

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



**Hybridizace mezi podrody *Ornithogalum* a *Honorius* rodu
Ornithogalum (*Hyacinthaceae*) v Panonské nížině**

Diplomová práce

Autor: **Barbora Píchalová**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Chemie pro víceoborové studium – Biologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: **Doc. RNDr. Bohumil Trávníček, Ph.D.**

Konzultant práce: **RNDr. Michal Hroneš**

Olomouc

2017

Čestné prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto diplomovou práci na téma „Hybridizace mezi podrody *Ornithogalum* a *Honorius* rodu *Ornithogalum* (*Hyacinthaceae*) v Panonské nížině“ vypracovala samostatně pod vedením Doc. RNDr. Bohumila Trávníčka, Ph.D. a RNDr. Michala Hroneše, veškeré literární prameny a další použité zdroje jsem uvedla.

V Olomouci dne:

Podpis:

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla poděkovat vedoucímu mé diplomové práce panu Doc. RNDr. Bohumilu Trávníčkovi, Ph.D. za pomoc při sbírání vzorků, odborné vedení a cenné připomínky. Vznik práce byl podpořen interním grantem IGA PřF-2017-001. Dále bych chtěla poděkovat RNDr. Michalovi Hronešovi za jeho ochotu, nekonečnou trpělivost a taky za velkou pomoc při všech analýzách.

Velké díky patří mojí rodině a blízkým. Nejvíce z celého srdce děkuji Teovi za jeho povzbuzování a nezměrnou obětavost mi pomáhat. V neposlední řadě bych chtěla poděkovat všem svým přátelům za jejich podporu a vytrvalost při mně stát v každé situaci.

Děkuji Bohu.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora:	Barbora Píchalová
Název práce:	Hybridizace mezi podrody <i>Ornithogalum</i> a <i>Honorius</i> rodu <i>Ornithogalum</i> (<i>Hyacinthaceae</i>) v Panonské nížině
Typ práce:	Diplomová
Pracoviště:	Katedra botaniky, PřF UP, Šlechtitelů 27, Olomouc, 78371
Vedoucí práce:	Doc. RNDr. Bohumil Trávníček, Ph.D.
Rok obhajoby:	2017
Abstrakt:	Hybridizace je v rámci rodu <i>Ornithogalum</i> relativně vzácným jevem. V Panonské nížině dochází ke křížení mezi fylogeneticky poměrně vzdálenými taxony <i>Ornithogalum boucheanum</i> a <i>Ornithogalum umbellatum</i> agg. Za pomoci průtokové cytometrie a morfometrické analýzy byly porovnány jednotlivé populace hybridů s cílem pokusit se odhalit jejich konkrétní rodičovské taxony. Taxon <i>Ornithogalum kochii</i> odpovídal DNA-diploidní úrovni a taxon <i>O. boucheanum</i> DNA-tetraploidní úrovni. Hybridní rostliny z Česka vykazovaly DNA-triploidní úroveň a analyzované hybridy ze Slovenska a Maďarska DNA-tetraploidní. U vybraných rostlin všech 4 studovaných taxonů byla stanovena absolutní velikost genomu. Největší variabilita ve velikosti genomu byla zjištěna u DNA-tetraploidů. Vzorky rostlin <i>O. × degenianum</i> ze Slovenska se v ní lišily od rostlin z Maďarska. Rostliny <i>O. boucheanum</i> z Maďarska se zase lišily od vzorků z ČR. Je tedy pravděpodobné, že se hybridy v jednom z rodičovských druhů navzájem liší. DNA-triploidní hybrid <i>O. × wildtii</i> je nejspíš produktem hybridizace taxonu <i>O. kochii</i> a <i>O. boucheanum</i> . Naopak DNA-tetraploidní <i>O. × degenianum</i> je zřejmě výsledkem křížení tetraploidního taxonu z okruhu <i>O. umbellatum</i> s <i>O. boucheanum</i> .
Klíčová slova:	<i>Ornithogalum kochii</i> , <i>Ornithogalum boucheanum</i> , <i>Ornithogalum × wildtii</i> , <i>Ornithogalum × degenianum</i> , mezidruhová hybridizace, polyploidie, průtoková cytometrie, morfometrika, střední Evropa
Počet stran:	74
Počet příloh:	2
Jazyk:	čeština

Bibliographical identification

First name and surname: Barbora Píchalová

Title: Infrageneric hybridization between *Ornithogalum* and *Honorius* in the genus *Ornithogalum* (*Hyacinthaceae*) in Pannonian basin.

Type of thesis: Master

Department: Department of Botany, Faculty of Science, Palacký University in Olomouc, Šlechtitelů 27, CZ-78371

Supervisor: Doc. RNDr. Bohumil Trávníček, Ph.D.

The year of presentation: 2017

Abstract: Hybridization is a relatively rare phenomenon in genus *Ornithogalum*. One of the few exceptions represents a hybridization between phylogenetically relatively distant *Ornithogalum boucheanum* and taxa from *O. umbellatum* complex. To the main aims of this thesis belonged comparison and evaluation of different populations of hybrids and their hypothetical parents by using flow-cytometry and morphometric. One of the possible parents, *O. kochii*, was revealed to be DNA-diploid whereas the second parent, *O. boucheanum*, was DNA-tetraploid. Hybrids from the Czech Republic were revealed to be DNA-triploids whereas hybrids from Slovakia and Hungary were DNA-tetraploids. Genome size of all 4 studied taxa was also established. DNA-tetraploids were revealed to have the highest variability from all taxa studied. Samples of *O. × degenianum* from Slovakia had lower genome size than samples from Hungary and samples of *O. boucheanum* from the Czech Republic had lower genome size than samples from Hungary. There is a possibility that the hybrids from different areas may resulted from hybridization of different parental species. While *O. × wildtii* probably originate from cross between *O. kochii* and *O. boucheanum*, the DNA-tetraploid hybrids (*O. × degenianum*) may originate from tetraploid taxon of *O. umbellatum* complex and *O. boucheanum*.

Keywords: *Ornithogalum kochii*, *Ornithogalum boucheanum*, *Ornithogalum × wildtii*, *Ornithogalum × degenianum*, hybridization, polyploidy, flow cytometry, morphometrics, Central Europe

Number of pages: 74

Number of appendices: 2

Language: Czech

Obsah

1. Úvod	1
2. Teoretická část	2
2.1 Hybridizace.....	2
2.2 Polyploidie	6
2.3 Charakteristika rodu <i>Ornithogalum</i> zaměřená na podrod <i>Honorius</i> a <i>Ornithogalum</i>	8
2.3.1. Systematické vztahy v rodu <i>Ornithogalum</i>	8
2.3.2. Původní vývojové centrum rodu <i>Ornithogalum</i>	10
2.4 Charakteristika studovaných zástupců rodu <i>Ornithogalum</i>	11
2.4.1. <i>Ornithogalum kochii</i> – snědek Kochův; obr. č. 4 a 5	11
2.4.2. <i>Ornithogalum boucheanum</i> – snědek hřebenitý; obr. č. 6.....	13
2.4.3. <i>Ornithogalum</i> × <i>wildtii</i> ; obr. č. 7 a 8	15
2.4.4. <i>Ornithogalum</i> × <i>degenianum</i> ; obr. č. 9.....	17
3. Cíle práce	19
4. Materiál a metody	20
4.1 Rostlinný materiál.....	20
4.2 Analýza DNA-ploidního stupně pomocí průtokové cytometrie	20
4.3 Stanovení absolutní velikosti genomu	21
4.4 Morfometrická analýza.....	21
4.5 Statistické zpracování morfometrických dat	23
4.6 Orientační analýza viability pylu	23
5. Výsledky	25
5.1 Analýza DNA-ploidní úrovně	25
5.2 Morfologie	31
5.2.1 Analýza hlavních komponent (PCA)	37
5.2.2 Kanonická diskriminační analýza (CDA)	39
5.3 Viabilita pylových zrn.....	42
6. Diskuze	43
6.1 Cytologie v rodu <i>Ornithogalum</i>	43
6.2 Rozšíření a výskyt hybridních rostlin v Evropě	44
6.3 Rodičovské druhy	46
6.4 Morfologická variabilita studovaných populací <i>Ornithogalum</i> v Panonské nížině ..	47
6.5 Variabilita pylu u hybridních rostlin	48
6.6 Taxonomická příslušnost hybridů.....	49
7. Závěr	50
8 Přílohy	64
Příloha 1: Seznam studovaných lokalit s uvedením analyzovaného taxonu a jeho zjištěným ploidním stupněm	64
Příloha 2: Didaktická část.....	67

Seznam obrázků

Obrázek č. 1: Hlavní podrody rodu <i>Ornithogalum</i> podle Hrouda (2010). V závorkách jsou uvedeny synonyma podrodů.	8
Obrázek č. 2: Fylogenetické vztahy hlavních podrodů rodu <i>Ornithogalum</i> modifikovaný podle Manning & al. (2009a).	8
Obrázek č. 3: Modifikovaný kladogram fylogenetických vztahů hlavních sekcí podrodu <i>Ornithogalum</i> (upraveno podle Manning & al. 2009a).	9
Obrázek č. 4: <i>Ornithogalum kochii</i> : (a. Šlapanice u Brna; b. Komořany; c. Olomouc–Neředín; d. Tvarožná): a) stvol s květy; b) květy s listeny; c) celkový habitus; d) detail otevřeného květu	11
Obrázek č. 5: Lokality <i>Ornithogalum kochii</i> : a) Komořany; b) Tvarožná	12
Obrázek č. 6: <i>Ornithogalum boucheanum</i> (Moravský Písek): a) celkový habitus; b) pohled na lokalitu c) detail odkvětlých květů s listeny; d) detail otevřeného květu. Autorem fotografií je RNDr. Michal Hroneš.	13
Obrázek č. 7: <i>O. × wildtii</i> (a. Moravský Písek; b.–c. Milotice): a) celkový habitus; b) detail listů c) detail listenů překrývajících poupata; d) detail otevřeného květu. Autorem fotografií je RNDr. Michal Hroneš.	15
Obrázek č. 8: Lokality <i>O. × wildtii</i> : a) Moravský Písek; b) Milotice. Autorem fotografií je RNDr. Michal Hroneš.	16
Obrázek č. 9: <i>O. × degenianum</i> (Vasegerszeg): a) lodyha s květy; b) cibule c) pohled na lokalitu; d) detail otevřeného květu. Autorem fotografií je Doc. RNDr. Bohumil Trávníček, Ph.D.	18
Obrázek č. 10: Příklady grafických výstupů z průtokového cytometru. Hvězdička označuje standard a křížek G2 fázi. a) <i>Ornithogalum kochii</i> (Olomouc – CZ) měřený s <i>V. faba</i> ; b) <i>O. boucheanum</i> (Uherčice – CZ) měřený s <i>Vicia faba</i> ; c) triploidní hybrid (Milotice – CZ) měřený se <i>Secale cereale</i> ; d) tetraploidní hybrid (Vasegerszeg – HU) měřený se <i>S. cereale</i>	26
Obrázek č. 11: Variabilita absolutní velikosti genomu odpovídající jednotlivým taxonům (DNA-ploidním úrovním). Tělo krabičkového diagramu znázorňuje rozpětí variability mezi spodním (25%) a horním (75%) kvartilem. Přímka uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu a vousy označují zbytek variability.	30
Obrázek č. 12: Boxploty (a–p) znázorňující rozpětí variability jednotlivých znaků mezi taxony <i>Ornithogalum kochii</i> (2x), <i>O. × wildtii</i> (3x), <i>O. × degenianum</i> (4x), <i>O. boucheanum</i> (4x). Tělo krabičkového diagramu znázorňuje rozpětí variability mezi spodním (25%) a horním (75%) kvartilem. Přímka uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy označují zbytek variability a kolečka odlehle hodnoty.	34
Obrázek č. 12: Pokračování.	35, 36
Obrázek č. 13: PCA ordinační diagram s použitím hodnot morfologických znaků pro jednotlivé jedince. První dvě osy vysvětlují 55,2% celkové variability.	37
Obrázek č. 14: PCA ordinační diagram s použitím hodnot morfologických znaků pro jednotlivé jedince. První a třetí osa vysvětluje 51,7% celkové variability.	38
Obrázek č. 15: Diagram kanonické diskriminační analýzy pro jednotlivé jedince studovaných taxonů.	39
Obrázek č. 16: Diagram kanonické diskriminační analýzy pro jednotlivé jedince studovaných taxonů.	39
Obrázek č. 17: Pylová zrna: a) <i>O. × wildtii</i> (Moravský Písek), b), c) <i>O. × degenianum</i> (Vasegerszeg). Viabilní pylová zrna jsou žlutě zbarvená, neviabilní červeně.	42
Obrázek č. 18: Hypotetické schéma vzniku triploidních a tetraploidních hybridů a jejich průměrných velikostí genomů z předpokládaných rodičovských taxonů (diploidní <i>O. kochii</i> , tetraploidní <i>O. boucheanum</i> a <i>O. „serotinum“</i> ; cf. Štolfová 2017). Každé kolo znázorňuje jednu chromozomovou sadu.	47

Seznam map

- Mapa č. 1:** Výskyt DNA-ploidních úrovní u studovaných populací (fialově: diploidní populace *Ornithogalum. kochii*; žlutě: triploidní populace *O. × wildtii*; modře: tetraploidní populace *O. × degenianum*; zeleně: tetraploidní populace *O. boucheanum*). 25
- Mapa č. 2:** Geografická poloha lokalit vzorků analyzovaných populací, na kterých byla provedena morfometrická analýza. (fialově: diploidní populace *O. kochii*; žlutě: triploidní populace *O. × wildtii*; modře: tetraploidní populace *O. × degenianum*; zeleně: tetraploidní populace *O. boucheanum*). 31

Seznam tabulek

Tabulka č. 1: Přehled měřených znaků a jejich zkratky pro morfometrickou analýzu, které se objevují ve statistických analýzách.....	22
Tabulka č. 2: Získané hodnoty cytometrické analýzy. Seznam studovaných lokalit i s jejich použitými zkratkami je uveden v příloze č. 1.	28
Tabulka č. 3: Variabilita absolutní velikosti genomu (2C), velikosti monoploidního genomu (1Cx) a průměrného obsahu DNA v jednom chromozomu (C/n).....	29
Tabulka č. 4: Přehled studovaných vzorků populací za pomoci morfometrické analýzy s uvedením jejich DNA-ploidního stupně.....	32
Tabulka č. 5: Porovnání kvalitativních morfologických znaků mezi studovanými taxony. Podíl vyjadřuje procentuální zastoupení jedinců s daným znakem u příslušného taxonu. Přehled zkratk znaků je uveden v tabulce č. 1.....	32
Tabulka č. 6: Porovnání hodnot kvantitativních znaků mezi studovanými taxony. Vypočtené veličiny: μ = aritmetický průměr, SD = směrodatná odchylka, min = minimum, max = maximum, H = hodnota testového kritéria a p = síla testu. Přehled zkratk znaků je uveden v tabulce č. 1.	33
Tabulka č. 7: Hodnoty korelací měřených morfologických znaků s příslušnou kanonickou proměnnou (osou) pro 4 skupiny. Přehled zkratk znaků je uveden v tabulce č. 1.	40
Tabulka č. 8: Klasifikační tabulka vyjadřující účinnost diskriminační funkce pro rozlišení jednotlivých cytotypů/taxonů. Redukce v klasifikační chybě v důsledku využití diskriminační funkce při náhodné klasifikaci jedinců je 96,9%.	41
Tabulka č. 9: Porovnání viabilních a neviabilních pylových zrn podle zbarvení. Viabilní zrna – žlutá. Neviabilní zrna – červená. HUN3, 5 = <i>O. × degenianum</i> (Vasegerszeg) a PISA, B = <i>O. × wildtii</i> (Moravský Písek). μ vyjadřuje průměrné zastoupení pylových zrn a procentuální životnost pylu všech jedinců.	42

1. Úvod

Rod *Ornithogalum* L. z čeledi hyacintovité (*Hyacinthaceae* Agardh) představuje okruh polymorfních diploidních a polyploidních taxonů (Hrouda 2010). Tato diplomová práce se zabývá hybridizací mezi fylogeneticky poměrně vzdálenými taxony *Ornithogalum boucheanum* (Kunth) Ascherson a *O. umbellatum* agg. L. Studie se zaměřuje na snědek Kochův (*O. kochii* Parl), snědek hřebenitý (*O. boucheanum*) a jejich křížence *O. × wildtii* Podp. a *O. × degenianum* Polgár. Navazuje na práci bakalářskou (Píchalová 2015) a orientuje se na oblast severozápadní části Panonské nížiny střední Evropy, konkrétně na území České republiky, Slovenska a Maďarska.

Bylo zjištěno, že v přírodě dochází ke spontánnímu vzniku hybridů mezi *Ornithogalum boucheanum* a taxony z okruhu *O. umbellatum*. Některé hybridní snědky se v terénu poměrně těžko determinují, protože se v populaci můžou vyskytovat alespoň s jedním rodičovským druhem. V těchto populacích je pak obtížné odlišit rodiče od hybrida kvůli jejich velké morfologické plasticitě a podobnosti extrémních typů od svých rodičů (Hrouda 1980). Z tohoto důvodu bylo k rozlišení jednotlivých cytotypů v práci využito nejen určovacích morfologických znaků, ale rovněž metody průtokové cytometrie. Dále zde byla zahrnuta metoda stanovení viability pylu využívající k determinaci viabilních nebo naopak neviabilních pylových zrn organická barviva. Metoda by mohla napomoci objasnit, zdali mají hybridní rostliny v rámci rodu *Ornithogalum* sníženou viabilitu pylu nebo jsou dokonce sterilní (Burke & Arnold 2001).

Tato práce by mohla přispět novými poznatky, které by osvětlily morfologickou a cytotypovou variabilitu jednotlivých hybridogenních populací z různých částí studované oblasti a pokusit se odhalit konkrétní rodičovské taxony, které se podílejí na vzniku studovaných hybridů.

2. Teoretická část

2.1 Hybridizace

Hybridizace má z pohledu evoluční biologie mnoho různých významů. Může být definována jako reprodukce mezi jedinci geneticky odlišných populací (Barton & Hewitt 1985) nebo mezi jedinci různých druhů (Harrison 1993) kteří jsou rozeznatelní na základě jednoho nebo více dědičných znaků (Harrison 1990, Rieseberg & Carney 1998). Potomci těchto jedinců se nazývají hybridy. Arnold (1997) definuje přirozenou hybridizaci (vnitrodruhovou i mezidruhovou) jako úspěšnou reprodukci, která probíhá za přírodních podmínek mezi jedinci 2 populací nebo skupin populací, které jsou rozlišitelné v jednom nebo více dědičných znacích. Produkované potomstvo první f1 generace (F1) musí být životaschopné. Na rozdíl od zvířat je u rostlin mezidruhová hybridizace běžným jevem (Arnold 1997, Rieseberg 1997).

Při interspecifické (mezidruhové) hybridizaci jsou hybridy genotypově i fenotypově podobní svým rodičům a obvykle odrážejí zděděné vlastnosti obou křížených jedinců. Tato hybridizace může být hendikepem, ale také přínosem při výběru životního prostředí a konkurenci se svými rodičovskými druhy (Briggs & Walters 2001). Hybridy mohou být znevýhodněny, protože je jejich fitness často omezeno, často trpí genovou inkompatibilitou (tzn. samčí i samičí gamety jsou vitální, ale z genetických příčin nemůžou splynout) nebo dokonce sterilitou (Burke & Arnold 2001). Ke vzniku neplodného potomstva dochází pravděpodobně v důsledku vnitřních genetických izolačních mechanismů mezi křížícími se příbuznými druhy (Lowry & al. 2008, Soltis & Soltis 2009).

Na druhou stranu hybridy mohou zdědit výhodné vlastnosti od obou rodičů. Nahrazení škodlivých recesivních alel jednoho rodiče prospěšnými alelami jiného rodiče může mít za následek větší a odolnější a životaschopnější jedince lépe přizpůsobené životnímu prostředí (Baack & Rieseberg 2007). Tito jedinci mohou posléze obsadit nové prostředí (Buerkle & al. 2003) nebo úspěšně soutěžit se svými rodiči na stejných místech výskytu v tzv. hybridních zónách a vyvinout se v nový druh (Herbert 1847, Briggs & Walters 2001).

Hybridizace rostlin byla pro člověka důležitá už od dob neolitu, kdy začalo pěstování kulturních rostlin a domestikace zvířat (Zirkle 1935). Z počátku byla člověkem způsobená hybridizace rostlin spíše neúmyslná kvůli nedostatečným znalostem o rozmnožování rostlin a funkci pylu. Zaostávala tak za křížením zvířat až do 16. století (Rieseberg & Carney 1998). První záměrný rostlinný mezidruhový hybrid byl pravděpodobně vytvořen Thomasem Fairchildem zkřížením hvozdíků *Dianthus caryophyllus* L. a *Dianthus barbatus* L. (Zirkle 1935). Poté Kölreuter učinil několik zásadních objevů. Nejprve prokázal, že někteří hybridi pocházející z mezidruhového křížení jsou sterilní. V důsledku toho dospěl k závěru nepravděpodobnosti výskytu hybridních rostlin v přírodě bez lidského zásahu nebo narušení stanoviště. Následně hybridy označil za morfologicky intermediární ve srovnání s jejich rodiči. Nakonec zjistil, že v případě přítomnosti pozdějších generací mají hybridi tendenci vrátit se zpět ve znacích k rodičovským formám (Roberts 1929).

Na počátku 20. století byly učiněny klíčové objevy, které položily základ moderní evoluční studii hybridizace. O první objev se zasloužil Wingě (1917), který ukázal, že nové stabilní hybridní druhy mohou být odvozeny duplikací chromozomové sady (tzv. allopolyploidie; Soltis & Soltis 1993, Leitch & Bennett 1997). Druhý klíčový objev vycházel z práce Müntzinga (1930), který předpokládal, že u hybridů pozdějších generací dochází k chromozomálním přestavbám, které vedou k prolomení jejich sterility a schopnosti těchto hybridů se pohlavně rozmnožovat a vytvářet tak samostatné populace. Nová hybridní populace by mohla být fertillní a na stejné DNA-ploidní úrovni jako její rodiče, ale zároveň částečně reprodukčně izolovaná kvůli chromozomální bariéře (Müntzinga 1930, Grant 1958, Ramsey & Schemske 1998). Dobzhansky (1937) a Mayr (1942) považovali křížence ve volné přírodě za vzácné nebo výjimečné a diskutovali o hybridizaci jako o negativním selektivním činiteli při udržování druhů. Představa, že mezi populacemi, které si zachovávají svoji genetickou identitu, dochází k plynulému toku genů, byla pro ně skutečně výstřední. Na druhou stranu existovali botanici a zoologové (Anderson & Stebbins 1954, Arnold 1997), kteří tvrdili, že hybridizace není nic výjimečného, nicméně že je důležitým zdrojem druhové diverzity a základním evolučním podnětem.

