

Mendelova univerzita v Brně
Zahradnická fakulta v Lednici



Historický původ a genetická diverzita révy

Bakalářská práce

Vedoucí bakalářské práce

doc. Mgr. Miroslav Baránek, Ph.D.

Vypracovala

Karolína Rožánková

Lednice 2016



ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Zpracovatelka: **Karolína Rožánková**
Studijní program: Zahradnické inženýrství
Obor: Vinohradnictví a vinařství
Název tématu: **Historický původ a genetická diverzita révy**
Rozsah práce: 40 stran

Zásady pro vypracování:

1. Shromáždit dostupné informační zdroje na dané téma tak, aby bylo možné sledovat historický vývoj názorů a poznatků v této oblasti
2. Ve formě vhodně strukturované literární rešerše popsat vývoj dané problematiky s hlavním důrazem na současnou úroveň vědění.
3. Na základě získaných poznatků v diskusi mj. popsat příklady, kdy aplikace moderních výzkumných technik pozměnily názory dřívější.

Seznam odborné literatury:

1. ARROYO-GARCÍA, Rosa, et al. "Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera* L. ssp. *sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms." *Molecular ecology* 15.12 (2006): 3707-3714.
2. Grassi, F., et al. "Phylogeographical structure and conservation genetics of wild grapevine." *Conservation genetics* 7.6 (2006): 837-845.
3. Imazio, S., et al. "Chloroplast microsatellites to investigate the origin of grapevine." *Genetic Resources and Crop Evolution* 53.5 (2006): 1003-1011.
4. Myles, Sean, et al. "Genetic structure and domestication history of the grape." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108.9 (2011): 3530-3535.
5. Picq, Sandrine, et al. "A small XY chromosomal region explains sex determination in wild dioecious *V. vinifera* and the reversal to hermaphroditism in domesticated grapevines." *BMC plant biology* 14.1 (2014): 229.
6. Terral, Jean-Frédéric, et al. "Evolution and history of grapevine (*Vitis vinifera*) under domestication: new morphometric perspectives to understand seed domestication syndrome and reveal origins of ancient European cultivars." *Annals of botany* 105.3 (2010): 443-455
7. This, Patrice, Thierry Lacombe, and Mark R. Thomas. "Historical origins and genetic diversity of wine grapes." *TRENDS in Genetics* 22.9 (2006): 511-519.

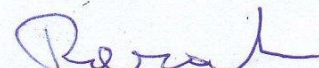
Datum zadání bakalářské práce: prosinec 2014

Termín odevzdání bakalářské práce: květen 2016

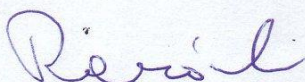


Karolína Rožánková
Autorka práce

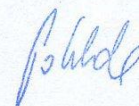
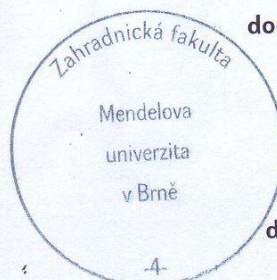
L. S.



doc. Mgr. Miroslav Baránek, Ph.D.
Vedoucí práce



doc. Mgr. Miroslav Baránek, Ph.D.
Vedoucí ústavu



doc. Ing. Robert Pokluda, Ph.D.
Děkan ZF MENDELU

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto práci **Historický původ a genetická diverzita révy** vypracovala samostatně a veškeré použité prameny a informace jsou uvedeny v seznamu použité literatury. Souhlasím, aby moje práce byla zveřejněna v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách ve znění pozdějších předpisů a v souladu s platnou *Směrnicí o zveřejňování vysokoškolských závěrečných prací*.

Jsem si vědoma, že se na moji práci vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., autorský zákon, a že Mendelova univerzita v Brně má právo na uzavření licenční smlouvy a užití této práce jako školního díla podle § 60 odst. 1 Autorského zákona.

Dále se zavazuji, že před sepsáním licenční smlouvy o využití díla jinou osobou (subjektem) si vyžádám písemné stanovisko univerzity o tom, že předmětná licenční smlouva není v rozporu s oprávněnými zájmy univerzity a zavazuji se uhradit případný příspěvek na úhradu nákladů spojených se vznikem díla, a to až do jejich skutečné výše.

V Lednici dne: _____

Podpis: _____

Poděkování

Především bych chtěla poděkovat svému vedoucímu práce, panu doc. Mgr. Miroslavu Baránkovi, Ph.D. za cenné rady, připomínky a vstřícnost při vypracování bakalářské práce. Dále chci poděkovat svým rodičům, sestře a přítelovi za trpělivost a podporu. Nesmím opomenout ani své nejbližší přátele a to zejména Andrejku, Janu, Eli, Káju, Jeníčka, Kubu a Tomáše. Dále bych chtěla poděkovat za záchranu při alergických reakcích při studiu ve vinohradech MuDr. Kopecké a MuDr. Pennigrové. A v neposlední řadě mé největší osobní díky patří Brunovi a celé chovné stanici Labrador z Bohyně lovu.

OBSAH

1. ÚVOD.....	7
2. CÍL PRÁCE	8
3. LITERÁLNÍ PŘEHLED.....	9
3.1. Botanické zařazení a původ révy vinné, základní rozdělení rodu <i>Vitis</i> L.	9
3.1.1. Klasifikace čeledi <i>Vitaceae</i> Juss.	9
3.1.2. Klasifikace rodu <i>Vitis</i> L.....	10
3.1.3. Dělení podrodu <i>Euvitis</i>	11
3.1.4. Dělení rodu <i>Vitis vinifera</i> L.	13
4. Domestikace révy vinné	19
4.1. Historie pěstování révy vinné na Moravě	21
4.2. Od divoké révy k ušlechtilým odrůdám?	22
4.3. Časná domestikace a šíření pomocí semen	24
5. Genetická diverzita na úrovni fenotypu – vlastnosti semene	25
5.1. Rozdíly mezi divoce rostoucí a ušlechtilou révou vinnou	26
6. Genetická diverzita na úrovni fenotypu – dvoudomost vs hermafroditismus	28
6.1. Pohlavní oblast u <i>Vitis vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i>	28
6.2. Vlastnosti pohlavních lokusů	29
6.3. Původ hermafroditismu u domestikované révy	30
7. Genetická diverzita v souvislosti se způsobem rozmnožování	32
8. Genetická diverzita révy na úrovni DNA – studium chloroplastových mikrosatelitů	34

9. Současný stav genetického výzkumu u révy s možným využitím pro studium její diverzity	38
10. ZÁVĚR	40
11. SOUHRN A RESUME	42
12. SEZNAM OBRÁZKŮ A TABULEK	43
13. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	44

1. ÚVOD

Réva je jedinečná a to nejen tím, že se jedná o celosvětově nejvýznamnější plodinu, ale také díky historickým souvislostem s vývojem lidské rasy. Hlavním produktem z révy vinné je víno, které bylo považováno za božský nápoj – proto si s ním spojujeme jména dvou nejvýznamnějších Bohů, která by měl znát každý laik i znalec a těmi jmény jsou Dionýsos a Bacchus. Mnohé Středomořské národy se kdysi domnívaly, že „víno se tvoří z krve člověka, který bojoval s Bohy“.

V čeledi *Vitaceae* má nejdůležitější hospodářský význam rod *Vitis*. Ten se skládá z 60 úrodných druhů, které se vyskytují téměř výhradně jen na severní polokouli. Mezi nimi, *Vitis vinifera*, je jediným druhem, který je široce využíván v globálním vinařství a vinohradnictví. Je to také jediný druh, který pochází z Euroasie a je tedy možné, že jsme se s ním poprvé setkali již před více jak 65 miliony let.

Existují dva poddruhy révy vinné, kterými jsou *Vitis vinifera* subsp. *vinifera* (či *sativa*) a divoká forma *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* (či *silvestris*) někdy označována jako samostatný poddruh. Do poddruhů byly rozděleny na základě svých morfologických vlastností.

Existuje tisíce genotypů se zařazením *Vitis vinifera*, ale celosvětovému trhu pro výrobu vína dominuje jen několik kultivarů. Tyto kultivary jsou klasifikovány na základě jejich finálního použití – hrozny pro výrobu vína, stolní odrůdy a rozinky.

Oproti tomu, divokou formu nalezneme jen velmi vzácně. Je rozšířena v oblasti od Portugalska po Turkmenistán, dále od povodí řeky Rýn až k severním lesům Tuniska. Předpokládá se, že tato planá forma je předkem současných odrůd a tudíž je na ni stále nahlíženo jako na divokou lesní révu, která roste na klenbách okolních stromů (THIS et al., 2006).

2. CÍL PRÁCE

Cílem mé bakalářské práce je shromáždění informací o geografickém a genetickém původu révy. Tím je myšlen její přechod z planě rostoucí révy lesní *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* až k ušlechtilé formě *Vitis vinifera* subsp. *vinifera*. Pomocí molekulární genetiky a genetických metod sledovat historický vývoj názorů a poznatků na evoluci a genetickou rozmanitost révy vinné.

3. LITERÁLNÍ PŘEHLED

3.1. Botanické zařazení a původ révy vinné, základní rozdělení rodu *Vitis* L.

Taxonomické zařazení révy vinné pravé : (SOTOLÁŘ, 2008)

Říše (Regnum): *Regnum Plantae* - říše rostlinná

Oddělení (Divisio): *Magnoliophyta* Cronquist

Pododdělení (Subdivisio): *Magnoliophytina* Frohne et Jensen

Třída (Classis): *Magnoliopsida* (*Rosopsida* Batsch)

Podtřída (Subclassis): *Peronosporomycetidae* (*Rosidae* Takht.)

Nadřád (Superordo): *Vitanae* Takht. et Reveal

Řád (Ordo): *Vitales* Reveal

Čeleď (Familia): *Vitaceae* Juss.

Podčeleď (Subfamilia): *Vitoideae* Eaton

Tribus (Tribus): *Viteae* Dumort.

Rod (Genus): *Vitis* Linné

Podrod (Subgenus): *Euvitis* a *Muscadinia* Planchon

Druh (Species): *Vitis vinifera* Linné

Poddruh (Subspecies): *sativa* Hegi

Odrůda (Varietas): '.....'

3.1.1. Klasifikace čeledi *Vitaceae* Juss.

Počátky botaniky a základy sysematiky čeledi *Vitaceae* Juss. jsou spojovány se jménem Carla Linného. Ten jako první vyhodnotil některé druhy a rody této čeledi. Za současný botanický název *Vitaceae* Juss. vděčíme anglickému botanikovi J. Lindleymu, který navrhl toto označení v roce 1830.

Avšak za nejsprávnější klasifikaci se považuje klasifikace navržená A. L. de Jussieu, který jako první botanik popsal tuto čeleď názvem *Viniferae* Juss. Označení ale nebylo dle botanické nomenklatury správné, a tak nebyl označen jako

autor čeledi. *Vitaceae* Juss. je tvořena 14 rody, ze kterých je nejvýznamnější rod *Vitis* L., *Cissus* L. a *Parthenocissus* Planch (PAVLOUŠEK, 1999).

3.1.2. Klasifikace rodu *Vitis* L.

Réva neboli *Vitis* je rod rostliny z čeledi révovité (*Vitaceae*). Jedná se o dřevnaté liány s jednoduchými až dlanitě složenými střídavými listy a drobnými nenápadnými květy, které jsou opylovány hmyzem. Plodem révy je bobule. Rod révy v sobě zahrnuje okolo 60 druhů a je rozšířen v oblasti mírného a subtropického pásu na severní polokouli. Hospodářsky nejvýznamnějším druhem rodu *Vitis* je réva vinná (*Vitis vinifera*), která se pěstuje pro své dužnaté plody hlavně k výrobě vína a k přímé konzumaci.

