipech, next-generation sekvenování a nárůstu počtu známých referenčních genomů) a vede ke zkoumání i jiných než modelových organismů. Dále se také rozvíjí studium regulace genové exprese hormony a epigenetickými mechanismy (např. metylací DNA), změny v genové expresi v různých podmínkách. Přechází od sledování jednoho genu k celogenomovým analýzám (Kelly et al. 2012).

1.6 Morfometrika

1.6.1 Klasická morfometrika

Morfometrie se zabývá studiem tvaru objektů a aplikuje multivariační statistické metody na porovnávání naměřených hodnot. Obvykle se zpracovávají naměřené vzdálenosti, různé úhly a obsahy ploch. Metodu lze využít k morfologickým analýzám v systematice rostlin a charakterizaci jednotlivých taxonů. Statistické zpracování omezuje subjektivní hodnocení a tak lze na srovnávané znaky nahlížet jako na znaky taxonomicky hodnotné (Marhold et Suda 2002)

1.6.2 Geometrická morfometrika

Od 80. let se do popředí dostávají modernější metody vyhodnocování tvaru objektů, ke kterým patří i geometrická morfometrika. Geometrická morfometrika umožňuje rozebrat a srovnat biologické tvary objektů a zpětně rekonstruovat jejich tvar. Metoda je hojně využívána i v ostatních vědeckých oborech např.

v antropologii, zoologii nebo v materiálovém inženýrství. V přírodních vědách je využívána při studiu evolučních a systematických vztahů mezi organizmy, rozdílnosti mezi samčími a samičími jedinci nebo popisem různé asymetrie orgánů.

V rámci geometrické morfometriky jsou nejčastěji využívány přístupy založené na landmarcích. Landmarky jsou specifické body na objektu vybrané podle předem určeného pravidla, kterým jsou přiřazeny souřadnice na souřadnicové síti. Polohu takto zvolených bodů je možné počítačově digitalizovat. Landmarky jsou matematicky významné a biologicky dobře definovatelné. Důležité je zvolit tak, aby mohli být opakovaně použity. Pozice těchto význačných bodů je pak opakovaně porovnávána mezi jednotlivými objekty měření. K porovnávání je využita superpoziční technika, tato metoda pomocí rotace, změny velikosti a posunu zapříčiní přeložení pozorovaných objektů přes sebe tak, aby navzájem si odpovídající landmarky měly nejmenší možnou sumu vzdáleností. Výsledek lze zobrazit pomocí vektorů, které znázorňují směr a velikost odchylky od referenční konfigurace. Tyto veličiny charakterizují námi pozorované objekty. Nevýhodou metody je, že nelze zohlednit velmi složité tvarové odlišnosti a jemné deformace objektu. Tím přicházíme o část pozorovaných informací (Macholán 1999).

Vektory a velikosti odchylek od referenčních bodů využívá i metoda ohebných pásků (Thin Plate Spline, TPS). Při analýze je přes zkoumaný objekt přeložena imaginární souřadnicová síť, která je deformována tak dlouho dokud se nedosáhne shody s referenčním objektem. Výsledkem je deformovaná pravoúhlá síť koordinát, kde deformace představují rozdíly mezi porovnávanými objekty (Marhold et Suda 2002).

Analýza relativních deformací (Thin Plate Spline Relative Warps, TPSRW), odvozená z metody ohebných pásků, umožňuje srovnání více než dvou objektů najednou (Macholán 1999). U rostlin je občas problém nalézt dostatečný počet význačných bodů (landmarků). To klade omezení při využívání geometrické morfologie v širokém měřítku. V těchto případech lze využít metodu eliptických Fourierových deskriptorů. Deskriptory získávají informaci z tvaru objektu a transformují ji do Fourierových koeficientů. Koeficienty následně popisují celkový obrys studovaného objektu a jsou využity k analýze hlavních komponent a zobrazení obrysu na jednotlivých komponentních osách (Kuhl et Giardina 1982, Marhold et Suda 2002). Využití eliptické Fourierovy analýzy k popsání tvaru rostlinných struktur se objevuje v mnoha studiích např.: *Prunus* (Lepší et al. 2011), *Quercus* (Viscosi et Fortini 2011), *Sorbus* (Lepší et al. 2009)

1.7 Statistické zpracování morfologických dat

Nejčastěji používané analýzy při zpracování taxonomických a ekologických dat jsou analýza hlavních komponent (PCA) a analýza hlavních koordinát (PCoA). Každý pozorovaný objekt můžeme popsat jeho pozicí v mnohorozměrném prostoru. Obě zmíněné aplikace patří mezi ordinační metody a pomáhají nám orientovat se v mnohorozměrných datech. Pro člověka je orientace a hledání vztahů ve více jak třírozměrném prostoru velice problematická. Problém činí hlavně vizuální neuchopitelnost více dimenzí. Ordinační analýza řeší tento problém pomocí redukce celkového počtu znaků na dva až tři nové a zároveň se snaží, aby při tomto kroku bylo ztraceno co nejméně informací obsažených v původních datech (Marhold et Suda 2002).

PCA

U analýzy hlavních komponent je soubor námi pozorovaných znaků nahrazen novým souborem nekorelovaných znaků. Jednotlivé dimenze představují naše nezávislé proměnné a jsou zredukovány na několik nových dimenzí, snáze uchopitelných, které jsou lineárními kombinacemi původních proměnných. Výsledkem lineární kombinace jsou hlavní komponenty. První hlavní komponenta je vedena směrem největší variability mezi objekty, druhá osa je vedena ve směru největší variability, která je kolmá na směr první komponenty, atd. (Marhold et Suda 2002).

PCoA

Obdobou PCA je analýza hlavních koordinát (PCoA). U této metody nejsou komponenty výsledkem lineární kombinace proměnných, ale funkcí podobnosti nebo vzdálenosti původních proměnných. Tuto metodu je vhodné využít při zpracování binárních, vícestavových kvalitativních nebo smíšených dat (Marhold et Suda 2002).

2 Cíl práce

Morfologická variabilita druhů ze skupiny *Chenopodium album* agg. je značná, mnohdy dalece přesahující variabilitu ostatních druhů. Cílem práce je pomocí klasického zahradního experimentu odhadnout rozsah této variability pro pět běžných druhů: *C. album*, *C. ficifolium*, *C. striatiforme*, *C. strictum*, *C. suecicum*. Hlavní otázkou je, zda variabilita pozorovatelná v přírodě je způsobena (a) plastickou odpovědí několika genotypů na podmínky prostředí, anebo (b) výskytem vysokého množství genotypů v populacích, které reagují na prostředí odlišně.

3 Metodika

3.1 Kultivace rostlin pro morfometrická měření

Kultivační pokus k diplomové práci probíhal v roce 2014 v areálu Botanického ústavu Akademie věd v Průhonících v experimentální zahradě na Chotobuzi (49°59'30''N, 14°34'00''E, ca. 320 m n. m.)

Výsev semen

Sběr semen proběhl během roku 2013 na pěti lokalitách na území České republiky (tab. 2) za pomoci pracovníků Botanického ústavu Akademie věd ČR. Semena jsem zbavil zbytků oplodí a na jaře 2014 vysel do Petriho misek na navlhčený filtrační papír a uložil do chladničky na 7 dní při 5 °C bez světla. Následně jsem Petriho misky se semeny přenesl do klíčidla s řízenou teplotou a světelnou periodou. Denní režim byl nastaven na 14 hodin světla při 22°C a noční na 10 hodin tmy v 15°C. Po týdnu jsem klíčící semena přenesl z klíčidla na experimentální zahradu, kde proběhlo jejich přesazení do připravených sadbovačů (příloha 1).

Tab. 2: Lokality jednotlivých druhů použitých při kultivaci na experimentální ploše.

No.	Druh	Souřadnice (N)	Souřadnice (E)	Lokalita
329	<i>Ch. album</i>	50°13'35"	14°12'38"	ČR, Slatina
276	<i>Ch. ficifolium</i>	50°14'04"	15°25'44"	ČR, Nový Bydžov
331	<i>Ch. striatiforme</i>	50°20'58"	14°29'51"	ČR, Mělník
380	<i>Ch. strictum</i>	50°06'57"	14°25'60"	ČR, Praha, Trojský most
328	<i>Ch. suecicum</i>	50°10'37"	14°06'20"	ČR, Švermov

Kultivace rostlin

Rostliny v sadbovačích jsem umístil pod přístřešek, tím bylo zamezeno poškození křehkých sazeniček jarními dešti. Rostliny byly pravidelně každý den zalévány, aby se zamezilo přesychání substrátu. Po vytvoření prvních pravých listů byly rostliny přesazeny do předem připravených květináčů o objemu 12 litrů substrátu a přeneseny na stanoviště, kde dále probíhal experiment.

Na stanovišti byly rostliny v květináčích náhodně promíchány, aby netvořily skupiny stejného druhu. Při umístování květináčů byl uvažován i větší spon a bylo tak zamezeno okrajovému efektu, při kterém by si rostliny navzájem konkurovaly o světlo. Celkem jsem vysadil 40 rostlin od každého druhu a nasimuloval 8 různých podmínek prostředí, ve kterých byl rostlinám umožněn růst (tab. 3).

Tab. 3: Kombinace jednotlivých faktorů prostředí, hodnoty 1 a 0 značí přítomnost/nepřítomnost daného faktoru (světlo 1 = bez zastínění, světlo 0 = zakryto zastiňovací sítí; živiny 1 = zahradní substrát, živiny 0 = písčité půda; poškození 1 = vrchol odstraněn, poškození 0 = vrchol bez poškození)

prostředí	světlo	živiny	poškození
1.	1	1	1
2.	0	1	1
3.	1	1	0
4.	0	1	0
5.	1	0	1
6.	0	0	1
7.	1	0	0
8.	0	0	0

V průběhu vegetační sezony jsem z květináčů pravidelně odstraňoval plevel, aby se zamezilo odebírání živin ze substrátu a kompetici jednotlivých druhů o světlo. Rostliny jsem také ošetřoval proti požeru slimáky nástražnými granulemi (Vanish Slug Pellets - metaldehyd) kladenými na povrch substrátu i mezi květináče.

3.2 Stanovištní experiment

Substrát

Rostliny jsem vysadil do květináčů se dvěma rozdílnými směsmi substrátů. Jeden substrát obsahoval čistou zahradní zeminu reprezentující na živiny bohaté půdy polí. Druhý substrát se skládal z písku a zahradní zeminy namíchaný v poměru 4:1 simulující na živiny chudé písečné půdy. Pro kvantifikaci rozdílů mezi jednotlivými typy substrátů jsem nechal provést chemický rozbor obsažených prvků v Analytické laboratoři Botanického ústavu AV ČR v Průhonicích. Byl analyzován obsah základních živin: vápníku, hořčíku, fosforu a draslíku. Každým druhem substrátu jsem naplnil 100 květináčů. Všechny květináče byly opatřeny pod miskami, aby se zabránilo přesychání během letních dnů a zároveň byly rostliny každé ráno zalévány vodou.

Zastínění

Kultivace rostlin probíhala na otevřené ploše. Pěstební plocha byla rozdělena na dvě části s různou intenzitou zastínění. Polovina rostlin rostla při normálním osvětlení. Druhá polovina jsem umístil pod konstrukci přetaženou stínící sítí, která o 30 % snižovala množství dopadajícího světla na rostliny. Síť byla zvolena z důvodu minimálního ovlivnění proudění vzduchu k rostlinám z okolního prostředí. Zároveň nebyla síť zakryta severní strana, aby se teplota uvnitř konstrukce co nejméně lišila od rostlin, které síť nebyly zakryté.

Poškození rostlin

Vybraným rostlinám jsem nůžkami odstranil apikální vrchol za prvním párem pravých listů, toto opatření simulovalo poškození rostlin okusem.

