

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta
Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí (B1601)

Studijní obor: Ochrana životního prostředí (1604R007)



Eliška Krtilová

**Vliv teploty na posuny v sexualitě květů u gynodioetického druhu *Stellaria graminea*
(Caryophyllaceae)**

Influence of temperature on the shifts in sexuality of gynodioecious species *Stellaria graminea* (Caryophyllaceae)

Bakalářská práce

Vedoucí práce/Školitel: Mgr. Marek Slovák, Ph.D.

Praha 05/2021

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem práci na téma „Vliv teploty na posuny v sexualitě květů u gynodioetického druhu *Stellaria graminea* (Caryophyllaceae)“ vypracovala samostatně a všechny použité prameny jsou řádně uvedeny v seznamu. Předložená tištěná verze je totožná s elektronickou verzí vloženou do SIS. Zároveň prohlašuji, že tato práce ani její podstatná část nebyla použita k získání jiného akademického titulu.

V Praze dne

.....

Poděkování

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce Mgr. Markovi Slovákovi, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady, věnovaný čas a bezbřehou trpělivost a ochotu. Mé poděkování patří také mé rodině a nejbližším za podporu a zázemí, které mi při psaní této bakalářské práce poskytli.

ABSTRAKT

Sexuální polymorfismy představují významný fenomén v evoluci a rozmnožování kvetoucích rostlin. Jedním z typů sexuálních polymorfismů je gynodioecie, tedy jev, kdy rostlinný druh tvoří morfologicky a funkčně oboupohlavní, ale také samičí rostliny. Exprese sexuality u obou typů však může být ovlivněna různými environmentálními faktory, a tak může docházet ke změně sexuality (z hermafroditů na samice a naopak). Tyto změny jsou často velmi dynamické a mohou mít významný pozitivní, ale také negativní vliv na genetickou variabilitu a celkové fitness daného druhu. Hlavní náplní práce bude zpracování rešerše na dané téma, která bude obsahovat kapitoly věnované sexuálním polymorfismům u kvetoucích rostlin, gynodioecii, vlivu environmentálních faktorů na labilitu sexuální exprese a její dopady na genetickou variabilitu a celkové přežívání jednotlivých druhů. Důležitou částí bude také vyvození potenciálního dopadu klimatických změn na fitness a přežívání sexuálně polymorfních druhů rostlin. Teoretická část práce se bude věnovat také modelovému druhu vybranému pro navazující magisterskou práci, konkrétně ptačinci trávovitému (*Stellaria graminea*). Jedná se o vytrvalý polyploidní druh obývající temperátní část Eurasie a Severní Ameriky, u kterého byly zjištěny dvě hlavní ploidní úrovně (diploidní a tetraploidní) a přítomnost jak hermafroditů, tak i samičích rostlin.

Klíčová slova: *Stellaria graminea*, sexuální polymorfismus, gynodioecie, klimatická změna, polyploidie

ABSTRACT

Sexual polymorphisms represent an essential phenomenon in the evolution and reproduction of flowering plants. One of the types of sexual polymorphisms is gynodioecy, a phenomenon in which a plant species forms morphologically and functionally hermaphrodite, but also female individuals. However, the stability of sexuality expression of both types can be influenced by environmental factors, what might, finally, lead to shifts in sexuality (from hermaphrodites to females and vice versa). These changes are often very dynamic and can have a significant positive but also negative effect on genetic variability and overall fitness of the species. The main content of the work will be the elaboration of a research on the given topic which will contain chapters focused on sexual polymorphisms in flowering plants, gynodioecy, the influence of environmental factors on the lability of sexual expression and its effects on genetic variability and overall survival of species. An important part will also be the inference of the potential impact of climate change on fitness and survival of sexually polymorphic plant species. The theoretical part of the work will also focus on the model species selected for subsequent master's thesis, specifically *Stellaria graminea*. It is a perennial polyploid species inhabiting the temperate part of Eurasia and North America, in which two main ploid levels (diploid and tetraploid) and the presence of both hermaphrodites and female plants have been found.