Francouzský botanik Planchon jako první ve své klasifikaci uvádí rozdělení rodu *Vitis* L. na dva podrody - na podrod *Muscadinia* a podrod *Euvitis*. Podrody se od sebe navzájem odlišují zejména svými morfologickými vlastnostmi a odlišným počtem chromozomů (viz tabulka č. 1), kdy podrod *Euvitis* obsahuje ($2n = 38$) chromozomů a *Muscadinia* ($2n = 40$) chromozomů, (PAVLOUŠEK, 2011).

Tab. 1: Rozdíly mezi podrody Euvitis a Muscadinia podle GALETA (1998), (PAVLOUŠEK, 2008)

Podrod <i>Euvitis</i>	Podrod <i>Muscadinia</i>
<ul style="list-style-type: none"> - Základní počet chromozomů je $n = 19$ nebo $2n = 38$. Všechny křížence mezi druhy z tohoto podrodu jsou životaschopné a plodné. - Borka na výhonech se v období zralosti může odlupovat v celých pásech. - Sekundární lýko má střídající se tangenciální vrstvy tvrdého a měkkého lýka. - Sekundární dřevo je měkké s velkými cévami. - Řez výhonu je vždy eliptický a nikdy čtyřúhelníkový. - Má přepážku (diafragmu), která přerušuje dřeň v uzlech (nodech). - Úponky jsou naproti listu, dvoj- nebo trojvidličnaté, bez diskovitěho zakončení k přichycování ke stěnám. - Má vlnaté, štětinkovité nebo speciální typy vlásků na vegetativních orgánech. - Hrozny mají mnoho bobulí, které se drží stopky až do zralosti a i po dosažení plné zralosti. - Bobule mají obsah cukrů a kyselin vhodný pro čerstvý konzum hroznů, výrobu šťáv nebo výrobu vína. - Semena jsou hruškovitá. - Listy jsou obvykle dlanité s 5 základními žilkami. - Všechny druhy tohoto podrodu se mohou roubovat jeden na druhý, naproti tomu roubování s podrodem <i>Muscadinia</i> nebo jinými rody bylo zkoušeno v období révokazové kalamity a ukázalo se jako neproveditelné. 	<ul style="list-style-type: none"> - Základní počet chromozomů je $n = 20$ nebo $2n = 40$. Křížení mezi druhy v tomto podrodu jsou životaschopná a plodná. - Výhony mají nápadné lenticely, borka se neodlupuje, v době zralosti se může pouze odlupovat epidermis. - Lýková vlákna druhotného lýka jsou umístěna na kraji. - Dřevo je tvrdé bez velkých cév. - Dřevo má malou plochu dřene. - Nemají přepážku (diafragmu), dřeň je nepřetržitá z jednoho konce výhonu na druhý. - Úponky jsou umístěny naproti listům, vždy jsou jednoduché nebo přerušované, nemají diskovitě zakončení k přichycování na zdi. - Vegetativní část rostliny je vždy lysá nebo slabě hladká. - Hrozny mají poměrně málo bobulí, které dozrávají nestejně a opadávají jedna po druhé po dosažení zralosti. - Bobule jsou dužnaté s malým množstvím šťávy, mohou být konzumovány čerstvé, ale z důvodu nízké koncentrace cukru jsou nevhodné pro výrobu vína. - Semena jsou lodkovitá s oválnou chalázou, obklopenou při okraji brázdami a hřbety. - Listy jsou vždy dlanité, slabě laločnaté nebo bez zřetelných laloků. - Roubování mezi druhy tohoto podrodu se nezkoušelo, protože nemá praktický význam. Druhy tohoto podrodu se neúspěšně roubojí s podrodem <i>Euvitis</i>. Protože velmi špatně zakořeňují neprovádí se ani rozmnožování řízků.

NEGRUL roku 1946 vytvořil klasifikaci révy vinné, kde jednotlivé odrůdy rozřazuje do ekologicko–geografických skupin v závislosti na podmínkách jejich vývoje a charakteristických morfologických a biologických vlastností (PAVLOUŠEK, 1999).

Podrod *Muscadinia* - zahrnuje pouze tři druhy

- *Muscadinia munsoniana* - rozšířen v oblasti od východního pobřeží USA až k Mexiku
- *Muscadinia popenoi* – málo známý druh, nalezený v Mexiku
- *Muscadinia rotundifolia* - nejvýznamnější druh pocházející z jihovýchodní části USA; využívá se v moderním vinohradnictví a při šlechtění díky své rezistenci k mnoha patogenům

Podrod *Euvitis* – dle botanických druhů se dále dělí do tří skupin

1. Středo a severoamerická skupina – obsahující 28 druhů
2. Východoasijská skupina – obsahující více než 40 druhů
3. Euroasijská skupina – obsahuje 1 druh – *Vitis Vinifera* L.

3.1.3. Dělení podrodu *Euvitis*

Severoamerická skupina druhů

Většina druhů z této skupiny je ve vinohradnictví používaných. Jsou velmi hospodářsky významné, protože jsou nositeli rezistence vůči houbovým chorobám a révokazu. Využívají se proto při šlechtění révy.

Mezi významné druhy patří:

▪ ***Vitis aestivalis* Michx.**

Velmi bujně rostoucí druh, vykazuje střední až menší odolnost vůči révokazu, k padlí révovému a plísni révové spíše dobrou odolnost. V současnosti ve šlechtění nemá velký význam.

▪ ***Vitis labrusca* L.**

Celkem špatně zakořeňuje, vykazuje vysokou odolnost vůči mrazům, vůči révokazu a plísni révové je odolnost poměrně nízká. Hrozny mají slizovitou dužninu a v chuti charakteristickou „liščinu“. V České republice jsou známé odrůdy Concord, Isabela, Noah nebo Delaware, z novějších je známý např. Remaily seedless.

▪ ***Vitis cordifolia* Michx.**

Vykazuje vysokou rezistencí proti kořenové formě révokazu a houbovým chorobám. Je vysoce odolný vůči mrazům a suchu.

▪ ***Vitis cinerea* Engelm.**

Odolný druh vůči révokazu, využívá se při šlechtění podnoží odolných právě proti révokazu.

▪ ***Vitis berlandieri* Planch.**

Rezistentní proti kořenové formě révokazu i houbovým chorobám. Zakořeňuje poměrně dobře, odolnost vůči mrazu je však nižší. Využívá se při šlechtění podnoží.

▪ ***Vitis riparia* Michx.**

Je vysoce rezistentní vůči kořenové formě révokazu, houbovým chorobám i nízkým teplotám dosahujícím až k -30°C . Zakořeňuje poměrně dobře a velmi dobře srůstá s evropskými kultivary. Používá se při šlechtění podnoží.

▪ ***Vitis rupestris* Scheele**

Vyznačuje se rezistencí proti kořenové formě révokazu, houbovým chorobám, mrazu i suchu, velmi dobře zakořeňuje. Je základem pro šlechtění většiny podnoží (PAVLOUŠEK, 1999).

Východoasijská skupina

Do této skupiny v současné době spadá více jak 40 známých druhů. Geograficky zahrnuje velké území od tropů po Sibiř, kde se setkáme se spoustou zajímavých genotypů. Druhy pocházející ze subtropických oblastí jsou charakteristické velmi nízkou rezistencí vůči révokazu, houbovým chorobám a hlavně mrazu. Některé druhy z této skupiny jsou však významné pro svou vysokou rezistenci vůči plísni révové a proto se začínají využívat i při šlechtění rostlin. Zcela nejvýznamnějším druhem je amurská réva neboli *Vitis amurensis* Ruprecht, která je charakteristická svou tolerancí vůči padlí révovému a vysoké odolnosti vůči mrazům (až do $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$). K révokazu však odolná není vůbec. Využití nachází především v křížení interspecifických mrazuvzdorných odrůd (PAVLOUŠEK, 1999).

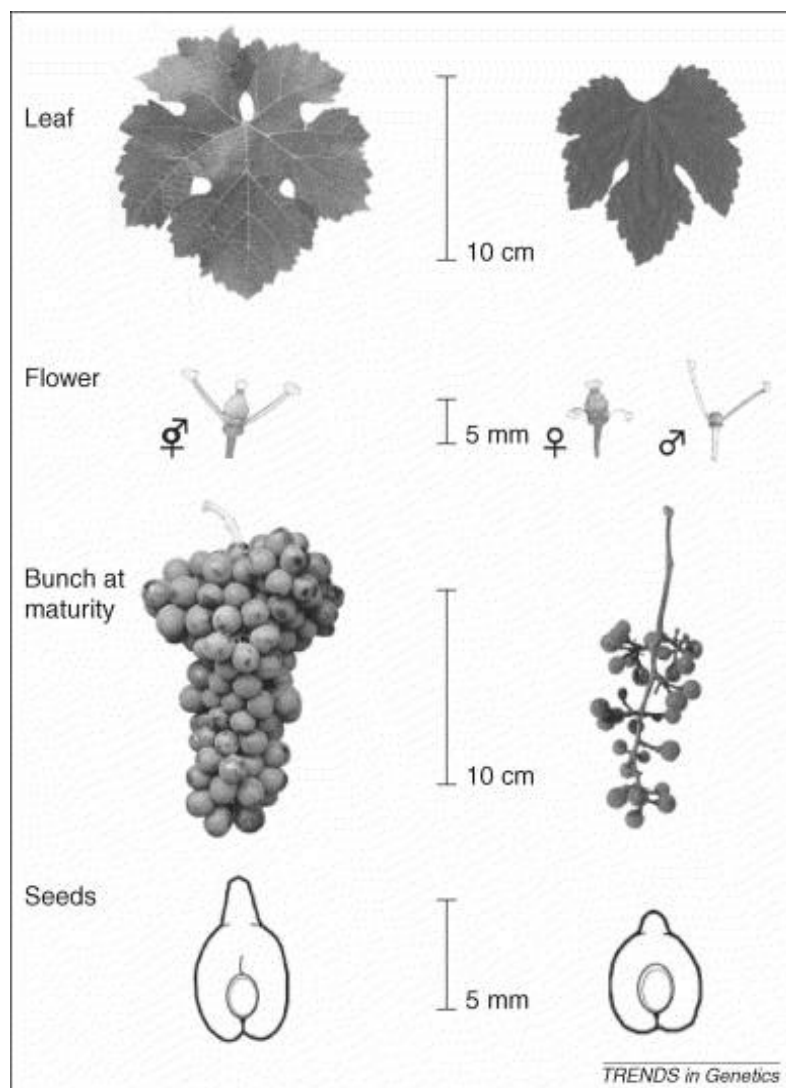
Euroasijská skupina

Jak již bylo uvedeno, do této skupiny patří pouze jeden druh - *Vitis vinifera* L. neboli réva vinná. Jedná se o celosvětově nejrozšířenější druh, který se dělí na dva poddruhy neboli subspecie. Prvním poddruhem je takzvaná evropská réva vinná, vlastním názvem ušlechtilá réva vinná *Vitis vinifera subsp. vinifera* (nebo také *sativa*), druhým poddruhem je *Vitis vinifera subsp. silvestris* známá jako divoká forma révy vinné, nazývaná lesní réva.

3.1.4. Dělení rodu *Vitis vinifera* L.

Vitis vinifera subsp. vinifera je popínavá dřevnatá liána, která je pomocí úponků schopna přichytit se k oporám. Ušlechtilá réva vinná je jednodomá rostlina, rostoucí zejména na sušších půdách. Kvete zejména v období od poloviny května až do poloviny června. Plodem révy je bobule, která je velká a podlouhlá. Semena v bobuli jsou velká, hruškovitého tvaru s nižším poměrem šířky a délky ($< 0,6$). Hrozen je poměrně velký, podlouhlý a kompaktní. Je charakteristický rovnoměrnou zralostí bobulí v hroznu. Dorůstá do výšky až 4 m při průměru kmene do 50 cm. Silná kůra kmene se odděluje v širokých a souvisejících pruzích. Listy jsou velké, výrazně vykrojované; řapík je silný a lisý (PAVLOUŠEK, 2011).