V současné době existuje všeobecně přijímaný názor, že interspecifická hybridizace je důležitým evolučním činitelem a může vést k tvorbě nových druhů (Rieseberg 1997, Soltis & Soltis 2009, Abbot & al. 2013), ale současně také k vyhynutí druhů (Chrtěk

1991, Parsons & Hermanutz 2006). Předpokládá se, že hybridizace postihuje více než 25–50% rostlinných druhů, z nichž u 11% druhů je pravděpodobný hybridní původ (Ellstrand & al. 1996, Mallet 2005, Whitney & al. 2010).

Dříve se přirozená hybridizace u rostlin zjišťovala pouze na základě morfologických znaků. S rozvojem nových biosystematických metod se ukázalo, že mnoho hybridních rostlin bylo zaměňováno s jejich rodiči, protože za pomoci běžných určovacích znaků nebylo možné je správně determinovat. Postupem času se hybridní jedinci začali studovat a determinovat za pomoci analýzy karyotypu a posléze také pomocí různých molekulárních markerů (sekvencí DNA) (Rieseberg & al. 1993, Agarwal & al. 2008).

U jednoděložných rostlin byla mezidruhová hybridizace studována např. u kosatců (*Iris* L.) ze série *Hexagonae* Diels. Je to malý monofyletický komplex skládající se z pěti druhů a přidružených hybridních populací známých jako „Louisianské kosatce“ (Meerow & al. 2017). Jedná se o jeden z nejznámějších modelů pro studium rostlinné hybridizace. Předchozí studie odhalily u dvou blízkých druhů louisianských kosatců neočekávaný fenomén nízké frekvence tvorby F1 hybridů v přírodě. Pravděpodobně se jedná o důsledek výskytu řady reprodukčních bariér včetně fenologie (Cruzan & Arnold 1994, 1999) a chování opylovačů (Emms & Arnold 2000, Wesselingh & Arnold 2000a, b). Nicméně jakmile se již hybridi F1 generace vytvoří, může mezi nimi a jedním nebo oběma rodiči dojít ke zpětnému křížení (Arnold 1993, 2000). Meerow & al. (2017) se domnívají, na základě jejich analýzy introgrese, že F1 hybridi ve smíšené populaci stále existují, ale současně jsou zde hojně přítomni potomci zpětného křížení. Analyzovaná data navíc poukazují na asymetrický způsob introgrese. V hybridní zóně zahrnující *I. brevicaulis* Raf. nebo *I. hexagona* Walter a *I. fulva* Ker Gawl. v Louisianě je introgrese vysoce asymetrická, téměř s třicetinásobným rozdílem v introgresních alelách *I. fulva* vyskytujících se u *I. brevicaulis* nebo *I. hexagona* než u opačných případů (Arnold & al. 2010). Udržování hybridních i transgresivních genotypů v rámci největší populace *I. savannarum* Small potenciálně umožňuje schopnost populace rychle se přizpůsobit měnícímu se prostředí. Hybridizace spojená s introgresí tak může být klíčová pro úspěšné šíření rodu *Iris* přes severní polokouli, jak již navrhovali Meerow & al. (2007, 2011).

Dalším příkladem je u jednoděložných rostlin hybridizace mezi blízkce příbuznými druhy měčků jako je *Gladiolus imbricatus* L., *G. palustris* Gaudin, *G. italicus* Mill.

a *G. ilyricus* Koch, která se může vyskytovat jako výsledek migrace jednotlivých druhů z důvodu klimatických změn v dobách ledových (van Raamsdonk & de Vries 1989). Ze střední Evropy byl nedávno popsán nový hybridní mečík *Gladiolus* × *sulistrovicus* Kamiński, který vznikl křížením *Gladiolus palustris* s *Gladiolus imbricatus* (Szczeplaniak & al. 2016). Přirozená mezidruhová hybridizace mezi těmito druhy je zřejmě možná kvůli jejich blízké genetické příbuznosti, výskytu na stejných stanovištích a překryvu v období kvetení (Kamiński 2012, Cieślak & al. 2014). Tento nový taxon *Gladiolus* × *sulistrovicus* je charakterizovaný nižší generativní reprodukcí oproti rodičovským druhům. Nicméně je schopen vyprodukovat přibližně 50% životaschopného pylu a semen, což mu umožňuje si zajistit potomstvo do následujících hybridních generací. Jeho okřídlená semena jsou rozšiřována větrem a kolonizují nová stanoviště. Znevýhodnění v podobě snížené generativní reprodukce je dorovnáno vysoce účinným vegetativním šířením. Hodnoty klíčivosti semen hybridu jsou srovnatelné s hodnotami jeho rodičovských druhů a poukazují na úspěšné rozšíření a produkci semen křížence v přírodě (Szczeplaniak & al. 2016). Hybrid by mohl začít vytlačovat rodičovské druhy, protože jeho vegetativní reprodukční potenciál je větší než potenciál *G. palustris*. Přirozená hybridizace s rozsáhlou introgresí tak může vést k nahrazení rodičovských forem hybridními jedinci (Arnold & al. 1999, Wolf & al. 2001). V extrémním případě by mohlo dojít k introgresi do jednoho z rodičů (Stace 1975, Wolf & al. 2001, Gómez & al. 2015) a případnému vyhynutí *G. palustris* jakožto citlivého druhu (Kamiński 2012).

Hybridizace však nebyla nalezena pouze u druhů nebo podrodů stejného rodu, ale také mezi příbuznými rody, nejčastěji v čeledi *Poaceae* Barnhart, např. mezi rody *Triticum* L. a *Elytrigia* Desv. (Mahelka & al. 2011). Tato práce se zabývá hybridizací mezi rody/podrody *Ornithogalum* a *Honorius* Gray rodu *Ornithogalum* (*Hyacinthaceae*).

2.2 Polyploidie

V literatuře je popsáno několik cytologických mechanismů, které indukují polyploidii v rostlinách. Zdá se, že somatické zdvojnásobování může nastat v zygotě nebo mladém embryu, čímž se vytváří zcela polyploidní sporofyty. Tento fenomén je nejlépe popsán na experimentech prováděných pomocí tepelného šoku, kdy jsou mladá embrya krátce vystavena vysokým teplotám (Randolph 1932, Dorsey 1936). Rostliny kukuřice, vystavené teplotám 40°C přibližně na 24 hodin po opylení, produkovaly 1,8% tetraploidních a 0,8% oktaploidních semen (Randolph 1932). Další mechanismus, který napomáhá tvorbě polyploidů u rostlin je neredukování gamet neboli návrat jádra po meióze do původního stavu během mikro- a megasporogeneze. Tento proces produkuje neredukované gamety označované jako 2n gamety, které obsahují stejný počet chromozómových sad jako buňka somatická (Harlan & al. 1975, Bretagnolle & al. 1995). Splynutím redukované a neredukované gamety nebo dvou 2n gamet se může vytvořit polyploidní embryo (Vigfússon 1970). Duplikací chromozómové sady tzv. allopolyploidii (kombinace polyploidie a mezidruhové hybridizace) mohou být odvozeny nové stabilní hybridní druhy (Soltis & Soltis 1993, Leitch & Bennett 1997). Ve většině případů se však tvoří spontánní polyploidie splynutím redukovaných (n) a neredukovaných (2n) gamet v rámci populace 1 taxonu, což také může vést ke vzniku aneuploidních jedinců (Jørgensen 1928, Newton 1929, D'Amato 1952, Hiesey & al. 1971). Tento případ je pozorován u diploidních populací (de Vries 1915, Howard 1939, Rick 1945, Einset 1952, Tyagi 1988), ve kterých se často vyskytují triploidní jedinci (autotriploidie) vzniklí spojením n a 2n gamet.

Polyploidie mají často zvýšenou schopnost se vegetativně rozmnožovat (Stebbins 1938, Gustafsson 1948). Většinou se jedná o rostliny, u kterých se právě ve vyšší míře vyskytují 2n nefunkční gamety (Ballington & al. 1976, Orjeda & al. 1990, Maceira & al. 1992) a vegetativní rozmnožování je vlastně u nich náhradou za reprodukci sexuální. Frekvence tvorby 2n gamet spoluurčuje rychlost produkce nových polyploidů, stejně jako typů polyploidů, kteří se vytvářejí. Ramsey a Schemske (1998) uvádějí, že se u studovaných mezidruhových hybridů vyskytují 2n gamety s průměrnou frekvencí 27,52%, naopak u nehybridních rostlin je frekvence mnohonásobně menší (0,56%). Několik vědců zjistilo, že produkce 2n pylu (tj. potažmo 2n samčích gamet) je stimulována faktory z okolního prostředí jako je býložravec, zranění, vodní stres

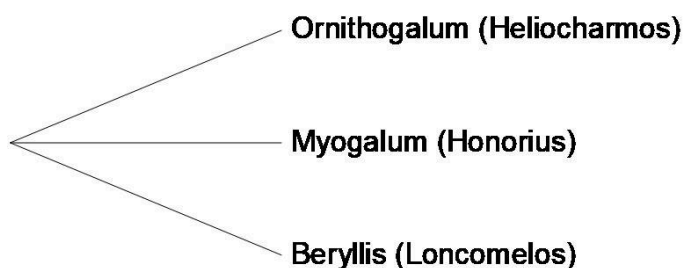
a nedostatek živin. Významné účinky má teplota a především kolísání teploty (de Mol 1929, Lewis 1949, McHale 1983, Bretagnolle & al. 1995). Neredukovaná pylová zrna můžou být často identifikovatelná podle velikosti, jelikož jsou o 30–40% větší než pylová zrna redukováná (Jones 1990, Maceira & al. 1992).

Hybridizace diploidních a tetraploidních jedinců by měla vést k produkci životaschopných triploidních zárodků semen. Obtíže při tvorbě semen u takového zárodku vzniklého triploidního jedince se nazývají „triploidní blok“ (Marks 1966). Pohlavní reprodukce tohoto jedince je obvykle neúspěšná, jelikož se semena křížence nevyvíjejí normálně kvůli absenci funkčních samičích gamet u tohoto triploida a tudíž jsou neživotaschopná. Hybridní jedinci schopní vlastní sexuální reprodukce kteří vznikají z křížení mezi diploidem a tetraploidem, jsou obvykle tetraploidní a vznikají z neredukované gamety diploidního rodiče a redukováné gamety tetraploidního rodiče (Cooper 1951, Milbocker & al. 1969, Esen & al. 1973). Z výzkumu Ramseyho a Schemskeho (1998) vyplývá, že při křížení diploidního a tetraploidního rodiče byla pozorována životaschopná triploidní semena vzhledem k neživotným v poměru studií 16:20 (= 4:5). Tato jejich data ukazují, že může existovat také poměrně velká bariéra již při tvorbě triploidních jedinců, ale že tato bariéra je často neúplná. Buňky při vzniku gamet u mezidruhových hybridů často podléhají závažně nepravidelnému meiotickému dělení, kde dochází ke slabému párování chromozomů a nerozcházení chromatid v anafázi. Redukované gamety, produkované hybridními rostlinami, často vykazují neobvyklé aneuploidní cytotypy (Gajewski 1953, Chambers 1955). Předpokládá se, že triploidi jsou kvůli jejich nepravidelnému meiotickému dělení a vysoké frekvenci aneuploidních gamet sterilní. Navzdory této skutečnosti bylo zjištěno, že průměrná viabilita pylu u nich činí 31,7%. Viabilita pylu autotriploidů (39,2%) je o něco větší než allotriploidů (23,7%), ale tento rozdíl není signifikantní (Gairdner & al. 1931, Upcott & al. 1939, Skalińska 1945, Needham & al. 1992). Primární produkcí triploidů zůstává křížení mezi diploidními jedinci s tetraploidními. Vzájemným křížením triploidů vzniká méně než 10% potomstva. Z toho je patrné že se triploidi neuplatňují sexuálně ve velké míře (Ramsey & Schemske 1998). Znevýhodnění v podobě snížené generativní reprodukce je dorovnáno za pomoci velkého vegetativního reprodukčního potenciálu (Arnold & al. 1999, Wolf & al. 2001, Szczeplaniak & al. 2016).

2.3 Charakteristika rodu *Ornithogalum* zaměřená na podrod *Honorius* a *Ornithogalum*

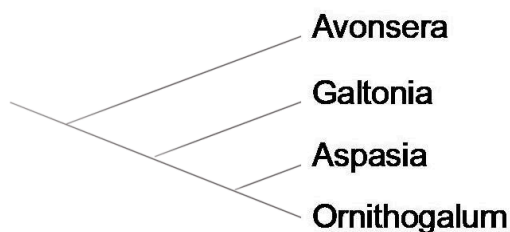
2.3.1. Systematické vztahy v rodu *Ornithogalum*

Rod *Ornithogalum* z čeledi *Hyacinthaceae* podčeledi *Ornithogaloideae* Speta je velmi polymorfní (Manning & al. 2009a, Hrouda 2010) a z tohoto důvodu byl mnohokrát rozdělován do více rodů. Podle Hroudy (2010) se rod dělí na 3 podrody (viz obr. č. 1). Dva podrody (*Ornithogalum* a *Myogalum* Link) mají své vývojové centrum v jihovýchodní Evropě. Třetí podrod *Beryllis* Salisb. se vyskytuje jak ve Středozeří, tak i jižní Africe (viz kapitola 2.3.2.).

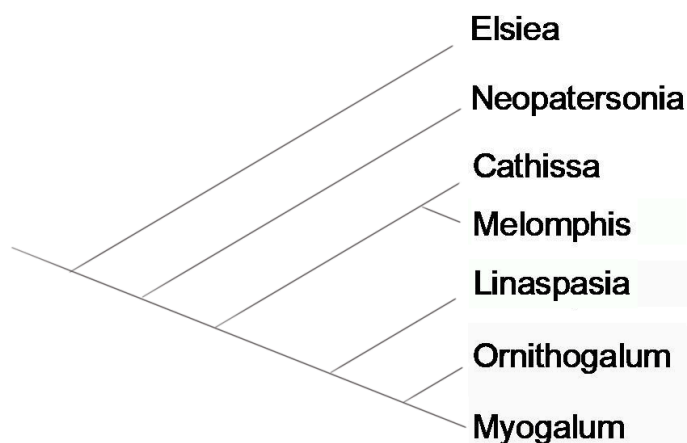


Obrázek č. 1: Hlavní podrody rodu *Ornithogalum* podle Hroudy (2010). V závorkách jsou uvedeny synonyma podrodů.

Rozdílné dělení podčeledi *Ornithogaloideae* uvádí Manning & al. (2009a), podle něhož se rod *Ornithogalum* rozděluje do 4 podrodů *Avonsera* Speta, *Galtonia* Decne, *Aspasia* Salisb. a *Ornithogalum* (viz obr. č. 2) a 7 sekcí (viz obr. č. 3). (viz obr. č. 3). Martínez-Azorín & al. (2010) přináší na systematiku podčeledi *Ornithogaloideae* zcela odlišný pohled. Podčeď rozděluje na 19 malých rodů, které jdou dobře definovat na základě jejich morfologie a areálů.



Obrázek č. 2: Fylogenetické vztahy hlavních podrodů rodu *Ornithogalum* modifikovaný podle Manning & al. (2009a).



Obrázek č. 3: Modifikovaný kladogram fylogenetických vztahů hlavních sekcí podrodu *Ornithogalum* (upraveno podle Manning & al. 2009a).

Podrod *Myogalum* (*Honorius*) je zastoupen středně vysokými bylinami. Cibule je tvořena 2–3 generacemi volných šupin. Listy, vyrůstající na jaře, jsou čárkovitě kopinaté, na svrchní straně s úzkým bělavým pruhem uprostřed. Květenství tvoří válcovitý hrozen připomínající klas, kde je každé poupě kryto vlastním listenem. Květní stopky jsou kratší než květy. Okvětní lístky jsou zvonkovitě otevřené, na rubu s širokým podélným tmavozeleným pruhem prosvítajícím na vnitřní stranu lístků. Ve vnitřním kruhu tyčinek jsou nitky protaženy na vrcholu ve 2 zuby sousedící s prašníkem. Semeník a tobolky jsou oblé, s šesti nevýraznými žebry a kulovitými semeny (Zahariadi 1980, Manning & al. 2009a, Hrouda 2010, Martínez-Azorín & al. 2010). Z tohoto podrodu se na území ČR vyskytují *Ornithogalum boucheanum* a *O. nutans* L.

Podrod *Ornithogalum* (*Heliochamos* Baker) charakterizují cibule, které jsou tvořeny jednou generací částečně nebo zcela volných šupin. Listy čárkovité, vyrůstající na podzim, jsou celé zelené, s bílým středovým podélným pruhem na svrchní straně. Květenství tvoří většinou chocholík, výjimečně hrozen. V raném stádiu květenství připomínají špičatý pupen, jelikož jsou zcela ukrytá ve dvou nejspodnějších, zvětšených listenech, z nichž později prorážejí ven. Okvětní lístky jsou hvězdovitě rozložené, bílé, na rubu se zeleným pruhem neprosvítajícím na vnitřní stranu lístků. Semeník a tobolka jsou šestilaločné až šestižebné, obsahující kulovitá semena (Manning & al. 2009a, Hrouda 2010, Martínez-Azorín & al. 2010). Z tohoto podrodu se na území ČR vyskytují *Ornithogalum kochii*, *O. angustifolium* Boreau a *O. umbellatum* L.

2.3.2. Původní vývojové centrum rodu *Ornithogalum*

Původní vývojové centrum rodu *Ornithogalum* s nejstarším podrodem *Beryllis* se podle většiny autorů nachází v jižní Africe (Feinbrun 1941, Hrouda 1980). Tento názor vychází z představ o vzniku mediteránní flóry. V dnešní době nelze kvůli současným klimatickým podmínkám spojit africký areál s evropským. Migrační cesta těchto gondwanských elementů se uskutečnila na pobřeží tehdejšího moře Tethys, které existovalo v křídě a na počátku terciéru. Původní druhy rodu *Ornithogalum* migrovaly s velkou pravděpodobností touto cestou a staly se v průběhu terciéru součástí flóry Paleomeditereánu. Tato flóra vznikla na místě vyschlého moře Tethys. V eocénu zánikem pevniny Lemurie byly odděleny jihoafrické a paleomediterránní typy. Botanici předpokládají, že mediteránní typy jsou výsledkem evoluce těchto migrantů, v tomto případě předků podrodu *Beryllis*. Rod *Ornithogalum* sensu lato je podle Bakera (1873) zastoupen v mediteránní oblasti 5 rody (*Loncomelos*, *Cathissa* Salisb., *Melomphis* Rafin, *Honorius*, *Ornithogalum* s. str.), vykazujícími rozdílná vývojová centra. Poslední dva rody (*Honorius* a *Ornithogalum*), s vývojovým centrem ve východním Mediteránu, jsou vývojově nejmladšími rody, které již nemají vazbu s druhou částí areálu rodu v Kapsku (Hrouda 1980).

2.4 Charakteristika studovaných zástupců rodu *Ornithogalum*

2.4.1. *Ornithogalum kochii* – snědek Kochův; obr. č. 4 a 5

Synonyma: *O. umbellatum* var. *sylvestre* Neilr, *O. gussonei* var. *typicum* Beck.

Popis: Bylina vysoká asi 10–30 cm (obr. č. 4a), s vejčitou cibulí obvykle nevytvářející vedlejší cibulky (Dostál 1989, Hrouda 2010). Přízemní růžice z 6–8 listů, které jsou po celé délce zelené na svrchní straně s bílým podélným pruhem uprostřed (obr. č. 4b; Polívka 1902). Květenství je tvořeno chocholičnatým hroznem (obr. č. 4d). Okvětní lístky jsou po obou stranách bílé se zřetelným zeleným středovým pruhem na rubu. Nitky tyčinek jsou bílé, prašníky žluté. Semeník je delší než nitkovitá čnělka. Tobolka, ve které jsou uložena kulovitá, černá semena, je výrazně šestižebná (Dostál 1950, Hrouda 1980, Zahariadi 1980, Randuška & al. 1986, Dostál 1989, Hrouda 2010).



Obrázek č. 4: *Ornithogalum kochii*: (a. Šlapanice u Brna; b. Komořany; c. Olomouc–Neředín; d. Tvarožná): a) stvol s květy; b) květy s listy; c) celkový habitus; d) detail otevřeného květu

Karyologie: $2n = 2x = 18$. Dále byl zjištěn také aneuploidní počet chromozomů $2n = 19, 21$ (Hrouda 2010).

Rozšíření: Areál tohoto druhu není zcela jasný, ale s jistotou je rozšířen v s. Itálii, Panonské nížině, v Německu a j. Polsku. Na jihu proniká až do s. Srbska, Rumunska a Bulharska. V České republice se nachází v nížinných a pahorkatinných polohách na j. a stř. Moravě, v sz. a stř. Čechách a v Polabí. Nevyskytuje se v z. Čechách, téměř v celé j. polovině Čech a na Českomoravské vrchovině (Hrouda 2010).

Ekologie: *Ornithogalum kochii* se vyskytuje především na suchých pastvinách, loukách (obr. č. 4c), travnatých stráních, mezích (obr. č. 5a, 5b), písčínách, trávnicích mírně zasolených půd, ve světlých křovinách a v lesních lemech. Půdy, kde je druh rozšířen jsou většinou dobře humózní, písčité nebo zcela jílovité. (Hrouda 1980, Dostál 1989, Hrouda 2010).



Obrázek č. 5: Lokality *Ornithogalum kochii*: a) Komořany; b) Tvarožná

2.4.2. *Ornithogalum boucheanum* – snědek hřebenitý; obr. č. 6

Synonyma: *Myogalum boucheanum* Kunth, *Honorius boucheanus* (Kunth) Holub.