Měření nárůstu vegetativních a generativních orgánů

V průběhu pokusu jsem rostliny na stanovišti měřil, abych mohl zaznamenat celkový přírůstek lodyhy za sezonu. První měření se uskutečnilo hned po přesazení rostlin ze sadbovačů do velkých květináčů. Měřil jsem výšku rostliny od povrchu substrátu k apikálnímu vrcholu rostliny pomocí plastového pravítka. Obdobně bylo měření provedeno na konci vegetační sezony před sklizením rostlin.

Na konci sezony byly rostliny sklizeny z kultivační plochy. Každá lodyha byla ustřížena co nejnižší u substrátu, celá zabalena do papírového sáčku a odnesena do sušárny. V sušárně byly rostliny uskladněny dva měsíce při 26°C, aby všechny rostlinné části dokonale vyschly.

Pro zjištění nárůstu hmoty vegetativních orgánů jsem využil sklizené lodyhy. Z nich jsem před vážením odstranil listy. Vážít listy i s lodyhami nebylo možné, jelikož většina zástupců rodu *Chenopodium* ztrácí v průběhu sezony spodní staré listy a vážení by tak nebylo objektivní. Navíc byly jednotlivé listy z rostlin odebírány k morfometrickým analýzám.

Následně byly odstraněny i plody a květy, které byly využity k měření hmoty generativních orgánů. Vážení probíhalo na laboratorních vahách (Sartorius GE512-OCE) v Botanickém ústavu AV ČR v Průhonicích.

3.3 Příprava vzorků a provedené analýzy

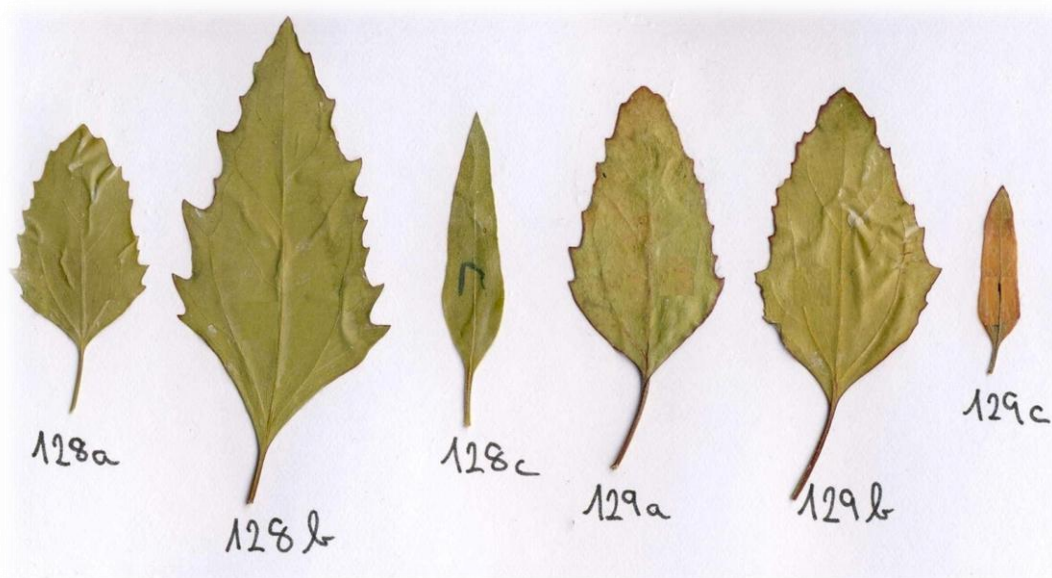
Sběr morfometrických dat

Listy pro morfometrické analýzy jsem odebíral během celé sezony (příloha 1). Listy jsem sbíral ve třech výškových hladinách a z každé rostliny jsem odebral tři dobře vyvinuté listy. Vždy jeden odebraný list ze spodní části (list A), druhý z prostřední (list B) a třetí list pocházel z vrcholové části rostliny (list C). Všechny sebrané listy jsem vylisoval a usušil. Následně byly nalepeny na tvrdý papír a uchovány v herbáři. Pro další morfometrická měření jsem listy naskenoval společně s kalibrovacím měřítkem (při rozlišení 300dpi, scanner Canon 4400F) a uložil v digitální podobě (formát jpg, tiff a pdf). Celkem jsem odebral a zaherbářoval 574 vzorků - 120 listů *Chenopodium album*, 107 listů *C. ficifolium*, 116 listů *C. striatiforme*, 118 listů *C. strictum* a 113 listů *C. suecicum* (příloha 2). Rozdílné počty jsou u jednotlivých taxonů způsobeny občasnou absencí listů vhodných k měření (špatně vyvinuté listy, listy poškozené hmyzem či slimáky).

Numerická morfometrika

K numerické morfometrice jsem využil všechny dostupné herbářové položky listů. (obr. 2). Na základě vlastního pozorování a literatury (Uotila 2001, Dostálek et al. 2003, Clemants and Mosyakin 2003) bylo navrženo a následně změřeno 10 znaků, z toho 6 kvantitativních a 4 kvalitativní (tab. 4). Soubor znaků byl sestaven tak, aby dokázal popsat pozorovanou variabilitu. Kvantitativní znaky byly měřeny v programu ImageJ (Rasband 2015) s pomocí kalibrovaného měřítka na každém naskenovaném obrázku.

Obr. 2: Ukázka listů *C. strictum* nalepených na tvrdém papíře. Listy ze spodní (a), střední (b) a horní (c) části rostliny. Takto připravený materiál byl naskenován a použit při geometrické i klasické morfometrice.



Tab. 4: Soubor měřených znaků na jednotlivých listech

číslo znaku	znak	jednotka	rostlinná část
1.	plocha	cm ²	list
2.	obvod	cm ²	list
3.	kulatost		list
4.	šířka	cm	list
5.	délka	cm	list
6.	délka nad nejširší částí	cm	list
7.	celkový tvar	škála 1, 2, 3	list
8.	laločnatost na bázi	škála 1, 2, 3	list
9.	zubatost čepele v horní části	škála 1, 2, 3	list
10.	špičatost	škála 1, 2, 3	list
11.	výška rostliny	cm	lodyha
12.	hmotnost lodyhy	gram	lodyha
13.	hmotnost generativních orgánů	gram	plod, květ

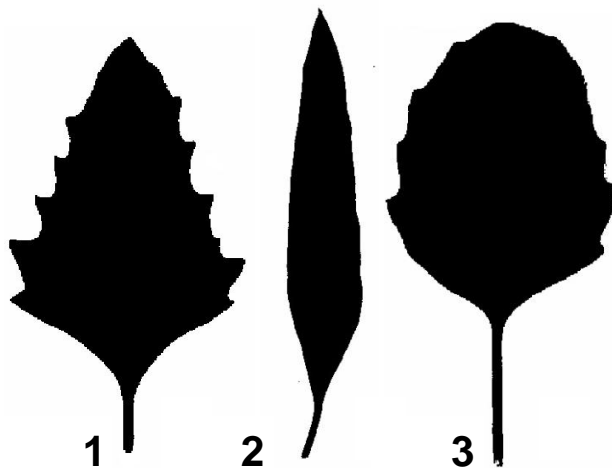
Znaky č. 1 až 6 byly měřeny na naskenovaných listech pomocí programu ImageJ, znaky 7 až 10 byly měřeny a hodnoceny na zaherbářovaných listech nalepených na tvrdém papíře. Kvalitativní znaky byly hodnoceny pomocí předem navržené škály:

celkový tvar – 1 (kosníkovitý), 2 (lanceolátní/kopinatý), 3 (vejčitý; obr. 3)
 laločnatost na bázi – 1 (bez laloků), 2 (naznačeny zubem), 3 (laločnatý; obr. 4)

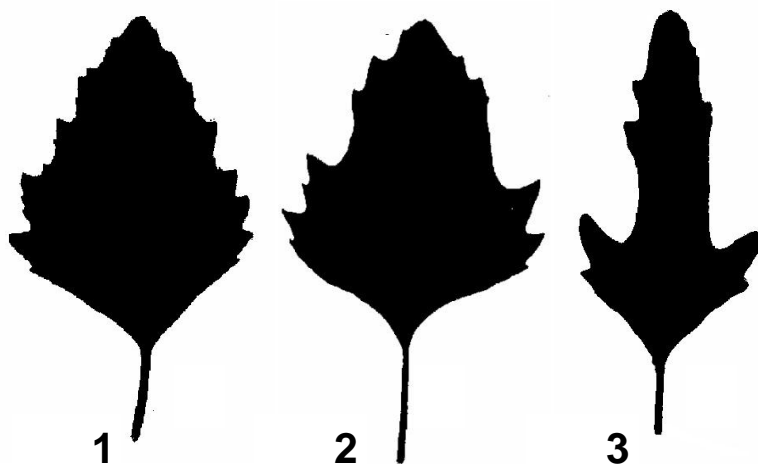
zubatost čepele – 1 (celokrajný), 2 (zubatý ≤ 3 zuby), 3 (hustě zubatý; obr. 5)
 špičatost – 1 (špičatý), 2 (zašpičatělý), 3 (zaokrouhlený; obr. 6.)
 Znak č. 3: Kulatost, circularity, je definována vztahem $c = 4\pi \frac{\text{plocha listu}}{\text{obvod listu}^2}$ a nabývá hodnot z intervalu 0 až 1. Hodnoty blíží se 1 nám představují tvar blíží se kruhu, hodnoty blíží se 0 představují nekonečně dlouhý polygon. Při aplikaci této veličiny na tvar sledovaného listu dostáváme informaci o jeho kulatosti, věčitosti, kopinatosti a složitosti bez ohledu na jeho velikost.

Znak č. 11: byl měřen na stanovišti během růstu rostlin. Znaky 12 a 13 byly měřeny po usušení rostlin v laboratořích ústavu Akademie věd.

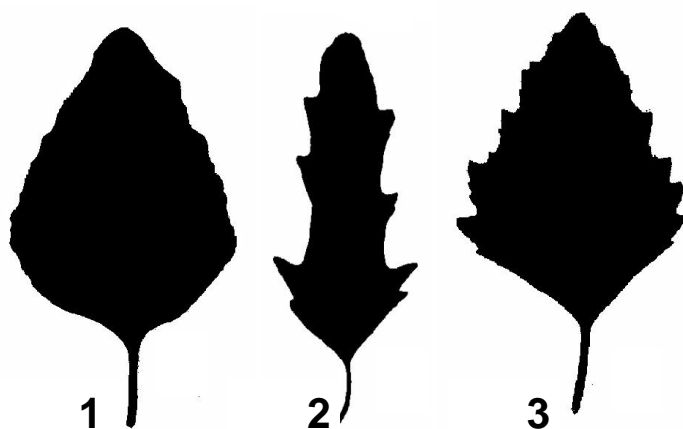
Obr. 3: Tvar listu; kosníkovitý - 1, lanceolátní/kopinatý - 2, vejčitý - 3, (orig. J. Starosta)



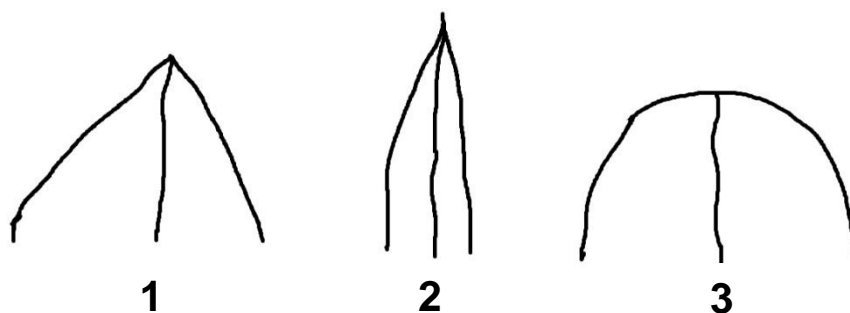
Obr. 4: Laločnatost na bázi; bez laloků - 1, naznačeny zubem - 2, laločnatý - 3, (orig. J. Starosta)



Obr. 5: zubatost čepele: (celokrajný - 1), zubatý - 2, hustě zubatý - 3, (orig. J. Starosta)



Obr. 6: Špičatost listu; špičatý - 1, zašpičatělý - 2, zaokrouhlený - 3, (orig. J. Starosta)



Při morfometrických analýzách byla naměřená data zpracována pomocí mnohorozměrných statistických metod v programu R (R Development Core Team 2011). Chybějící údaje byly nahrazeny průměrnými hodnotami ostatních analyzovaných listů z daného prostředí a taxonu. Byla vytvořena vstupní matice a pomocí analýzy hlavních komponent (PCA) byla vizualizovaná základní struktura naměřených dat pomocí Microsoft Office Excel 2007. Pro vyhodnocení dalších analýz byl použit program CANOCO 4.12 (Braak et Šmilauer 2002), ve kterém bylo provedeno porovnání jednotlivých druhů mezi sebou při různých stanovištních podmínkách a Spearmanův korelační test.