Lesní réva vinná neboli *Vitis vinifera subsp. silvestris*, je dvoudomá rostlina, která roste především na vlhčích půdách. Kvetoucí lodyhy můžeme pozorovat v období od začátku května do začátku června. Bobule je oproti ušlechtilé révě menší, kulatá či zploštělá. Kmen bývá často rozvětvený a tenký, kůra se proto odděluje ve velmi dlouhých a tenkých prouzcích. Semena bobulí jsou malá, zaoblená s vyšším poměrem mezi šířkou a délkou než u ušlechtilé formy ($> 0,7$). Hrozen je malý, kulovitě až kuželovitě tvaru s nepravidelnou násadou a nerovnoměrnou zralostí bobulí v hrozně. Listy lesní révy jsou malé, obvykle hluboce trojlaločnaté s krátkým a tenkým řapíkem (PAVLOUŠEK, 2011).



Obr. 1: Morfologické rozdíly mezi ušlechtilou révou vinnou a lesní révou vinnou. Detail rozdílů v listech, květech, hroznech a semenech, převzato THIS (2006)

Planě rostoucí réva rostla zejména v evropských lesích, spontánně se zde křížila nejen se zdomácnělými odrůdami, ale především s genotypy dovezenými z východu. Ty však byly zvyklé na jiné přírodní podmínky – vyšší intenzita světla, tepla a hlavně úrodnější půdy. Spontánně vzniklé nové odrůdy a mutace se dokázaly adaptovat na evropské mírnější klima, kratší dny a chladnější zimy.

To dalo za vznik první a nejstarší skupině evropských odrůd, které jsou lesní révě podobné – např. Cabernet, Pinot (Pinot blanc, Pinot gris, Pinot noir), Ryzlink rýnský, Sauvignon či Gouais blanc neboli Weisser Heunisch. Ne všechny odrůdy se dokázaly přizpůsobit a tak je možné, že původně odrůd vzniklo mnohem více.

Odrůdy zdomácnělé révy se do dalších míst dostávaly prostřednictvím kupeckých a námořních obchodních cest. Z oblasti Blízkého východu – zejména z oblasti Úrodného půlměsíce (dnešní území Iráku, Sýrie, Libanonu, Jordánska, Izraele někdy také Egypta a Turecka) se povědomí a nauka o pěstování révy šířila dál na západ a do celého Středozeří (MARONE, 2008).

Odrůdy *Vitis vinifera* subsp. *sativa* se dále dělí na tři skupiny (lat. *proles*) – *Proles pontica* (černomořská skupina), *Proles occidentalis* (západoevropská skupina) a *Proles orientalis* (orientální skupina).



Obr. 2: Tři základní skupiny odrůd vinné révy: 1) *Proles occidentalis* – Řecko a Malá Asie, 2) *Proles pontica* – Balkán a Černé moře, 3) *Proles orientalis* – Přední a Střední východ. Vysvětlivky: sk. = skupina. Upraveno podle originálu vinetowinecircle.com

1. **Černomořská skupina** (*Proles pontica* Negr.), která se následně dělí na další 2 podskupiny (*Subproles*):

▪ **podskupina balkánská** – obsahuje odrůdy vzniklé na Balkánském poloostrově, charakteristické svou vysokou plodností, velkými hrozny a středně velkými bobulemi. Jsou to velmi bujně rostoucí rostliny, jejichž hrozny dozrávají středně pozdě až pozdě. Jsou středně rezistentní vůči mrazu. Využívají se jednak jako stolní odrůdy či jako moštové odrůdy k výrobě bílých a červených vín.

▪ **podskupina gruzínská** – zahrnuje většinou odrůdy moštového typu vzniklé v údolích Kavkazu. Hrozen je větší velikosti, bobule jsou naopak menší, většinou s vysokým obsahem kyselin v moštu. Réví je sice tenké, ale poměrně odolné vůči mrazům.

Mezi zástupce černomořských odrůd patří Furmint, Kadarka, Korintka bílá, Lipovina či Clairette (KRAUS A KOL., 2000; HUBÁČEK, KRAUS, 1982).

2. **Západoevropská skupina** (*Proles occidentalis* Negr.)

Díky kolonizační činnosti Řeků a pak i Římanů byly odrůdy dvou nejstarších podskupin *Proles pontica* Negr. (balkánská a gruzínská) šířeny dále na západ podél břehů Středomořího moře. Postupem římských legií byly odrůdy zaneseny do severnějších oblastí Evropy. V povodích a nivách velkých evropských řek, se tyto odrůdy setkávaly s planě rostoucí révou lesní a postupně tak docházelo k jejich samovolnému křížení. Vzniklé semenáče tak byly lépe přizpůsobeny přírodním podmínkám střední i severozápadní Evropy.

Člověk mezi nimi vybíral zejména ty, které se zdály být vhodné k pěstování v nově vznikajících vinařských oblastech a především vybíral ty, ze kterých se dalo vyrobit chutné víno. V těchto oblastech Evropy byly vyhledávány a upřednostňovány zejména odrůdy vhodné spíše pro výrobu kvalitního vína než pro přímou spotřebu a tak začaly postupně vznikat nové moštové odrůdy. Hrozny této révy byly středně velké s menšími bobulemi. Díky výrazným obsahovým látkám se z nich vyrábělo především

jakostní víno. Podle barvy hroznů byly postupně vyšlechtěny žluté, zelenkavé, růžové, červené i modré odrůdy.

Do této skupiny řadíme většinu u nás pěstovaných odrůd Z „Burgundské“ skupiny (Pinot, Chardonnay), Ryzlink rýnský, Sauvignon, Tramín, Cabernet, Merlot, Malbec, Sémillon, Petit Verdon a další. (KRAUS A KOL., 2000; HUBÁČEK, KRAUS, 1982).

3. Orientální skupina (*Proles orientalis* Negr.)

Do této skupiny zařadíme především bílé stolní odrůdy evropské révy se zvláštními charakteristickými vlastnostmi ze subtropických oblastí Orientu. Réva se pěstovala v oázách. Bobule byly střední až velké, často oválného tvaru s velmi aromatickou a křupavou dužninou. Byly chráněny silnější slupkou a některé z odrůd byly bez semen. Ačkoliv se z nich nevyrábělo víno, podávaly se jako sladké ovoce či dezert. Tyto orientální odrůdy jsou typické pro Egypt, Turecko, Arménii, země Levantského pobřeží, Afghánistán, Írán či Ázerbajdžán (KRAUS A KOL., 2000; HUBÁČEK, KRAUS, 1982).

Orientální skupina se dále rozděluje na 2 podskupiny:

▪ podskupina kaspická (*Subproles caspica* Negr.)

Zahrnuje odrůdy vzniklé v oblasti kolem Kaspického moře, réva má hladké listy bez obrvení, růst je bujný a její hrozny jsou velké. Tyto odrůdy mají vysoké nároky na teplo, ale za příznivých podmínek jsou schopny dosahovat vysokých výnosů. S postupem islamizace zakazující pití alkoholických nápojů byly tyto vinice vyklučeny.

▪ maloasijská podskupina (*Subproles antasiatica* Negr.)

Do této skupiny zahrnujeme odrůdy vyloženě stolního typu s velkými hrozny a bobulemi, které mají tuhou dužninu s malým obsahem moštu. Tyto druhy se vyznačují bujným růstem vyžadujícím adekvátní závlahu a svou náročností na intenzitu světla a tepla. Do našich přírodních podmínek se zatím nehodí.

Mezi typické odrůdy východní skupiny řadíme např. Damascenku bílou a růžovou, Muškát Alexandrijský, Královnu vinic (Regina), Chrupky (Chasselas) či partenokarpické odrůdy jako je Korintka a Sultanina. Právě z těchto odrůd se ve starověku vyráběly oblíbené hrozinky a korintky (KRAUS A KOL., 2000; HUBÁČEK, KRAUS, 1982).

4. Domestikace révy vinné

Domestikace hroznů se zdá být spojována s objevem vína, i když není zcela jasné, který proces předcházel kterému. Během domestikace prošla biologie hroznů několika dramatickými změnami. Cílem těchto změn bylo selekcí zajistit genotypy s větší cukernatostí, lepším kvašením a vyššími výnosy při běžné výrobě. V tomto procesu byly rozhodující změny ve velikosti bobule a samotného hroznu a přechod od dvoudomých planě rostoucích rostlin k ušlechtilým rostlinám s obojetným pohlavím (tzv. hermafrodit).

Došlo i ke změně morfologie semen, ale zde biologický význam není ještě znám. Tato vlastnost se využívá při analýzách archeologických pozůstatků, kdy je nutné rozlišit divoké formy od ušlechtilých a naopak. Dosud není známo, zda - li tyto změny nastaly v průběhu delšího časového období skrze sexuální křížení, přírodní či lidský výběr anebo rychle prostřednictvím mutací, selekcí s následnou propagací využitím vegetativního množení. Nejistotou zahaleno zůstává i místo a čas, kdy mělo dojít k prvotní domestikaci a zda vůbec došlo k nezávislé druhotné domestikaci.

Ačkoliv divoká réva byla v období Neolitu pravděpodobně přítomna na mnoha místech Evropy, archeologické a historické důkazy naznačují, že k první domestikaci došlo v oblasti Blízkého východu. Nejstarší důkazy o výrobě vína byly nalezeny v Íránu na místě zvaném Hajji Firuz Tepe v severním Zagrosu cca 7400-7000 př. n. l. .

Semena domestikovaných hroznů datovaných k období 8000 př. n. l. byla nalezena v Gruzii a Turecku. Nicméně pozůstatky nalezených semen z období Neolitu v Západní Evropě naznačují, že již tehdy se i zde používala réva. Ve Francii byly například nalezeny pozůstatky semen divoké révy z doby bronzové. Z míst, kde se poprvé réva domestikovala, se postupně rozšiřovala i do sousedních regionů jako je např. Egypt či Dolní Mezopotámie (cca 5 500 – 5 000 př. n. l.) a pak dále do Středozeří, následujíc hlavní civilizace (Asyřany, Féničany, Řeky, Římany, Etrusky, Kartagince). Pěstování révy se dostalo dokonce až do Číny (2. století) či do Japonska (3 200 př. n. l.). Pod vlivem Římanů se *Vitis vinifera* rozšířila i do vnitrozemí a kromě zemí mírného pásu se dostala až na daleký sever Německa. Tyto expanze často kopírovaly důležité obchodní cesty a hlavně řeky jako např. Rýn, Rhôna, či Dunaj (THIS et al., 2006; TERRAL et al., 2010).

Do pádu Římské říše bylo pěstování vinné révy zcela běžné na stejných místech, kde ji vidíme pěstovat dnes. Římané byli dokonce první, kdo pojmenovali jednotlivé odrůdy. Bohužel je ale obtížné je ztotožnit se současnými kultivary. V tomto období se rozlišovala réva i na to jak bude zpracována – zda bude vhodná k přímé konzumaci či pro výrobu vína.

Ve středověku to byla katolická církev, která nahradila Římany v šíření znalostí o pěstování révy do nových regionů. Umožnila tak nejen výměnu genofondů prostřednictvím křížových výprav, ale i šíření křesťanství. Rozšíření Islámu do Severní Afriky, Španělska a Středního východu mělo také důležitou roli v šíření révy – zejména pak stolních hroznů. Během středověku se také objevily první názvy kultivarů, které známe dodnes.

Po renesanci (16. století) *Vitis vinifera* kolonizovala regiony Nového Světa, kde ji dosud neznali. Přispěním misionářů se réva dostala do Ameriky, nejprve ve formě semen (z důvodu jednoduššího transportu) a pak i ve formě řízků z místa svého původu (tj. Francie, Německo, Španělsko, Itálie a Východní Evropa). Řízky se v průběhu 19. století dostaly i do Jižní Afriky, Austrálie či Nového Zélandu a o pár let později i do Severní Afriky (THIS et al., 2006; MARONE 2008).