Key words: *Stellaria graminea*, sexual polymorphism, gynodioecy, climate change, polyploidy

Obsah

1.	Úvod	1
2.	Globální změna klimatu a její dopady na biodiverzitu.....	2
3.	Rozmnožování a vývoj cévnatých rostlin.....	4
3.1.	Sexuální rozmnožování.....	5
3.1.1.	Samčí reprodukční orgán.....	5
3.1.2.	Samičí reprodukční orgán.....	6
3.2.	Opylení a oplodnění.....	6
3.2.1.	Opylení	6
3.2.2.	Oplodnění	7
4.	Sexuální polymorfismy	7
5.	Gynodioecie.....	9
5.1.	Fenotypové projevy a ontogeneze samičích pohlavních orgánů u gynodioecie.....	10
5.2.	Genetický původ samčí sterility	11
5.3.	Fenotypové rozdíly mezi sexuálními formami u gynodioecie.....	12
5.4.	Mechanismy udržující gynodioecii.....	13
6.	Sexuální labilita, přechodné formy a dynamika posunů sexuality v populaci	14
6.1.	Gynomonoecie	15
6.2.	Působení ekologických faktorů na poměr pohlaví u sexuálních polymorfismů a jejich přechodných forem	16
6.2.1.	Abiotické faktory	17
6.2.2.	Biotické faktory	18
7.	Polyploidie.....	19
7.1.	Alopolyploidie versus autopolyploidie	19
7.2.	Následky polyploidie na genotyp, fenotyp a celkové přežívání polyploidů.....	20
7.3.	Koexistence cytotypů, kontaktní zóny a interakce mezi ploidními úrovněmi.....	22
7.4.	Asociace mezi polyploidii a ekologickými podmínkami	23
8.	Polyploidie a gynodioecie	25
9.	Charakteristika modelového druhu <i>Stellaria graminea</i> L.	26
9.1.	Caryophyllaceae.....	26
9.2.	<i>Stellaria</i>	26
9.2.1.	Geografické rozšíření a ekologie.....	28
9.3.	<i>Stellaria graminea</i>	29
9.3.1.	Geografické rozšíření a ekologie.....	30
10.	Gynodioecie a polyploidie v rodu <i>Stellaria</i>	30

11.	Závěr.....	32
12.	Náplň navazující diplomové práce	33
13.	Použitá literatura.....	35

1. Úvod

Bakalářská práce představuje teoretický rámec na téma potenciálního vlivu vzrůstu teploty při současné klimatické změně na posuny sexuality rostlin. Globální změna klimatu je provázána zejména rostoucí teplotou, což má významný dopad na přežívání drtivé většiny organismů, a tedy přímo i na biodiverzitu. Reakce cévnatých rostlin na globální změny klimatu mohou být, tak jako u jiných skupin organismů, velice různorodé čítající vymírání, migraci a další. To, jak na tyto změny rostlinné druhy reagují z pohledu rozmnožování zatím není uspokojivě prozkoumáno, proto se chci ve své práci tímto tématem zabývat a zhodnotit dosavadní poznatky a výhody, popřípadě nevýhody těchto posunů, a to speciálně u sexuálně polymorfních rostlin. Zároveň budu rozebírat a diskutovat asociace mezi celogenomovou duplikací (polyploidie) a změnou sexuality těchto rostlin rovněž v kontextu teplotních změn.

V evoluci kvetoucích rostlin došlo k vývoji a diferenciaci květu hermafroditního nesoucího obě pohlaví, ale následně také k oddělení jednotlivých pohlaví do samostatných květů (monoecie) a posléze i ke vzniku rostlin s odděleným pohlavím (dioecie). Tím vznikl prostor pro evoluci celé řady sexuálních polymorfismů. Jedním ze sexuálních polymorfismů je gynodioecie, tedy jev, kdy se v populaci vyskytují morfologicky a funkčně hermafroditní a zároveň samičí jedinci téhož druhu. Jedná se o stabilní systém, který je zároveň považován za přechod z hermafroditismu ke dvoudomosti. Přechodným systémem mezi hermafroditismem a gynodioecií je gynomonoecie, což je fenomén, kdy se na jednom jedinci vyskytují samičí a hermafroditní květy zároveň. Gynodioetický systém může reagovat na různé environmentální faktory, přičemž teplota je jedním z nejvýznamnějších faktorů, který expresi sexuality ovlivňuje. Změny sexuality mohou následně ovlivňovat genetickou variabilitu a fitness druhu.

Polyploidie měla významný podíl na evoluci a diverzifikaci rostlin a její podíl na sympatrické speciaci je dobře znám. Vyšší ploidní úrovně mají zpravidla vyšší schopnost adaptace než diploidní jedinci a mohou tím pádem snáze kolonizovat nová stanoviště. Polyploidie i gynodioecie tak mohou společně přinášet výhody pro daný druh ve schopnosti osídlit nová místa. Otázka, jestli polyploidie hraje nějakou roli při změnách sexuality u nestabilních sexuálních systémů jako je například gynomonoecie, zatím nebyla zodpovězena.