Geometrická morfometrika

Pro zpracování dat ke geometrické morfometrice jsem využil listy ze střední části rostliny (list B). Tyto listy bývají nejlépe vyvinuté a většinou slouží jako určovací znak v botanických klíčích. Listy jsem před analýzami zbavil řapíků, naskenoval (při rozlišení 300 dpi, scanner Canon 4400F) a uložil do digitální podoby ve formátu tiff pro další zpracování. Následně jsem provedl analýzu obrysu každého listu pomocí

balíků softwarových programů TpsUtil, TpsDig2, TpsRelw a Past (Hammer et al 2001, Rohlf 2015). Při analýze obrysu bylo využito metody eliptické fourierovské aproximace (Kuhl et Giardina 1982). Nejprve bylo v programu TpsDig 2 automaticky přiřazeno každému listu 100 landmarků k získání informace o celkovém tvaru listu. Následně byly hodnoty těchto landmarků přetransformovány na koeficienty eliptických Fourierových deskriptorů. Tyto koeficienty byly dále využity v programu TpsRelw k výpočtu skóre hlavních komponent. V programu Past (Hammer et al. 2001) byla vytvořena vizualizace první a druhé komponenty, zobrazující rozložení dat.

Stanovištní charakteristiky

Pro zhodnocení morfologických změn z různých simulovaných prostředí jsem vybral znaky plocha, obvod a kulatost listu. Dále jsem sledoval hmotnost vegetativních a generativních orgánů. Jako nejvýznamnější faktory prostředí jsem považoval rozdílnost v dostupnosti živin v substrátu a množství světla na pěstební ploše. K analýzám jsem vždy použil soubor 40 měření o každého druhu. Chybějící hodnoty byly nahrazeny průměrnými hodnotami jedinců z daného prostředí.

K vyhodnocení dat a zjištění statistické průkaznosti rozdílů v naměřených hodnotách jsem vždy použil faktoriální analýzu variance (multi-factor ANOVA) a test normality dat (Shapirův – Wilkův test) v programu STATISTICA (StatSoft 2013). U sledovaných proměnných (druh*světlo a druh*živiny) jsem dále provedl Tukeyho test (program STATISTICA a Past), abych rozlišil vztahy uvnitř pozorovaných skupin. Tukeyho test porovnává průměry jednotlivých skupin, proto se výsledky mohou od ANOVY odlišovat a jeho výsledky analýzu variance pouze doplňují.

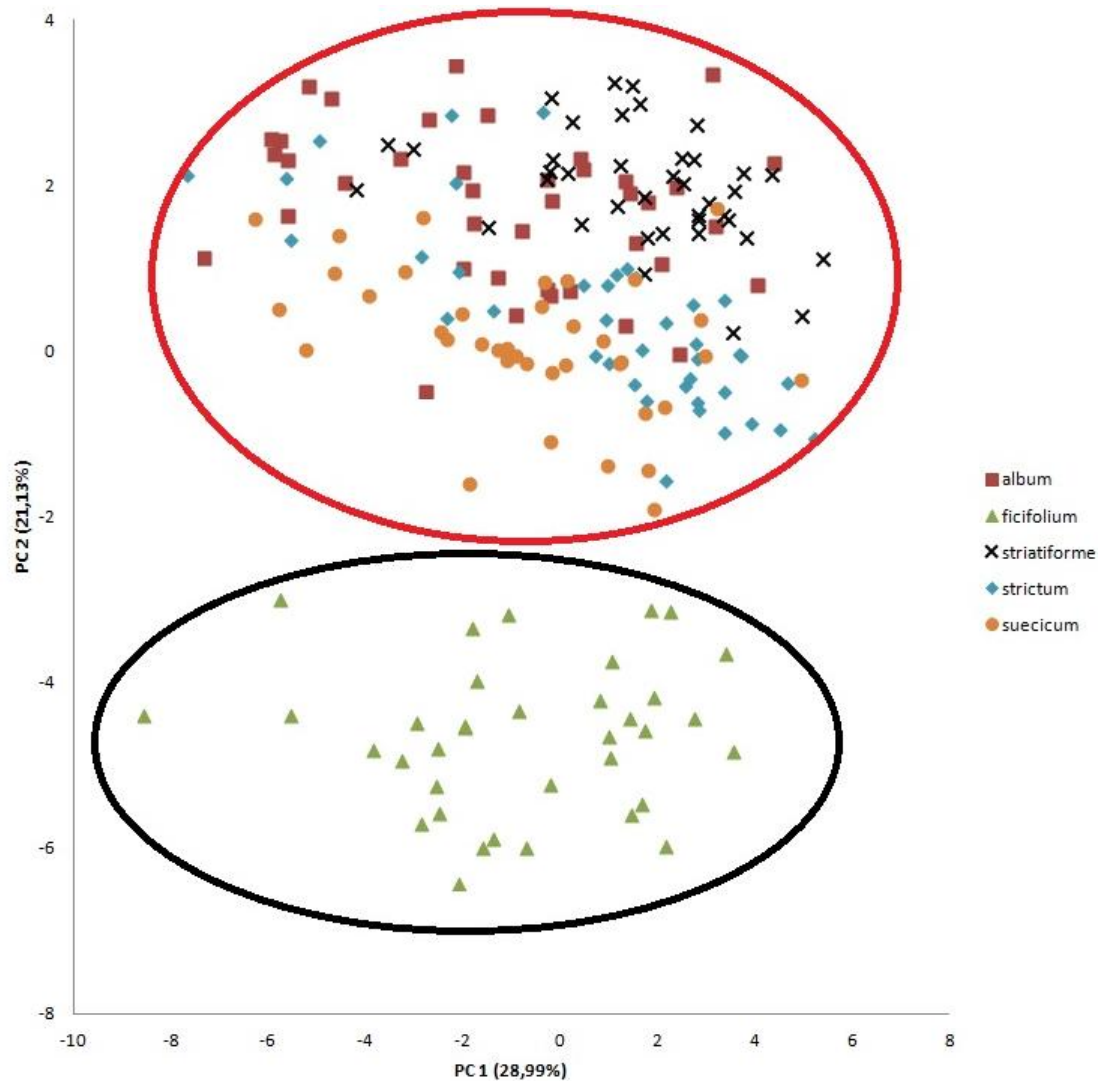
4 Výsledky

4.1 Klasická morfometrika

Celkem jsem úspěšně analyzoval 574 vzorků listů - 120 listů *C. album*, 107 listů *C. ficifolium*, 116 listů *C. striatiforme*, 118 listů *C. strictum* a 113 listů *C. sueticum*. Na každém listu jsem naměřil 10 popisných charakteristik, které byly dále využity pro analýzu hlavních komponent (tab. 5). Znaky, které necharakterizují listy, jsem vynechal (výška rostliny, hmotnost vegetativních orgánů, hmotnost generativních orgánů). Při korelačním testu bylo zjištěno, že znaky délka listu a délka listu nad nejširší částí spolu těsně korelují ($\rho > 0,95$). Vzhledem k tomu, že nebyly použity diskriminační analýzy, byly tyto znaky v souboru dat ponechány.

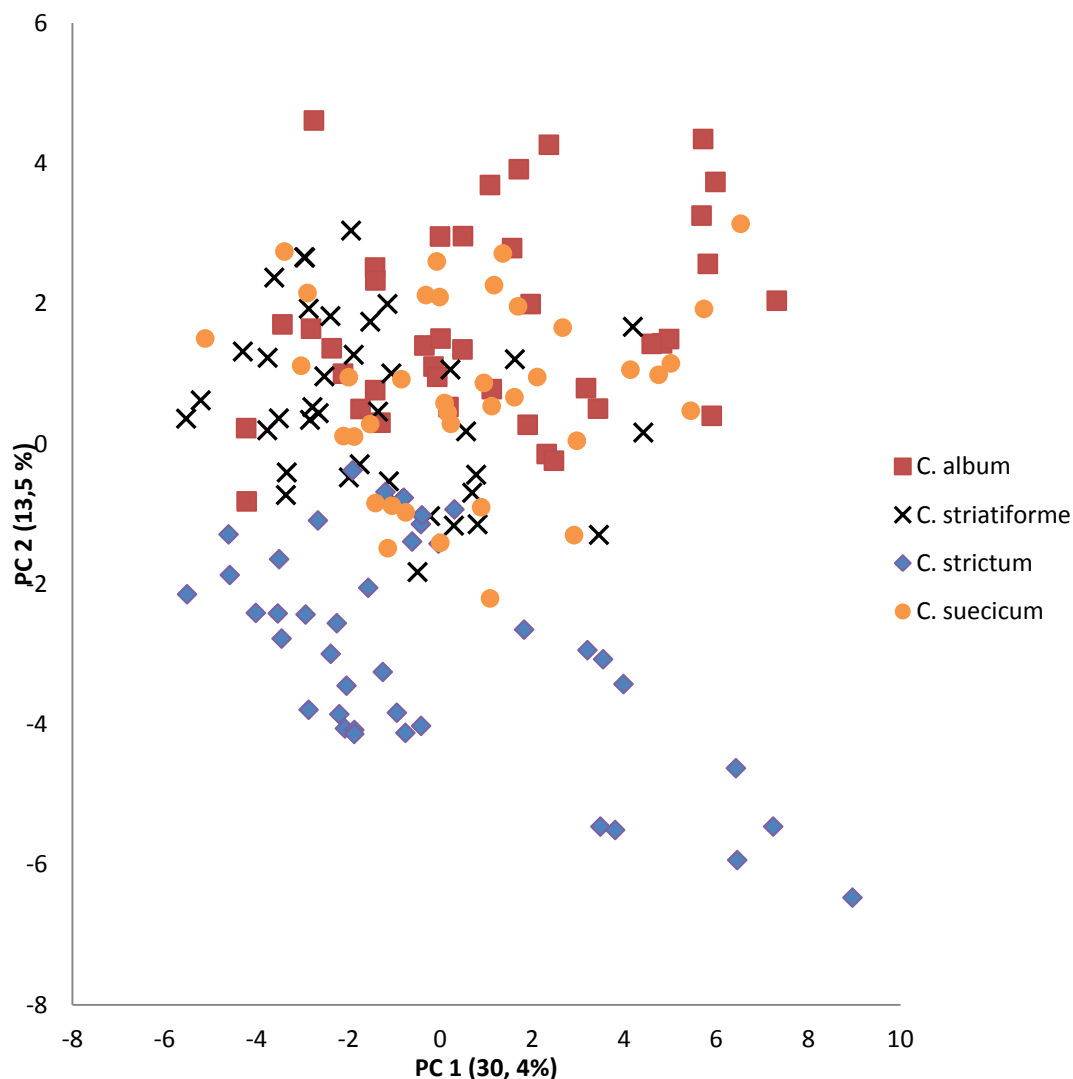
První analýza hlavních komponent porovnávající morfologickou variabilitu všech 5 studovaných druhů (*C. album*, *C. ficifolium*, *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. sueticum*) rozdělila datový soubor na dvě skupiny podle druhé komponentní osy (obr. 7). Druh *C. ficifolium* je zřetelně oddělen od smíšené skupiny zbylých 4 druhů, které se vzájemně prolínají. K rozložení objektů podél druhé osy (vysvětlující 21,1 %variability) nejvíce přispívají znaky – kulatost (č. 3), laločnatost (č. 8), špičatost (č. 10) a šířka listu (č. 4).