Popis: Bylina vysoká asi 20–60 cm, vzpřímená, s vejčité kulovitou hlavní cibulí pokrytou 30 x 40 mm velkou, světle hnědou tunikou. Vedlejší cibule jsou přítomny, avšak někdy mohou chybět. Pro listy hlavní cibule jsou charakteristické přízemní růžice s jasně zelenými 3–6 listy, které mohou dosáhnout vrcholu květenství, ale nepřerůstají je. Na adaxiální straně listu je jasně viditelný bílý pruh. Husté květenství tvoří vzpřímený válcovitý hrozen s 10–20 květy. Květní stopky se během dozrávání plodů prodlužují a mírně ohýbají dolů. Okvětní lístky jsou podlouhle kopinaté, s ostrou špičkou, mléčně bílé, s tmavozeleným podélným pruhem patrným po obou stranách. Nitky tyčinek i prašníky jsou bílé. Semeník je vejcovitý, delší než trojhranná čnělka, která je na vrcholu rozšířená v trojlaločnou bliznu. Tobolka, ve které jsou uložena kulovitá, hnědočerná semena, má vejcovitý tvar (Zahariadi 1980, Randuška & al. 1986, Dostál 1989, Hrouda 2010, Purger & al. 2017).



Obrázek č. 6: *Ornithogalum boucheanum* (Moravský Písek): a) celkový habitus; b) pohled na lokalitu c) detail odkvětých květů s listeny; d) detail otevřeného květu. Autorem fotografií je RNDr. Michal Hroneš.

Karyologie: Tetraploidní počet chromozomů $2n = 4x = 28$ (Hrouda 2010, Purger & al. 2017). Vzácně byl zjištěn také aneuploidní počet $2n = 30$ (Agapova 1977).

Rozšíření: Druh je rozšířen v rámci celé Panonské nížiny. Populace *O. boucheanum* jsou poměrně řídké se vyskytující, ale nejedná se o ohrožený druh v Maďarsku (Király 2007), na rozdíl od Rakouska, kde je považován za kriticky ohrožený taxon (Speta 2008). Zaznamenány byly také izolované populace v Korutanech, Tyrolsku a na hranici Švýcarska s Itálií (Hrouda 2010). V Chorvatsku byl objeven teprve nedávno jen na dvou vzájemně blízkých lokalitách a je považován za vzácný a ohrožený druh v tamní flóře (Purger & al. 2017). Na Slovensku je tento druh považován za ohrožený (Feráková & al. 2001). V České republice se druh nejvíce vyskytuje na jižní Moravě na Bzenecku a méně často v dolním Podyjí a je považován za silně ohrožený (Hrouda 2010, Grulich 2012).

Ekologie: *O. boucheanum* se vyskytuje na různých stanovištích jako jsou světlé a lužní lesy (tzv. „tvrdý“ luh), řídké dubové lesíky a otevřené svahy, dále se vyskytuje v travních porostech (Purger 2008) a ve vegetaci jarních efemér ve vinicích (Pál 2007). Roste také v údolích v křovinách podél potoků. Vyskytuje se obvykle nížinách s nadmořskou výškou do 500 m. Vybírá si jílovité, sprašové a humózní písčité půdy, které jsou poměrně vlhké a v průběhu léta vysychají. (Soó 1973, Randuška & al. 1986, Dostál 1989, Hrouda 2010, Purger & al. 2017).

2.4.3. *Ornithogalum* × *wildtii*; obr. č. 7 a 8

Synonyma: × *Honogalum wildtii* (Podpěra) Holub.

Popis: Vytvrvalá asi 20–30 cm vysoká rostlina s vejčité kulovitou bělavou cibulí, obvykle s vedlejšími cibulkami. Listy hlavní cibule po celé ploše šedozelené, na svrchní straně se zřetelným bílým proužkem, za květu často uvadlé a v horní části usychající. Květenství je válcovité až jehlanovitě hroznovité. Okvětí je široce zvonkovité až téměř hvězdovitě rozložené, okvětní lístky jsou na svrchní straně stříbřitě bílé až šedozelené, ve středu s nenápadně prosvítajícím podélným zeleným pruhem; na rubu je pruh široký a tmavozelený. Tyčinky mají zakrnělé prašníky, které se pravděpodobně neotevírají. Semeník je válcovitý. Čnělka je na vrcholu zakončena výraznou bliznou (Podpěra 1913, Hrouda 1980, Hrouda 2010). Zřejmě netvoří plody ani semena, podle Hroudy (2010) je vždy sterilní.



Obrázek č. 7: *O.* × *wildtii* (a. Moravský Písek; b.–c. Milotice): a) celkový habitus; b) detail listů c) detail listenů překrývajících poupata; d) detail otevřeného květu. Autorem fotografií je RNDr. Michal Hroneš.

Karyologie: Triploidní počet chromozomů $2n = 3x = 23$ (Hrouda 2010).

Ekologie: Roste na vzdušných a na živiny bohatých půdách písčitého až hlinitého rázu. Převážná většina jeho lokalit se vyskytuje v akátinách a borech na písčích. Některé populace lze nalézt na okrajích polí a v silničních příkopech (Hrouda 1980).



Obrázek č. 8: Lokality *O. × wildtii*: a) Moravský Písek; b) Milotice. Autorem fotografií je RNDr. Michal Hroneš.

Rozšíření: Hybrid *O. × wildtii* je rozšířen v rámci Panonské nížiny ve střední Evropě. Byl objeven a popsán z území České republiky (u Vracova na Bzenecku; Podpěra 1913), kde se vyskytuje zhruba v území mezi Moravským Pískem a Hodonínem. Uváděn je také z území Slovenska v okolí Štúrova a Kráľovského Chlmce a i z území Maďarska v okolí obce Répcelak (Podpěra 1913, Hrouda 2010), kde je zřejmě zaměněn s křížencem *O. × degenianum*. Nicméně v současné době maďarští botanici *O. × degenianum* rozlišují a považují jej za samostatný druh (Király & al. 2011).

2.4.4. *Ornithogalum* × *degenianum*; obr. č. 9

Popis: Bylina se stvoly vzpřímenými až vystoupavými, za květu 25–40 cm dlouhými. Hlavní cibule je téměř kulovitá, vedlejší cibulky buď chybí, nebo vyrůstají po 1–2 ve vnějším obalu mateřské cibule nebo vzniká 1 volná, velká. Listy jsou žlábkovité, se středovým podélným bělavým proužkem, na bázi zúžené, na vrcholu zašpičatělé, zhruba stejně dlouhé jako stvol s květenstvím, vzácněji delší, jejich špičky jsou za květu zaschlé. Listeny jsou suchomázdřité, široce kopinaté, na vrcholu protažené v až 1 cm dlouhou špičku. Květenství je hroznovité, s 4–24 (obvykle 10–15) květy, po odkvětu nápadně prodloužené, protáhle válcovité, na spodu i na vrcholu téměř stejně široké, na vrcholu zaokrouhlené. Květní stopky spodních květů po odkvětu se jen velmi krátce prodlužují, jsou vzpřímené nebo vzácně téměř horizontální. Okvěť je široce zvonkovité až téměř hvězdovitě rozložené. Okvětní lístky jsou všechny téměř stejně dlouhé, široce eliptické nebo vzácněji protáhle vejčité, tupé či zašpičatělé, na okraji lehce zvlněné, na rubu zelenavé, s širokým bílým okrajem. Tyčinky vnějšího kruhu jsou kratší než vnitřního, jejich nitky jsou úzce kopinaté, na vrcholu postupně nebo znenáhla zašpičatělé. Vnitřní tyčinky jsou o něco delší, čtyřhranné, na rubu mírně vroubkované, na vrcholu trojlaločné. Boční zuby jsou poloviční délky než zub prostřední, tupé nebo špičaté, často zahnuté. Prašníky jsou vzpřímené, v obrysu čárkovité. Pylová zrna jsou téměř kulovitá. Semeník je v obrysu široce obejčítý, dvojklaný. Čnělka je trojhranná, stejně dlouhá nebo delší než semeník. Semena jsou černá, vejcovitá, zašpičatělá (Polgár 1928).

Ekologie: Roste na vzdušných a na živiny bohatých půdách písčitého až hlinitého rázu. Některé populace lze nalézt na okrajích polí a v silničních příkopech. Kveté na konci dubna a na začátku května, zhruba o 7 dní dříve než *O. umbellatum* (zřejmě myšleno asi *O. kochii*; Polgár 1928).



Obrázek č. 9: *O. x degenianum* (Vasegerszeg): a) lodyha s květy; b) cibule c) pohled na lokalitu; d) detail otevřeného květu. Autorem fotografií je Doc. RNDr. Bohumil Trávníček, Ph.D.

Rozšíření: Kříženec *O. x degenianum* je rozšířen v rámci Panonské nížiny ve střední Evropě. Byl popsán z území Maďarska (Polgár 1928, Hrouda 2010), avšak podle Hroudy (1980) by měl být identický s hybridem *O. x wildtii* z Česka a Slovenska. Nicméně maďarští botanici i v současné době *O. x degenianum* rozlišují a považují jej za samostatný druh (Király & al. 2011).

3. Cíle práce

Diplomová práce je především zaměřena na hybridizaci mezi fylogeneticky poměrně vzdálenými taxony *Ornithogalum boucheanum* a zástupci okruhu *O. umbellatum* agg v Panonské nížině. Měla by odpovědět na následující otázky:

- (1) Existují cytotypově smíšené populace, ve kterých by se nacházel hybrid společně s potenciálními rodičovskými druhy?
- (2) Lze od sebe odlišit metodou průtokové cytometrie jednotlivé populace hybridů a jejich potenciální rodiče?
- (3) Jsou všechny hybridní populace morfologicky a cytologicky homogenní?
- (4) Liší se hybridní populace rozdílnou kombinací potenciálních rodičovských taxonů?
- (5) Jak se liší viabilita pylu u hybridních rostlin v rámci Panonské nížiny?

4. Materiál a metody

4.1 Rostlinný materiál

Sběr dat a rostlinného materiálu pro analýzu cytologické variability pomocí průtokové cytometrie probíhal v letech 2013 až 2017. Pro morfometrickou analýzu se sběr vzorků uskutečnil pouze v letech 2015–2017. Celkem bylo nasbíráno a analyzováno 41 populací (18 populací pocházejících z území České republiky, 9 ze Slovenska a 14 z Maďarska). U všech vzorků byla zjištěna jejich ploidie. Morfometrická analýza byla provedena u 19 populací. Geografická poloha všech studovaných populací je znázorněna v mapě č. 1.

Pro účely analýzy průtokové cytometrie byl rostlinný materiál sebrán z terénu a kultivován ve skleníku katedry botaniky PřF UPOL. Každému vzorku populace byla přiřazena trojmístná písemná zkratka s číslem, označujícím lokalitu a pořadí sebraného jedince. Seznam studovaných vzorků a jejich lokalit je obsažen v Příloze 1. Morfometrická analýza byla provedena u vybraných populací, kde to dovoľovalo fenologické stádium a dostatečná početnost populace. V rámci morfometrické analýzy bylo proměřeno (v závislosti na velikosti populace) 5-20 kvetoucích jedinců. Přehled morfologicky studovaných jedinců se nachází v tabulce č. 4.

V diplomové práci je za DNA-triploidní hybridy pracovně považován taxon *O. × wildtii* a za tetraploidní hybridy taxon *O. × degenianum*. Z uvažovaných rodičů odpovídá diploidní stav druhu *O. kochii* a tetraploidní druhu *O. boucheanum*.

4.2 Analýza DNA-ploidního stupně pomocí průtokové cytometrie

Metodou průtokové cytometrie (FCM) bylo celkem analyzováno 259 rostlin ze 41 populací. V průměru bylo z jedné populace změřeno okolo 6 rostlin. V některých vzorcích populací byl stanoven DNA-ploidní stupeň, přestože nebyla získána morfometrická data. Zjištěné údaje z průtokového cytometru byly kalibrovány pomocí známého počtu chromozomů zjištěného z roztlaků kořenových špiček u 2 jedinců *Ornithogalum kochii* (viz Štolfová 2017).

Vlastní měření probíhalo dle protokolu Doležel & al. 2007.

- 1) Do Petriho misky, na černém podkladu, byl vložen asi 1 cm dlouhý kořínek (čerstvý z terénu, z kultivace ve skleníku PřF UPOL nebo uchovaný v chladničce po dobu několika dní) z kterého byla odstraněna kořenová

špička.

- 2) Kořínek byl nasekán ostrou žiletkou společně se zhruba stejně velkým kouskem standardu v 1 ml pufru LB01 obsahující PVP (polyvinylpyrrolidon, 10 g na 500 ml pufru; Doležel & Bartoš 2005).
- 3) Jako rostlinné standardy se známým obsahem DNA byly použity buď listy žita (*Secale cereale* ‚Daňkovské‘ 2C = 16,19 pg) pro měření diploidních a tetraploidních jedinců, nebo listy bobu (*Vicia faba* ‚Inovec‘ 2C = 26,90 pg) pro měření triploidních a tetraploidních hybridních jedinců.
- 4) Vytvořený homogenát byl za pomoci pipety přefiltrován přes nylonový filtr do 2,5 ml skleněné zkumavky.
- 5) Posléze bylo přidáno 0,5 ml pufru a 50 µl fluorochromu DAPI, celá směs byla promíchána a ponechána několik minut barvit ve tmě.
- 6) Následně byl vzorek analyzován v průtokovém cytometru ML Cyflow (Partec GmbH, Münster) se zeleným laserem Cobolt Samba (532 nm, 100 mW; Cobolt AB Stockholm).
- 7) U každého vzorku bylo změřeno 2000–3000 jader. Z lineární stupnice grafického výstupu byl získán poměr vzdáleností mezi G1 vrcholem standardu a vzorku, ze kterého byl určen DNA-ploidní stupeň.

4.3 Stanovení absolutní velikosti genomu

Stanovení absolutního obsahu DNA (velikosti genomu) probíhalo v roce 2017 u vybraných rostlin z kultivace. Příprava vzorku a použité standardy se shodovaly s analýzou DNA-ploidní úrovně kromě několika následujících výjimek: vzorek se standardem byl připraven pouze v 0,5 ml pufru, do vzorku bylo poté přidáno 20 µl RNAsy a vzorek byl ponechán alespoň 5 minut při pokojové teplotě, následně bylo do vzorku přidáno 20 µl fluorochromu PI (propidium jodid). Vzorek byl měřen v přístroji BD Accuri C6 vybaveném laserem BD Accuri™ C6 Blue Laser (488 nm, 20 mW; BD Biosciences, San Jose). Pro každého jedince byl vzorek připraven a analyzován nejméně třikrát a výsledná hodnota velikosti genomu byla stanovena jako průměr z těchto tří měření.

4.4 Morfometrická analýza

Pro účely morfometrické analýzy byla využita data získaná v rámci bakalářské práce (Píchalová 2015), která byla obohacena o sběry rostlinného materiálu z následujících

2 let. Celkem bylo analyzováno 19 populací, tj. celkem 173 rostlin (viz tabulka č. 1, mapa č. 2). U všech jedinců byla na průtokovém cytometru ověřena DNA-ploidní úroveň. Změřeny byly vždy vegetativních a generativních částí rostlin přímo v terénu. Měření se uskutečnilo za pomoci digitálního posuvného měřidla Extol 3426 a svinovacího metru. Zjištěné údaje byly zapisovány do předem připravených tabulek. Pro morfometrickou analýzu byly téměř vždy sbírány lodyhy s alespoň 4 a více květy. Na každém jedinci byla učiněna vždy 4 měření vybraných znaků. Hodnoceno bylo celkem 24 morfologických znaků (viz tabulka č. 1).

Znak	Zkratky	Kategorie/jednotky
Délka hlavní cibule	d_cib	mm
Šířka hlavní cibule	s_cib	mm
Délka vedlejší cibule	d_v_cib	mm
Šířka vedlejší cibule	s_v_cib	mm
Délka stvolu	d_lod	cm
Délka listu hlavní cibule	d_lis	cm
Šířka listu hlavní cibule	s_lis	mm
Délka květní stopky	d_kv_sto	mm
Délka listenu	d_list	mm
Délka semeníku	d_sem	mm
Délka vnějšího okvětního lístku	d_vnej_o	mm
Šířka vnějšího okvětního lístku	s_vnej_o	mm
Délka vnitřního okvětního lístku	d_vnit_o	mm
Šířka vnitřního okvětního lístku	s_vnit_o	mm
Šířka lemu vnějšího okvětního lístku	s_lem_o	mm
Délka nitky	d_nit	mm
Šířka nitky na vrcholu	s_nit_v	mm
Šířka nitky na bázi	s_nit_b	mm
Počet vedlejších cibulí	v_cib	počet
Počet listů vedlejší cibule	lis_v_cib	počet
Délka listu ve vztahu ke květenství	lis_p_kv	list přerůstá/nepřerůstá květenství
Tvar květenství	kv_ch/kv_h	chocholík/hrozen
Počet listů hlavní cibule	p_list	počet
Počet květů	p_květ	počet

Tabulka č. 1: Přehled měřených znaků a jejich zkratky pro morfometrickou analýzu, které se objevují ve statických analýzách.

4.5 Statistické zpracování morfometrických dat

Znaky zjišťované v rámci morfometrické analýzy byly přepsány do programu MS Excel v podobě číselných hodnot a posléze byly hodnoceny v programech NCSS 9 (Hintze 2013) a Canoco for Windows 5 (ter Braak & Šmilauer 2012). U získaných znaků byly vypočteny základní statistické veličiny (aritmetický průměr, směrodatná odchylka, minimum a maximum) v programu NCSS 9. Morfologické rozdíly mezi jednotlivými cytotypy byly testovány pomocí jednocestné neparametrické analýzy variance (Kruskal–Wallisův test) a grafické zobrazení rozpětí variability kvantitativních znaků bylo znázorněno v podobě krabičkových diagramů tzv. boxplotů rovněž v programu NCSS 9. Pro znázornění hlavních směrů variability ve studovaném souboru byla v programu Canoco for Windows 5 vypočítána analýza hlavních komponent (PCA). Před provedením samotné analýzy byla vypočítána vzájemná korelace jednotlivých znaků pomocí Pearsonova koeficientu v programu NCSS 9. Na závěr byla taktéž v programu NCSS 9 provedena kanonická diskriminační analýza (CDA), která testovala zda lze za pomoci souboru všech vybraných morfologických znaků rozlišit studované cytotypy.

4.6 Orientační analýza viability pylu

V roce 2017 byla u vybraných hybridních jedinců z kultivace nebo z terénu orientačně stanovena viabilita (životnost) pylu. Prašníky byly v době před puknutím fixovány ve fixáži (Carnoyova fixáž: 6 alkohol: 3 chloroform: 1 kyselina octová) a uloženy v ledničce do doby zpracování. Vlastní měření probíhalo dle protokolu v práci Peterson & al. 2010.

- 1) Nejprve byl připraven roztok barviv smícháním následujících složek: 10 ml 95% alkoholu, 1 ml malachitové zeleně, 50 ml destilované vody, 25 ml glycerolu, 5 ml fuchsinu, 0,5 ml orange G, 4 ml ledové kyseliny octové.
- 2) Na podložní sklíčko, na černém podkladu, byl vložen nafixovaný prašík, ze kterého byla fixážní tekutina opatrně vysušena za pomoci absorpčního papíru.
- 3) Po aplikaci 1–2 kapek roztoku barviva na prašík byl řezem rozpuřen a v něm obsažená pylová zrna jemným tlakem preparační jehly vytlačena.
- 4) Posléze byl vzorek pomalu zahříván (30 sekund) nad plamenem lihového kahanu. Pro lepší proniknutí do celulózy a protoplazmy pylové buňky

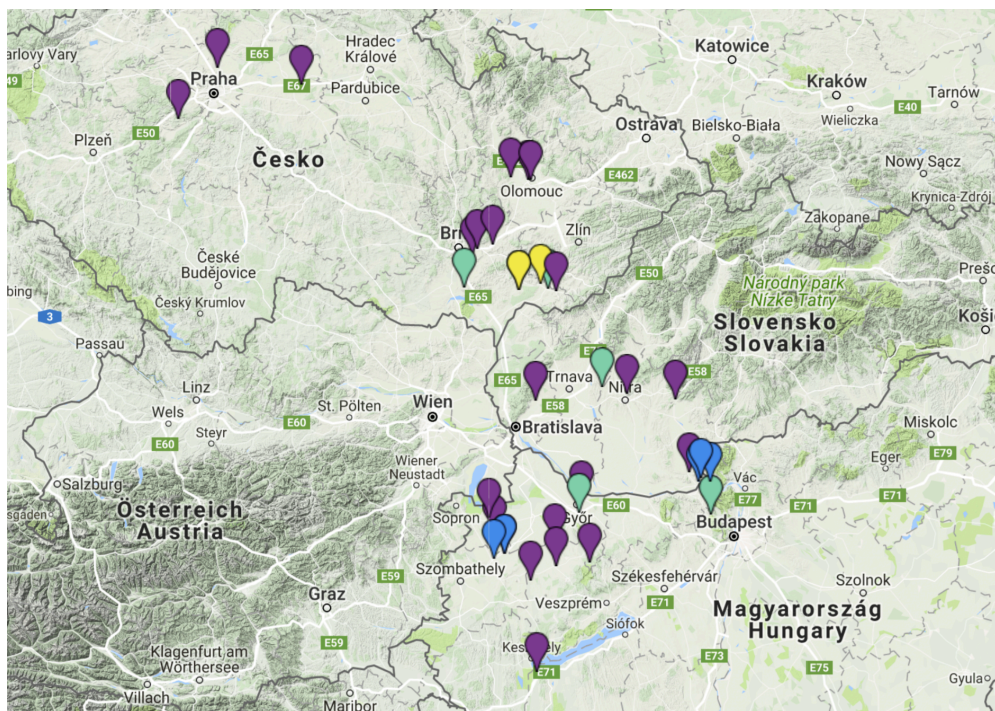
se nechala barva 10 minut účinkovat.

- 5) Následně byl vzorek analyzován ve světelném mikroskopu Olympus CX31.
- 6) U každého vzorku byl spočítán pyl v pěti zorných polích. Podle zbarvení pylových zrn byla stanovena viabilita sledovaného pylu.