Na konci 19. století, po několika tisíciletích geografické expanze, se do Evropy z Ameriky dostal škůdce (*Viteus vitifoliae* zastarale označován jako *Phylloxera* – Mšička révokaz). Následkem toho došlo k devastaci a zničení mnoha evropských vinic, které drasticky změnilo druhovou rozmanitost. Výsledkem toho bylo zredukování jak pěstovaných odrůd révy, tak i divoce rostoucí révy. Rozsah současné rozmanitosti *Vitis vinifera* je totiž jen malým odrazem toho, co existovalo před napadením tímto škůdcem. Evropské vinařství bylo zachráněno díky několika americkým druhům révy, které byly použity jako podnože pro vypěstování mezidruhových hybridních odrůd, a které jsou odolné i vůči dalším onemocněním.

Tito mezidruhová hybridní byli široce používáni až do poloviny 20. století (v roce 1950 ve Francii představovali až 50% z celkové plochy vinic, dnes jsou poměrně vzácní). Během posledních 50 let pěstovaná réva vinná podstoupila další drastické snížení rozmanitosti, a to díky globalizaci vinařských podniků a trhů, které vedlo ke vzniku celosvětově známých a používaných odrůd jako je *Chardonnay*, *Cabernet Sauvignon*, *Syrah (Shiraz)*, *Merlot*, a tak dochází k vymizení starých

a krajových odrůd. Hygienický výběr pouze zdravých klonovaných keřů bez onemocnění taktéž napomohl ke snížení rozmanitosti. Nebojme se tedy říci, že rozmanitost dnes existující révy byla vytvořena a ovlivněna lidskou historií. Stále existuje několik tisíc kultivarů, ale většina z nich je do značné míry omezena na genofundové sbírky (THIS et al., 2006; MARONE, 2008).

4.1. Historie pěstování révy vinné na Moravě

Počátky vinařství na Moravě se datují do období velkého rozmachu pěstování révy v Pannónii za císaře Proba (276-382). Římské legie se rozkládaly na území jižního Slovenska i jižní Moravy. U někdejšího Mušova pod Pálavou byly nalezeny zbytky římské stanice X. legie Vindobony, které kromě jiného ukrývaly i první vinařský nůž. K většímu rozšíření vinařství došlo až s příchodem křesťanství v době Velkomoravské říše. Rozvoji vinařství napomáhaly i klášterní komunity, zejména z řádu Cisterciáků, které se usídlily na Velehradě r. 1205. V roce 1195 založili Premonstráti klášter v Loucké u Znojma, který velmi ovlivňoval tamní vinařství. V první čtvrtině 13. století probíhala kolonizace Mikulovska, kde kolem roku 1249 začali působit Lichtenštejnové. K hradu Sirotčí patří vinice v Perné a ke královskému hradu Děvíčky patřily obce s vinicemi: Věstonice, Strachotín, Pavlov a Milovice (KRAUS et al., 1997).

Ve 14. století sílí zájem brněnských měšťanů o nejlepší viniční tratě Moravy. Nejvíce vinic bylo v té době založeno v Hustopečích, Starovicích, Starovičkách, v Přítlukách a v Mikulově. V Hustopečích bylo v r. 1368 již 20 viničních hor. Roku 1355 vydal markrabě Jan Jindřich viniční řád pro Moravu, který obsahoval i regulaci dovozu vína na Moravu. Koncem 15. a začátkem 16. století se rychle zvětšovaly plochy moravských vinic. Vinice často řešily i problémy venkovské chudiny, která se živila nejen prací na vinicích, ale dokonce mohla i menší výměry vinic vlastnit, protože vinice byly svobodným statkem.

Ve druhé polovině 16. stol. se na Moravu dostávají Novokřtělci. Jejich působení se odráží i ve vinařství. Mnoho jich pracovalo ve vinicích, mnozí se nechávali najmout jako vinaři, pracovali při zakládání vinic, hloubení sklepů a zaváděli i nové způsoby pěstování révy i výroby vína (KRAUS et al., 1997).

Moravská vína byla známa nejen doma, ale i v zahraničí. V roce 1539 žádají rakouští vinaři Ferdinanda I. o zákaz dovozu moravských vín do Rakouska a tuto žádost později znovu opakují. Největší rozmach moravského vinařství byl zaznamenán počátkem 17. století. Spotřeba vína byla vysoká ve městech i na venkově. Odhady spotřeby se pohybují okolo 56 litrů vína na osobu za rok. Po hrůzách a pustošení pobělohorského období klesla výměra moravských vinic na jednu třetinu původní rozlohy. Teprve koncem 17. století začíná obnova venkovských vinic. Ale jen ve velkých vinařských střediscích se opět obnovily vinice ve větší míře. V Hustopečích bylo v roce 1749 na 3 843 měřic a ročně se tu prodalo 25-45 tisíc věder vína. V některých střediscích, jako např. v Mikulově, dochází ke krizi odbytu vína. V roce 1763 žádají rakouští vinaři panovnici Marii Terezii o omezení ploch moravských vinic, z důvodu velké konkurence (KRAUS et al., 1997).

I přes stoupající ceny obilí v období po napoleonských válkách víno zůstává stále levné. Byla zrušena celní hranice mezi Uherskem a Rakouskem a dochází k velké konkurenci vyvolané levnými uherskými víny. V druhé polovině 19. století se upouští od trojhonného hospodaření na polích a zemědělci se zajímají o výnosné technické plodiny jako je cukrovka a vinice rychle mizejí.

V roce 1890 se objevuje první révokaz v Šatově, r. 1900 v Dolních Dunajovicích, r. 1901 se rozšířil již do Perné, Hustopečí, Čejkovic a do Velkých Pavlovic. Zakládají se vinice štěpované na odolné americké podnože. Z Ameriky ovšem přicházejí houbové choroby jako oidium a peronospora. Ošetřování vinic se čím dál více prodražuje a vinice dále mizejí. Z celkové plochy vinic na Moravě, která v r. 1678 činila plochu 21.053 ha, je v současné době na Moravě kolem 12 000 ha vinic (KRAUS et al., 1997).

Před vstupem ČR do EU následovala rychlá výsadba nových vinogradů a současná výměra se pohybuje okolo 17 600 ha (Věstník Ministerstva Zemědělství, 2015).

4.2. Od divoké révy k ušlechtilým odrudám?

Jedinci planě rostoucí révy vinné byli identifikováni ve Francii, Španělsku, Itálii, Německu, Švýcarsku, Rakousku, Rumunsku a Tunisu, stejně jako v řadě evropských zemí. Jedná se ale skutečně o pravé jedince lesní formy, kteří nebyli nikdy podrobeni domestikaci, nebo jde o jedince, kteří unikli z vinohradů či o hybridy mezi lesní a ušlechtilou formou?

Nedávné analýzy zaměřené na využití mikrosatelitů (SSR) a markerů typu jednonukleotidových polymorfismů (SNP) vykazovaly zřetelné rozdíly mezi divokými a kultivovanými jednotlivci. Pouze jedna publikace ukázala blízký vztah mezi divokými a ušlechtilými vzorky (THIS et al., 2006).

Tyto různorodé výsledky mohou být způsobeny rozdíly ve velikosti vzorků a složením analyzovaných genotypů mezi studii či nejistotou v klasifikaci divoce rostoucích jedinců. Morfologické rysy rostliny a semen jsou také důležité pro charakterizaci opravdových lesních typů.

Analýza divoce rostoucích genotypů z východních zemí jako je Turecko, Írán či Gruzie, tedy předpokládaného centra primární domestikace, bude zásadní v tom ohledu, že by nám mohla osvětlit rozmanitost genofondu révy vinné používaného k domestikaci. Zároveň by mohla určit hlavní události, které umožnili morfologickou přeměnu z divoké formy na ušlechtilou révu.

Divoce rostoucí předci a současné kultivary se od sebe liší několika vlastnostmi, například obsahem cukru, pohlavím květů, velikostí bobulí a hroznů (THIS et al., 2006).

4.3. Časná domestikace a šíření pomocí semen

Jak se zdá, pohlavní rozmnožování a pěstování semen mělo velmi důležitou roli při domestikaci a rozšiřování povědomí o vinohradnictví do nových oblastí. Semena byla považována za nejlepší způsob, jak přepravovat kultivary, což můžeme usuzovat dle četných archeologických nálezů. Ovšem více přímých důkazů lze získat identifikováním původu na základě analýzy DNA.

Tyto původ zkoumající studie dokazují důležitost sexuálního křížení pro vytvoření nových fenotypů. Dále upozorňují na důležitost osvojení vegetativního množení (pomocí řízků) a tím pádem rychlého šíření konkrétních genotypů s požadovanými znaky. Nicméně byl zveřejněn pouze jeden případ přímého příbuzenského vztahu mezi divokou a ušlechtilou formou révy vinné, což svědčí o absenci genového toku mezi divokými a ušlechtilými kompartmenty.

Doba kvetení u volně žijících jedinců se totiž liší od doby kvetení u kultivovaných forem (LACOMBE et al., ročník neuveden), což značně snižuje možnost toku genů samotným pylem. Charakteristika semen získaných pomocí volného opylení planě rostoucích samičích rostlin je v plném proudu (DI VECCHI et al., nepublikováno) a pravděpodobně nám poskytne důkazy o pylovém toku mezi planě rostoucími a kulturními genotypy v oblastech, kde spolu koexistují (THIS et al., 2006).

5. Genetická diverzita na úrovni fenotypu – vlastnosti semene

Semena révy vinné jsou z hlediska určení jejího původu velmi zásadní. Díky geometrickým analýzám jsme schopni nejen určit jejich tvar tak, aby bylo jasné, zda se jedná o lesní či ušlechtilou révu vinnou. Ale jsme schopni i interpretovat veškeré změny, které nastaly během procesu domestikace (TERRAL et al., 2010)

Analýzy DNA určující genetickou diverzitu na základě zkoumání živého materiálu jsou velmi úspěšné. Avšak první analýzy, které se zabývaly studiem DNA ve starobylých vzorcích v odumřelých pletivech, dosud neprokázaly signifikantní výsledky (MANEN et al., 2003).

Ovšem pokud se zkombinuje tvarová charakteristika kultivovaných odrůd spolu s genetickými daty, mohlo by to přispět k lepšímu porozumění změn, které nastaly během domestikace a konečně tak popsat archaické formy současných kultivarů (TERRAL et al., 2010).

Další užitečnou vlastnost představují změny v pedicelech ovoce, což jsou stonky individuálního květu. U pěstované *Vitis vinifera* se pedicely v období sklizně často oddělí od hlavního stonku (rachis). Naproti tomu stonky u divoké révy jsou pevné a pedicel se vzácně odlamuje od stopky. To znamená, že relativní četnost semen spojených s pedicelem může být také indikátorem domestikace vinné révy (JACKSON, 2008).

V práci TERRAL et. al (2010), bylo zkoumáno na 370 semen odebraných z 13 samičích jedinců. Z okruhu běžně pěstovaných genotypů se sebraný materiál celkově skládal z 1350 semen (30 semen na kultivar), celkově tedy ze 45 odrůd původem převážně z Francie. Do studie bylo dále začleněno 30 semen z divoce rostoucí révy, která byla před léty introdukována do vinohradů oblasti Vassal, přičemž záměrem zde bylo sledovat vliv jejich případné kultivace na tvar semen.