Obr. 7: Ordinační diagram analýzy hlavních komponent porovnávající morfologickou variabilitu 10 měřených znaků u *C. album*, *C. ficifolium*, *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. suecicum*. Červená a černá kružnice oddělují dvě zřetelné skupiny, které se oddělily podél druhé komponentní osy. Vysvětlené hodnoty variability jsou uvedeny v závorkách ke každé ose.



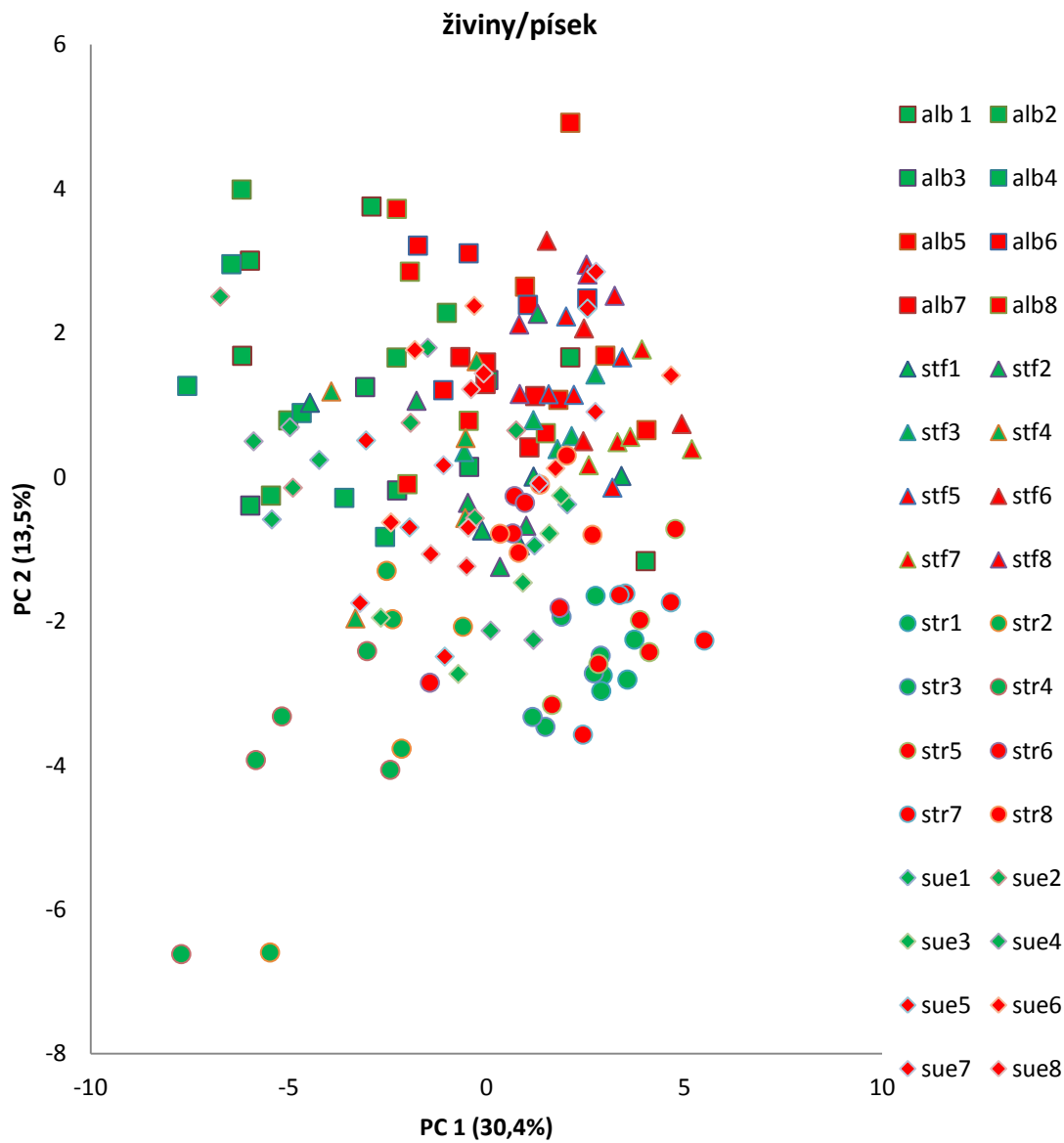
Lepší zhodnocení variability uvnitř skupiny skládající se ze zbylých čtyř druhů umožnila PCA provedená bez druhu *C. ficifolium* (obr. 8). Z výsledných dat je vidět, že se druhy víceméně překrývají a netvoří žádné dobře ohraničené skupiny vymezené podél první (30,4 % variability) ani druhé (13,5 % variability) komponentní osy. Podle druhé osy lze oddělit *C. album* od *C. strictum*, ale ani tyto dvě skupiny nejsou striktně odděleny a částečně se překrývají. K rozložení objektů podél první komponentní osy nejvíce přispívají znaky plocha, obvod, délka a šířka listu.

Obr. 8: Ordinační diagram analýzy hlavních komponent porovnávající morfologickou variabilitu 10 měřených znaků u *C. album*, *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. suecicum*.



Následně jsem provedl analýzu hlavních komponent ukazující variabilitu měřených dat ve všech osmi prostředích u skupiny druhů *C. album*, *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. suecicum*. Prostředí byla barevně rozdělena podle dostupnosti živin na dvě skupiny (obr. 9). Ve výsledné analýze nejsou vidět žádné výrazné trendy, které by byly schopné odlišit jednotlivá stanoviště podle komponentních os vysvětlujících nejvíce variability. Podél první osy můžeme pozorovat trend, který ukazuje, že skupiny z prostředí s dostatkem živin převažují v levé části grafu a skupiny z písčité půdy v pravé části grafu. K rozložení objektů podél první komponentní osy nejvíce přispívají znaky plocha a obvod listu.

Obr. 9: Ordinační diagram analýzy hlavních komponent ukazující variabilitu měřených dat v závislosti na jednotlivých prostředích růstu (zeleně skupiny z prostředí s dostatkem živin a červené skupiny z písčitého substrátu).



4.2 Geometrická morfometrika

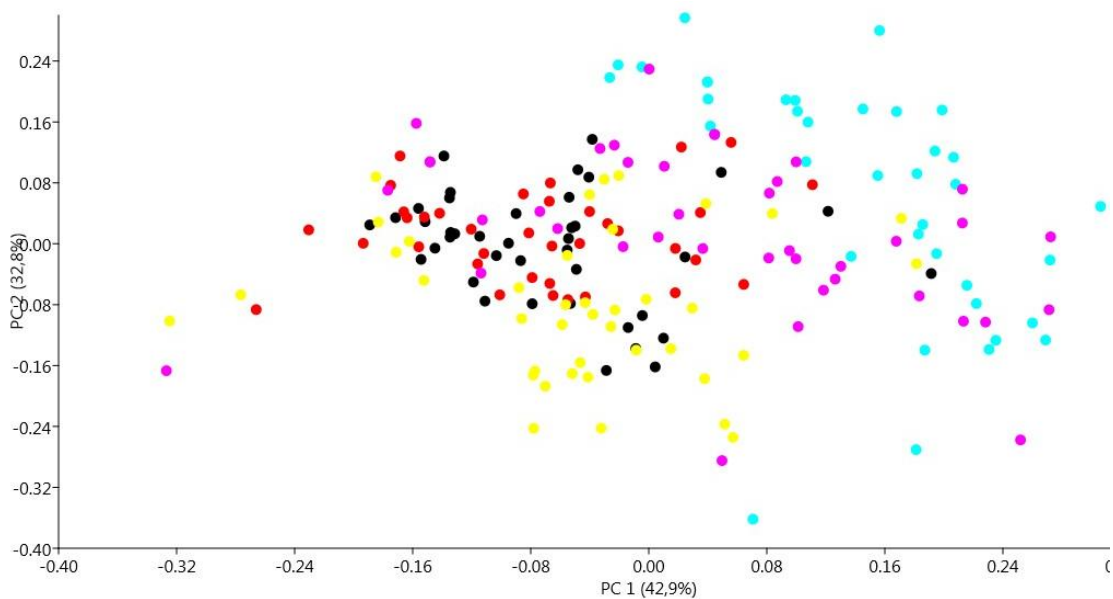
K analýze jsem použil 196 listů (*C. album* – 40 listů, *C. ficifolium* – 37 listů, *C. striatiforme* 39 listů, *C. strictum* 40 listů, *C. suecicum* 38 listů).

Analýza hlavních komponent zobrazující všech pět pozorovaných druhů neukázala výrazné odlišnosti v tvaru listové čepele mezi jednotlivými druhy (obr. 10). První (42,9 % variability) ani druhá (32,8 % variability) komponentní osa nevydělila žádné skupiny a druhy jsou mezi sebou náhodně promíchány.

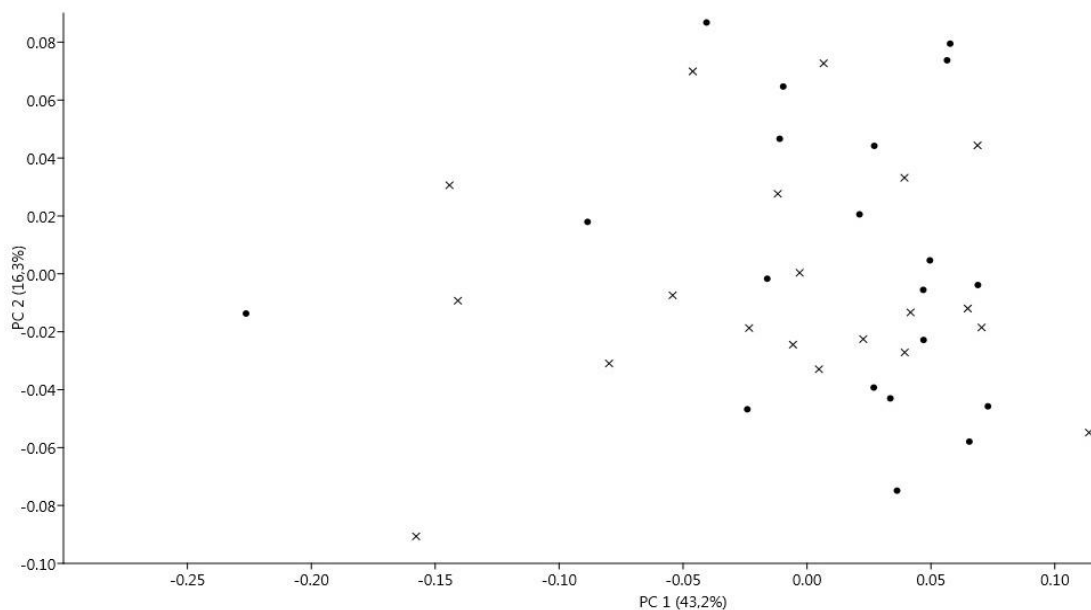
Další zpracování dat bylo provedeno pro zjištění vnitrodruhové morfologické variability tvaru listu v závislosti na přítomnosti živin v substrátu (obr. 11). Datové soubory vždy obsahovaly jeden pozorovaný druh ze všech osmi simulovaných prostředí. Data byla zpracována metodou analýzy hlavních komponent. Ani u jednoho z pozorovaných druhů se podle první ani druhé osy nevydělují žádné skupiny z předem definovaných prostředí.

Pro lepší porovnání jsem provedl i analýzu, která porovnávala reakci tvaru listu na světelné podmínky na stanovišti (obr. 12). Výsledky analýzy hlavních komponent neukázaly žádný podstatný rozdíl oproti předchozímu pozorování. Jednotlivé skupiny jsou volně promíchány a nevykazují žádné rozdělení podle komponentních os (příloha 3).