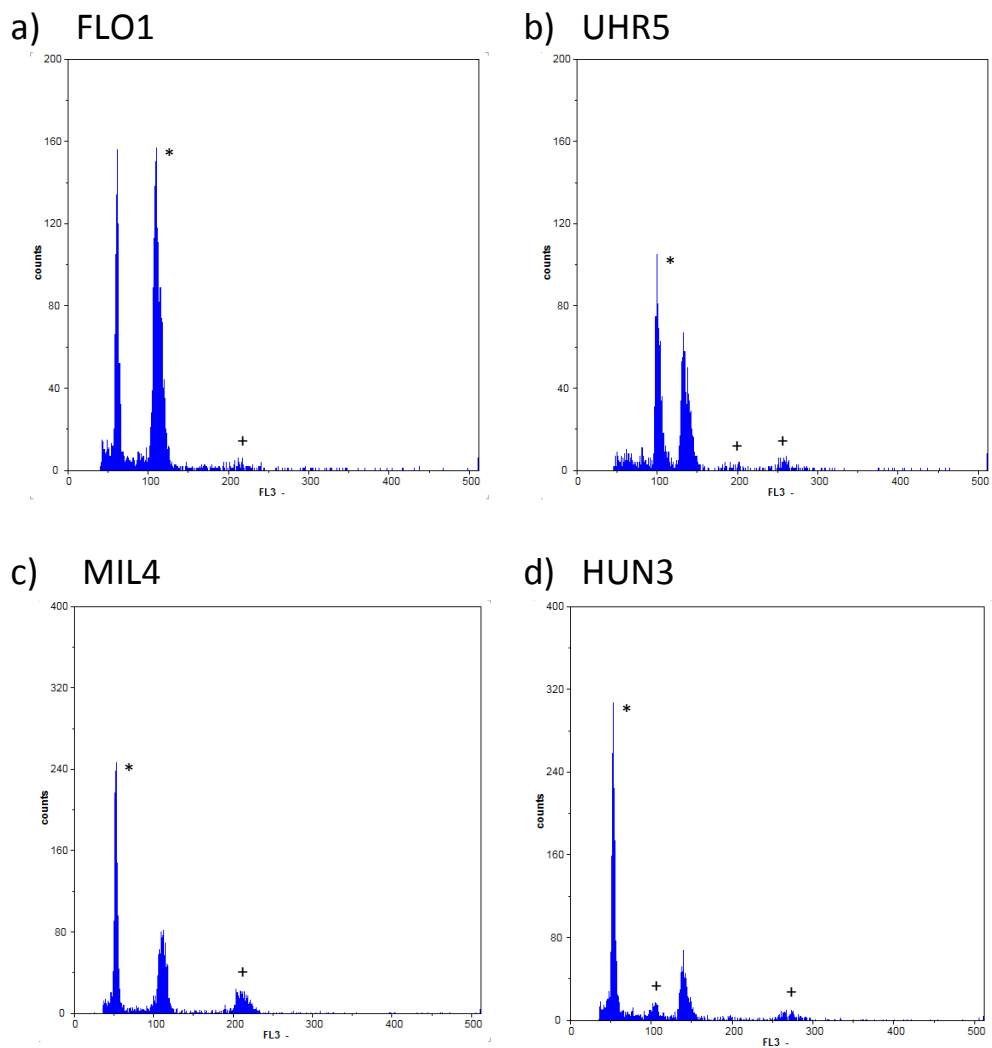
5. Výsledky

5.1 Analýza DNA-ploidní úrovně

Pomocí průtokové cytometrie byla, v rámci Panonské nížiny, zanalyzována ploidní úroveň jedinců z 41 populací. Kromě dříve zjištěné DNA-ploidní úrovně u populací taxonu *Ornithogalum kochii* (DNA-diploidní úroveň) a *O. boucheanum* (DNA-tetraploidní úroveň; Zahariadi 1980, Hrouda 2010, Píchalová 2015), byla určena DNA-ploidní úroveň populací hybridních rostlin. Tři moravské populace hybridu mají zřejmě všechny DNA-triploidní úroveň s průměrnou relativní 2C hodnotou $2C = 27,5$ pg (tab. č. 2; Píchalová 2015). U šesti analyzovaných maďarských a slovenských hybridních populací byla zjištěna průměrná relativní 2C hodnota $2C = 34$ pg s odpovídající DNA-tetraploidní úrovni. Výsledky cytometrické analýzy jsou shrnuty v tabulce č. 2 a 3, variabilita velikosti genomu znázorněna na obrázku č. 11. Příklady z výstupu píků jsou znázorněny na obr. č. 10. Geografická poloha analyzovaných vzorků rostlin jednotlivých DNA-ploidních stupňů je vyznačen na mapě č. 1.



Mapa č. 1: Výskyt DNA-ploidních úrovní u studovaných populací (fialově: diploidní populace *Ornithogalum kochii*; žlutě: triploidní populace *O. x wildtii*; modře: tetraploidní populace *O. x degenianum*; zeleně: tetraploidní populace *O. boucheanum*).



Obrázek č. 10: Příklady grafických výstupů z průtokového cytometru. Hvězdička označuje standard a křížek G2 fázi. a) *Ornithogalum. kochii* (Olomouc – CZ) měřený s *Vicia faba*; b) *O. boucheanum* (Uherčice – CZ) měřený s *V. faba*; c) triploidní hybrid (Milotice – CZ) měřený se *Secale cereale*; d) tetraploidní hybrid (Vasegerszeg – HU) měřený se *S. cereale*.

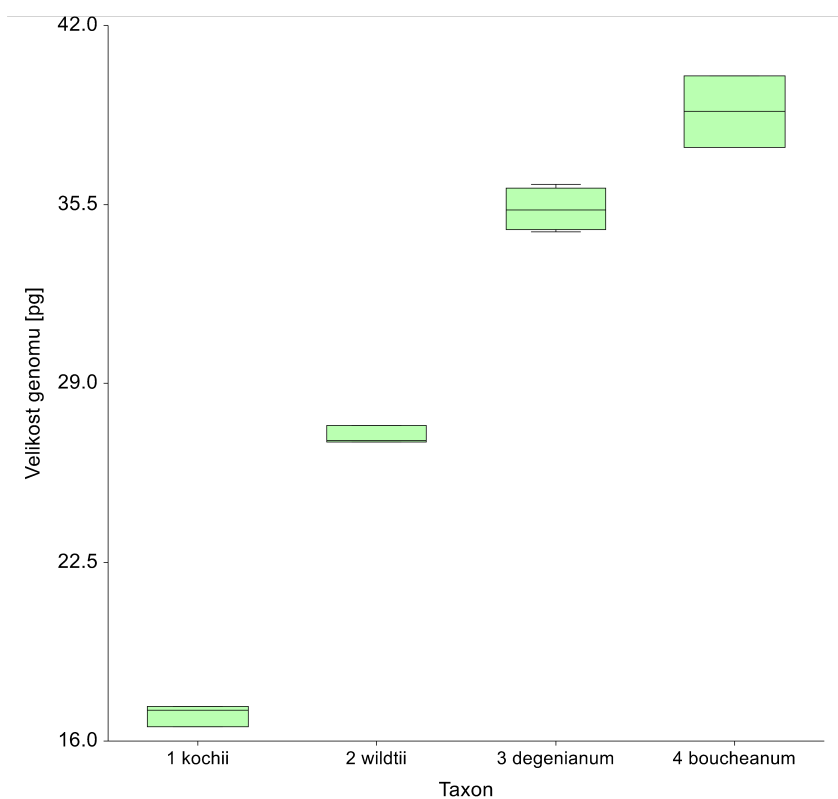
Označení lokality	Taxon (<i>Ornithogalum</i>)	Počet jedinců	DNA-ploidní stupeň	Průměrná 2C	± SD	Průměrná relativní fluorescence	± SD	Standard
GSE	<i>O. kochii</i>	5	2	17,21	0,30	-	-	<i>Vicia</i>
CSA	<i>O. kochii</i>	2	2	16,99	0,09	-	-	<i>Vicia</i>
FER	<i>O. kochii</i>	3	2	17,43	0,33	-	-	<i>Vicia</i>
KOZ	<i>O. kochii</i>	3	2	16,62	0,55	-	-	<i>Vicia</i>
BSG	<i>O. kochii</i>	5	2	17,52	0,30	-	-	<i>Vicia</i>
NIC	<i>O. kochii</i>	1	2	18,21	-	-	-	<i>Vicia</i>
CSI	<i>O. kochii</i>	1	2	17,05	-	-	-	<i>Vicia</i>
FEN	<i>O. kochii</i>	1	2	18,40	-	-	-	<i>Vicia</i>
ZOB	<i>O. kochii</i>	10	2	18,07	0,31	-	-	<i>Vicia</i>
MOR	<i>O. × wildtii</i>	19	3	27,34	0,86	-	-	<i>Secale</i>
VAS	<i>O. × degenianum</i>	7	4	36,99	0,66	-	-	<i>Secale</i>
NIC	<i>O. × degenianum</i>	1	4	34,31	-	-	-	<i>Secale</i>
LFS	<i>O. boucheanum</i>	1	4	41,70	-	-	-	<i>Vicia</i>
MOR	<i>O. boucheanum</i>	5	4	40,24	1,01	-	-	<i>Vicia</i>
NER	<i>O. kochii</i>	10	2	-	-	0,52	0,01	<i>Vicia</i>
TER	<i>O. kochii</i>	5	2	-	-	0,54	-	<i>Vicia</i>
FLO	<i>O. kochii</i>	10	2	-	-	0,54	-	<i>Vicia</i>
VIN	<i>O. kochii</i>	3	2	-	-	0,56	0,02	<i>Vicia</i>
KAR	<i>O. kochii</i>	10	2	-	-	0,53	-	<i>Vicia</i>
SLA	<i>O. kochii</i>	15	2	-	-	0,55	0,01	<i>Vicia</i>
TVVA	<i>O. kochii</i>	20	2	-	-	0,54	0,01	<i>Vicia</i>
KOM	<i>O. kochii</i>	22	2	-	-	0,53	0,01	<i>Vicia</i>
ADO	<i>O. kochii</i>	5	2	-	-	0,56	0,01	<i>Vicia</i>
PAP	<i>O. kochii</i>	6	2	-	-	0,55	0,01	<i>Vicia</i>
BLA	<i>O. kochii</i>	5	2	-	-	0,54	0,01	<i>Vicia</i>
ŠTR	<i>O. kochii</i>	3	2	-	-	1,22	0,01	<i>Secale</i>

Označení lokality	Taxon (<i>Ornithogalum</i>)	Počet jedinců	DNA-ploidní stupeň	Průměrná 2C	± SD	Průměrná relativní fluorescence	± SD	Standard
SLO	<i>O. kochii</i>	1	2	-	-	1,38	-	<i>Secale</i>
PRE	<i>O. kochii</i>	7	2	-	-	0,54	0,01	<i>Vicia</i>
PIS	<i>O. kochii</i>	5	2	-	-	0,54	-	<i>Vicia</i>
OSK	<i>O. kochii</i>	4	2	-	-	0,55	0,02	<i>Vicia</i>
MIL	<i>O. x wildtii</i>	7	3	-	-	2,08	0,04	<i>Secale</i>
PIS	<i>O. x wildtii</i>	14	3	-	-	2,15	0,02	<i>Secale</i>
KAM	<i>O. x degenianum</i>	6	4	-	-	2,88	0,04	<i>Secale</i>
ŠTR	<i>O. x degenianum</i>	2	4	-	-	2,72	0,10	<i>Secale</i>
HUN	<i>O. x degenianum</i>	7	4	-	-	2,69	0,04	<i>Secale</i>
CHL	<i>O. x degenianum</i>	3	4	-	-	2,86	0,04	<i>Secale</i>
NAD	<i>O. boucheanum</i>	4	4	-	-	1,33	0,01	<i>Vicia</i>
MIL	<i>O. boucheanum</i>	2	4	-	-	3,00	-	<i>Secale</i>
PIS	<i>O. boucheanum</i>	6	4	-	-	1,36	0,02	<i>Vicia</i>
UHR	<i>O. boucheanum</i>	6	4	-	-	1,34	0,01	<i>Vicia</i>
ŠTR	<i>O. boucheanum</i>	7	4	-	-	3,08	-	<i>Secale</i>

Tabulka č. 2: Získané hodnoty cytometrické analýzy. Seznam studovaných lokalit i s jejich použitými zkratkami je uveden v příloze č. 1.

Jedinec	Taxon (<i>Ornithogalum</i>)	DNA- ploidní stupeň	2C [pg]	± SD	1Cx [pg]	C/n [pg]	Standard
NER8	<i>O. kochii</i>	2	17,12	0,08	8,56	1,01	<i>Vicia</i>
KAR1	<i>O. kochii</i>	2	17,26	0,12	8,63	1,02	<i>Vicia</i>
ŠTR40	<i>O. kochii</i>	2	16,53	0,02	8,26	0,98	<i>Vicia</i>
MIL7	<i>O. × wildtii</i>	3	26,86	0,16	8,95	0,98	<i>Secale</i>
PIŠ11	<i>O. × wildtii</i>	3	27,47	0,05	9,16	1,00	<i>Secale</i>
PIŠ14	<i>O. × wildtii</i>	3	26,92	0,06	8,97	0,98	<i>Secale</i>
KAM1	<i>O. × degenianum</i>	4	36,22	0,15	9,05	1,04	<i>Secale</i>
KAM4	<i>O. × degenianum</i>	4	35,70	0,52	8,92	1,02	<i>Secale</i>
HUN2	<i>O. × degenianum</i>	4	34,50	0,15	8,62	0,99	<i>Secale</i>
HUN6	<i>O. × degenianum</i>	4	34,88	0,07	8,72	1,00	<i>Secale</i>
UHR2	<i>O. boucheanum</i>	4	40,17	0,35	10,04	1,06	<i>Secale</i>
ŠTR54	<i>O. boucheanum</i>	4	37,56	0,27	9,39	1,00	<i>Secale</i>

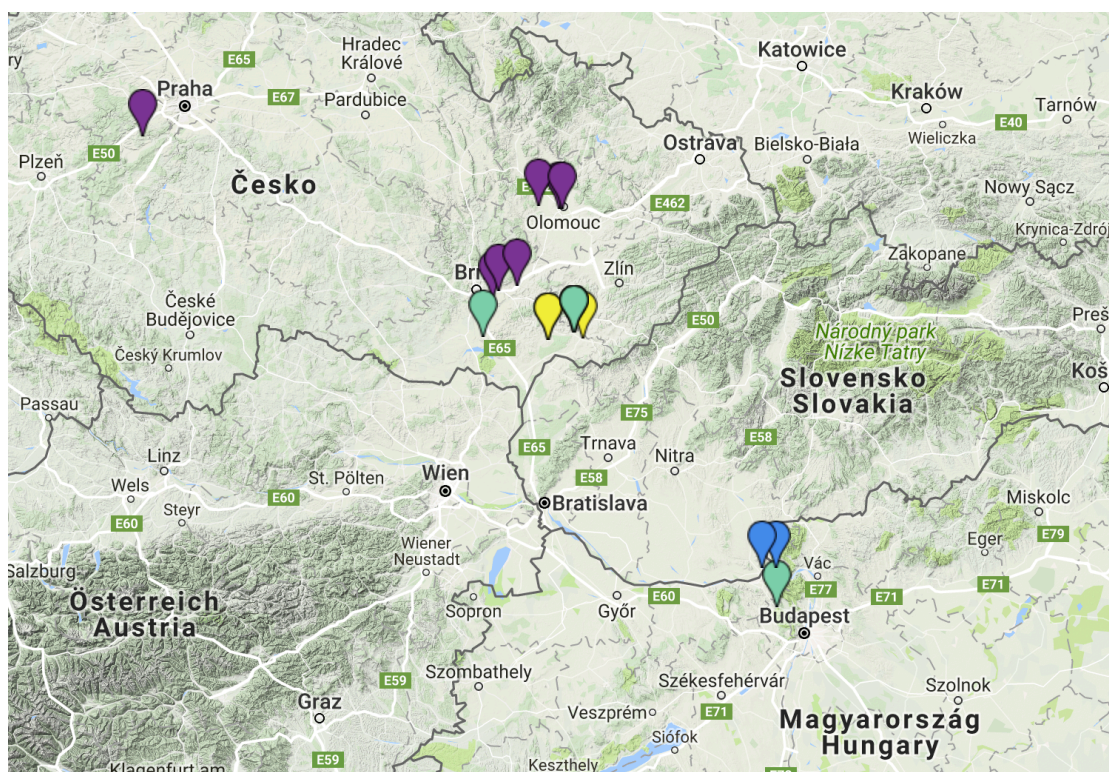
Tabulka č. 3: Variabilita absolutní velikosti genomu (2C), velikosti monoploidního genomu (1Cx) a průměrného obsahu DNA v jednom chromozomu (C/n).



Obrázek č. 11: Variabilita absolutní velikosti genomu odpovídající jednotlivým taxonům (DNA-ploidním úrovním). Tělo krabičkového diagramu znázorňuje rozpětí variability mezi spodním (25%) a horním (75%) kvantilem. Přímka uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu a vousy označují zbytek variability.

5.2 Morfologie

Morfometrická analýza byla realizována u 19 populací z celkem 15 lokalit (viz tab. č. 4, mapa č. 2). Nejvyšší počet vedlejších cibulí byl nalezen u hybridních rostlin. Z počtu 35 analyzovaných rostlin taxonu *O. × wildtii* mělo vedlejší cibule 49% jedinců. U taxonu *O. × degenianum* bylo, z celkového počtu 15 rostlin, zaznamenáno 67% jedinců vykazujících přítomnost vedlejší cibule. Procentuální srovnání zastoupení naměřených kvalitativních parametrů jednotlivých taxonů je v tabulce č. 5.



Mapa č. 2: Geografická poloha lokalit vzorků analyzovaných populací, na kterých byla provedena morfometrická analýza. (fialově: diploidní populace *O. kochii*; žlutě: triploidní populace *O. × wildtii*; modře: tetraploidní populace *O. × degenianum*; zeleně: tetraploidní populace *O. boucheanum*).

Označení lokality	Taxon (<i>Ornithogalum</i>)	Počet jedinců	DNA-ploidní stupeň
SLA	<i>O. kochii</i>	10	2
TVA	<i>O. kochii</i>	20	2
KOM	<i>O. kochii</i>	20	2
PIS	<i>O. kochii</i>	5	2
NER	<i>O. kochii</i>	10	2
TER	<i>O. kochii</i>	5	2
FLO	<i>O. kochii</i>	10	2
KAR	<i>O. kochii</i>	10	2
MOR	<i>O. × wildtii</i>	14	3
MIL	<i>O. × wildtii</i>	7	3
PIS	<i>O. × wildtii</i>	14	3
HUN	<i>O. × degenianum</i>	6	4
CHL	<i>O. × degenianum</i>	3	4
KAM	<i>O. × degenianum</i>	6	4
MOR	<i>O. boucheanum</i>	1	4
NAD	<i>O. boucheanum</i>	10	4
PIS	<i>O. boucheanum</i>	9	4
MIL	<i>O. boucheanum</i>	3	4
UHR	<i>O. boucheanum</i>	10	4

Tabulka č. 4: Přehled studovaných vzorků populací za pomoci morfometrické analýzy s uvedením jejich DNA-ploidního stupně.

Znak	<i>O. kochii</i>		<i>O. × wildtii</i>		<i>O. × degenianum</i>		<i>O. boucheanum</i>	
	celkem jedinců	podíl	celkem jedinců	podíl	celkem jedinců	podíl	celkem jedinců	podíl
v_cib	90	16%	35	49%	15	67%	33	3%
lis_v_cib	90	12%	35	29%	15	0%	33	0%
lis_p_kv	90	60%	35	23%	15	33%	33	12%
kv_ch	90	99%	35	29%	15	80%	33	0%
kv_h	90	1%	35	71%	15	20%	33	100%

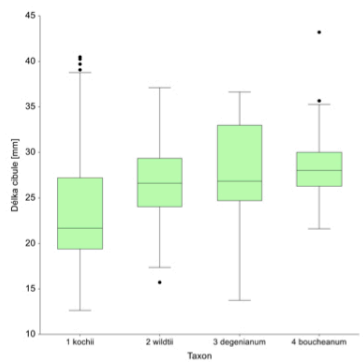
Tabulka č. 5: Porovnání kvalitativních morfologických znaků mezi studovanými taxony. Podíl vyjadřuje procentuální zastoupení jedinců s daným znakem u příslušného taxonu. Přehled zkratk znaků je uveden v tabulce č. 1.

Pro získané hodnoty kvantitativních znaků byly v programu NCSS 9 vypočteny statistické veličiny aritmetický průměr, směrodatná odchylka, minimum, maximum (tabulka č. 6). Rozdíly v hodnotách kvantitativních znaků mezi jednotlivými taxony byly testovány pomocí neparametrického Kruskal-Walisova testu. Analýza prokázala signifikantní rozdíl mezi všemi čtyřmi studovanými taxony u všech znaků, kromě počtu květů (tabulka č. 6). Rozpětí variability jednotlivých znaků je na obrázku č. 12.