5.1. Rozdíly mezi divoce rostoucí a ušlechtilou révou vinnou

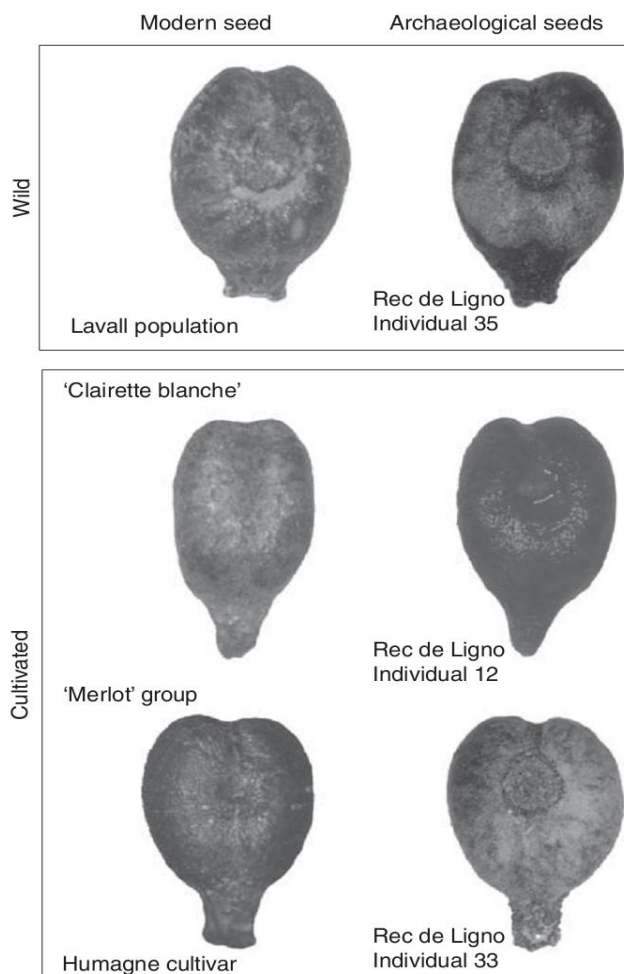
Tvarová analýza v práci TERRAL et al., (2010) odhalila několik morfologických rozdílů mezi hrozny divoce rostoucí révy a jejími odrůdami (viz obrázek č. 3). Existence sférických semen s malým zobáčkem, které charakterizují právě *Vitis vinifera subsp. sylvestris*, a hruškovité tvaru s dobře vyvinutým zobáčkem v případě pěstované vinné révy (*Vitis vinifera subsp. vinifera*), je výsledkem, který byl již zjištěn na základě morfometrických analýz i v jiných publikacích (BOUBY a MARINVAL, 2001; BOUBY et al, 2005 - 2006).

Výjimku ze vzorků prozkoumaných ve studii TERRAL et al. (2010) tvoří odrůda "Clairette". Ačkoliv se liší v tělesné morfologii semene, která je spíše eliptická, semena odrůdy "Clairette" se vyznačují malým zobáčkem, který je srovnatelný se zobáčkem divoce rostoucích jedinců. Další názor, který v této studii zazněl, je, že pěstitelské postupy jako je např. prořezávání keřů, hnojení či ošetřování proti patogenům obecně vede k většímu rozvoji bobulí a tím ke zvětšení velikosti semen, ale nijak výrazně neovlivňuje jeho tvar. Obdobný vývoj byl zaznamenán i u odrůd pěstovaných v odlišných ekologických podmínkách. Z toho vyplývá, že tvar révového semene z části ovlivňuje prostředí.

Zatímco fenotypové znaky jako velikost, tvar a barva plodů mohly být ovlivněny lidmi, tak tvar semene je pravděpodobně cílem selektivních tlaků. Nicméně, pleiotropní efekt mohl spojit tvar semene k jednomu či několika uměle vybraným znakům. VIALA a PÉCHOUTRE (1910) dokázali, že ablace zobáku zvyšuje schopnost a rychlost klíčení. Přibývající velikost zobáku u planě rostoucích a domestikovaných odrůd by mohla souviset se sníženou schopností klíčení. Tato vlastnost nám umožňuje definovat syndrom domestikace (HARLAN, 1975), jako obrat od volně žijících dvoudomých jedinců k hermafroditním pěstovaným rostlinám. Zároveň by zakřivení semen na boční straně mohlo podporovat tuto hypotézu, protože tento znak spojuje jednak existenci méně rozvinutých embryí, tak skutečnost redukováných rezerv (TERRAL et al., 2010).

Rozdíly mezi pěstovanými a divokými hrozny doložené kvantifikací tvaru semene jsou potvrzovány výsledky analýz mikrosatelitů (opakování jednoduché repetice) (PERRET, 1997; THIS et al, 2001; ARADHYA et al, 2003;. GRASSI et al, 2003; LACOMBE et al, 2004; SNOUSSI et al, 2004, ARROYO-GARCIA et al, 2006). Podle ekologických a geografických parametrů byla zjištěna nepřítomnost morfologické nebo

genetické diferenciace (PERRET, 1997; LACOMBE et al, 2004). Tento výsledek se zdá překvapující. Ve skutečnosti jsou moderní populace divoké révy relativně izolované a o velmi nízké četnosti, takže se rozšiřování pomocí pylu zdá nepravděpodobné (TURNER a BROWN, 2004). Chybějící diferenciaci mezi populacemi lze vysvětlit pravděpodobně probíhající fragmentací v poslední době. Zavlečení amerických patogenů jako je *Phylloxera* v průběhu 19. století v Evropě tuto teorii jen podporuje.



Obr. 3: Fotografie poukazující na tvarovou odlišnost semene divoce rostoucí a ušlechtilé révy vinné, převzato z TERRAL (2010)

6. Genetická diverzita na úrovni fenotypu – dvoudomost vs hermafroditismus

Jak již víme, lesní réva vinná se od ušlechtilé révy vinné liší kromě tvaru semene i pohlavní formou. Zatímco druh *Vitis vinifera subsp. sylvestris* je dvoudomý, *Vitis vinifera subsp. vinifera* je hermafrodit. Charakterizace polymorfismů v genech, které jsou základní pro pohlaví určující chromozomální oblast, nám pomůže objasnit historii domestikace a vývoj pohlavních chromozomů révy vinné. V rodu *Vitis* je pohlavní rozlišení kontrolováno hlavním lokusem se třemi alelami – samčí M, hermafrodití H a samičí F, s dominancí $M > H > F$ (PICQ et al., 2014).

Z dřívějších poznatků již víme, že se tento pohlavní lokus nalézá na chromozomu 2. Aby bylo potvrzeno toto umístění, byl v práci PICQ et al. (2014) sledován DNA polymorfismus u geograficky odlišných genotypů *V. vinifera*. Kromě potvrzení umístění tak bylo možné charakterizovat genetickou diverzitu, sledovat stopy selekce kandidátních genů a prozkoumat původ hermafroditismu.

6.1. Oblast genomu určující pohlaví u *Vitis vinifera subsp. sylvestris*

Z předpokládaného lokusu určujícího pohlaví bylo v práci PICQ et al. (2014) analyzováno 11 genů z různorodého souboru samčích a samičích divoce rostoucích rostlin. Bylo nalezeno čtyřicet šest polymorfismů ve čtyřech amplikonech, které byly v úplné vazbě s pohlavím květů. To umožnilo zaměřit u *V. vinifera subsp. sylvestris* pohlavní lokus v oblasti 151,8 kb chromozomu 2. To byl výsledek v plném souladu s prací FECHTER et al. (2012), kde byly na základě mezidruhového křížení rodu *Vitis* pohlavní oblasti určeny na 143 kb chromozomu 2.

Tyto závěry potvrzují dominanci M alely nad F alelou, která je charakteristická pro pohlavní model XY souvisle s pohlavní segregací u kontrolovaných křížení. Dále bylo potvrzeno umístění lokusu určujícího pohlaví v dolní části od SSR markeru VVIB23, kdežto dřívější závěry poukazyvaly na umístění v horní části od tohoto lokusu (PICQ et al., 2014).

6.2. Vlastnosti pohlavního lokusu

U čtyř genů souvisejících s pohlavím *Vitis vinifera* byla nalezena silná vazbová nerovnováha, označována jako LD z anglického „*linkage disequilibrium*“. Větší LD v sexuálním lokusu, ve srovnání s jinými genomovými oblastmi, může být typickou vlastností vypovídající o potlačení rekombinace u heteromorfních XY chromozomálních oblastí. Nejnižší hodnoty haplotypové diverzity (HD) byly zjištěny u samčích haplotypů lesní révy s převažujícím výskytem jednoho významného haplotypu, který byl šířen bez jakýchkoliv variací skrze Východní Evropu do Západní, přes Kavkazskou oblast až do proveniencí Severní Afriky. Domestikovaná réva hermafroditního typu vykazovala hodnoty haplotypové diverzity vyšší než samčí lesní réva, zatímco samičí haplotypy vykazovaly nejvyšší hodnoty, bez výrazných rozdílů, zda se jedná o lesní či ušlechtilou révu. Velké hodnoty F_{st} (fixačního indexu) mezi samčími a samičími haplotypy potvrzují jasnou genetickou diferenciaci mezi M a F haplotypy.

Celkově lze říci, že pohlaví určující region představuje rysy typické pro malou XY nerekombinovatelnou oblast. Podle obecně přijatého modelu evoluce pohlavních chromozomů v rostlinách se taková oblast může objevit u dvoudomých druhů. Dojde u nich k potlačení rekombinace mezi dvěma samčími a samičími blízko lokalizovanými sterilními mutacemi. Očekává se, že samčí F alely obsahují recesivní „funkčnost ztrácející“ typ alely, kdežto M alely přechovávají plně funkční a alely v blízkosti lokusu s dominantní samičí sterilní mutací. V takovém případě se očekává, že M alela bude omezena výběrem vůči rekombinaci mezi dvěma pohlavně rozlišujícími lokusy, poněvadž spolu s rekombinací může dojít buď k úplné sterilitě či obratu ke zděděnému stavu hermafroditismu. S rostoucím počtem inzercí, reverzí, repetitivních a chromozomových přeskupení v X a Y ekvivalentech může toto ohrozit chromozomové párování během meiózy. Tyto a další strukturní rozdíly mohou pomoci potlačovat lokální rekombinaci mezi M a F alelami (PICQ et al., 2014).

6.3. Původ hermafroditismu u domestikované révy

Jak analýza Fst (fixační index), tak „síťová“ analýza (z anglického xy) odhalila, že H haplotypy jsou více příbuzné M haplotypům než F haplotypům. Což znamená, že alela H domestikované révy vinné typu hermafrodit může být odvozena od M alely divoce rostoucí révy. V případě *Vitis* HH genotypů dojde k vytvoření semen, jako je tomu např. v případě některých odrůd domestikované révy jako je Chardonnay, Hamburský muškát, Ryzlink či Cardinal (Vassal INRA), které produkují 100% hermafroditního potomstva. To znamená, že H alela může být M alelou, která ale ztratila dominantní ženskou sterilní mutaci. To zároveň vysvětluje dominanci M alely nad H alelou. Tato hypotéza by mohla také vysvětlit zvýšenou úroveň rozmanitosti pozorované v haplotypu H ve srovnání s M haplotypy.

Další zajímavostí je, že síťová analýza ukázala, že jak F tak M / H skupiny haplotypů je možné rozdělit do dalších podskupin. F makrohaplotypy divoce rostoucí révy se dělí do dvou hlavních skupin. První z nich úzce souvisí se samičím haplotypem *V. balansana* a druhá skupina je vzdálenější od samičích genotypů dalších druhů *Vitis*. Domestikované samičí (F) haplotypy jsou rozděleny do tří skupin. První je v blízkosti skupiny *V. balansana*, další dvě jsou samostatné rozvětvené linie odvozené od hlavní haploskupiny *V. sylvestris*. Podobně je tomu v M / H skupině haplotypů. Zatímco malá diferenciace v M haplotypech přispívá k menší schopnosti rozlišování ve skupině haplotypů divoce rostoucí révy, hermafrodité kulturní révy jsou opět rozděleny do skupin, kde je jedna z nich tvořena východními druhy a další je tvořena položkami ze západu. Výsledky této analýzy potvrzují teorii popsanou v publikaci PEROS et al. (2011) popisující skutečnost, že dvě chloroplastové linie z různých asijských druhů (*V. piasezkii*, *V. amurensis* a *V. thunbergii*) přispěly ke vzniku divoce rostoucí populace *V. vinifera* v Evropě (PICQ et al., 2014). Na druhé straně, tato skupinová rozdílnost u kompartmentů domestikované révy, a to jak u F tak H haplotypů naznačuje, že došlo k mnohonásobným domestikačním případům. To je v souladu s výsledky publikace ARROYO – GARCIA et al. (2006), kde ke stejným závěrům dospěli prostřednictvím analýzy chloroplastové DNA. Překvapením je, že H haplotyp odrůdy *Vitis vinifera* subsp. *vinifera* cv. *Assyl kara* (Rusko) pochází díky několika seriím mutací přímo z *V. balansana*. V haplotypové skupině F je kultivar, který se nachází nejbliže *V. balansana*, také ruskou odrůdou. Jedná se o *Vitis vinifera* subsp. *vinifera* cv. *Ak ouzioum tapaskii*.