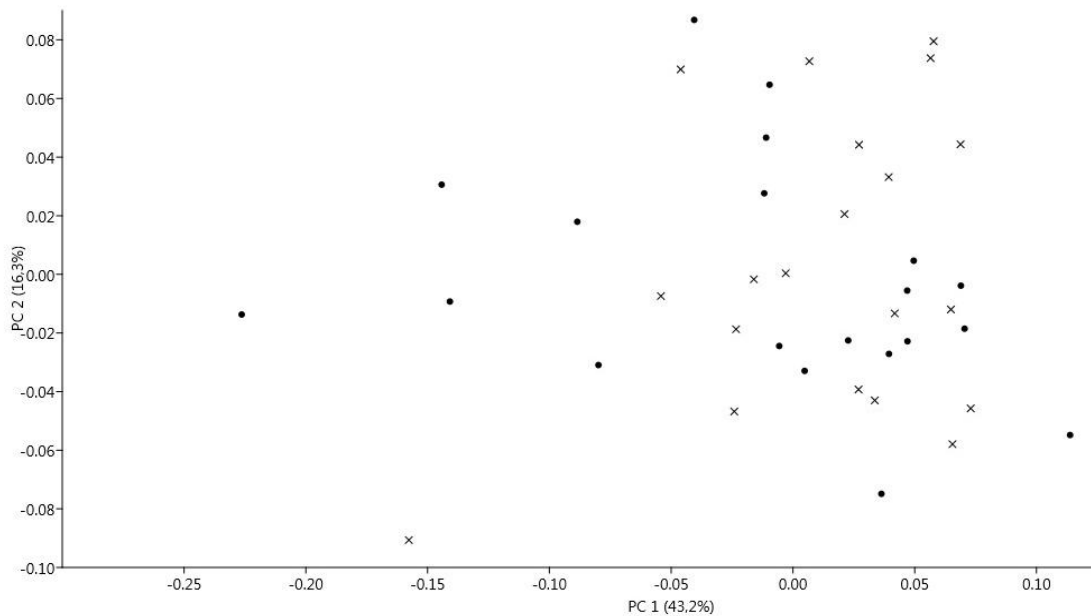
Obr. 10: Ordinační diagram analýzy hlavních komponent zobrazující variabilitu v tvaru listové čepele 196 listů (*C. album* - černě, *C. ficifolimu* - modře, *C. striatiforme* - červeně, *C. strictum* - fialově a *C. suecicum* – žlutě).



Obr. 5: Ordinační diagram analýzy PCA zobrazující variabilitu tvaru listové čepele u druhu *C. album* v prostředí s dostatkem živin (tečky) a v prostředí se sníženým obsahem živin (křížky).



Obr. 12: Ordinační diagram analýzy hlavních komponent zobrazující variabilitu tvaru listové čepele u druhu *C. album* v prostředích s různým množstvím světla (dostatek světla – tečky, zastíněné stanoviště – křížky).



4.3 Stanovištní charakteristiky

Experiment simuloval 8 různých stanovištních podmínek (viz tab. 3) ve kterých byly rostliny celou sezónu pěstovány.

V analytické laboratoři Botanického ústavu AV ČR v Průhonicích byl analyzován obsah základních živin v použitých pěstebních substrátech: vápníku, hořčíku, fosforu a draslíku. Z výsledné analýzy je zřejmé, že obsah biogenních prvků v zahradním substrátu je minimálně pětkrát vyšší než v substrátu s hlavním podílem písku (tab. 4).

Tab. 4: Výsledky analýzy základních živin v obou použitých substrátech (úplná tabulka v příloze 5).

vzorek	pH akt. H ₂ O	pH vým. KCl	sušina %	Ca mg/1000g	Mg mg/1000g	K mg/1000g	P mg/1000g
průměr písčítý	8,1	7,7	99,5	1432,2	51,1	46,4	15,2
průměr zahradní	7,5	7,4	97,2	6003,7	440,2	368,4	74,2

Plocha listu

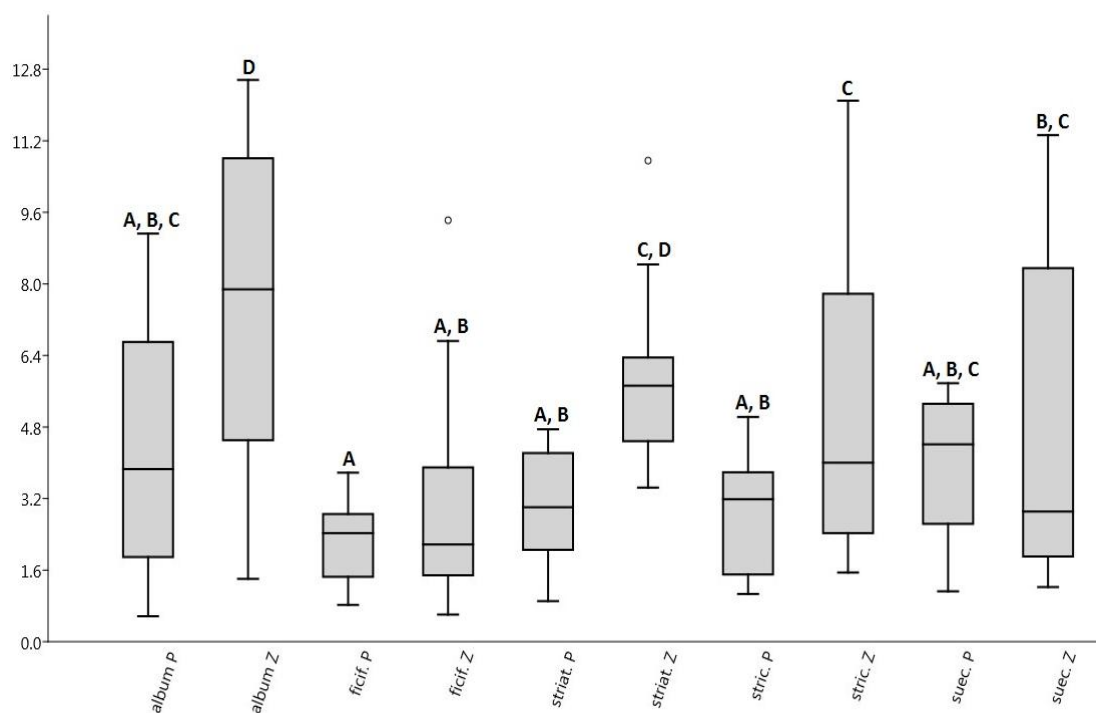
Při pozorování velikosti plochy listu ze střední části rostliny (list B) v závislosti na dostupnosti živin v půdě je vidět, že jednotlivé druhy reagují na danou stresovou situaci jinak (tab. 5). U druhů *C. album*, *C. striatiforme* a *C. strictum* dochází, v prostředí bohatém na živiny, k nárůstu listové plochy. U *C. album* mají rostliny s přísunem živin téměř dvakrát větší plochu listu než rostliny z písčitého substrátu, tento jev je dobře patrný i u *C. striatiforme*. Naopak u *C. ficifolium* a *C. suecicum* se plocha listu s přísunem živin prokazatelně výrazně nemění a druhy na rozdílný substrát nereagují (obr. 13).

Analýza rozptylu neprokázala rozdíly mezi velikostí listu u jednotlivých druhů a světelnými podmínkami, v kterých byly rostliny vypěstovány. Pouze druh *C. strictum* reaguje signifikantně na zastínění zvětšením plochy listu (příloha 6).

Tab 5: Výsledná tabulka analýzy ANOVA, zobrazující závislosti mezi velikostí plochy listu B na ostatních měřených proměnných, $\alpha = 0,05$; $n = 200$, $p < 0,05$ *, $p < 0,01$ **, $p < 0,001$ *).**

Plocha listu B	SS	degr. of freedom	MS	F	p
druh	3568,773	1	3568,773	891,8455	***
světlo	208,619	4	52,155	13,0336	***
živiny	71,758	1	71,758	17,9326	***
poškození	180,455	1	180,455	45,0963	***
druh*světlo	4,143	1	4,143	1,0353	0,310449
druh*živiny	68,695	4	17,174	4,2918	**
světlo*živiny	67,245	4	16,811	4,2012	**
druh*poškození	28,687	1	28,687	7,1688	**
světlo*poškození	80,969	4	20,242	5,0586	***
živiny*poškození	0,842	1	0,842	0,2104	0,647073
	640,250	160	4,002		

Obr. 13: Krabicové diagramy ukazující velikost listové plochy v závislosti na množství živin v substrátu u jednotlivých druhů. Hodnoty A, B, C, D ukazují rozdílnost jednotlivých skupin podle Tukeyho testu (P – písčité substrát, Z – zahradní zemina).



Obvod listu

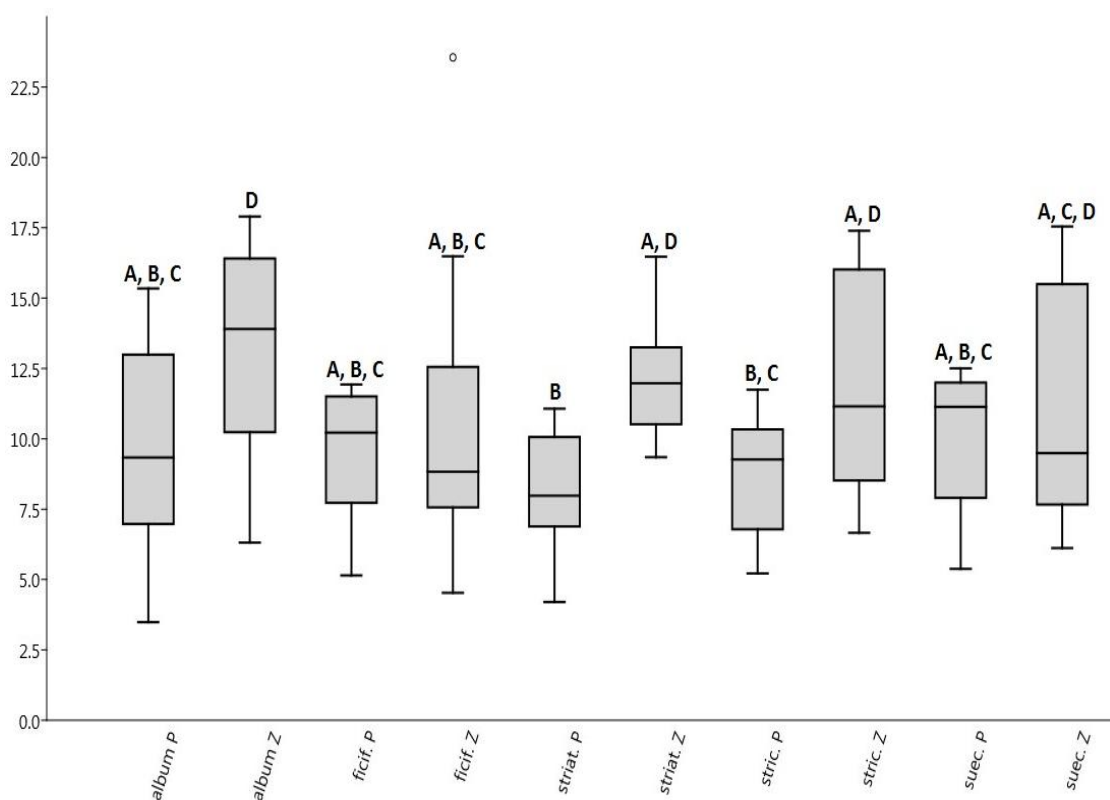
Porovnávání obvodu listu z jednotlivých prostředí úzce souvisí se změnou jeho plochy a složitosti listové čepele (tab. 6). Listy odebrané z rostlin *C. album*, *C. striatiforme* a *C. strictum*, rostoucích v substrátu s živinami, mají signifikantně větší obvod listové čepele než rostliny z písčitého substrátu. Druhy *C. ficifolium* a *C. suecicum* na zvýšený příjem živin nereagují (obr. 14).

Jednotlivé druhy se svou reakcí na světelné podmínky mezi sebou výrazně neliší. Pouze druh *C. strictum* má prokazatelně větší obvod listu ve stinném prostředí (příloha 6).