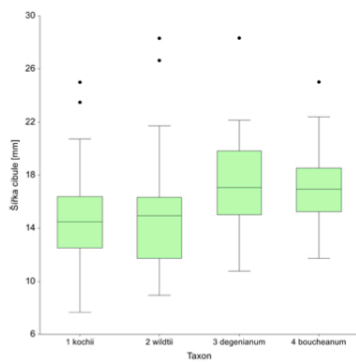
Znak	Taxon (<i>Ornithogalum</i>)																		H	p		
	<i>O. kochii</i>						<i>O. × wildtii</i>						<i>O. × degenianum</i>								<i>O. boucheanum</i>	
	μ	SD	min.	max.	μ	SD	min.	max.	μ	SD	min.	max.	μ	SD	min.	max.	μ	SD	min.	max.	H	p
d_cib	23,71	6,50	12,65	40,48	26,44	4,85	15,73	37,13	27,94	6,17	13,75	36,63	28,90	4,15	21,60	43,20	29,12				29,12	<0,01
s_cib	14,53	3,25	7,66	25,00	15,04	4,31	8,95	28,31	17,81	4,07	10,77	28,33	17,22	2,77	11,74	25,02	17,31				17,31	<0,01
d_v_cib	2,39	5,96	0,00	28,66	9,56	10,34	0,00	26,63	15,95	12,60	0,00	35,81	0,49	2,80	0,00	16,08	22,76				22,76	<0,01
s_v_cib	1,10	2,72	0,00	12,29	4,73	5,58	0,00	21,66	7,35	6,69	0,00	20,72	0,23	1,32	0,00	7,61	22,49				22,49	<0,01
d_lod	19,12	5,37	6,50	35,00	38,77	7,50	25,00	54,00	42,40	6,05	32,00	53,00	50,02	7,89	30,50	69,00	131,99				131,99	<0,01
d_lis	21,97	6,03	10,00	40,00	37,64	7,85	21,00	56,00	41,27	8,93	24,50	54,00	43,57	8,16	27,00	61,00	112,70				112,70	<0,01
s_lis	2,73	0,82	1,16	5,39	6,22	2,38	0,80	11,35	6,64	2,23	3,62	11,07	10,84	2,74	6,86	18,64	125,94				125,94	<0,01
d_kv_sto	29,69	10,12	12,56	57,88	12,95	3,98	5,68	23,81	17,06	7,63	5,62	30,24	11,49	1,56	8,59	6,34	106,79				106,79	<0,01
d_list	16,70	4,88	7,05	26,70	17,34	5,03	9,60	30,68	22,20	3,71	16,22	27,24	21,10	3,41	15,57	27,76	19,70				19,70	<0,01
d_sem	2,49	0,42	1,81	3,48	2,83	0,67	1,72	5,19	2,98	0,31	2,55	3,70	4,61	1,59	2,14	8,13	60,67				60,67	<0,01
d_vnei_o	15,04	2,00	11,14	19,62	16,39	2,91	12,07	22,97	18,57	2,75	12,79	21,90	23,32	2,20	19,64	27,86	84,89				84,89	<0,01
s_vnei_o	4,24	0,81	2,55	5,99	4,66	0,87	3,32	7,26	5,07	1,14	3,11	6,54	5,79	1,08	4,04	7,91	42,52				42,52	<0,01
d_vnit_o	13,84	1,85	9,79	18,90	15,96	2,63	11,97	21,54	17,50	3,24	11,42	22,66	22,93	1,87	19,49	26,39	94,93				94,93	<0,01
s_vnit_o	3,61	0,72	2,22	6,13	4,57	0,72	3,02	5,77	4,93	1,25	3,01	6,83	5,61	1,01	4,15	7,75	82,64				82,64	<0,01
s_lem_o	1,12	0,19	0,67	1,65	1,28	0,27	0,57	1,84	1,36	0,34	0,67	2,07	1,51	0,42	0,74	2,34	32,04				32,04	<0,01
d_nit	8,37	0,94	6,42	10,62	9,59	1,20	6,11	11,34	11,26	0,98	9,41	12,82	13,60	1,53	11,45	16,92	109,10				109,10	<0,01
s_nit_v	1,05	0,27	0,55	1,77	1,65	0,49	0,74	2,83	1,99	0,47	1,03	2,62	2,58	0,48	1,78	3,45	110,84				110,84	<0,01
s_nit_b	1,60	0,27	1,05	2,27	1,77	0,30	1,13	2,39	2,03	0,29	1,61	2,50	2,88	0,47	1,92	4,00	88,66				88,66	<0,01
p_list	5,28	2,61	0,00	11,00	4,54	1,22	2,00	8,00	3,00	0,76	2,00	4,00	3,52	0,80	1,00	5,00	26,02				26,02	<0,01
p_květ	10,19	3,82	4,00	25,00	9,69	3,80	3,00	18,00	9,93	3,13	5,00	15,00	10,88	2,45	5,00	16,00	3,68				3,68	0,16

Tabulka č. 6: Porovnání hodnot kvantitativních znaků mezi studovanými taxony. Vypočtené veličiny: μ = aritmetický průměr, SD = směrodatná odchylka, min = minimum, max = maximum, H = hodnota testového kritéria a p = síla testu. Přehled zkratk znaků je uveden v tabulce č. 1.

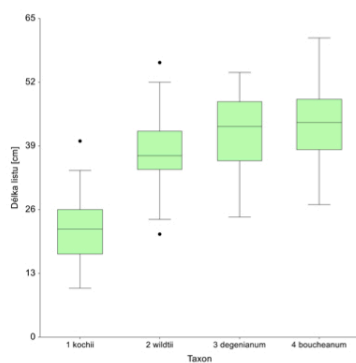
a) Délka cibule



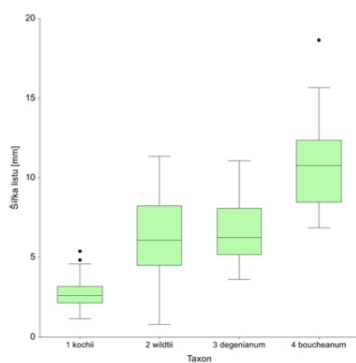
b) Šířka cibule



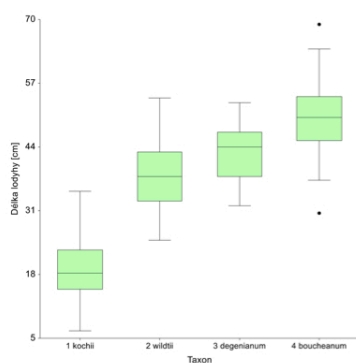
c) Délka listu



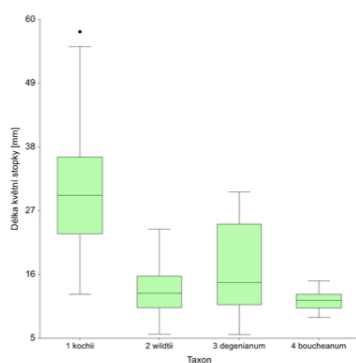
d) Šířka listu



e) Délka lodyhy

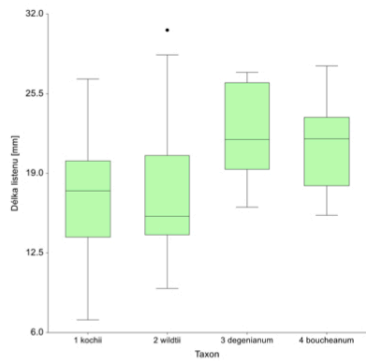


f) Délka květní stopky

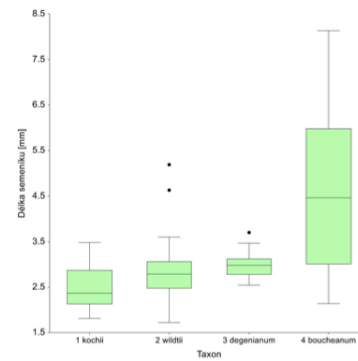


Obrázek č. 12: Boxploty (a–p) znázorňující rozpětí variability jednotlivých znaků mezi taxony *Ornithogalum kochii* (2x), *O. × wildtii* (3x), *O. × degenianum* (4x), *O. boucheanum* (4x). Tělo krabičkového diagramu znázorňuje rozpětí variability mezi spodním (25%) a horním (75%) kvartilem. Přímka uvnitř těla odpovídá hodnotě mediánu, vousy označují zbytek variability a kolečka odlehle hodnoty.

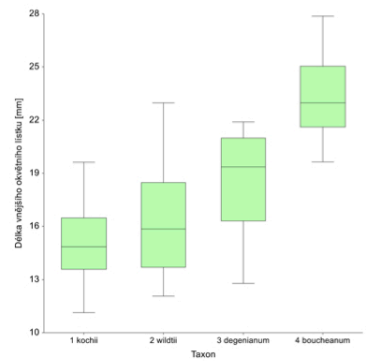
g) Délka listenu



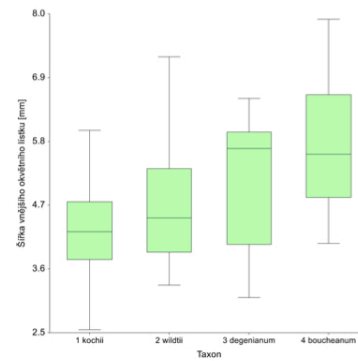
h) Délka semeníku



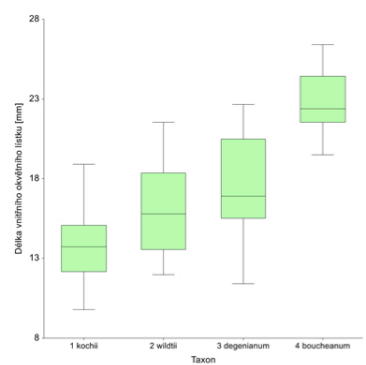
i) Délka vnějšího okvětního lístku



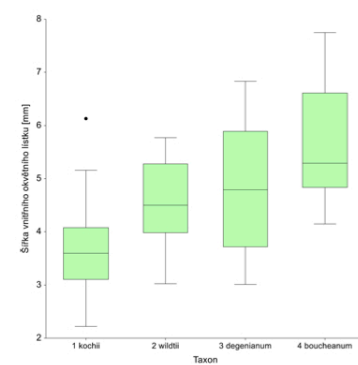
j) Šířka vnějšího okvětního lístku



k) Délka vnitřního okvětního lístku

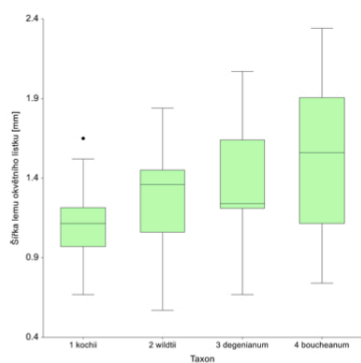


l) Šířka vnitřního okvětního lístku

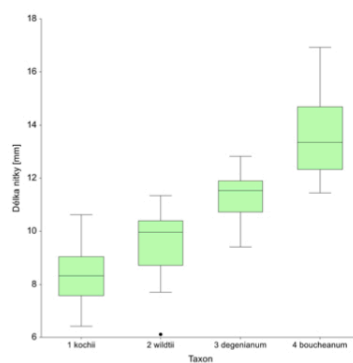


Obrázek č. 12: Pokračování.

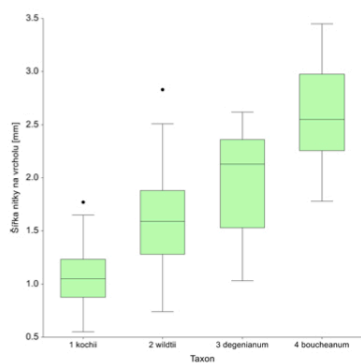
m) Šířka lemu okvětního lístku



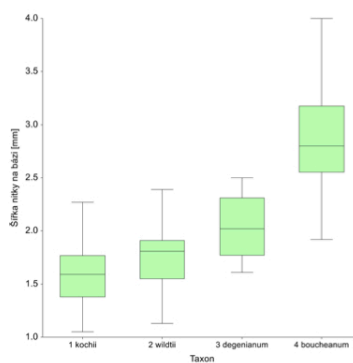
n) Délka nitky



o) Šířka nitky na vrcholu



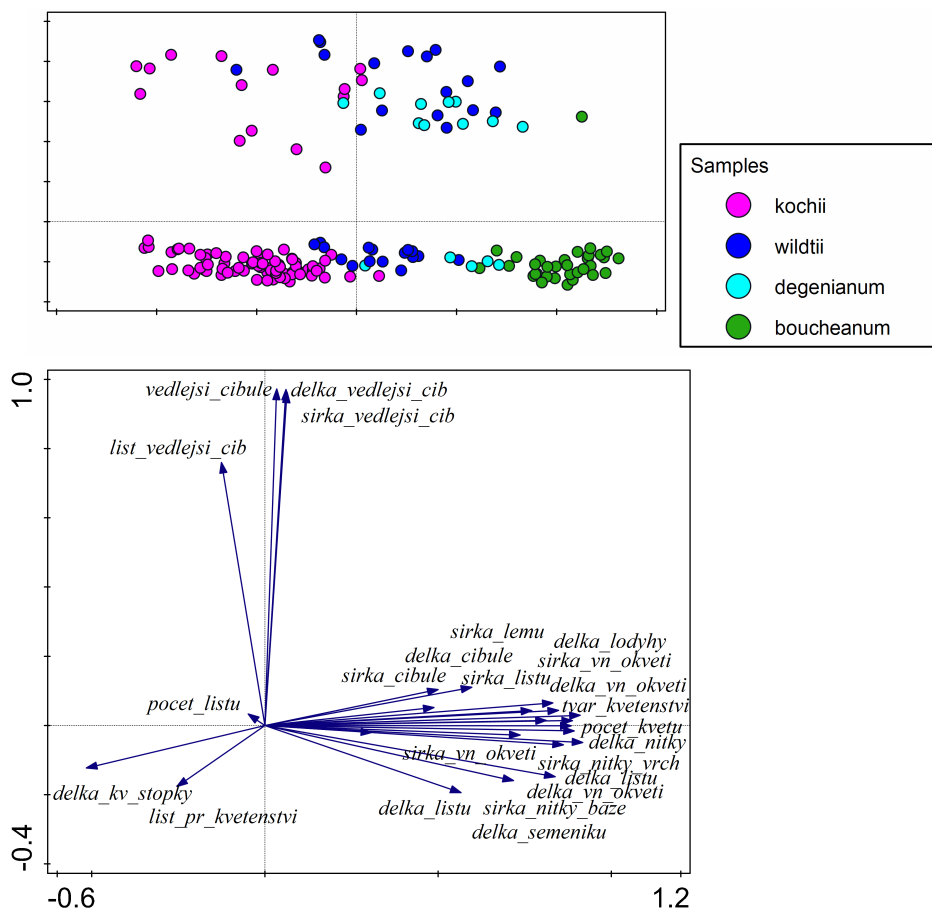
p) Šířka nitky na bázi



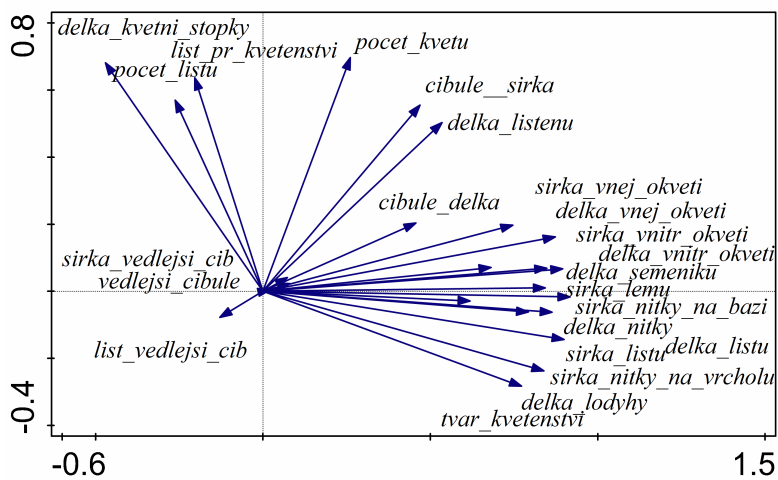
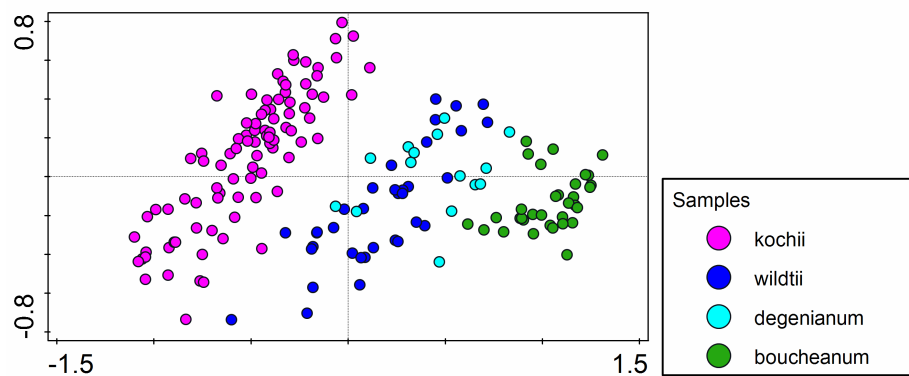
Obrázek č. 12: Pokračování.

5.2.1 Analýza hlavních komponent (PCA)

Před samotným provedením mnohorozměrných analýz byla testována vzájemná korelace studovaných znaků. Jelikož spolu žádná dvojice znaků výrazně nekorelovala, byly pro následující PCA použity všechny znaky. První osa vysvětluje 41,1% celkové variability. Druhá osa vysvětluje 14,1% celkové variability a lze podle ní pozorovat celkové rozložení souboru, které hlavně ovlivňuje přítomnost/nepřítomnost vedlejších cibulí. S touto osou tedy nejvíce korelují znaky charakterizující vedlejší cibule, list vedlejší cibule, délka vedlejší cibule a šířka vedlejší cibule. Nejedná se nicméně o znaky výrazně diskriminační, za pomoci kterých by jednotlivé ploidní úrovně/taxony byly od sebe odděleny (viz obr. č. 13). Třetí osa vysvětluje 10,6% celkové variability. Při zobrazení třetí osy je z ordinačního diagramu patrný rozdíl mezi studovanými skupinami, přestože rozložení skupin výrazně nekoreluje ani s jednou z os (viz obr. č. 14). Na rozlišení jednotlivých ploidních úrovní se nejvíce podílejí znaky počet listů, list přerůstající květenství, délka květní stopky, délka stvolu, tvar květenství, šířka nitky, aj.



Obrázek č. 13: PCA ordinační diagram s použitím hodnot morfologických znaků pro jednotlivé jedince. První dvě osy vysvětlují 55,2% celkové variability.

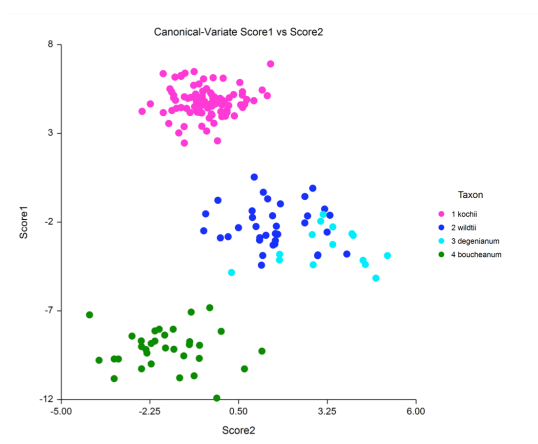


Obrázek č. 14: PCA ordinační diagram s použitím hodnot morfologických znaků pro jednotlivé jedince. První a třetí osa vysvětluje 51,7% celkové variability.

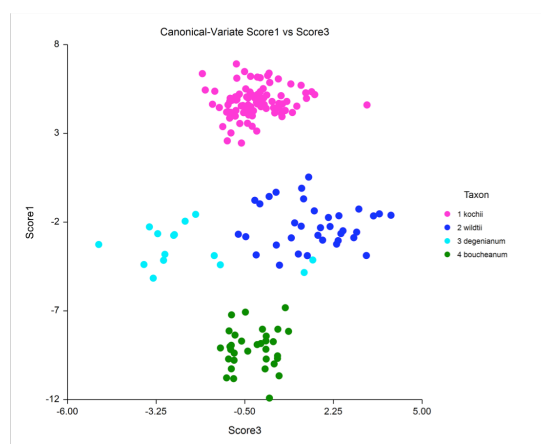
5.2.2 Kanonická diskriminační analýza (CDA)

V rámci kanonické diskriminační analýzy byly použity všechny studované znaky. Analýza ukázala statisticky průkazný rozdíl mezi všemi čtyřmi studovanými skupinami (1. osa $F = 30$, $p < 0,001$; 2. osa $F = 9,9$, $p < 0,001$; 3. osa $F = 7$, $p < 0,001$). Podle první kanonické osy se od sebe navzájem odlišily 3 skupiny (1. růžová: diploidní *O. kochii*; 2. modrá: hybridní rostliny; 3. zelená: tetraploidní *O. boucheanum*). Podle druhé kanonické osy došlo k náznaku oddělení triploidních a tetraploidních hybridních jedinců (viz obr. č. 15). Podle třetí kanonické osy došlo k téměř úplnému odlišení 2 skupin hybridních jedinců (viz znaky v tabulce č. 7 a obr. č. 16).

Na rozlišení podle první kanonické osy měly největší vliv znaky šířka vnějšího okvětního lístku, šířka lemu okvětního lístku, šířka nitky na vrcholu, tvar květenství a přítomnost vedlejší cibule. Na rozlišení podle třetí kanonické osy měly největší vliv znaky šířka lemu okvětního lístku, délka nitky, šířka nitky na bázi, přítomnost listu vedlejší cibule a tvar květenství. Korelační koeficienty pěti nejvýznamnějších znaků pro každou kanonickou osu jsou vyznačeny tučně v tabulce č. 7.



Obrázek č. 15: Diagram kanonické diskriminační analýzy pro jednotlivé jedince studovaných taxonů.



Obrázek č. 16: Diagram kanonické diskriminační analýzy pro jednotlivé jedince studovaných taxonů.

Variable	Variante 1	Variante 2	Variante 3
d_cib	0,031066	-0,033697	0,010290
s_cib	-0,005588	0,050567	-0,116086
d_v_cib	-0,019375	0,135687	-0,056876
s_v_cib	-0,045957	0,110890	0,042839
d_lod	-0,140952	0,038292	-0,006839
d_lis	0,024147	0,026710	0,048465
s_lis	-0,211885	-0,055320	-0,042051
d_kv_sto	0,113836	-0,034534	-0,014056
d_list	-0,049905	0,124038	-0,085528
d_sem	-0,142698	-0,340467	-0,162840
d_vnej_o	0,003094	0,050723	0,057824
s_vnej_o	0,389454	-0,274306	-0,012187
d_vnit_o	-0,284159	-0,254189	0,075262
s_vnit_o	0,027252	0,410009	0,220804
s_lem_o	-0,519544	-0,503139	0,230988
d_nit	-0,268741	-0,203589	-0,610706
s_nit_v	-0,645632	-1,185291	-0,075200
s_nit_b	-0,530136	1,169343	-0,579640
v_cib	0,570149	-0,815758	0,050119
lis_v_cib	-0,018942	-1,686319	0,860614
lis_p_kv	-0,057079	-0,424910	-0,102910
kv_ch/kv_h	-0,693406	-0,418498	2,982613
p_list	0,080311	0,083396	0,211730
p_květ	0,062074	-0,060368	0,080759

Tabulka č. 7: Hodnoty korelací měřených morfologických znaků s příslušnou kanonickou proměnnou (osou) pro 4 skupiny. Přehled zkratk znaků je uveden v tabulce č. 1.