Na základě těchto důkazů je možné vyslovit hypotézu, že v regionu určujícím pohlaví, se u domestikované révy objevuje mimo již dobře známý příspěvek od *V. vinifera* ssp. *sylvestris* také příspěvek z různých asijských druhů. Důkaz o tom můžeme nalézt již v době bývalého Sovětského svazu, kdy se ruští agronomové a vědci velmi aktivně zabývali otázkou zvyšování genetické variability užíváním genotypů z nejrůznějších koutů Asie, nejčastěji se záměrem zvýšit odolnost vůči chladu a chorobám. Např. asijský druh *Vitis amurensis* byl používán pěstiteli k introgresi genové rezistence do kultivovaných odrůd révy vinné (VENUTI et al., 2013). Dále, odrůda cv. *Assyl kara* byla zaznamenána jako jedna z nejstarších tradičních kultivarů z oblasti severního Kavkazu (MAGHRADZE et al., 2012). Tyto příklady umělé introdukce asijských druhů do kulturních odrůd révy vinné jasně evokují představu, že se takovéto jevy mohly odehrávat přirozeně, dávno před tím, než začaly být asijské druhy používány ve šlechtitelských programech. Mohlo také dojít k přirozenému toku genů prostřednictvím různých interfertilních druhů *Vitis* následované výběrem v průběhu domestikace (PICQ et al., 2014).

Díky nálezů malé diference mezi H a M haplotypy v amplikonech z pohlaví určujících regionů a malému počtu studovaných jedinců je těžké přesně říci, jaké byly další cesty domestikace. Z toho jasně vyplývá, že je stále zapotřebí zkoumání sbírek divoce rostoucí révy a další odrůd révy vinné z východní části domestikační oblasti.

Fylogenetická pozice druhů *V. balansaeana*, *V. coignetiae* a *V. monticola* stejně tak mapa segregace interspecifických křížení naznačuje, že vývoj heteromorfních pohlavních chromozomů je stále v první fázi vývoje tohoto taxonu. Obecně platí, že stáří pohlavně určující oblasti může být odhadnuto ze stáří taxonu, ve kterém se nachází (LAUCOU et al., 2011).

Stejně jako u podrodu *Euvitis*, dvoudomost je zděděný stav, jehož pohlavně určující oblast může být stejně tak stará, jako rozdělení podrodů *Euvitis* a *Muscadinia* (WAN et al., 2013). Ostatní dvoudomé druhy s pohlaví řídicími oblastmi a v přibližně stejném stáří jako *Silene latifolia* (Knotka bílá), *Bryona dioica* či *Rumex* (Šťovík) dosáhly konečné fáze evoluce pohlavního chromozomu buď s plně heteromorfními pohlavními chromozomy či velmi širokými oblastmi zahrnující stovky genů (PICQ et al., 2014).

7. Genetická diverzita v souvislosti se způsobem rozmnožování

Na rozvoj pěstování vinné révy měly významný dopad tři procesy související přímo či nepřímo se způsobem rozmnožování: pohlavní rozmnožování, vegetativní množení a somatické mutace. Nové genotypy jsou nejpřirozeněji vytvářeny pohlavním rozmnožování, a to buď křížením anebo samosprášením. Protože jednotlivé rostliny révy vinné mají velmi heterozygotní genotypy, jakékoliv jejich potomstvo vytváří novou kombinací rodičovských alel. To vede k velké fenotypové variaci a k segregaci znaků v potomstvu dané populace. Selektce konkrétního fenotypu, zvláště pak vlastností u bobule (barva, velikost, tvar), může být dlouhým procesem s ohledem na dlouhé juvenilní období (3 – 5 let) révy vinné a na čas, který je potřebný pro vyhodnocení důležitých vlastností potřebných pro výrobu vína.

Se znalostmi vegetativního rozmnožování (asexuální typ) pomocí řízkování, je mnohem jednodušší udržovat a násobit vysoce žádoucí genotyp, který nám navíc umožňuje, že vinice bude vysazena pouze z jednoho kultivaru. Řízky jsou také pohodlným způsobem, jak přepravit kultivary z jednoho regionu do druhého. Dnes pěstované kultivary jsou udržovány právě díky vegetativnímu množení. I když by teoreticky klonální propagace měla zajistit, aby všechny rostliny pěstované z daných řízků měly stejný genotyp, občasný výskyt somatické mutace v jednom řízku nakonec může vést k růstu četnosti dalšího množení této mutace. Příslušný kultivar může mít mírně odlišný genotyp a někdy dokonce i odlišný fenotyp.

Tato klonální varianta se objevuje relativně rychle a to v průběhu jednoho cyklu vegetativní reprodukce (3 – 4 roky). Udržení klonální variace je složitější v případě, že je mutace udržována pouze v jedné buněčné vrstvě rostliny, což má za následek genetické chiméry. Pokud je mutace udržována pouze ve vrstvě L1 (epidermis), nebude ani následně sexuální reprodukcí přenesena na potomstvo (THIS et al., 2006).

Příkladem takové genetické chiméry je např. *Vitis Chardonnay klon 96*. Tento klon je typickou periklinální chimérou, ve které se od sebe odlišují vrstvy buněk L1 a L2. U rostlin získaných prostřednictvím organogeze je prokázáno, že se skládají z obou buněčných vrstev. Nicméně rostliny, které jsou regenerované z prašníků nebo uzlových explantátů, prostřednictvím somatické embryogeneze, se skládají pouze z L1 vrstvy. Tyto somaklony pak nevykazují fenotypové rozdíly oproti rodičovským klonům až do tří let od jejich regenerace. Jediný somaklon ukazující atypický fenotyp (asymetrický list) vykazuje také známky genotypové modifikace (BERTSCH et al., 2005).



Obr. 4: Detail tříletého asymetrického listu, převzato BERTSCH (2005)

Můžeme tedy říct, že fenotyp Chardonnay 96 není výsledkem interakce mezi dvěma odlišnými vrstvami buněk L1 a L2 (BERTSCH et al., 2005).

8. Genetická diverzita révy na úrovni DNA – studium chloroplastových mikrosatelitů

Mikrosatelity jsou považovány za jedny z nejvhodnějších genetických markerů díky jejich hojnému výskytu v celém genomu, extrémní variabilitě (polymorfismu) a kodominantní dědičnosti (umožňuje rozlišit heterozygoty). V mnoha studiích bylo prokázáno, že mikrosatelitní markery jsou dobrými nástroji k prozkoumání vztahů odrůd révy. Na druhé straně tyto markery, pokud jsou odvozeny z oblastí v jaderné DNA, vykazují vysoké hladiny meziodrůdového polymorfismu, což zapříčiňuje obtížnou použitelnost pro rozlišení kulturních a divokých druhů.

Na druhou stranu molekulární markery založené na analýze plastidové DNA (cpDNA) se ukázaly být jedinečným nástrojem k rekonstrukci původu révy vinné. Důležitým charakteristickým rysem cpDNA je nízký poměr mutací a téměř žádný výskyt rekombinací (KING a FERRIS, 1998). Od té doby, co jsou plastidy i mitochondrie u révy vinné dědičné po matečné rostlině se pomocí cpDNA analýzy postupně odkrývá tajemství šíření genotypů skrze semena. S objevením polymorfních mikrosatelitů v cpDNA vznikla nová možnost jejich využití jednak ke zkoumání genetické struktury populací révy vinné, tak i pro problematiku fylogeografických studií (GRASSI et al., 2006).

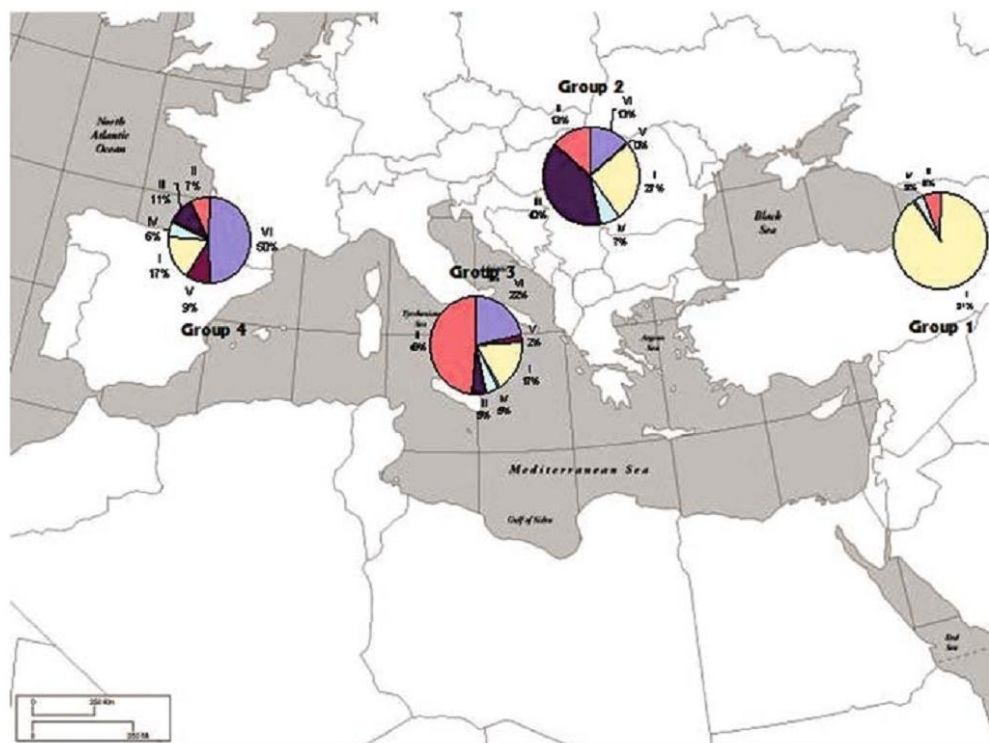
V práci IMAZIO et al. (2006) bylo cílem posoudit užitečnost chloroplastových mikrosatelitů (cpSSRs) jako molekulárního markeru, vhodného ke studiu genetických vztahů mezi jednotlivými odrůdami révy vinné pocházejících z různých geografických oblastí. K těmto účelům bylo vybráno 141 odrůd, které byly analyzovány osmi různými cpSSR markery. Kultivary byly vybrány na základě aktuálních znalostí evropské kolekce genových zdrojů ve snaze nepoužít genotypy v přímém příbuzenském vztahu.

Amplifikace DNA vybranými osmi páry primerů pro chloroplastovou SSR analýzu ukázala, že pouze dva (ccmp3 a ccmp10) z osmi analyzovaných lokusů jsou u studované skupiny 141 jedinců polymorfni. Respektive byly nalezeny různé varianty dvou (106 a 107 bp) a tří (114, 115, a 116 bp) velikostí v lokusech typu ccmp3 a ccmp10 (IMAZIO et al., 2006).

Všechny lokusy vykazovaly rysy unimodální distribuce, kdy se alely od sebe liší o 1 bp. To naznačuje, že pozorované variace byly v souladu s tzv. *stepwise mutation*

model – SMM (ztráta nebo získání jediného motivu repeticce), kterou lze vysvětlit replikačním prokluzem v SSR lokusech (VALDES et al, 1993; FREIMER a SLATKIN 1996; IMAZIO et al., 2006).