Tab. 6: Výsledná tabulka analýzy ANOVA, závislosti mezi obvodem listu B na ostatních měřených proměnných, $\alpha = 0,05$; $n = 200$, $p < 0,05$ *, $p < 0,01$ **, $p < 0,001$ ***)

Obvod listu B	SS	degr. of freedom	MS	F	p
druh	21901,32	1	21901,32	3050,233	***
světlo	54,49	4	13,62	1,897	0,113482
živiny	98,00	1	98,00	13,649	***
poškození	286,92	1	286,92	39,959	***
druh*světlo	11,43	1	11,43	1,592	0,208846
druh*živiny	112,91	4	28,23	3,931	**
světlo*živiny	91,60	4	22,90	3,189	*
druh*poškození	56,55	1	56,55	7,876	**
světlo*poškození	155,60	4	38,90	5,418	***
živiny*poškození	0,13	1	0,13	0,018	0,894502
	1148,83	160	7,18		

Obr. 14: Krabicové diagramy ukazující obvod listu v závislosti na množství živin v substrátu u jednotlivých druhů. Hodnoty A, B, C, D ukazují rozdílnost jednotlivých skupin podle Tukeyho testu.



Kulatost

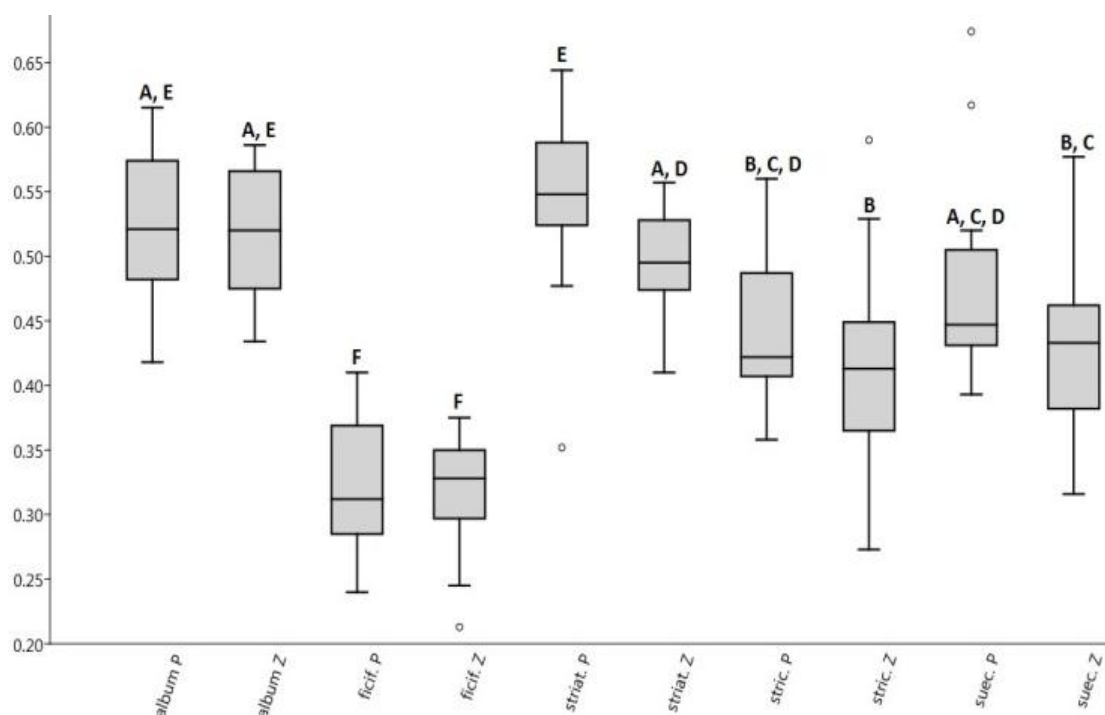
Analýza rozptylu prokázala signifikantní závislost kulatosti listu na rozdílné dostupnosti živin u jednotlivých druhů (tab. 7). Z pěti pozorovaných druhů reagoval pouze druh *C. striatiforme* na změnu přítomnosti živin v půdě. Rostliny *C. striatiforme* pěstované na písčité půdě mají listy kulatějšího tvaru než listy z úživného prostředí (obr. 15). U zbylých 4 druhů (*C. album*, *C. ficifolium*, *C. strictum* a *C. suecicum*) nebyla změna tvaru prokázána. Z celé skupiny lze pomocí kulatosti vyčlenit druh *C. ficifolium*, tuto skutečnost potvrdila i klasická morfometrika (viz. obr. 7)

C. ficifolium lze jako jediné vyčlenit i při reakci na různé stupně osvětlení, kde se svou kulatostí značně liší od skupiny ostatních druhů. Svou reakcí na světelné podmínky se však mezi sebou druhy neliší a nesignifikantní je i změna kulatosti u jednotlivých druhů (příloha 6).

Tab 7: Výsledná tabulka analýzy ANOVA, zobrazující závislosti mezi kulatostí listu B na ostatních měřených proměnných $\alpha = 0,05$; $n = 200$, $p < 0,05$ *, $p < 0,01$ **, $p < 0,001$ *).**

Kulatost listu B	SS	degr. of freedom	MS	F	p
druh	40,29753	1	40,29753	13506,37	***
světlo	1,08745	4	0,27186	91,12	***
živiny	0,02315	1	0,02315	7,76	**
poškození	0,03703	1	0,03703	12,41	***
druh*světlo	0,00889	1	0,00889	2,98	0,086171
druh*živiny	0,03071	4	0,00768	2,57	*
světlo*živiny	0,02405	4	0,00601	2,02	0,094828
druh*poškození	0,00020	1	0,00020	0,07	0,795790
světlo*poškození	0,02375	4	0,00594	1,99	0,098502
živiny*poškození	0,00088	1	0,00088	0,30	0,587178
	0,47737	160	0,00298		

Obr. 15: Krabicové diagramy ukazující kulatost listu v závislosti na množství živin v substrátu u jednotlivých druhů. Hodnoty A, B, C, D, E, F ukazují rozdílnost jednotlivých skupin podle Tukeyho testu (P – písčité substrát, z – zahradní zemina).



Hmotnost vegetativních orgánů

K měření byly použity usušené lodyhy zbavené listů, všech 200 vypěstovaných rostlin (*C. album* – 40 lodyh, *C. ficifolium* – 40 lodyh, *C. striatiforme* – 40 lodyh, *C. strictum* – 40 lodyh a *C. suecicum* – 40 lodyh) a jsem provedl analýzu rozptylu a Tukeyho test.

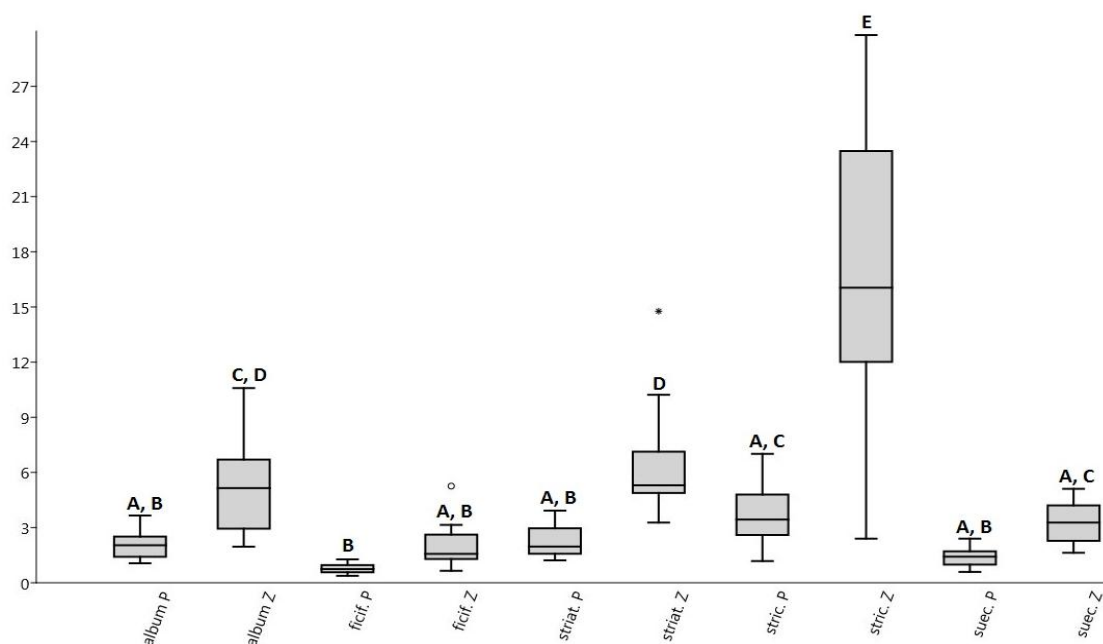
Tab 8: Výsledná tabulka analýzy ANOVA, zobrazující závislosti mezi hmotností lodyhy a ostatními proměnnými ($\alpha = 0,05$; $n = 200$, $p < 0,05$ *, $p < 0,01$ **, $p < 0,001$ ***).

Hmotnost lodyhy	SS	degr. of freedom	MS	F	p
druh	3812,217	1	3812,217	705,5378	***
světlo	1965,138	4	491,285	90,9234	***
živiny	3,931	1	3,931	0,7276	0,394950
poškození	1094,746	1	1094,746	202,6077	***
druh*světlo	6,266	1	6,266	1,1596	0,283163
druh*živiny	65,451	4	16,363	3,0283	*
světlo*živiny	990,474	4	247,619	45,8275	***
druh*poškození	48,197	1	48,197	8,9199	**
světlo*poškození	27,188	4	6,797	1,2579	0,288835
živiny*poškození	4,590	1	4,590	0,8496	0,358062
	864,524	160	5,403		

Porovnání hmotnosti lodyh ukazuje rozdílnost *C. ficifolium* a *C. suecicum* od ostatních tří druhů. Analýza rozptylu rozdílnost mezi druhy prokázala (tab. 8). U *C. ficifolium* ani u *C. suecicum* není nárůst hmotnosti lodyhy průkazný ($p > 0,05$) a rostliny se v obou situacích chovají stejně a výrazně na rozdíl dostupnosti živin v půdě nereagují. U druhů *C. album*, *C. striatiforme* a *C. strictum* dochází s přísunem živin k značnému nárůstu hmotnosti vegetativních orgánů. Nejvýraznějšího rozdílu dosahují rostliny *C. strictum* ze zahradního substrátu, u kterých je hmotnost téměř šestinásobná oproti rostlinám *C. strictum* z písčité půdy. Tímto přírůstkem se *C. strictum* odlišuje od všech pozorovaných skupin, kde je nárůst většinou dvojnásobný či trojnásobný (obr. 16).

Analýza rozptylu neprokázala žádné rozdílné reakce v hmotnosti stonků mezi druhy v prostředích s různou dostupností světla (příloha 6).

Obr. 16: Krabicové diagramy ukazující hmotnost lodyh v závislosti na množství živin v substrátu u jednotlivých druhů. Hodnoty A, B, C, D, E ukazují rozdílnost jednotlivých skupin podle Tukeyho testu (P – písčité substrát, z – zahradní zemina).



Hmotnost generativních orgánů

Tab. 9: Výsledná tabulka analýzy ANOVA, zobrazující závislosti mezi hmotností generativních orgánů a ostatními proměnnými ($\alpha = 0,05$; $n = 200$, $p < 0,05$ *, $p < 0,01$ **, $p < 0,001$ ***).