	Predikované				
Skutečné	<i>O. kochii_2x</i>	<i>O. × wildtii_3x</i>	<i>O. × degenianum_4x</i>	<i>O. boucheanum_4x</i>	Celkem
<i>O. kochii_2x</i>	90	0	0	0	90
<i>O. × wildtii_3x</i>	0	33	2	0	35
<i>O. × degenianum_4x</i>	0	2	13	0	15
<i>O. boucheanum_4x</i>	0	0	0	33	33
Celkem	90	35	15	33	173

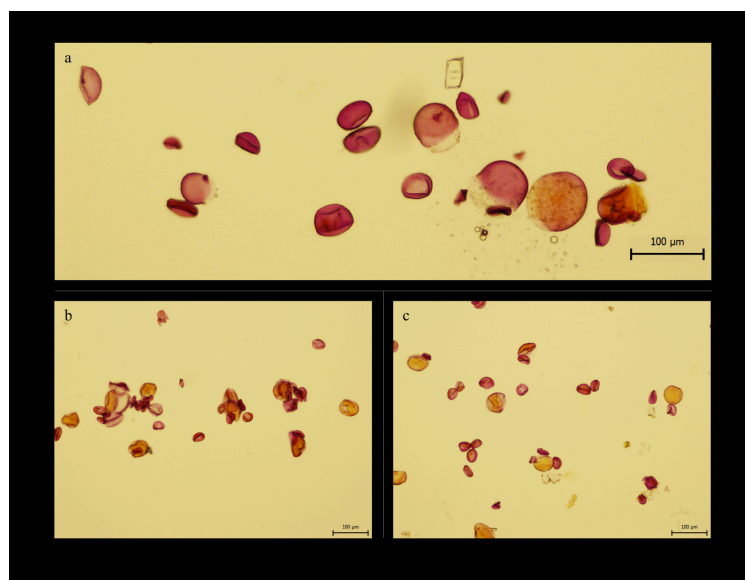
Tabulka č. 8: Klasifikační tabulka vyjadřující účinnost diskriminační funkce pro rozlišení jednotlivých cytotypů/taxonů. Redukce v klasifikační chybě v důsledku využití diskriminační funkce při náhodné klasifikaci jedinců je 96,9%.

5.3 Viabilita pylových zrn

Orientační analýza viability pylu byla realizována u 2 vybraných populací hybridních rostlin. U každého vzorku bylo průměrně spočítáno a klasifikováno 259 pylových zrn v pěti zorných polích. Petersonova technika barvení jednoznačně rozlišila porušená pylová zrna (červeně zbarvená) od neporušených (žlutě zbarvených). U čtyř analyzovaných rostlin bylo celkem 21% viabilního pylu a 79% neviabilního. Procentuální srovnání zastoupení viabilních pylových zrn u obou hybridních taxonů je uvedeno v tabulce č. 9. Fotografie pylu tří testovaných jedinců jsou zahrnuty do obrázku č. 17.

Jedinec	Červená pylová zrna	%	Žlutá pylová zrna	%
HUN3	436	83	89	17
HUN5	236	74	83	26
PISA	82	77	24	23
PISB	71	84	14	16
μ	206	79	53	21

Tabulka č. 9: Porovnání viabilních a neviabilních pylových zrn podle zbarvení. Viabilní zrna – žlutá. Neviabilní zrna – červená. HUN3, 5 = *O. × degenianum* (Vasegerszeg) a PISA, B = *O. × wildtii* (Moravský Písek). μ vyjadřuje průměrné zastoupení pylových zrn a procentuální životnost pylu všech jedinců.



Obrázek č. 17: Pylová zrna: a) *O. × wildtii* (Moravský Písek), b), c) *O. × degenianum* (Vasegerszeg). Viabilní pylová zrna jsou žlutě zbarvená, neviabilní červeně.

6. Diskuze

6.1 Cytologie v rodu *Ornithogalum*

Na území východní části střední Evropy, České republiky, Slovenska a Maďarska byly cytologicky analyzovány vzorky celkem 41 populací (259 rostlin) rodu *Ornithogalum*. Měření metodou průtokové cytometrie (Doležel & al. 2007) realizované na větším vzorku rostlin potvrzuje a upřesňuje zjištění učiněné v předchozí bakalářské práci (Píchalová 2015). Z měření vyplývá, že se od sebe jednotlivé populace všech 4 taxonů liší DNA-ploidní úrovní. Rostliny *O. kochii* jsou DNA-diploidní ($2n = 2x \sim 18$), což odpovídá údajům v literatuře (Hrouda 2010). Populace *O. boucheanum* se vyznačují DNA-tetraploidii ($2n = 4x \sim 28$; Purger & al. 2017). Hybridní populace byly buď DNA-triploidní (*O. × wildtii*; $2n = 3x \sim 23$), což je také v souladu s publikovanými chromozomovými počty (Hrouda 1980) nebo DNA-tetraploidní (*O. × degenianum*). Z analýzy průtokové cytometrie je zřejmé, že se DNA-ploidní úroveň maďarských a slovenských hybridů liší od českých (přesněji moravských) hybridů. Z toho plyne předpoklad, že by se od sebe měly odlišovat i počtem chromozomů. Bohužel se v průběhu studia nepodařilo optimalizovat metodu, kterou by bylo možné spočítat chromozomy u jednotlivých hybridů. Při klasickém počítání obarvených chromozomů pod mikroskopem v rodu *Ornithogalum* činí největší problém velký počet drobných chromozomů a jejich tendence se držet pohromadě. Tuto vlastnost, tj. tendenci se shlukovat k sobě svými lepivými konci, popisuje ve své práci Britton (1951). Karyologické údaje pro hybridní rostliny existují jen pro populace v okolí Moravského Písku a Královského Chlmce na východním Slovensku. Pro rostliny z obou těchto území je udáván triploidní počet $2n = 23$ (Hrouda 1980). Zjištění, že rostliny z dalších dvou oblastí výskytu jsou pravděpodobně tetraploidní je proto překvapivé.

Absolutní velikost genomu odpovídá jednotlivým DNA-ploidním úrovním taxonů. I při poměrně malém počtu vzorků byla detekována poměrně značná variabilita ve velikost genomu (viz tabulka č. 3). Tato variabilita může být dána buď aneuploidii, která je u některých studovaných druhů známa (Hrouda 1980, viz dále) nebo přítomností rozdílného množství repetitivních sekvencí v genomu jednotlivých rostlin (Bennetzen & al. 2005). Z obrázku č. 11 lze odvodit, že tělo krabičkového diagramu *O. × degenianum* je větší než tělo *O. × wildtii*. Tuto skutečnost dokládá také tabulka č. 3.

Podle získaných výsledků jsou studované hybridní rostliny ze Slovenska a Maďarska (DNA-tetraploidi) jsou tedy ve velikosti genomu variabilnější než moravské rostliny (DNA-triploidi) a liší se od sebe navzájem průměrnou velikostí genomu. Slovenské populace mají průměrnou hodnotu absolutní velikosti genomu $2C = 35,96$ pg a maďarské $2C = 34,68$ pg. S ohledem na tyto údaje, je zřejmé, že se hybridí budou navzájem lišit i ve složení rodičovských druhů nebo různou kombinací rodičovských genomů, což bude diskutováno v kapitole č. 6.5. Dalším zajímavým zjištěním je variabilita ve velikosti genomu u *O. boucheanum*, kde se od sebe navzájem liší analyzované české ($2C = 40,17$ pg) a maďarské ($2C = 37,56$ pg) populace.

Podle Hroudy (2010) se v rámci rodu *Ornithogalum* objevují rostliny s aneuploidním počtem chromozomů (rostliny, které nemají přesný násobek své chromosomové řady např. u *O. kochii* ($2n = 19, 21$) u *O. boucheanum* ($2n = 30$; Zahariadi 1980) a u *O. × wildtii* ($2n = 24$; Hrouda 1980), což by mohlo případně vysvětlovat zjištěnou variabilitu ve velikosti genomu. Nabízí se otázka, zdali se u taxonu *O. × degenianum* nachází jedinci s aneuploidním počtem chromozomů také a v jaké míře.

6.2 Rozšíření a výskyt hybridních rostlin v Evropě

Hybridní rostliny z rodu *Ornithogalum* se vyskytují jen ve stř. Evropě, pouze v oblasti Panonské nížiny. Podle literatury se nachází nejhojněji na j. Moravě v oblasti Bzeneckých písků mezi Kyjovem, Mistřínem a Moravským Pískem. Mimo naše území byl jejich výskyt zaznamenán na j. Slovensku, kde zabírají oblast mezi Kamenínem, Štúrovem a Chľabou. Potom se také objevují v okolí Stredy nad Bodrogom a Kráľovského Chlmce na jv. Slovensku. Na území Maďarska je znám pouze z okolí Veszprému (Polgár 1928, Hrouda 1980, Hrouda 2010). V rámci této práce byly prozkoumány všechny výše uvedené oblasti, až na oblast v. Slovenska (viz příloha 1).

Rostliny mezidruhového hybrida odpovídající DNA-triploidnímu cytotypu *O. × wildtii* byly prvně prokázány karyologickou studií provedenou v 80. letech Hroudou (1980). Počet chromozomů nebyl pro ně do té doby udáván. Analyzovaný československý materiál vykazoval většinou počet $2n = 23$. Taxon *O. × wildtii* je mimo území České republiky znám pouze v Maďarsku a na Slovensku, kde je pravděpodobně v mnoha případech zaměňován s taxonem *O. × degenianum*. Hrouda (2010) všechny jemu známé hybridní populace považoval za jeden taxon *O. × wildtii*, do něhož zahrnoval

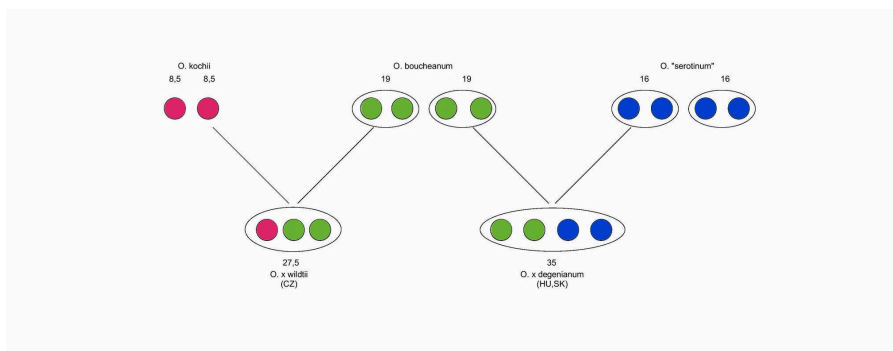
i taxon *O. × degenianum*. Provedené měření potvrzuje rozšíření křížence DNA-triploidních hybridních rostlin pouze na území ČR. Je překvapivé, že všechny studované populace ze Slovenska a Maďarska byly za pomoci průtokové cytometrie vyhodnoceny jako DNA-tetraploidní a pravděpodobně tedy neodpovídají současným představám o tom, že se na území bývalého Československa vyskytují jen triploidní hybridi (1980). S jistotou nelze tvrdit, že analyzovaní DNA-tetraploidi nemohou být Hroudovi triploidi, protože u nich nebyly zatím spočítány jednotlivé chromozomy.

Zajímavé jsou výsledky studia společného výskytu různých cytotypů pro jednotlivé populace. Předpokladem pro hybridizaci je, že se hybrid bude vyskytovat na stejné lokalitě jako jeho rodiče nebo alespoň v její bezprostřední blízkosti (Briggs & Walters 2001). V rámci této práce se podařilo nalézt pět smíšených populací. Tři na Moravě, po jedné na Slovensku a v Maďarsku. U Moravského Písku byla objevena jedna populace, ve které se nacházel taxon *O. × wildtii* společně s oběma jeho rodiči, což odpovídá Hroudově (2010) údaj. Na jiných lokalitách v této oblasti a lokalitě u Milotic se vyskytoval hybrid pouze s jedním rodičem a to druhem *O. boucheanum*. Na Moravě tedy nebyla nalezena žádná populace, kterou by tvořily jen hybridní jedinci bez přítomnosti alespoň jednoho z rodičů v okruhu několika desítek metrů. Na Slovensku v okolí Štúrova se hybrid vyskytuje především v přítomnosti *O. boucheanum*. Zajímavé je, že diploidní rostliny, které odpovídají taxonu *O. kochii* (s. str.), v okolí nalezeny nebyly. V okolí jedné z populací hybridu potenciální rodiče objeveni nebyli a lze tak předpokládat, že se zde vyskytuje zcela samostatně a tvoří tak (sub)populaci, která je od předpokládaných rodičovských druhů vzdálená více než 500 m (příloha 1). V tomto kontextu je také zajímavé, že v okolí populací hybridů se v tomto území poměrně často vyskytují také polyploidní rostliny z okruhu *O. umbellatum* (DNA-tetraploidi a DNA-pentaploidi; Štolfová 2017). Na severozápadě Maďarska byla objevena pouze jediná smíšená populace, kde je DNA-tetraploidní hybrid doprovázen jen jedním ze svých předpokládaných rodičů a to taxonem *O. kochii*. Společný výskyt hybridů s předpokládanými rodiči nemusí nutně znamenat, že z těchto (dnes) přítomných rodičů daná populace vznikla, a to i vzhledem k velmi blízkým ekologickým nárokům všech diskutovaných taxonů, díky nimž se taxony mohou setkávat i druhotně na společných místech. Na ostatních lokalitách tvořily hybridní rostliny zřejmě zcela samostatnou (sub)populaci.

6.3 Rodičovské druhy

Z literatury, ale i vlastních poznatků je patrné, že křížení mezi diploidem a tetraploidem je obvykle neúspěšné, protože se semena intercytotypového hybridu nevyvíjejí normálně a tudíž jsou většinou neživotaschopná. Obtíže při tvorbě triploidních životných zárodků semen vzniklých křížením diploid-tetraploid a tetraploid-diploid se nazývají termínem „triploidní blok“ (triploidní hybrid je sice kvůli lichoploidii sterilní, ale tvoří populace díky vegetativnímu rozmnožování; Marks 1966). Bariéra při tvorbě triploidních jedinců může být poměrně velká, ale podle Ramseyho a Schemskeho (1998) je často neúplná. To je zřejmě případ studovaných triploidních hybridů *O. × wildtii*. Ti podle literatury vznikají hybridizací mezi diploidem (*O. kochii*) a tetraploidem (*O. boucheanum*), a to právě i přes přítomnost triploidního bloku mezi těmito cytotypy (Hrouda 1980, Hrouda 2010). Vzniku hybridu *O. × wildtii* z těchto rodičů může nasvědčovat i námi pozorovaný výskyt těchto dvou taxonů v populacích hybridů nebo alespoň v jejich blízkém okolí.

Hypoteticky by triploidní hybrid *O. × wildtii* mohl vznikat z redukované gamety *O. kochii*, jež má 9 chromozomů a průměrnou zjištěnou velikost genomu přibližně $1C = 8,5$ pg, a redukované gamety tetraploidního rodiče *O. boucheanum*, jež má 19 chromozomů a průměrnou zjištěnou velikost genomu přibližně $1C = 19$ pg. Výslednou velikostí genomu vyprodukovaného triploida by pak byl součet těchto hodnot a činí $2C = 27,5$ pg (viz obr. č. 18). Možností vzniku hypoteticky tetraploidního („DNA-tetraploidního“) hybridu *O. × degenianum* je více. Pokud platí, že tento hybrid má opravdu tetraploidní počet chromozomů, tak první možností je, že životaschopná semena, která vznikají z křížení mezi diploidem (*Ornithogalum kochii*) a tetraploidem (*O. boucheanum*), jsou obvykle tetraploidní a vznikají z neredukované gamety diploidního rodiče a redukované gamety tetraploidního rodiče (Cooper 1951, Milbocker & al. 1969, Esen & al. 1973). Druhou možností je vznik hybridu ze dvou tetraploidních rodičů. Této hypotéze nahrává zjištěný výskyt tetraploidních rostlin „*O. serotinum*“ z okruhu *O. umbellatum* přímo na lokalitách DNA-tetraploidních (předpokládaně tetraploidních) hybridních rostlin (viz obr. č. 18; Hrouda 1980, Štolfová 2017). Další možností je, že diskutovaný hybrid *O. × degenianum* má ve skutečnosti jinou ploidii (počet chromozomů), což je třeba ještě vyloučit dalším studiem.



Obrázek č. 18: Hypotetické schéma vzniku triploidních a tetraploidních hybridů a jejich průměrných velikostí genomů z předpokládaných rodičovských taxonů (diploidní *O. kochii*, tetraploidní *O. boucheanum* a *O. „serotinum“*; cf. Štolfová 2017). Každé kolo znázorňuje jednu chromozomovou sadu.

6.4 Morfologická variabilita studovaných populací *Ornithogalum* v Panonské nížině

Morfologická analýza prokázala signifikantní rozdíl mezi všemi čtyřmi studovanými taxony (*O. kochii*, *O. boucheanum*, *O. × wildtii* a *O. × degenianum*) téměř u všech znaků (viz tabulka č. 6). Na rozlišení jednotlivých cytotypů se nejvíce podílely znaky počet listů, délka hlavní cibule, zda list převyšuje květenství, délka květní stopky, délka stvolu, tvar květenství, šířka nitky. Předpokládaní rodiče, tedy *O. boucheanum* a diploidní nebo tetraploidní taxon z okruhu *O. umbellatum*, jsou fylogeneticky poměrně vzdálení, a tak se také liší řadou morfologických znaků (Martínez-Azorín & al. 2010). Kromě statnějšího vzrůstu, širších listů a větších květů se *O. boucheanum* od *O. kochii* mají lišit také na vrcholu širšími nitkami a květními stopkami kratšími než příslušné květy (Hrouda 2010). Provedené morfologické analýzy tyto rozdíly potvrzují. Literatura dále uvádí intermediární vzhled hybridů, přestože se většina z nich vyskytuje v populaci jen s jedním rodičem nebo i zcela bez rodičů. Podle Hroudy (1980) mají tvořit výjimku rostliny nacházející se v okolí Štúrova, které svým vzhledem a délkou květních stopek se mají blížit více rodiči *O. boucheanum*. Intermediární postavení mezi oběma rodiči potvrzují také provedené analýzy. V mnohorozměrných analýzách se nicméně ukazuje, že DNA-triploidní a DNA-tetraploidní rostliny se navzájem liší v několika znacích (např. v šířce a délce nitky a v průměrné délce listu). Tento fakt by mohl odpovídat Hroudově (1980) postřehu o větší podobnosti rostlin z okolí Štúrova rodičovskému druhu *O. boucheanum*, protože právě v této oblasti byly pozorovány DNA-tetraploidní hybridní rostliny. Pokud srovnáme morfologické popisy *O. × wildtii* a *O. × degenianum* (Polgár 1928, Hrouda 1980), zjistíme, že by se tyto taxony měly odlišovat právě v délce tyčinek (5-7 mm u *O. × wildtii* a 7-8 mm u *O. × degenianum*) a do jisté míry také v délce

okvětních lístků (12-19 mm u *O. × wildtii* a 18-20 mm u *O. × degenianum*). Znaky analyzovaných DNA-triploidních a DNA-tetraploidních hybridních rostlin poměrně dobře se znaky v těchto popisech koreluje.

U polyploidů dochází často ke změně tempa růstu nebo ontogenetických procesů jako je pozdější kvetení, změna délky fenofáze, eventuálně i změna životní formy (Stebbins 1940, Cramer 1999, Levin 2002, Ramsey & Schemske 2002). Z literatury a našeho pozorování je patrné, že se doba kvetení všech studovaných taxonů prolíná. *O. kochii* začíná kvést v průběhu dubna a kvete až do května. Na začátku května vykvetá *O. boucheanum* a chvíli po něm rozkvétají také hybridy, takže kvetou většinu času společně (Polgár 1928, Hrouda 2010).

6.5 Variabilita pylu u hybridních rostlin

V rámci této práce byla zjišťována orientační viabilita pylu. Při srovnání obou cytotypů se procentuální zastoupení viabilních/neviabilních pylových zrn ve vzorcích téměř shoduje. Nicméně DNA-tetraploidní hybridy *O. × degenianum* obsahovali v analyzovaných prašnicích daleko více pylu než DNA-triploidní hybridy *O. × wildtii* (viz tabulka č. 9). Z výzkumu Ramseyho a Schemskeho (1998) vyplývá, že vzájemným křížením triploidů vzniká méně než 10% potomstva. Z toho je patrné, že se triploidi neuplatňují sexuálně ve velké míře a zdrojem primární produkce triploidních hybridů zůstává křížení mezi diploidními jedinci *O. kochii* a tetraploidními *O. boucheanum*. Mezidruhová hybridy často podléhají závažným nepravidelnostem meiotickému dělení, kde dochází ke slabému párování chromozomů a nerozcházení chromatid v anafázi. Redukované gamety, produkované hybridními buňkami, často vykazují neobvyklé aneuploidní cytotypy (Gajewski 1953, Chambers 1955), což by mohlo zřejmě vysvětlovat neschopnost tvorby semen u triploidních hybridů (Hrouda 2010). Triploidi *O. × wildtii* jsou tak patrně odkázáni pouze na nepohlavní rozmnožování pomocí vedlejších cibulí. Naopak v případě hypoteticky tetraploidních („DNA-tetraploidních“) hybridů *O. × degenianum* byla nalezena u několika rostlin dokonce semena, což může dokazovat částečnou fertilitu (Darlington 1937) tohoto taxonu. Schopnost hybridních snědků tvořit semena uvádí pouze Polgár (1928), a to právě pro maďarské rostliny. Špatná schopnost tvořit viabilní pyl je zde (na rozdíl od triploidů) zřejmě alespoň částečně kompenzovaná jeho zvýšenou produkcí. Z výsledků morfometrické analýzy vyplývá, že u každého taxonu byla zaznamenána přítomnost vedlejších cibulí (viz tab. č. 5). Ta je známkou

vegetativního rozmnožování a může tak pro sterilní hybridy, kde se pravděpodobně vyskytují nefunkční gamety ve vyšší míře (Ballington & al. 1976, Orjeda & al. 1990, Maceira & al. 1992), posloužit jako únik od neplodnosti. Z tabulky je zřejmé, že je u hybridních jedinců přítomnost vedlejších cibulí mnohonásobně vyšší než u rodičovských druhů a tak snížené pohlavní rozmnožování je vykompenzováno vysoce účinným vegetativním, což koreluje se zjištěnými poznatky z literatury (Arnold & al. 1999, Wolf & al. 2001, Szczepaniak & al. 2016).