Na lokusu *ccmp3* je nejčastější fragment 107 bp, zatímco u lokusu *ccmp10* je nejvíce zastoupený fragment o délce 115 bp. Alelové varianty obou lokusů jsou zkombinovány celkem ze šesti různých haplotypů, jak je vidět v tabulce č. 2 (IMAZIO et al., 2006).



Obr. 5: Rozdělení šesti haplotypů napříč geografickými skupinami, převzato IMAZIO (2006)

Jak můžeme vidět na obrázku č. 5 rozdělení haplotypů není stejnorodé. Zatímco haplotypy I, II a IV jsou všudypřítomné (tzn. přítomny ve všech čtyřech skupinách, nehledě na rozdílnost frekvencí), tak haplotypy III a VI nalézáme u skupiny reprezentující odrůdy z jihozápadní oblasti Evropy.

Haplotyp V je nejvzácnější a jak můžeme vidět v následující tabulce, zcela chybí ve východoevropské skupině, tak i v kavkazské, potažmo i ve středovýchodní. Haplotyp I je typický pro kavkazské odrůdy, haplotyp II pro italské a u haplotypu IV nesledujeme žádné regionální preference. V žádné skupině nebyly nalezeny nespecifické haplotypy.

Tab. 2: Odhad haplotypové rozmanitosti pro každou územní skupinu, převzato IMAZIO (2006)

<i>n</i>	32	15	40	54
Haplotype I	29	4	7	9
Haplotype II	2	2	20	4
Haplotype III	–	6	2	6
Haplotype IV	1	1	2	3
Haplotype V	–	–	1	5
Haplotype VI	–	2	9	27
<i>N</i>	3	5	6	6
			.6776	0.7055

n = number of individual sampled; *N* = number of haplotypes; *HD* = haplotype diversity, $(1 - \sum p_i^2)$.

Abychom vůbec mohli posoudit způsob rozdělení jednotlivých haplotypů v analyzovaných alelových skupinách, musela být vypočtena jejich haplotypová rozmanitost (neboli HD – Haplotype diversity) a frekvence.

Hodnoty haplotypové rozmanitosti (HD) jsou vysoké ve třech ze čtyř analyzovaných skupin. Analyzované skupiny jsou rozřazeny geograficky takto:

- skupina 1: se skládá především ze vzorků z oblasti Kavkazu a Blízkého východu
- skupina 2: je skupina zastupující kolekci genových zdrojů z východní Evropy, tj. z oblasti Balkánu, Rumunska a Maďarska
- skupina 3: zastupuje Středomořské odrůdy z Řecka a Itálie

- skupina 4: zahrnuje vzorky tradičně pěstované v západní části Evropy, tj. Francie, Španělsko a Portugalsko

Jedinou výjimkou je vstup z kavkazských a středovýchodních regionů, kde je hodnota HD ($HD = 0,1851$). To vysvětluje procento jedinců z této skupiny, kteří sdílejí stejný haplotyp (IMAZIO et al., 2006).

Nejnovějšími studiemi bylo zjištěno, že nejbohatší oblastí, co se týče výskytu haplotypových skupin je oblast Středomoří. Zejména v Jižní Evropě se setkáváme s velmi vysokou haplotyckou diverzitou. Oproti tomu v severní části Evropy je tomu právě naopak (GRASSI et al., 2006). Jižní oblast může být bohatá z toho důvodu, že se v ní shromažďovaly a vyskytovaly odrůdy v průběhu doby ledové, kdy byl nedostatek vhodných stanovišť k růstu révy vinné (HEWITT, 2011).

Jak již víme, za domestikační centrum révy vinné se považuje oblast Kavkazu. Zde byly nalezeny dvě skupiny haplotypů s úrovní diferenciace ($GST = 0,607$) – haplotyp III a haplotyp V. Zatímco haplotyp III byl nalezen zejména v oblasti jižní, haplotyp V byl nalezen v severní oblasti. To dokazuje, že by pohoří Kavkazu mohlo tvořit jakýsi předěl, který by bránil divoké révě se dále šířit. Na Iberijském poloostrově byla úroveň diferenciace vyšší ($GST = 0,857$), což svědčí o silné populační diferenciaci (GRASSI et al., 2006).

9. Současný stav genetického výzkumu u révy s možným využitím pro studium její diverzity

Réva vinná (*Vitis vinifera* L.) je velmi lákavá pro výzkum genomu a to proto, že je diploidní a má malou velikost genomu (475 – 500 Mb) v porovnání s jinými rostlinami (to je přibližně 4x velikost *Arabidopsis* – neboli Huseníčku a 1/6 velikosti genomu kukuřice, která se skládá z 19 chromozomů). Genotypy používaných odrůd jsou vysoce heterozygotní a téměř všechny moderní pěstované odrůdy (kultivary) jsou hermafroditi, samooplozující se vlastním pylem. V průběhu posledních pěti let došlo k rychlému nárůstu genomických informačních zdrojů, které jsou k dispozici pro výzkum révy vinné (PATRICE et al., 2006).

International Grape Genome Program (IGGP) vznikl v roce 2001 na podporu mezinárodní spolupráce a rozvoje prostředků pro vědeckou komunitu zabývající se révou vinnou. (<http://www.vitaceae.org/>). Od vzniku tohoto programu je jedním z cílů umístění genetických dat ve veřejných databázích, jakou je například NCBI (z anglického National Center for Biotechnology Information).

Taxonomický web pro *V. vinifera* v rámci databáze NCBI shrnuje veškeré údaje o hlavních druzích používaných k výrobě vína. V době vzniku webu, zde bylo uloženo více jak 228 000 nukleotidových sekvencí, většinou ESTs (z anglického Expressed Sequence Tags), kdy sloučené v rámci aplikace UniGene nabízely sadu více jak 15 000 genů.

Další informace můžeme nalézt v rámci databáze TIGR spravované ze strany Institute for Genomic Research neboli Institutu pro genomický výzkum. Zde byl vytvořen tzv. Grape Gene Index pomocí analýzy nukleotidových sekvencí uložených v NCBI, přičemž je zde více jak 23 800 unikátních sekvencí. Pro mnohé z těchto sekvencí jsou na stránkách TIGR dostupné genové ontologie a metabolické informační cesty.

Genetické a fyzické mapy byly vytvořeny a stále jsou generovány v několika laboratořích, spolu s všepłatnou konsenzuální mapou zároveň. Současnou úroveň poznání genomu révy je možné si ověřit na adrese:

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genome/401>. Tento webový portál je bezpochyby hlavním zdrojem pro vyhledávání všech nejnovějších informací z oblasti genetiky a genomiky révy. Je zde sdruženo několik databází, které jsou vzájemně propojeny. Od známé sekvence je možné se dopátrat k jejímu umístění na chromozomech popř. k funkci dané sekvence (pokud je součástí genu); popř. regulační sekvence.

Dalším důležitým zdrojem je databáze firmy Affymetrix, která vydala čipovou knihovnu genů révy, která obsahuje 14 000 useků transkripčně aktivních u *V. vinifera* a 1700 transkripčně aktivních úseků jiných druhů *Vitis*. Ty mohou být následně užitečné např. pro analýzu genové exprese (THIS et al., 2006).

10. ZÁVĚR

Popis odrůd révy vinné může být často limitován malým počtem základních agronomických a morfologických rysů. Navíc identifikace různých druhů rodu *Vitis* může být omezena pouze na popis a charakteristiku vzorků soustředěných ve sbírkách a genofondech.

V dnešní době je popis a charakteristiku kolekce genových zdrojů naštěstí možné založit jak na morfo-fyziologických metodách, tak na molekulárních analýzách. Tyto metody mohou být rozděleny do těchto skupin:

- a) **ampelografické metody**: jsou založené na popisu morfologických charakteristik, habitusu, fenologických aspektů schopných odlišit taxonomické podjednotky kultivarů a klonů
- b) **ampelometrické metody**: jsou metody založené na měření a srovnávání hodnot měření některých orgánů (jako např. využití filometrie a karpometrie)
- c) **chemické a biochemické metody**: jsou založené na přítomnosti kvantitativních látek obsažených v různých částech rostlin, jejichž biosyntéza je závislá na genotypu
- d) **molekulárně genetické metody**: jsou založené na přímých analýzách nukleární nebo cytoplazmatické DNA

Nejznámějšími a nejvyužívanějšími metodami identifikace neznámých druhů révy vinné byly od doby svého vzniku, tedy od 19. století, ampelografie a ampelometrie. Analýza odrůd probíhá na základě porovnání charakteristických morfologických rysů a znaků listů, výhonů, hroznů a bobulí. Ovšem tyto analýzy nejsou stoprocentní z důvodu několika nevýhodných míst. Projev morfologických charakteristik je totiž např. podmíněn nejen přírodními podmínkami, ale i individuálním vývojem rostliny.

Tyto přesné identifikaci limitující vlastnosti dosud tradičních metod byly posunuty vpřed díky novým biotechnologickým metodám založených na studiu jaderné či chloroplastové DNA. Na druhou stranu analýza DNA není u archeologických vzorků možná, a tak se v takovýchto případech uplatňují spíše metody archeobotaniky.

V případě révy se nejčastěji využívají informace o vývoji tvaru semene v rámci procesu domestikace révy.

Euroasijská odrůda révy vinné (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*), která je jako jediná divoce rostoucí odrůdou jak v Asii, Evropě, tak v Severní Americe, je zdrojem a původcem téměř 99% pěstovaných odrůd současnosti. Zkamenělá semena a listové otisky rodu *Vitaceae* americké, euroasijské i asijské skupiny dokazují, že tehdejší odrůdy před 50 miliony let spolu sdílely více fyzikálních vlastností než je tomu nyní.

K domestikaci révy vinné došlo pravděpodobně v oblasti jižního Kavkazu mezi Kaspickým a Černým mořem před více jak 5 000 lety. Jak je prezentováno v této bakalářské práci, názory na průběh domestikace a následný vývoj se v dostupných literárních zdrojích různí. Některé práce upozorňují mimo popsany vliv *V. vinifera* subsp. *sylvestris* na přímý vliv dalších asijských druhů.

Prapůvodní réva vinná byla dvoudomou rostlinou. Na jedné rostlině byla jednak samčí část (tyčinky s prašníky, kde byl obsažen pyl) i samičí část (pestík či semeník, ze kterého se po opylení semen vyvinul plod). S domestikací se ale z dvoudomé rostliny stala rostlina typu hermafrodit. Kromě změny ve způsobu rozmnožování došlo u révy vinné nejen ke změně barvy bobule, ale také ke změně tvaru semene. Oba tyto faktory jsou proto logicky používány ve studiích zaměřených na rozklíčování genetického původu a diverzity révy. Existují příslušné studie zaměřené na oblasti genomu určující pohlaví a také studie sledující morfologii semen révy a její časový vývoj.

K tomu, abychom byli schopni do budoucna zajistit stálou produkci, je potřebné vyšlechtit takové odrůdy, které budou rezistentní vůči nejdůležitějším patogenům a zároveň budou adaptabilní k nastávajícím klimatickým změnám. K tomu je vysoce žádoucí, abychom dobře poznali jejich původ a s ním i původní podmínky jednotlivých druhů a v neposlední řadě jejich genomiku. Jak je v rámci bakalářské práce také popsáno, další nebezpečí pro budoucnost pěstování révy lze spatřit ve stále klesající odrůdové a druhové variabilitě, ke které přispívá jak činnost člověka, tak i přirozené environmentální faktory jako bylo rozšíření mšičky révokaz v 19. století.

11. SOUHRN A RESUME

Název práce (česky): Historický původ a genetická diverzita révy

Text souhrnu (česky): Bakalářská práce byla zaměřena na zpracování historických pramenů a dosud publikovaných vědeckých analýz zabývajících se původem a diverzitou révy vinné. Kromě původu bylo nutné se zaměřit i na genetickou rozdílnost mezi *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* a *Vitis vinifera* subsp. *vinifera*. Rozdílné rysy jsou podrobně rozebrány v jednotlivých kapitolách. Cílem práce bylo vytvořit historicko - vědecký přehled o domestikaci révy vinné, díky němuž bude možné sledovat jednak historický vývoj v názorech nejen na domestikační centra a s tím spojené domestikační události. Ale i na samotné pokroky ve využívaných vědních metodách, kdy jsme se od zkoumání a měření tvarů semen dostali až k analýzám samotné DNA révy vinné.