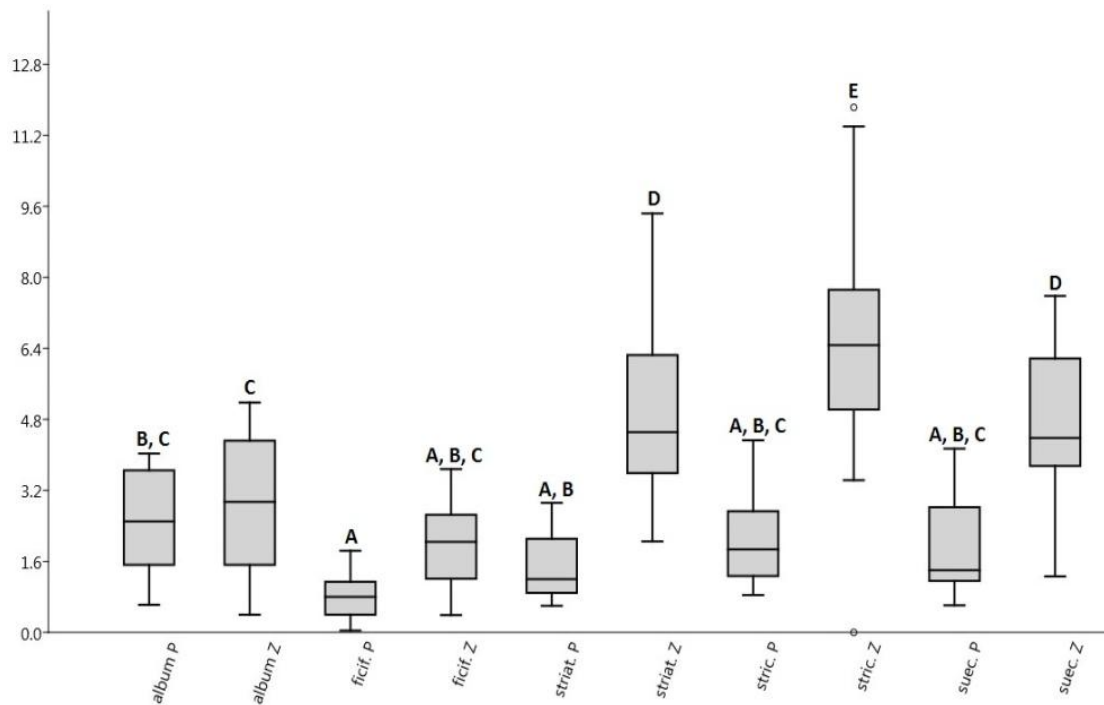
Hmotnost gener. org.	SS	degr. of freedom	MS	F	p
druh	1752,971	1	1752,971	1000,019	***
světlo	182,672	4	45,668	26,052	***
živiny	27,506	1	27,506	15,691	***
poškození	304,675	1	304,675	173,808	***
druh*světlo	3,951	1	3,951	2,254	0,135253
druh*živiny	24,161	4	6,040	3,446	**
světlo*živiny	105,776	4	26,444	15,086	***
druh*poškození	5,515	1	5,515	3,146	0,078021
světlo*poškození	3,615	4	0,904	0,516	0,724422
živiny*poškození	1,285	1	1,285	0,733	0,393211
	280,470	160	1,753		

V případě měření hmotnosti semen a plodů chybí data od *C. striatiforme* 331/4 3, kde došlo ke ztrátě měřeného materiálu. Jedinec *C. strictum* 380/8-2 během celé sezony nevytvořil žádné květy ani plody.

Následné porovnání hmotnosti plodů a semen ukazuje jinou reakci na přítomnost živin v substrátu *C. album* a *C. ficifolium* od ostatních tří druhů (tab. 9). U *C. album* ani u *C. ficifolium* není nárůst hmotnosti semen a plodů průkazný ($p > 0,05$) a rostliny se v obou situacích chovají stejně a výrazně na rozdíl dostupnosti živin v půdě nereagují. U druhů *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. suecicum* dochází s přísunem živin k prokazatelnému nárůstu hmotnosti generativních orgánů (obr. 16).

Druhy se svou odpovědí na tvorbu generativních orgánů v různě zastíněném prostředí od sebe neodlišují. Pouze *C. album* reaguje na zastínění výslednou nižší hmotností semen a plodů než rostliny *C. album* rostoucí pod volným nebem (příloha 6).

Obr. 16: Krabicové diagramy ukazující hmotnost semen a plodů v závislosti na množství živin v substrátu u jednotlivých druhů. Hodnoty A, B, C, D, E ukazují rozdílnost jednotlivých skupin podle Tukeyho testu (P – písčité substrát, z – zahradní zemina).



5 Diskuse

Práce měla za cíl porovnat morfologickou variabilitu – fenotypovou plasticitu, pěti zástupců rodu *Chenopodium*, patřících do agregátu *C. album*, vypěstovaných v různě definovaném prostředí. Následně pomocí mnohorozměrných statistických metod a vyhodnocením znaků a dat popisující tvar listu popsat rozdílnou odpověď na dané podmínky mezi jednotlivými druhy i uvnitř jednotlivých skupin. Jako nejvýznamnější faktory prostředí jsem považoval rozdílnost v obsahu živin v substrátu a množství světla na pěstební ploše.

Klasická morfometrika

Zpracováním 10 klasických morfologických znaků pomocí mnohorozměrných analýz, pomohlo oddělit z pěti pozorovaných druhů pouze *C. ficifolium*. Na oddělení druhu *C. ficifolium* se nejvíce podílejí znaky kulatost (č. 3), laločnatost (č. 8), špičatost (č. 10) a šířka listu (č. 4). Zbylé druhy *C. album*, *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. suecicum* tvoří překrývající se skupiny a nedají se od sebe dobře odlišit. Výsledek také ukazuje velkou plasticitu deseti měřených znaků, které nemají až tak silnou vypovídající taxonomickou hodnotu a nedokážou od sebe jednotlivé druhy odlišit. Toto zjištění potvrzují i údaje uváděné v literatuře (Uotila 2001, Kubát et al. 2002, Dostálek et al. 2003), kde se jednotlivé popisné znaky listů těchto druhů také překrývají. Podél druhé osy se částečně oddělují *C. album* a *C. strictum*, ale ani tyto druhy netvoří striktně oddělené skupiny a překrývají se. S podobným výsledkem se setkali i Reynolds a Crawford (1980), kteří se snažili pomocí 14 morfologických znaků (10 popisných charakteristik se týkalo listu) oddělit morfologicky velice podobné druhy *C. atrovirens*, *C. desiccatum* a *C. pratericola*. Autorům se druhy také nepodařilo striktně odlišit pomocí analýzy hlavních komponent.

Z výše uvedeného je zřejmé, že klasické morfologické znaky listu nestačí k rozlišení druhů *C. album*, *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. suecicum*. Oddělit lze pouze *C. ficifolium*. Při určování jednotlivých druhů je potřeba využít další taxonomicky stálejší znaky, jako je morfologie semene, pylových zrn (Uotila 2001), mikromorfologie osemení a charakter větvení lodyhy. Tyto znaky jsem ale do svého výběru nezahrnul, jelikož jsem vybíral jen znaky, u kterých jsem předpokládal silnou reakci na různá prostředí. Při sběru na lokalitách je potřeba si všimnout i ekologických odlišností jednotlivých druhů a různých stanovišť, která obsazují. Při kombinaci zmíněných znaků lze jednotlivé druhy rozlišit i přes některé překrývající se znaky.

Porovnávání morfologické variability naměřené v jednotlivých prostředích u skupiny druhů *C. album*, *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. suecicum* nepomohlo

rozlišit jednotlivá prostředí. Problémem nízké vypovídající hodnoty může být nízký počet jedinců v jednotlivých prostředích a také značně rozdílná reakce jednotlivých rostlin na dané prostředí. Při rozdělení všech prostředí na dvě podskupiny podle obsahu živin v půdě, můžeme podél první komponentní osy tyto podskupiny částečně odlišit. K tomuto rozlišení nejvíce přispívají znaky plocha a obvod listu. Při následném vyhodnocení dat ze stanovištního experimentu jsem zjistil, že tyto znaky mají velice dobrou odpověď na změnu dostupných živin v substrátu.

Geometrická morfometrika

Využití eliptické Fourierovy analýzy tvaru listu bylo u merlíků použito poprvé. Tvar listu neodlišil jednotlivé studované taxony, i když byly použity jen listy ze střední části rostliny, které nejlépe reprezentují dané druhy. Nepodařilo se odlišit ani druh *C. ficifolium*, jako v případě klasické morfometriky. Použití 100 landmarků dobře postihlo daný tvar listu jednotlivých druhů, ale spolehlivě ukázalo, že se listy jednotlivých druhů liší v jemnějších znacích. Jemné znaky, jako jsou rozdíly v laločnatosti, ozubení čepele a špičatost zakončení listu, nedokázaly landmarky postihnout.

Další analýza zjišťující reakce tvaru listové čepel na změny dostupnosti živin v půdě nebo na množství dopadajícího záření nedokázala jednotlivá prostředí odlišit. Podle výsledků ordinačního diagramu analýzy PCA je zřejmé, že každý jedinec reaguje na dané prostředí jinak, a že tvar listu se mění nezávisle na prostředí, ve kterém byly rostliny pěstovány.

Ze všech výsledků geometrické morfometriky je patrné, že tato metoda není schopná postihnout změny v tvaru listové čepele a jednotlivé skupiny ani taxony od sebe odlišit. Nelze ji proto k rozlišování jednotlivých reakcí u druhů ze skupiny *Chenopodium album* agg. doporučit.

Stanovištní experiment

Během stanovištního experimentu byly rostliny celou sezónu vystaveny různým stresujícím podmínkám, abych mohl postihnout rozdílnou morfologickou odpověď jednotlivých druhů. Největší rozdíl jsem očekával při reakci na různou dostupnost světelného záření. Podle studií Child et al. (1981) a Sultan (2003), které sledovaly reakce listů u *Polygonum* a *Chenopodium* na množství dopadajícího záření, dochází ve stinném prostředí k alokaci většího množství biomasy do listů a zároveň dochází k zvětšování jejich plochy. Tento jev výrazně pomáhá při kompetici rostlin s okolní vegetací. Může docházet k anatomickým přestavbám uvnitř listu, ale i k přestavbě celé rostlinné architektury jak prokázali Costes et al. (2012). Listy slouží k fotosyntéze a transpiraci, tím ovlivňují většinu drah C a N v rostlinném těle.

Rozdílná reakce druhů na různé množství dopadajícího světla nebyla v experimentu prokázána (rozdíly nebyli signifikantní). Žádný z pozorovaných druhů se svou reakcí listu výrazně od ostatních nelišil. Nárůst plochy listu byl prokazatelný pouze u druhu *C. strictum*. Listy *C. strictum* na zastíněné ploše byly v průměrně dvakrát větší než při růstu pod volným nebem. Zároveň byl u tohoto druhu signifikantní i nárůst obvodu listu v zastíněném prostředí, změna kulatosti nebyla prokázána – poměr mezi délkou a šířkou zůstal zachován. Mezi ostatními druhy nebyla prokázána žádná reakce a v obou prostředích reagovaly obdobně ve všech pozorovaných znacích.

Stejný trend se projevil i při pozorování hmotnosti vegetativních a generativních orgánů. U těchto dvou pozorovaných znaků se také nepodařilo prokázat rozdílnou reakci na dané podmínky. Žádný z druhů nevykazuje výrazně jinou reakci, kterou by se odlišoval od ostatních. V rámci vnitrodruhových rozdílů se odlišuje druh *C. album*. *C. album* ve stinném prostředí vytvořilo prokazatelně méně generativních orgánů než rostliny stejného druhu pěstované na ploše pod volným nebem. Tento rozdíl se mi nepodařilo ničím vysvětlit.

Problém s neprojevením rozdílů v morfologii při reakci na množství dopadajícího světla může být v použití příliš nízké hustoty stínovací sítě. Zastínění 30 % může být merlíky normálně tolerováno vzhledem k jejich ekologii a vůbec se na výsledné morfologii nemusí projevit. Podle Child et al. (1981) je také velice důležité jakou kvalitu má dopadající světlo, které je následně využito při fotosyntéze. Takže kvalita světla může odstínit efekt kvantity a snížení o 30 % se nemusí ani projevit.