6.6 Taxonomická příslušnost hybridů

Z výše uvedeného vyplývá, že hybridní rostliny lze rozdělit do dvou skupin. První skupinu tvoří DNA-triploidní rostliny (v porovnání s literaturou je zřejmé, že jde skutečně o triploidy, tedy rostliny se 3 chromozomovými sadami), které se vyskytují na Moravě v okolí Moravského Písku a vyznačují se poměrně nízkou viabilitou pylu a jeho celkovou tvorbou a také absencí tvorby semen. Druhou skupinu pak tvoří DNA-tetraploidní rostliny, které byly nalezeny na Slovensku v okolí Štúrova a také v severozápadním Maďarsku. Tyto rostliny se od předešlých kromě DNA-ploidní úrovně podle provedených analýz liší také širšími tyčinkami, delšími listeny, vyšší mírou tvorby pylu, mají také o něco větší květy a byla u nich nalezena dobře vyvinutá semena. Z okolí Moravského Písku byl Podpěrou popsán taxon *O. × wildtii* (Podpěra 1913, Hrouda 1980). Zjištěné poznatky o DNA-triploidních rostlinách nijak neodporují poznatkům *O. × wildtii* v literatuře a lze je tedy tímto jménem označit. Další taxon, *O. × degenianum*, byl popsán z obce Pápakovácsi v severozápadním Maďarsku (Polgár 1928). Zjištěné poznatky o DNA-triploidních rostlinách nijak neodporují poznatkům o *O. × wildtii* v literatuře a lze je tedy tímto jménem označit. Další taxon, *O. × degenianum*, byl popsán z obce Pápakovácsi v severozápadním Maďarsku (Polgár 1928) vzdálené asi 40 km od studované maďarské lokality DNA-tetraploidních hybridů. Zjištěné poznatky o morfologii rostlin DNA-tetraploidních hybridů opět nijak neodporují popisu uvedeného taxonu, a proto je možné tyto rostliny označit jménem *O. × degenianum*. DNA-tetraploidní hybridy ze Slovenska jsou morfologicky i DNA-ploidní úrovní bližší právě rostlinám z Maďarska a je tudíž možné, že by mohli také patřit k tomuto taxonu. Rozdílná velikost genomu DNA-tetraploidů z obou těchto oblastí nicméně naznačuje i možnost, že rostliny v každé z oblastí mohou mít jiný evoluční původ v návaznosti na nezávislé hybridizační procesy. K zodpovězení této otázky však bude třeba další výzkum, nejlépe studiem vhodných molekulárních markerů.

7. Závěr

Diplomová práce byla zaměřena na studium vybraných druhů a jejich kříženců (*O. × wildtii* Krajina a *O. × degenianum* Polgár z rodu *Ornithogalum*). K cílům práce patřilo potvrzení existence cytotypově smíšených populací, ve kterých by se hybrid nacházel společně s potenciálními rodičovskými druhy, zdali lze od sebe odlišit metodou průtokové cytometrie jednotlivé populace hybridů a jejich potenciální rodiče, dále jestli jsou všechny hybridní populace morfologicky a cytologicky homogenní, zdali se liší hybridní populace rozdílnou kombinací potenciálních rodičovských taxonů a v neposlední řadě jak se liší viabilita pylu u hybridních rostlin v rámci Panonské nížiny.

Hybridní rostliny byly nalezeny na j. Moravě v prostoru mezi obcemi Kyjov, Mistřín a Moravský Písek, na jižním Slovensku v širším okolí Štúrova a v severozápadním Maďarsku poblíž obce Répcelak.

Pomocí průtokové cytometrie byl zjištěn DNA-ploidní stupeň u vzorků všech populací. Diploidní (nebo přibližně diploidní) úroveň byla cytometricky potvrzena u všech rostlin morfologicky odpovídajících taxonu *O. kochii*, *O. boucheanum* vykazovalo vždy DNA-tetraploidní úroveň, což je rovněž v souladu s udávaným počtem chromozomů pro tento taxon. Hybridní rostliny z okolí Moravského Písku měly všechny DNA-triploidní úroveň; i toto zjištění je v souladu s literárním údajem o jeho triploidním počtu chromozomů. Analyzované hybridní rostliny ze Slovenska a Maďarska měly DNA-tetraploidní úroveň, která pravděpodobně (nikoliv však nezbytně) odpovídá jejich tetraploidnímu počtu chromozomů (pro ujištění je třeba u tohoto taxonu chromozomy spočítat).

U vybraných rostlin všech 4 studovaných taxonů byla stanovena absolutní velikost genomu. Největší variabilita ve velikosti genomu byla zjištěna u DNA-tetraploidů. Rostliny DNA-tetraploidních hybridů ze Slovenska se v ní lišily od rostlin z Maďarska. Vzorky rostlin *O. boucheanum* z Maďarska se zase lišily od vzorků z Česka.

Testované morfologické znaky od sebe dokázaly celkem dobře rozlišit všechny čtyři studované taxony (*O. kochii*, *O. boucheanum*, *O. × wildtii* a *O. × degenianum*). Nejlepší znaky pro determinaci studovaných taxonů jsou zřejmě: počet listů hlavní cibule, délka listu v poměru ke květenství, délka květní stopky, délka stvolu, tvar květenství, šířka

nitky tyčinky. Vzhled hybridních rostlin je s největší pravděpodobností mozaikou znaků, které se odvíjejí od vzhledů rodičů.

Tato práce rovněž prokázala nízkou míru viability pylu DNA-triploidních hybridů *O. × wildtii*. To má patrně za následek jejich neschopnost pohlavního rozmnožování, nebo jen ve vzácných případech. V případě DNA-tetraploidních hybridů *O. × degenianum* byla nalezena semena, což může dokazovat částečnou fertilitu u tohoto taxonu.

Na základě odlišné absolutní velikosti genomu je pravděpodobné, že se hybridi v jednom z rodičovských druhů navzájem liší. Výsledkem křížení *O. kochii* (2x) a *O. boucheanum* (4x) je nejspíš DNA-triploidní hybrid. Naopak DNA-tetraploidní hybrid by mohl být produktem vzniklým buď splynutím neredukované gamety diploidního druhu *O. kochii* s redukovanou gametou tetraploidního *O. boucheanum* nebo pravděpodobněji hybridizace (splynutí redukovaných gamet) tetraploidního taxonu z okruhu *O. umbellatum* s *O. boucheanum*. Zmíněný tetraploid z okruhu *O. umbellatum* byl v oblasti výskytu DNA-tetraploidních hybridů zjištěn na více lokalitách (viz také Štolfová 2017).

Ze zjištěných dat vyplývá, že triploidní hybrid odpovídá taxonu *O. × wildtii* a vyskytuje se zřejmě jen na území ČR, zatímco pravděpodobně tetraploidní („DNA-tetraploidní“) kříženec patrně odpovídá taxonu *O. × degenianum* a je rozšířen na území Slovenska v okolí Štúrova a v přilehlých oblastech sz. Maďarska, odkud byl popsán. Analogické hybridní rostliny v literatuře uváděné z východního Slovenska však analyzovány nebyly, jejich postavení ve vztahu k popisovaným hybridům vyžaduje další studium.

Seznam použité literatury

ABBOTT R., ALBACH D., ANSELL S., ARNTZEN J. W., BAIRD S. J., BIERNE N., BOUGHMAN J., BRELSFORD A., BUERKLE C. A., BUGGS R., BUTLIN R. K., DIECKMANN U., EROUKHMANOFF F., GRILL A., CAHAN S. H., HERMANSEN J. S., HEWITT G., HUDSON A. G., JIGGINS C., JONES J., KELLER B., MARCZEWSKI T., MALLET J., MARTINEZ-RODRIGUEZ P., MOST M., MULLEN S., NICHOLS R., NOLTE A. W., PARISOD C., PFENNIG K., RICE A. M., RITCHIE M. G., SEIFERT B., SMADJA C. M., STELKENS R., SZYMURA J. M., VAINOLA R., WOLF J. B. & ZINNER D. (2013): Hybridization and speciation. – *Journal of Evolutionary Biology* 26: 229–246.

AGAPOVA N. D. (1977): Citosistematičeskoe issledovanie evropejskich predstavitelej roda *Ornithogalum* L. flory SSSR. I. Podrody Beryllis (Salisb.) Baker i Myogalum (Link) Peterm. – *Bot. Žhurn. (Moskva & Leningrad)* 62: 970–983.

AGARWAL M., SHRIVASTAVA N. & PADH H. (2008): Advances in molecular marker techniques and their applications in plant sciences. – *Plant Cell Reports* 27: 617–631.

ANDERSON E. & STEBBINS G. L., JR. (1954): Hybridization as an evolutionary stimulus. – *Evolution* 8: 378–388.

ARNOLD M. L. (1993): *Iris nelsonii* (Iridaceae) – origin and genetic composition of a homoploid hybrid species. – *American Journal of Botany* 80: 577–583.

ARNOLD M. L. (1997): Natural hybridization and evolution. – Oxford University Press, Oxford.

ARNOLD M. L. (2000) Anderson's paradigm: Louisiana irises and the study of evolutionary phenomena. – *Molecular Ecology* 9: 1687–1698.

- ARNOLD M. L., BULGER M. R., BURKE J. M., HEMPEL A. L. & WILLIAMS J. H. (1999): Natural hybridization: how low can you go and still be important? – *Ecology* 80: 371–381.
- ARNOLD M. L. , TANG S. X., KNAPP S. J. & MARTIN N. H. (2010): Asymmetric introgressive hybridization among Louisiana iris species. – *Genes* 1: 9–22.
- BAACK, E. J. & RIESEBERG, L. H. (2007): A genomic view of introgression and hybrid speciation. – *Current Opinion in Genetics & Devepolment*. 17(6):513–518.
- BALLINGTON J. R. & GALLETTA G. J. (1976): Potential fertility levels in four diploid *Vacciniurn* species. – *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 101:507–9.
- BAKER J. G. (1873): Revision of the genera and species of Scillae and Chlorogalae. - *Journal of Linnean Society London* 13: 209-292.
- BARTON N. H. & HEWITT G. M. (1985): Analysis of hybrid zones. – *Annual Review of Ecological Systematics*. 16:113–148.
- BENNETZEN J. L., MA J., DEVOS K. & M. (2005): Mechanisms of Recent Genome Size Variation in Flowering Plants. – *Annals of Botany* 95:127–132.
- BRETAGNOLLE F. & THOMPSON J. D. (1995): Tansley review no. 78. Gametes with the somatic chromosome number: mechanisms of their formation and role in the evolution of atotpolyloid plants. – *New Phytol.* 129:1-22.
- BRIGGS D. & WALTERS S. M. (2001): *Proměnlivost a evoluce rostlin*. 3. vydání. – Cambridge University Press, Olomouc 2001. s 531.
- BRITTON D. M. (1951): Cytogenetic studies of the Boraginaceae. – *Brittonia*, 7: 233–266.
- BUERKLE C. A., WOLF D. E. & RIESEBERG L. H. (2003): The origin and extinction of species through hybridization. – In: D. C. A. Brigham & D. M. W. Schwartz (eds.), *Population viability in plants, ecological studies*, Springer, Berlin, Germany. s. 117–141.

BURKE J. M. & ARNOLD M. L. (2001): Genetics and the fitness of hybrids. – *Annual Review of Genetics* 35: 31–52.

CHAMBERS K. (1955): A biosystematic study of the annual species of *Microseris*. – *Contrib. Dudley Herb.* 4:207-312.

CHRTEK J. (1991): *Prunus fruticosa* Pallas. – In: SLAVÍK, B. & ŠTĚPÁKOVÁ, J. (eds.), *Květena České republiky*. Vol. 3. Praha, Academia. 453–462.

CIEŚLAK E., SZCZEPANIAK M., KAMIŃSKI R. & HEISE W. (2014): Stan zachowania krytycznie zagrożonego gatunku *Gladiolus paluster* (*Iridaceae*) w Polsce – analiza zmienności genetycznej osobników w uprawie Ogrodu Botanicznego Uniwersytetu Wrocławskiego w kontekście prowadzonych działań ochronnych [The condition of *Gladiolus paluster* (*Iridaceae*), critically endangered species in Poland: analysis of genetic variation of individuals in ex situ culture in the Botanical Garden of Wrocław University in the context of ongoing conservation efforts]. – *Fragm. Florist. Geobot. Polon.* 21: 49–66.

COOPER D. C. (1951): Caryopsis development following matings between diploid and tetraploid strains of *Zea mays*. – *Am. J. Bot.* 38:702-8.

CRAMER CH. S. (1999): Laboratory Techniques for Determining Ploidy in Plants. – *HortTechnology*, 9: 594–596.

CRUZAN M. B. & ARNOLD M. L. (1994) Assortative mating and natural selection in an iris hybrid zone. – *Evolution* 48: 1946–1958.

CRUZAN M. B. & ARNOLD M. L. (1999): Consequences of cytonuclear epistasis and assortative mating for the genetic structure of hybrid populations. – *Heredity*: 82: 36–45.

D'AMATO F. (1952): Polyploidy in the differentiation and function of tissues and cells in plants. – *Caryologia* 4:311-58.

DARLINGTON C. D. (1937): *Recent Advances in Cytology*. – London: Churchill. 2nd ed.

- DE MOL W. E. (1929): The originating of diploid and tetraploid pollen-grains in ducvan thol-tulips (*Tulipa suaveolens*) dependent on the method of culture applied. – *Genetica* 11: 1 19-212.
- DE VRIES H. (1915): The coefficient of mutation in *Oenothera biennis* L. – *Bot. Gaz.* 59:169-96.
- DOBZHANSKY T. G. (1937): *Genetics and the Origin of Species*. – New York, Columbia University Press.
- DOLEŽEL J. & BARTOŠ J. (2005): Plant DNA Flow cytometry and estimation of nuclear genome size. – *Annals of Botany*, 95: 99–110.
- DOLEŽEL J., GREILHUBER J. & SUDA J. (2007): Estimation of nuclear DNA content in plants using flow cytometry. – *Nat. Protoc.* 2: 2233–2244.
- DORSEY E. (1936): Induced polyploidy in wheat and rye. Chromosome doubling in *Triticum*, *Secale* and *Triticum-Secale* hybrids produced by temperature changes. – *J. Hered.* 27:155–60.
- DOSTÁL J. (1950): Květena ČSR a ilustrovaný klíč k určení všech cévnatých rostlin, na území Československa planě rostoucích nebo běžně pěstovaných. – Přírodovědecké nakladatelství, Praha, s. 1774–1780.
- DOSTÁL J. (1989): Nová květena ČSSR 1-2. – Academia, Praha. s. 1548.
- EINSET J. (1952): Spontaneous polyploidy in cultivated apples. – *Am. Soc. Hort. Sci.* 59:291-302.
- ELLSTRAND N. C., WHITKUS R. & RIESEBERG L. H. (1996): Distribution of spontaneous plant hybrids. – *Proc. Nat. Acad. Sci USA* 93: 5090–5093.
- EMMS S. K. & ARNOLD M. L. (2000) Site-to-site differences in pollinator visitation patterns in a Louisiana iris hybrid zone. – *Oikos* 91: 568–578.

ESEN A. & SOOST R. K. (1973): Seed development in *Citrus* with special reference to 2x × 4x crosses. – *Am. J. Bot.* 60:448-62.

FEINBRUN N. (1941): The genus *Ornithogalum* in Palestine and neighbouring countries. - *Palestine Journal of Botany, Jerusalem series 2*: 132-150.

FERÁKOVÁ V., MAGLOCKÝ Š. & MARHOLD, K. (2001): Red list of ferns and flowering plants of Slovakia. In: Baláž D., Marhold K. & Urban P. (eds.), *Red list of plants and animals of Slovakia*, – *Ochrana Přírody* 20 (Suppl.), 48–81.

GAIRDNER A. E. & DARLINGTON C. D. (1931): Ringformation in diploid and polyploid *Campanula persicifolia*. *Genetica* – 13:113- 50.

GAJEWSKI W. (1953): A fertile amphipolyploid hybrid of *Geum rivale* with *G. macrophyllum*. – *Acta Soc. Bot. Pol.* 22: 411–39.

GÓMEZ J. M., GONZÁLEZ-MEGÍAS A., LORITE J., ABDELAZIZ M. & PERFECTTI F. (2015): The silent extinction: climate change and the potential hybridization-mediated extinction of endemic high-mountain plants. – *Biodiv Conserv.* 24: 1843–1857.

GRANT V. (1958). The regulation of recombination in plants. – *Cold Spring Harbor Symposium in Quantitative Biology* 23: 337–363.

GRULICH V. (2012): *Red List of vascular plants of the Czech Republic: 3rd edition*. – *Preslia* 84: 631–645.

GUSTAFSSON A. (1948): POLYPLOIDY, LIFEFORM, AND VEGETATIVE REPRODUCTION. – *HEREDITAS* 34:1-22.

HARLAN J. R & de WET J. M. J. (1975): On Ö. Winge and a prayer: the origins of polyploidy. – *Bot. Rev.* 41:361–90.

HARRISON R.G. (1990): Hybrid zones: windows on evolutionary 56řidun. – *Oxford Surv. Evol. Biol.* 7: 69–128.

HARRISON R. G. (1993): Hybrids and hybrid zones: historical perspective. In: Harrison R. G (ed.): *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. – Oxford University Press, Oxford 3– 12.

HERBERT W. (1847): On hybridization amongst vegetables. – *J. Hortic. Soc.* 2: 1–107.

HIESEY W. M., NOBS M. A. & BJORKMAN O. (1971): Experimental studies on the nature of species. V. Biosystematics, genetics, and physiological ecology of the *Erythranthe* section of *Mimulus*. – *Carnegie Inst. Wash. Publ.* 628:1-213.

HINTZE J. (2013): NCSS 9 – NCSS, LLC. Kaysville, Utah, USA, URL: <http://www.ncss.com>.

HOWARD H. W. (1939): The size of seeds in diploid and autotetraploid *Brassica oleracea* L. J. – *Genet.* 38:325–40.

HROUDA L. (1980): Studium rodu *Ornithogalum* L. s. l. v Československu. – Mscr. depon. in *Kat. Bot. PřF UK.* 347 s.

HROUDA L. (2010): *Ornithogalum* L. – snědek. – In: Štěpánková J., Chrtěk J. & Kaplan Z. (eds), – *Květena České republiky* 8, Academia, Praha. s. 600–613.

JONES A. (1990): Unreduced pollen in a wild tetraploid relative of sweetpotato. – *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 115:512–16.

JØRGENSEN C. A. (1928): The experimental formation of heteroploid plants in the genus *Solanum*. – *J. Genet.* 11: 133-210.

KAMIŃSKI R. (2012): Mieczyk błotny *Gladiolus paluster* Gaudin. – In: Perzanowska J. (ed.), *Monitoring gatunków roślin. Przewodnik metodyczny. Część II [Monitoring of plant species. Methodological guide Part II]*, p. 169–183, Główny Inspektorat Ochrony Środowiska, Warszawa.

KIRÁLY G. (2007): Red list of the vascular flora of Hungary. – Private edition, Sopron, 72.

KIRÁLY G., VIRÓK V. & MOLNÁR V. A. (2011): Új magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos növényei. – Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság, Jósvalfő. s. 675.

LEITCH I. J. & BENNETT M. D. (1997): Polyploidy in angiosperms. *Trends in Plant Science* 2: 470–476.

LEVIN D. A. (2002): The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution. – Oxford University Press, New York, 239 p.

LEWIS D. (1949): Incompatibility in flowering plants. – *Biol. Rev.* 24:472–96.

LOWRY D. B., MODLISZEWSKI J. L., WRIGHT K. M., WU C. A. & WILIS J. H. (2008): The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants. – *Phil. Trans. R. Soc. B* 363: 3009–3021.

MACEIRA N. O., DE HAAN A. A., LUMARET R., BILLON M. & DELAY J. (1992): Production of 2n gametes in diploid subspecies of *Dactylis glomerata* L. 1. Occurrence and frequency of 2n pollen. – *Ann. Bot.* 69:335-43.

MAHELKA, V., KOPECKÝ, D. & PAŠTOVÁ, L. (2011): On the genome constitution and evolution of intermediate wheatgrass (*Thinopyrum intermedium*: Poaceae, Triticeae). – *BMC Evolutionary Biology*. 11:127.

MALLET J. (2005): Hybridization as an invasion of the genome. – *Trends in Ecology & Evolution* 20: 229–237.

MANNING J. C., FOREST F., DEVEY D. S., FAY M. F. & GOLDBLATT P. (2009a): A molecular phylogeny and a revised classification of *Ornithogaloideae* (*Hyacinthaceae*) based on an analysis of four plastid DNA regions. *Taxon* 58: 77–107.

MARKS G. E. (1966): The origin and significance of intraspecific polyploidy: experimental evidence from *Solanum chacoense*. – *Evolution* 20:552-57.

MARTÍNEZ-AZORÍN M., CRESPO M. B., JUAN A. & FAY M. F. (2010). Molecular phylogenetics of subfamily *Ornithogaloideae* (*Hyacinthaceae*) based on nuclear and

plastid DNA regions, including a new taxonomic arrangement. – *Annals of Botany* 107: 1–37.

MAYR E. (1942). *Systematics and the Origin of Species*. – New York: Columbia University Press.

MCHALE N. A. (1983): Environmental induction of high frequency 2n pollen formation in diploid *Solanum*. – *Can. J. Genet. Cytol.* 25:609–15.

MEEROW A. W., GIDEON M., KUHN D. N., MOTAMAYOR J. C. & NAKAMURA K. (2007): Genetic structure and gene flow among South Florida populations of *Iris hexagona* Walt. (Iridaceae) assessed with 19 microsatellite DNA loci. – *International Journal of Plant Sciences* 168: 1291–1309.

MEEROW A. W., GIDEON M., KUHN D. N., MOPPER S. & NAKAMURA K. (2011): The genetic mosaic of *Iris* series *Hexagonae* in Florida: inferences on the holocene history of the Louisiana irises and anthropogenic effects on their distribution. – *International Journal of Plant Sciences* 172: 1026–1052.

MEEROW A. W., GIDEON M. & NAKAMURA K. (2017): Hybridization between ecotypes in a phenotypically and ecologically heterogeneous population of *Iris savannarum* (Iridaceae) in Florida. – *Plant Species Biology*, DOI: 10.1111/1442–1984.12158.

MILBOCKER D. & SINK K. (1969): Embryology of diploid × diploid and diploid × tetraploid crosses in poinsettia. *Clan*. – *Genet. Cytol.* 11:598–601.

MÜNTZING A. (1930): Outlines to a genetic monograph of the genus *Galeopsis*. – *Hereditas* 13: 185–341.

NEEDHAM D. C. & ERICKSON H. T. (1992): Fecundity of tetraploid × diploid crosses and fertility of the resultant triploids in *Salpiglossis sinuata*. – *HortScience* 27: 835–37.

NEWTON W. C. F. & DARLINGTON C. D. (1929): Meiosis in polyploids. – *J. Genet.* 21:1–56.