Součástí práce je i literární přehled týkající se příslušné problematiky.

Klíčová slova (česky): mikrosatelitní DNA, réva vinná, domestikace, původ révy, haplotypy

Název práce (anglicky): Historical origin and genetic diversity of the grapevine

Text souhrnu (anglicky): This thesis was focused on monitoring historical sources and published scientific analyzes dealing with the historical origin and diversity of grapevines. In addition to the historical origin it was need to focus on the genetic diversity among *Vitis vinifera* subsp. *sylvestris* and *Vitis vinifera* subsp. *vinifera*. Different features are discussed in detail in separate chapters. The aim was to create a historic - scientific overview of the domestication phenomenon of grapevine, which will make it possible to follow the historical development of opinions on the domestication centers and associated domestication events. But even advanced scientific methods are introduced when development from the study and measurement of the shape of the seeds to the analysis of the DNA is described.

The work also includes a literature review of relevant issues.

Klíčová slova (anglicky): microsatellite DNA, grapevine, domestication syndrome, origin of cultivars, haplotypes

12. SEZNAM OBRÁZKŮ A TABULEK

Seznam obrázků:

- Obr. 1: Morfologické rozdíly mezi ušlechtilou révou vinnou a lesní révou vinnou. Detail rozdílů v listech, květech, hroznech a semenech (převzato z THIS et al., 2006) 14
- Obr. 2: Tři základní skupiny odrůd vinné révy: 1) *Proles occidentalis* – Řecko a Malá Asie, 2) *Proles pontica* – Balkán a Černé moře, 3) *Proles orientalis* – Přední a Střední východ. Vysvětlivky: sk. = skupina. Upraveno podle originálu vinetowinecircle.com. 15
- Obr. 3: Fotografie poukazující na tvarovou odlišnost semene divoce rostoucí a ušlechtilé révy vinné, převzato z TERRAL (2010) 27
- Obr. 4: Detail tříletého asymetrického listu, převzato BERTSCH (2005) 33
- Obr. 5: Rozdělení šesti haplotypů napříč geografickými skupinami, převzato IMAZIO (2006)..... 35

Seznam tabulek:

- Tab. 1: Rozdíly mezi podrody *Euvitis* a *Muscadinia* podle GALETA (1998), (PAVLOUŠEK, 2008)10
- Tab. 2: Odhad haplotypové rozmanitosti pro každou územní skupinu, převzato IMAZIO (2006) 36

13. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

ARADHAYA M.K., DANGL G.S., PRINS B.H., et al. (2003). *Genetic structure and differentiation in cultivated grape, Vitis vinifera L.* Genet. Res. Camb. 81: 179–182.

ARROYO – GARCIA R, LEFORT F, DE ANDRES MT *et al.* (2002) *Chloroplast microsatellites polymorphisms in Vitis species.* Genome, **45**,1142–1149.

ARROYO-GARCÍA R., RUIZ – GARCIA L., BOLLING L., et al. "Multiple origins of cultivated grapevine (*Vitis vinifera L. ssp. sativa*) based on chloroplast DNA polymorphisms." Molecular ecology 15.12 (2006): 3707-3714.

BOUBY L., MARNIVAL P. "La vigne et les debuts de la viticulture en France: apports de l'archéobotanique". Gallia **58**: 13-28

BOUBY L., TERRAL JF., IVORRA S., et al.. *Vers une approche bio-archéologique de l'histoire de la vigne cultivée et de la viticulture : problématique, choix méthodologiques et premiers résultats.* Archéologie du Midi Médiéval. 2005–2006;23–24:61–74.

DI VECCHI – STARAZ M., LAUCOU V., BRUNO G., et al. (2009) *Low level of pollen-mediated gene flow from cultivated to wild grapevine: Consequences for the evolution of the endangered subspecies Vitis vinifera L. subsp. silvestris.* J Hered 100:66–75.

FECHTER I., HAUSMANN L., DAUM M., et al.: *Candidate genes within a 143 kb region of the flower sex locus in Vitis.* Mol Genet Genomics 2012, 287:247–259.

GRASSI F., LABRA M., IMAZIO S. et al. (2003) *Evidence of a secondary grapevine domestication centre detected by SSR analysis.* Theor Appl Genet 107:1315–1320.

GRASSI F., LABRA M., SCIENZA A., et al. 2002. *Chloroplast SSR markers to assess DNA diversita` in wild and cultivated grapevines.* Vitis 41: 157–158.

GRASSI F., LABRA M., IMAZIO S., et al. "Phylogeographical structure and conservation genetics of wild grapevine." *Conservation genetics* 7.6 (2006): 837-845.

IMAZIO S., LABRA M., GRASSI F. et al. "Chloroplast microsatellites to investigate the origin of grapevine." *Genetic Resources and Crop Evolution* 53.5 (2006): 1003-1011.

KRAUS, Vilém, Zdeněk KUTTELVAŠER a Bohumil VURM. *Encyklopedie českého a moravského vína*. 2. dotisk. Praha: R. B. Vurm a Zuzana Foffová, 1997. ISBN 80-902363-3-2.

LABRA M., FAILLA O., FORNI G., et al. 2002. *Microsatellites analysis to define genetic diversity of grapevines (Vitis vinifera L.) grown in central and western Mediterranean countries*. *Int. J. Vine Wine* 36: 11–20.

LACOMBE T.: *Contribution à l'étude de l'histoire évolutive de la vigne cultivée (Vitis vinifera L.) par l'analyse de la diversité génétique neutre et de gènes d'intérêt*. PhD thesis. Université de Montpellier 2; 2012.

LACOMBE T., LAUCOU V., DI VECCHI M., et al. (2002) *Contribution à la caractérisation et à la protection in situ des populations de Vitis vinifera L. ssp. silvestris (Gmelin) Hegi, en France*. In *Les Actes du BRG no 4: Genetic Inheritance, the Diversity and the Resources* (BRG, eds), pp 381–404, Bialec.

LAUCOU V., LACOMBE T., DECHESNE F., et al. *High throughput analysis of grape genetic diversity as a tool for germplasm collection management*. *Theor Appl Genet* 2011, 122:1233–1245.

MANEN J.F., BOUBY L., DALNOKI O., et al. "Microsatellites from archeological *Vitis vinifera* seeds allow a tentative assignment of the geographical origin of the ancient cultivars" *Journal of Archeological Science* **23**: 409-418

MARNIVAL P., BOUBY L., TERRAL J.F., et al. 1997 "Vigne sauvage et vigne cultivée dans le Bassin méditerranéen: émergence de la viticulture, contribution archéobotanique." In : *L'histoire du vin, une histoire de rites*. Paris: OIV edn, 132-172

MARRONE, Elettra. *Miglioramento genetico e vivaismo in viticoltura*. Roma: Aracne editrice S.r.l, 2008. ISBN 978-88-548-1634-3.

MYLES S., BOYKO A.R., OWENS C.L., et al. : *Genetic structure and domestication history of the grape*. Proc Natl Acad Sci U S A 2011, 108:3530–3535.

MYLES S., BOYKO A.R., OWENS L., et al. "Genetic structure and domestication history of the grape." Proceedings of the National Academy of Sciences 108.9 (2011): 3530-3535.

PAVLOUŠEK, P. 1999: *Vinohradnictví – odrůdy révy vinné*. 1. vyd. Brno: Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, 122 s. ISBN 80-7157-415-5.

PAVLOUŠEK, Pavel. *Pěstování révy vinné: Moderní vinohradnictví*. Praha: Grada Publishing, a. s., 2011. ISBN 978-80-247-3314-2.

PEROS J-P., BERGER G., PORTEMONT A., et al.: *Genetic variation and biogeography of the disjunct Vitis subg. Vitis (Vitaceae)*. J Biogeogr 2011, 38:471–486.

PERRET M. 1997 "Polymorphisme des genotypes sauvages et cultivés de *Vitis vinifera* L., détecté à l'aide de marqueurs RAPD. " Bulletin de la société neuchateloise des sciences naturelles 120: 45-54

PERRET M., ANROLD C., GOBAT J-M., et al. (1998) *Relationship and genetic diversity of wild and cultivated grapevines (Vitis vinifera L.) in central Europe based on microsatellite markers*. Acta Hort 528, 155–159

PICQ S., SANTONI S., LACOMBE T., et al. "A small XY chromosomal region explains sex determination in wild dioecious *V. vinifera* and the reversal to hermaphroditism in domesticated grapevines." BMC plant biology 14.1 (2014): 229.

TERRAL J-F., TABARD E., BOUBY L. , et al. "Evolution and history of grapevine (*Vitis vinifera*) under domestication: new morphometric perspectives to understand seed domestication syndrome and reveal origins of ancient European cultivars." Annals of botany 105.3 (2010): 443-455

THIS P., LACOMBE T., THOMAS R.M., "*Historical origins and genetic diversity of wine grapes.*" *TRENDS in Genetics* 22.9 (2006): 511-519.

TURNER SD., BROWN AG. 2004 "*Vitis pollen dispersal in and from organic vineyards. I pollen trap and soil pollen data.*" *Review of Paleobotany and Palynology* 129: 117-132

VENUTI S., COPETTI D., FORIA S., et al.: *Historical Introgression of the Downy Mildew Resistance Gene Rpv12 from the Asian Species Vitis amurensis into Grapevine Varieties.* *PLoS ONE* 2013, 8(4):e61228. 72. Maghradze D, Rustioni

VIALA P., PECHOUTRE F. 1910 "*Origines de la vigne*" In Viala and Vermorel. *Traite general de viticulture, ampelographie* 1: 497-504

SEZNAM INTERNETOVÝCH ZDROJŮ

RÉBLOVÁ, Martina. Historie révy: Odkud pochází ušlechtilá vinná réva? Část 1.

In: *Mojelahve.cz* [online]. 2013 [cit. 2016-07-02]. Dostupné z:

<http://mojelahve.cz/clanek/odkud-pochazi-uslechtila-vinna-reva-cast-1-179>

RÉBLOVÁ, Martina. Historie révy: Odkud pochází ušlechtilá vinná réva? Část 2.

In: *Mojelahve.cz* [online]. 2013 [cit. 2016-07-02]. Dostupné z:

<http://mojelahve.cz/clanek/historie-revy-odkud-pochazi-uslechtila-vinna-reva-cast-2-180>

RÉBLOVÁ, Martina. Historie révy: Odkud pochází ušlechtilá vinná réva? Část 3.

In: *Mojelahve.cz* [online]. 2014 [cit. 2016-07-02]. Dostupné z:

<http://mojelahve.cz/clanek/historie-revy-odkud-pochazi-uslechtila-vinna-reva-cast-3-186>

RÉBLOVÁ, Martina. Tajemství starobylých odrůd révy vinné.

In: *Mojelahve.cz* [online]. 2013 [cit. 2016-02-02]. Dostupné z:

<http://mojelahve.cz/clanek/tajemstvi-starobylych-odrud-revy-vinne-174>

Réva vinná a víno: 10/2015. *Eagri.cz* [online]. Praha: Ministerstvo zemědělství, Těšnov

65/17, 110 00 Praha 1, 2015 [cit. 2016-05-02]. Dostupné z:

<http://eagri.cz/public/web/mze/zemedelstvi/roslinne-komodity/reva-vinna-a-vino/situacni-a-vyhledove-zpravy>

Storia della vite e del vino dalla Preistoria a Roma. In: *La storia viva: Un sito per leggerla, ascoltarla, indossarla, mangiarla* [online]. Itálie, 2014 [cit. 2016-02].

Dostupné z: <http://lastoriaviva.it/storia-della-vite-e-del-vino-dalla-preistoria-a-roma/>