V případě porovnávání morfologické variability jednotlivých druhů z prostředí s různou dostupností živin v substrátu je výsledek ve všech pozorovaných znacích prokazatelný. Jednotlivé druhy se liší mezi sebou, i se liší jednotlivé skupiny stejného druhu z různých substrátů.

Ve znacích plocha listu, obvod listu a hmotnost vegetativních orgánů lze vysledovat určitou pravidelnost, při které se druhy *C. album*, *C. striatiforme* a *C. strictum* liší svou pozitivní reakcí na zvýšený příjem živin. Tato odlišnost od *C. ficifolium* a *C. suecicum* by mohla být zapříčiněna jinou velikostí genomu těchto druhů (Suda 2009). *C. ficifolium* a *C. suecicum* mají diploidní genom, zatím co druhy *C. striatiforme* a *C. strictum* jsou tetraploidní a *C. album* dokonce hexaploidní. Polyploidní organismy mívají větší buňky, s tím souvisí i zvětšení povrchu a objemu. Proto polyploidní druhy bývají robustnější jak ve vegetativních i generativních znacích než diploidní druhy. Změněny jsou i metabolické procesy těchto druhů. Tyto

vlastnosti často přinášejí výhodu při konkurenceschopnosti s ostatními druhy. Polyploidie mívají větší fitness a lépe reagují na měnící se podmínky, jak uvádí Soltis et al. (2014). Výše uvedené znaky dobře vysvětlují pozitivní odezvu na rozdílné podmínky a jejich prokazatelný rozdíl oproti dvěma diploidním druhům.

U znaků hmotnost generativních orgánů a kulatost listu toto rozdělení neplatí. V prostředí bohatém na živiny prokazatelně zvýšily hmotnost generativních orgánů druhy *C. striatiforme*, *C. strictum* a *C. suecicum*; u *C. album* a *C. ficifolium* není tento jev průkazný. Z jakého důvodu tyto druhy na množství živin v půdě nereagovaly, není jasné a tento jev se mi nepodařilo vysvětlit.

Změnou kulatosti listů se vyznačoval pouze druh *C. striatiforme*, který v písčitém substrátu tvořil kulatější listy s méně zubatou čepelí. Od všech druhů se opět vydělilo *C. ficifolium*, stejně jako při pokusu s rozdílným množstvím světla. Tento jev je daný úplně jiným tvarem listů než mají zbylé čtyři druhy. Z důvodu velké fenotypové plasticity rostlin z *C. album* agg. není možné rozlišit reakce na jednotlivé změny prostředí pomocí změny kulatosti listu.

6 Závěr

Pomocí morfologických analýz (klasické i geometrické morfometriky) a stanovištního experimentu jsem studoval morfologickou variabilitu pěti vybraných zástupců skupiny *Chenopodium album* agg. (*C. album*, *C. ficifolium*, *C. striatiforme*, *C. strictum*, *C. suecicum*). Hlavním cílem bylo zjistit, jak moc se mezi sebou liší vybrané druhy svou odpovědí na dané podmínky a zároveň popsat i odpověď v rámci každého druhu.

Shrnutí výsledků

Mnohorozměrné analýzy dat z klasické a geometrické morfometriky ukázaly, že není možné rozlišit reakce jednotlivých druhů na dané prostředí ani jednotlivé druhy od sebe. Pomocí klasické morfometriky se podařilo oddělit pouze druh *C. ficifolium* od ostatních. Odlišnost tvaru listu *C. ficifolium* od ostatních druhů potvrdila i analýza kulatosti. Reakce na předem definovaná prostředí se nepodařilo rozlišit ani u jednoho druhu. Tento výsledek ukazuje na velkou morfologickou variabilitu jednotlivých druhů. Vysoká morfologická variabilita způsobuje překryv jednotlivých znaků a druhy se tak od sebe nedají odlišit. Výsledná data ukazují i velkou variabilitu uvnitř druhů, díky které je vidět že každý jedinec reaguje na dané podmínky jinak.

Stanovištní experiment ukázal rozdílnou reakci na dostupnost živin v substrátu podle ploidní úrovně jednotlivých druhů. U diploidních *C. ficifolium* a *C. suecicum* se změny plochy listu, obvodu a hmotnosti vegetativních orgánů vůbec neprojevíly. Nicméně polyploidní druhy *C. album*, *C. striatiforme* a *C. strictum* reagují na dostupnost živin signifikantně a dochází u nich k nárůstu velikosti v těchto znacích. Rozdílnou odpověď při tvorbě generativních orgánů se nepodařilo vysvětlit.

Nečekaný výsledek přinesl pokus s množstvím dopadajícího světla. Žádný z druhů se svou odpovědí výrazně od ostatních neliší a tato interakce je u všech nesignifikantní. Pouze u *C. strictum* došlo k nárůstu plochy listu ve stinném prostředí. Neprokazatelnou reakcí na různou dostupnost světla se výsledky liší od ostatních pokusů uvedených v literatuře.

Výsledky diplomové práce přinesly několik zajímavých výsledků ve srovnání s obdobnými studii v literatuře. Naměřená data poslouží k dalšímu studiu a výzkumu rodu *Chenopodium* v Botanickém ústavu AV ČR v Průhonicích.

7 Seznam použité literatury

- Aellen, P. (1960):** *Chenopodium*. In G. Hegi (Ed.), *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* 3/2, 569–659. München: Carl Hanser-Verl.
- Agrawal A. A., Laforsch C. & Tollrian R. (1999):** Transgeneration induction of defences in animals and plants. *Nature* 401, 60–63.
- APG I. (1998):** An Ordinal Classification for the Families of Flowering Plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 85(4), 531–553.
- APG III. (2009):** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 161(2), 105–121.
- Braak C. J. & Smilauer P. (2002):** CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- Bredshaw A. D. (2006):** Unravelling phenotypic plasticity – why should we bother? *New Phytologist*, 170 (4), 644–648.
- Briggs D. & Walters S. M. (2001):** Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého, Olomouc, ISBN 80-244-0186.
- Clemens S. E. & Mosyakin S. L. (2003):** *Chenopodium* L. In: *Flora of North America* Editorial Committee [ed.]: *Flora of North America North of Mexico*, vol. 4. Oxford University Press, New York, 559.
- Dostálek J., Hejný S., Husák Š., Schwarzová T. & Dvořák F. (2003):** *Chenopodium* L. In: Hejný S., Slavík B. (eds.): *Květena ČR*, díl 2. Academia, Praha, 540 s.
- Fajmon K. & Simonová D. (2008):** Merlíky, opomíjený průvodci našich cest. *Živa* 205–207
- Fuentes-Bazan, S., Mansion, G., & Borsch, T. (2012a).** Towards a species level tree of the globally diverse genus *Chenopodium* (*Chenopodiaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(1), 359–374.
- Fuentes-Bazan, S., Uotila, P., & Borsch, T. (2012b):** A novel phylogeny-based generic classification for *Chenopodium* sensu lato, and a tribal rearrangement of *Chenopodioideae* (*Chenopodiaceae*). *Willdenowia*, 42(1), 5–24.
- Gordon D. M. (1992):** Phenotypic plasticity. In: Keller EF, Loyd EA, editor. *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press
- Graebner, P. (1919):** *Chenopodium*. In: P. Ascherson & P. Graebner (Eds.), *Synopsis der mitteleuropäischen Flora*, 17–106. Leipzig: Gebrüder Borntraeger.

- Hammer, Ø., Harper D. & Ryan P. (2001):** PAST: paleontological Statistics Software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.
- Judd, W. S., Campbell, Christopher S. Kellogg, E. A., & Stevens, P. F. (1999):** Plant Systematics: a Phylogenetic Approach. W. S. Judd, Ed. (p. 464). USA: Sinauer Associates.
- Kelly A., Panhuis T. M. & Stoehr A. M. (2012):** Phenotypic Plasticity: Molecular Mechanisms and Adaptive Significance. *Comprehensive Physiology*, 1417–39.
- Kokanova-Nedialkova Z., Paraskev T. N., & Stefan D. N. (2009):** The genus *Chenopodium*: Phytochemistry, ethnopharmacology and pharmacology, volume 3, issue: 6, 280–306
- Kubát K., Hrouda L., Chrtěk J., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. (2002):** Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha
- Kuhl F. P. & Giardina C. R. (1982):** Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18: 236–258.
- Kühn, U., Bittrich, V., Carolin, R., Freitag, H., Hedge, I., Uotila, P. & Wilson P. (1993):** *Chenopodiaceae*: In K. Kubitzki (ed.), Families and genera of vascular plants. Vol 2., 253–281. Berlin: Springer.
- Lepší M., Vít P., Lepší P., Boublík K. & Kolář F. (2009):** *Sorbus portae-bohemicae* and *Sorbus albensis*, two new endemic apomictic species recognized based on a revision of *Sorbus bohemica*. *Preslia* 81: 63–89.
- Lepší P., Lepší M., Boublík K. & Kolář F. (2011):** Reliktní a izolovaný výskyt *Prunus fruticosa* u Českého Krumlova. *Zprávy České Botanické Společnosti* 46: 39–44.
- Linnaeus, C. (1753):** *Species plantarum, exhibentes plantas rite cognitatas, ad genera relatas, cum differentiis specificis, nominibus trivialibus, synonymis selectis, locis natalibus, secundum systema sexuale digestas*. Stockholm: Laurentii Salvii.
- Macholán M. (1999):** Prokrustes, deformace a nová morfometrie. Tichá revoluce v biometrii? *Vesmír* 78: 35–39.
- Mandák, B., Trávníček, P., Paštová, L., & Kořínková, D. (2012):** Is hybridization involved in the evolution of the *Chenopodium album* aggregate? An analysis based on chromosome counts and genome size estimation. *Flora*, 207(7), 530–540.
- Marhold K. & Suda J. (2002):** Statistické zpracování mnohorozměrných dat v taxonomii. Karolinum, Praha.
- Meyer, C. A. (1829):** *Blitum*. In: Ledebour C. F. (eds.): *Flora Altaica* 1: 12-14. G. Reimeri, Berlin.
- Pigliucci M. (2005):** Evolution of phenotypic plasticity: Where are we going now? *Trends Ecol Evol* 20: 481–486.

- R Development Core Team (2011):** R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, URL: <http://www.R-project.org>.
- Rahiminejad, M. R. (1995):** Taxonomy and biosystematics of the *Chenopodium album* aggregate. PhD. Thesis. University of Leicester. Rev. Ecol. Syst. 17, 667–693.
- Rasband W. S. (2015):** ImageJ, U. S. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <http://imagej.nih.gov/ij/download.html>, 1997–2015.
- Rodman, J. E. (1990):** Centrospermae Revisited , Part I. Taxon, 39(3), 383–393.
- Rohlf F. J. (2015):** Stony Brook Morphometrics software, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
- Scott, A. J. (1978):** A review of the classification of *Chenopodium* L. and related genera (*Chenopodiaceae*). Botanische Jahrbücher Für Systematik, 100, 205–220.
- Scheiner S. M. (1993):** Genetics and evolution of phenotypic plasticity. Annu Review of Ecology and Systematics 24: 35–68.
- Schlichting C. D. (1986):** The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annu Review of Ecology and Systematics, Vol. 17, 667–693.
- StatSoft, Inc. (2013):** STATISTICA (data analysis software system), vision 12, www.statsoft.com
- Suda J. (2009):** Darwinova „odporná záhada“ po 130 letech aneb souvisí polyploidie s rozmanitostí krytosemenných rostlin? Živa, vol. 5, 204–208.
- Ulbrich, E. (1934):** *Chenopodium*. In: Engler, A. & Prantl, K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. 16(c): 482–495.
- Uotila P. (2001):** *Chenopodium* L. In Jonsell B., Karlson T. (eds.): Flora Nordica: Chenopodiaceae – Fumariaceae Vol 2., The Bergius Foundation, 4–31.
- Viscosi V. & Fortini P. (2011):** Leaf shape variation and differentiation in the three sympatric white oak species revealed by elliptic Fourier analysis. Nordic Journal of Botany 29: 632–640.

8 Přílohy