- ORJEDA G., FREYRE R. & IWANAGA M. (1990): Production of 2n pollen in diploid *Ipomoea trifida*, a putative wild ancestor of sweet potato. – J. Hered. 81:462.
- PÁL R. (2007): Weed vegetation of vineyards in the Mecsek Mountains and the Tolna-Baranya Hills. – Kanitzia 15, 77–244.
- PARSONS K. & HERMANUTZ L. (2006): Conservation of rare, endemic braya species (Brassicaceae): Breeding system variation, potential hybridization and human disturbance. – *Biological Conservation*. 128(2): 201–214.
- PETERSON R., SLOVIN P. S. & CHEN CH. (2010): A simplified for differential staining of aborted and non-aborted pollen grains. – International Journal of Plant Biology. volume 1:e13.
- PÍCHALOVÁ B. (2015): Hybridizace v rodu *Ornithogalum* L. (Hyacinthaceae) v Panonské nížině. – Bakalářská práce [depon. in Katedra Botanika, PřF UP, Olomouc].
- PODPĚRA J. (1913): Nové rostliny květeny moravské. – Živa 23(8): 246.
- POLGÁR S. (1928): Eine neue *Ornithogalum*-Art aus Ungarn. – Magyar Bot. Lápok 27: 19–25.
- POLÍVKA F. (1902): Názorná květena zemí koruny české obsahující též čelnější rostliny cizozemské, pěstované pro nás pro užitek a okrasu 4. – R. Promberg, Olomouc. s. 712.
- PURGER D. (2008): Data to the Flora of the Baranya-Hills. – Kitaibelia 13, 14–25.
- PURGER D., KOVAČIĆ S. & CSIKY J. (2017): Bouché's star of Bethlehem, *Ornithogalum boucheanum* (Kunth) Asch. (Hyacinthaceae), a new species in flora of Croatia. – Acta Bot Croat, DOI: 10.1515/botcro-2017-0003.
- RAMSEY J., & SCHEMSKE D. W. (1998) Pathways, mechanisms and rates of polyploid formation in flowering plants. – Annual Reviews of Ecology and Systematics 29: 467–501.

- RAMSEY J. & SCHEMSKE D. W. (2002): Neopolyploidy in flowering plants. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 33: 589–639.
- RANDOLPH L. F. (1932). Some effects of high temperature on polyploidy and other variations in maize. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 18:222-29.
- RANDUŠKA Š., ŠOMŠÁK L. & HÁBEROVÁ I. (1986): Barevný atlas rostlin. 3. vydání. – Obzor, Bratislava. s. 640.
- RICK C. M. (1945): A survey of cytogenetic causes of unfruitfulness in the tomato. – *Genetics* 30:347-62.
- RIESEBERG L. H. (1997): Hybrid origins of plant species. speciation. – *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 28: 359–389.
- RIESEBERG L. H. & CARNEY S. H. (1998): Tansley Review No. 102: Plant hybridization. – *The New Phytologist* 140: 599–624.
- RIESEBERG L. H. & ELLSTRAND N. C. (1993): What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization?. – *Critical Reviews in Plant Sciences*. 12:213–241.
- ROBERTS H. F. (1929): *Plant hybridization before Mendel*. – Princeton, NJ, USA: Princeton University Press.
- SKALINSKA M. (1945): Cytogenetic studies in triploid hybrids of *Aquilegia*. – *J. Genet.* 47:87-111.
- SOLTIS D. E, SOLTIS P.S (1993): Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. – *Critical Reviews in Plant Science* 12: 243–275.
- SOLTIS P. S. & SOLTIS D. E. (2009): The role of hybridization in plant speciation. – *Ann. Rev. Plant Biol.* 60: 561–588.

SOÓ R. (1973): Manual for taxonomy and phytogeography, flora and vegetation of Hungary. – Volume 5. Akadémiai Kiadó, Budapest.

SPETA F. (2008): *Hyacinthaceae*. – In: Fischer, M. A., Oswald, K. & Adler, W. (eds.), Exkursionsflora von Österreich, Liechtenstein und Südtirol. – 3. Auflage, 1069–1077.

STACE C. A. (ed.) (1975): Hybridization and the Flora of the British Isles. – Academic Press, London and New York.

STEBBINS G. L. (1938): Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. – Am. J. Bot. 25:189-98.

STEBBINS G. L. (1940): The Significance of Polyploidy in Plant Evolution. – The American Naturalist, 74: 54–66.

SZCZEPANIAK M., KAMIŃSKI R., KUTA E., SŁOMKA A., HEISE W. & CIEŚLAK E. (2016): Natural hybridization between *Gladiolus palustris* and *G. imbricatus* inferred from morphological, molecular and reproductive evidence. – Preslia 88: 137–161.

ŠTOLFOVÁ K. (2017): Cytogeografie a morfologie okruhu snědku rozkladitého (*Ornithogalum umbellatum* agg.) ve východní části střední Evropy. - Diplomová práce [depon. in PřF UP v Olomouci], 87 s.

TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. (2002): CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (Version 4.5). – Microcomputer Power, Ithaca. 500 p.

TYAGI B. R. (1988): The mechanism of $2n$ pollen formation in diploids of *Costus speciosus* (Koenig) J. E. Smith and role of sexual polyploidization in the origin of intraspecific chromosomal races. – Cytologia 53:763-70.

UPCOTT M. & PHILP J. (1939): The genetic structure of Tulipa IV. Balance, selection and fertility. – J. Genet. 38:91-123.

VAN RAAMSDONK L. W. D. & DE VRIES T. (1989): Biosystematic studies in European species of *Gladiolus* (*Iridaceae*). – P1. Syst. Evol. 165: 189–198.

VIGFÚSSON E. (1970): On polyspermy in the sunflower. – Hereditas 64:1-52.

WESSELINGH R. A. & ARNOLD M. L. (2000a) Nectar production in Louisiana iris hybrids. – *International Journal of Plant Sciences* 161: 245–251.

WESSELINGH R. A. & ARNOLD M. L. (2000b) Pollinator behaviour and the evolution of Louisiana iris hybrid zones. – *Journal of Evolutionary Biology* 13: 171–180.

WHITNEY K. D., AHERN J. R., CAMPBELL L. G., ALBERT L. P., & KING M. S. (2010): Pattern in hybridization of plants. – *Perspect. Plant. Ecol.* 12: 175–182.

WINGE Ø. (1917): The chromosomes: their number and general importance. – C. R. Trav. Lab. Carlsberg 13: 131–275.

WOLF D. E., TAKEBAYASHI N. & RIESEBERG L. H. (2001): Predicting the risk of extinction through hybridization. – *Conserv. Biol.* 15: 1039–1053.

ZAHARIADI C. (1980): *Ornithogalum* L. – In: Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Valentine D. H., Walters S. M. & Webb D. A. (eds), *Flora Europaea* 5, Cambridge University Press. s. 35–40.

ZIRKLE C. (1935): The beginnings of plant hybridization. – Philadelphia, PA, USA: University of Pennsylvania Press.

8 Přílohy

Příloha 1: Seznam studovaných lokalit s uvedením analyzovaného taxonu a jeho zjištěným ploidním stupněm

Označení lokality	Populace (stát) <i>GPS (geografické souřadnice)</i>	Taxon	Počet jedinců	Ploidní stupeň	Datum odběru	Místo sběru
GSE	Győr-Segitőház (HU) <i>lat 47,7186811, lon 17,6932092</i>	<i>O. kochii</i>	5	2	2013	písečná pláň na S okraje města, 120 m a.s.l.
CSA	Csapod (HU) <i>lat 47,5013889, lon 16,9697225</i>	<i>O. kochii</i>	2	2	28.04.2013	okraj lesa u silnice Csapod Cirák, 140 m a.s.l.
FER	Fertőd town (HU) <i>lat 47,6216667, lon 16,8702775</i>	<i>O. kochii</i>	3	2	28.04.2013	město Fertőd, trávník v parku na ulici Joseph Haydn 140 m a.s.l.
KOZ	Kozárovce (SK) <i>lat 48,3033333, lon 18,5302781</i>	<i>O. kochii</i>	3	2	22.03.2014	Kozárovce, 190 m a.s.l.
BSG	Balatonszentgyörgy (HU) <i>lat 46,6913889, lon 17,2797222</i>	<i>O. kochii</i>	5	2	05.04.2014	Balatonszentgyörgy, 125 m a.s.l.
NIC	Nick (HU) <i>lat 47,387719, lon 17,000572</i>	<i>O. kochii</i>	1	2	(2013)?	Nick
CSI	Csikvánd (HU) <i>lat 47,476791, lon 17,439819</i>	<i>O. kochii</i>	1	2	(2013)?	Csikvánd
FEN	Fenyőfő (HU) <i>lat 47,34903, lon 17,76562</i>	<i>O. kochii</i>	1	2	(2013)?	-
ZOB	Nitra, Zoborská lesostep (SK) <i>lat 48,3511594, lon 18,0815336</i>	<i>O. kochii</i>	7	2	(2013)?	Nitra, Zoborská lesostep, 310 m a.s.l.
SLA	Šlapanice (CZ) <i>lat 49,1766439, lon 16,7210078</i>	<i>O. kochii</i>	15	2	30.03.2015	PP Velký Hájek
KAR	Srbsko (CZ) <i>lat 49,9456900, lon 14,1560800</i>	<i>O. kochii</i>	10	2	08.05.2016	Kubrychtova bouda
TVA	Tvarožná (CZ) <i>lat 49,18826, lon 16,76295</i>	<i>O. kochii</i>	20	2	29.04.2016	PP Santon
KOM	Komořany (CZ) <i>lat 49,19813, lon 16,92464</i>	<i>O. kochii</i>	22	2	29.04.2016	PP Stepní stráň u Komořan

NER	Olomouc (CZ) <i>lat 49.59418, lon 17.22407</i>	<i>O. kochii</i>	10	2	05.05.2016	Nerědín, městský trávník
TER	Náměšť na Hané (CZ) <i>lat 49.5811500, lon 17.0186631</i>	<i>O. kochii</i>	5	2	05.05.2016	Terezké údolí
FLO	Olomouc (CZ) <i>lat 49.58886, lon 17.24941</i>	<i>O. kochii</i>	10	2	05.05.2016	městský park Smetanovy sady, trávník
VIN	Vinosady (SK) <i>lat 48.3225069, lon 17.2793986</i>	<i>O. kochii</i>	3	2	13.03.2015	Holubýho lesostep
ADO	Adorjánháza village (HU) <i>lat 47.2469444, lon 17.2216667</i>	<i>O. kochii</i>	5	2	18.04.2015	pastviny severozápadně od vesnice
PAP	Pápa town (HU) <i>lat 47.3338889, lon 17.4702778</i>	<i>O. kochii</i>	6	2	19.04.2015	Várkert, trávník v parku
BLA	Blatnice pod Sv. Antonínkem (CZ) <i>lat 48.9591158, lon 17.4740800</i>	<i>O. kochii</i>	5	2	14.03.2016	louka před kostelem
OSK	Opolany (CZ) <i>lat 50.1464608, lon 15.2249794</i>	<i>O. kochii</i>	4	2	(2016)?	vrch Oškobrth
PRE	Předboj (CZ) <i>lat 50.2254722, lon 14.4749319</i>	<i>O. kochii</i>	7	2	11.03.2017	skalka u cesty
ŠTR	Kamenin village (SK) <i>lat 47.8794444, lon 18.6430556</i>	<i>O. kochii</i>	3	2	22.04.2016	jižně od vesnice, okraj cesty u lesa (<i>Robinia</i>)
PIŠ	Moravský Písek (CZ) <i>lat 48.9749253, lon 17.3167217</i>	<i>O. kochii</i>	5	2	03.05.2016	stanoviště blízko železnice
SLO	Dolenja vas village (SL) <i>lat 45.72278, lon 13.99917</i>	<i>O. kochii</i>	1	2	2016	Dolenja vas village (blízko města Divača), křoví jihozápadně od vesnice
LES	Lesvár (HU) <i>lat 47.5541667, lon 17.4758333</i>	<i>O. boucheanum</i>	1	4	2013	les v Lesváru 120 m a.s.l.
NAD	Piliscsaba (HU) <i>lat 47.619465, lon 18.8346367</i>	<i>O. boucheanum</i>	4	4	02.05.2016	okraj lesa, jihovýchod vesnice
MIL	Milotice (CZ) <i>lat 48.9677778, lon 17.1261111</i>	<i>O. boucheanum</i>	2	4	03.05.2016	les na Pískách, jižní okraj lesa

PIS	Moravský Písek (CZ) <i>lat 48,9749253, lon 17.3167217</i>	<i>O. boucheanum</i>	6	4	03.05.2016	les jihovýchodně od města
UHR	Uherčice (CZ) <i>lat 48,9727350, lon 16.6484842</i>	<i>O. boucheanum</i>	6	4	11.04.2015; 26.04.2016	Uherčický les, S od vesnice
MOR	Moravský Písek (CZ) <i>lat 48,99016, lon 17.33269</i>	<i>O. boucheanum</i>	5	4	01.05.2013; 12.05.2015	malá louka v lese blízko SZ okraje města Moravský Písek 180 m a.s.l.; louka blízko Z okraje města Moravský Písek 180 m a.s.l.
ŠTR	Křačany village (SK) <i>lat 48,39, lon 17,8608333</i>	<i>O. boucheanum</i>	7	4	22.04.2016	trávník na okraji cesty směrem k městu Hlohovec
MOR	Moravský Písek (CZ) <i>lat 48,99016, lon 17.33269</i>	<i>O. × wildtii</i>	19	3	01.05.2013 12.05.2015	malá louka v lese blízko SZ okraje města Moravský Písek 180 m a.s.l.; louka blízko Z okraje města Moravský Písek 180 m a.s.l
MIL	Milotice (CZ) <i>lat 48,9677778, lon 17.1261111</i>	<i>O. × wildtii</i>	7	3	03.05.2016	les na Pískách, jižní okraj lesa
PIS	Moravský Písek (CZ) <i>lat 48,9749253, lon 17.3167217</i>	<i>O. × wildtii</i>	14	3	03.05.2016	les jihovýchodně od města
NIC	Nick (HU) <i>lat 47,387719, lon 17,000572</i>	<i>O. × degenianum</i>	1	3	(2013)?	Nick
VAS	Vasegerszeg (HU) <i>lat 47,3825, lon 16,9366667</i>	<i>O. × degenianum</i>	7	4	28.04.2013	les u cesty Vasegerszeg-Vámoscsalád, 158 m a.s.l.
HUN	Vasegerszeg (HU) <i>lat 47,3827, lon 16,93659</i>	<i>O. × degenianum</i>	7	4	03.05.2016	les u cesty Vasegerszeg-Vámoscsalád
CHL	Chľaba (SK) <i>lat 47,8250589, lon 18,8293997</i>	<i>O. × degenianum</i>	3	4	02.05.2016	silnice u železniční stanice
KAM	Kamenica nad Hronom (SK) <i>lat 47,823215, lon 18,7480108</i>	<i>O. × degenianum</i>	6	4	02.05.2016	silnice východně od vesnice
ŠTR	Bajtava village (SK) <i>lat 47,8463889, lon 18,7294444</i>	<i>O. × degenianum</i>	2	4	22.04.2016	trávník na okraji cesty směrem k vesnici Kamenica nad Hronom

Příloha 2: Didaktická část

Téma: MORFOLOGICKÁ STAVBA SNĚDKU	
Vypracoval/a:	Třída:
Spolupracoval/a:	Datum:

ANOTACE:

Náplní laboratorní práce je analýza morfologické stavby rostliny a jejího květu u vybraných druhů snědku. Žáci rostlinu zakreslí a popíší její jednotlivé části. Budou na ní pozorovat charakteristické znaky jednoděložných rostlin. Žáci provedou rozbor květu. V poslední části se budou věnovat vnitřní stavbě jejích generativních struktur.

TEORIE:

Snědky (*Ornithogalum* L.) jsou jednoděložné byliny z čeledi hyacintovité (*Hyacinthaceae* Agardh). Jejich vejčité cibule mají volné nebo srostlé šupiny a vyrůstají z nich svazčité kořeny. Především u druhů se srostlými šupinami dochází k vegetativnímu rozmnožování za pomoci vedlejších cibulek. Listy vyrůstají na jaře nebo na podzim v přizemní růžici, jsou čárkovité



Obrázek 1: Snědek Kochův

se souběžnou žilnatinou, na líci zpravidla s podélným bílým středovým pruhem. Stvoly jsou přímé a oblé. Květenství je hroznovité, výjimečně chocholičnaté. Květní části jsou umístěny na květním lůžku. Okvětní lístky jsou bílé nebo zelenobílé, na rubu mají vždy zelený podélný středový pruh. Vnitřní část květu tvoří pestík a tyčinka, jež je tvořena tenkou zploštělou nitkou a prašníkem.

Prašník je složen ze 2 prašných váčků, které zpravidla mají 2 prašná pouzdra. Tvoří ho zaoblená blizna, nitkovitá čnělka a vejcovitý semeník s vajíčky. Gynoceum snědků je srostlé ze 3 pestíků. U nás mezi nejvýznamnější druhy patří snědek Kochův a snědek hřebenitý.

PŘÍPRAVA:

1. Učitel zajistí alespoň dva druhy snědků.
2. Přineste si s sebou mikroskopické pomůcky.
3. Zopakujte si učivo: jednoděložné rostliny, stavba květu a květenství.
4. V laboratoři budete dále potřebovat: učebnici, atlas rostlin nebo klíč k určování rostlin, pracovní plášť, psací potřeby.

ÚKOL Č. 1:

Anatomická stavba snědku

1. Zakreslete stavbu vybraného jedince snědku a popište jeho jednotlivé části.
2. U květu zaznačte pestík a tyčinku.
3. Pomocí klíče k určování rostlin rozhodněte, o jaký typ květenství se jedná.

POMŮCKY:

psací potřeby

MATERIÁL:

živý kvetoucí jedinec rodu snědek (*Ornithogalum* L.)

VYPRACOVÁNÍ:

NÁKRES:

ZÁVĚR:

ÚKOL Č. 2:

Znaky jednoděložných rostlin

1. Pozorujte na rostlině snědku charakteristické znaky pro jednoděložné rostliny. Vypište je a uveďte i zbývající, které nepozorujete, avšak jsou charakteristické pro tuto skupinu.
2. Ke každému bodu nakreslete schématický obrázek.

POMŮCKY:

psací potřeby

MATERIÁL:

živý kvetoucí jedinec rodu snědek (*Ornithogalum* L.)

VYPRACOVÁNÍ:

ZÁVĚR:

ÚKOL Č. 3:

Rozbor květu snědku

1. Prohlédněte si shora květ snědku.
2. Rozeberte jeho části a sestavte na podložku květní diagram.
3. Zakreslete květní diagram a zapište pomocí symbolů květní vzorec.

POMŮCKY:

lupa, kružítko, psací potřeby, skalpel, pinzeta, podložka

MATERIÁL:

polorozvité čerstvý květ snědku



Obrázek 2: Snědek Kochův

POSTUP:

1. Prohlédněte si květ snědku.
2. Proveďte jeho rozbor.
3. Narýsujte pět soustředných kružnic (nejmenší asi o průměru 8 mm).
4. Ke kružnicím přikládáme postupně odpreparované květní části (3 lístky vnějšího kruhu okvěť, 3 lístky vnitřního kruhu okvěť, 3 tyčinky vnějšího kruhu, 3 tyčinky vnitřního kruhu).
5. Jednotlivé části umísťujeme tak, jak to odpovídá postavení jednotlivých částí na květním lůžku.
6. Nakonec příčně rozřízněte semeník a vložte ho do střední kružnice.
7. Zakreslete květní diagram a zapište květní vzorec.

VYPRACOVÁNÍ:

NÁKRES:

ZÁVĚR:

ÚKOL Č. 4:

Stavba tyčinky snědku

1. Nakreslete a popište stavbu tyčinky.
2. Zakreslete pylová zrna.

POMŮCKY:

mikroskop, krycí a podložní sklíčko, preparační jehla, lupa nebo binokulární lupa, bílý papír

MATERIÁL:

květ snědku s tyčinkou se zralými prašníky

POSTUP:

1. Opatrně vypreparujte jednu tyčinku se zralými prašníky.
2. Položte tyčinku na bílý papír a prohlédněte si ji.
3. Nakreslete a popište tyčinku.
4. Ze zralého prašníku uvolněte pylová zrna.
5. Přeneste pomocí preparační jehly pylová zrna do kapky vodného roztoku glukózy na podložní sklíčko.
6. Zakryjte krycím sklíčkem a pozorujte pod mikroskopem.
7. Pozorovaný objekt zakreslete.

VYPRACOVÁNÍ:

NÁKRES:

ZÁVĚR:

ÚKOL Č. 5:

Stavba pestíku snědku

1. Nakreslete a popište stavbu pestíku.
2. Proved'te podélný a příčný řez pestíkem. Zakreslete vajíčka v semeníku při příčném řezu.

POMŮCKY:

mikroskop, krycí a podložní sklíčko, preparační jehla, lupa nebo binokulární lupa, bílý papír

MATERIÁL:

květ snědku

POSTUP:

1. Opatrně vypreparujte pestík.
2. Položte pestík na bílý papír a prohlédněte si jej pod lupou nebo binokulární lupou.
3. Nakreslete a popište pestík.
4. Proved'te podélný a příčný řez semeníkem. Pozorujte lupou vnitřní stavbu a zakreslete umístění vajíček.
5. Přeneste pomocí preparační jehly tenký příčný řez do kapky vody na podložní sklíčko.
6. Zakryjte krycím sklíčkem a pozorujte pod mikroskopem.
7. Pozorovaný objekt zakreslete.

VYPRACOVÁNÍ:

NÁKRES:

ZÁVĚR:

SHRNUTÍ:

1. Popište stavbu kvetoucí rostliny snědku a uveďte charakteristické znaky jednoděložných rostlin.
2. Z jakých částí se skládá květ snědku?
3. Zapište pomocí symbolů květní vzorec snědku.
4. Popište stavbu pestíku a tyčinek.

SEZNAM ZDROJŮ:

DOSTÁL J. (1989): Nová květena ČSSR 1–2. – Academia, Praha. s. 1548.

HROUDA (1980): Studium rodu *Ornithogalum* L. s. l. v Československu. – Mscr. depon. in Kat. Bot. PřF UK. 347 s.

HROUDA L. (2010): *Ornithogalum* L. – snědek. – In: Štěpánková J., Chrtek J. & Kaplan Z. (eds), Květena České republiky 8, Academia, Praha. s. 600–613.

KINCL L. & al. (1999): Biologie rostlin pro 1. ročník gymnázií. Praha: Fortuna, ISBN 80-7168-364-7.

HADAČ E. & al. (1967), Praktická cvičení z botaniky. Praha: SPN.

STŘIHAVKOVÁ H. (1978). Praktikum z botaniky. Praha: SPN.

VINTER V. & MACHÁČKOVÁ P. (2013) Přehled morfologie cévnatých rostlin. Olomouc: Univerzita Palackého Olomouc, ISBN 80-7168-364-7.

ZAHARIADI C. (1980): *Ornithogalum* L. – In: Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Valentine D. H., Walters S. M. & Webb D. A. (eds), Flora Europaea 5, Cambridge University Press. s. 35–40.