Modelovým druhem pro moji práci bude vytrvalá autogamní bylina ptačinec trávovitý (*Stellaria graminea* L.) z čeledi *Caryophyllaceae*. Ptačinec trávovitý je gynodioetický druh, u kterého byla vzácně nalezena i gynomonoetická forma. U druhu byly zjištěny tři ploidní úrovně ($2n = 26, 39, 52$), přičemž v Evropě je triploidní cytotyp zastoupen minoritně. Gynodioecie byla prokázána v diploidní i tetraploidní formě.

Hlavní náplní práce bude literární rešerše zaměřená na sexuální polymorfismy u cévnatých rostlin v kontextu polyploidie a vlivu ekologických faktorů, na základě které se budu snažit zesumarizovat vliv klimatických změn a rostoucí teploty na přežívání gynodioetických polyploidních druhů, který představím na modelovém druhu *Stellaria graminea*. Zpracování literární rešerše mi zároveň poskytne základ pro navazující diplomovou práci, jejímž hlavním cílem bude pomocí experimentálního pozorování zjistit skutečný vliv teploty na posuny sexuality zkoumaného druhu.

2. Globální změna klimatu a její dopady na biodiverzitu

Globální změna klimatu je v posledních desetiletích způsobena zejména antropogenní činností (Folland et al. 2001). Dochází k nárůstu průměrné teploty, což s sebou přináší řadu důsledků, jako je například redistribuce srážek, zvyšování mořské hladiny, acidifikace oceánů, narušení rovnováhy v ekosystému a ovlivnění celé řady dalších procesů v přírodě (Root et al. 2003; Cahill et al. 2013; Yanik a Aslan 2018).

Globální změna klimatu s sebou nese i výrazný dopad na biodiverzitu. Jedním z dopadů je masivní vymírání druhů, na jehož pokraji stojíme (Dirzo a Raven 2003; Thomas et al. 2004; Barnosky 2009). Vymírání může být způsobeno jednak přímo zvýšenou teplotou, která je mimo fyziologickou toleranci druhu (Deutsch et al. 2008; Huey et al. 2009), nebo může mít teplota vliv nepřímý. Následkem vybočení z ekologického optima u živočichů může docházet například ke snížené aktivitě přes den, což vede k nižšímu lovu potravy a následně sníženému fitness (Kearney et al. 2009). Z globálnějšího hlediska dochází vlivem klimatické změny kromě vymírání druhů zároveň také k výraznému narušení interakce mezi organismy, tedy k narušení konkurenčních či predačních vztahů (Suttle et al. 2007; Harley 2011). Narušení ekologické rovnováhy způsobuje také celkový pokles dostupnosti potravy (Pearce-Higgins et al. 2009). U rostlin může být důsledkem také úbytek nebo ztráta opylovačů, což sníží reprodukci druhu, který je na opylovačích závislý (Memmott et al. 2007). Dále může narůstat tlak ze strany patogenů, pro které mohou být nové podmínky prospěšnější (Alan Pounds et al. 2006; Tylianakis et al. 2008), což může následně vést k vyšší náchylnosti k nemocem a celkovému snížení životaschopnosti dané populace či celého druhu (Rohn a Raffel 2010).

Změna teploty může mít také významný vliv na geografický výskyt druhu. Ve snaze zachovat optimální ekologickou niku může docházet k migraci druhů do severnějších oblastí nebo posunu do vyšších nadmořských výšek (Root et al. 2003). Vyšší zeměpisné šířky vykazují větší změnu teplot, proto druhy blíže k pólům čelí výraznější změně prostředí a musí se více přizpůsobovat (Sala et al. 2000; Root et al. 2003).

Různé živočišné a rostlinné druhy, ale také mikroorganismy nejsou vůči zmíněným změnám úplně bezbranné. Mnohé z nich jsou schopny se na nové podmínky alespoň částečně adaptovat, přičemž adaptace může být buď prostorová, fenologická (časová) nebo fyziologická (Bellard et al. 2012). Prostorová adaptace je právě výše zmíněný migrační posun, který zajišťuje podmínky, na které je druh zvyklý, zároveň však nedochází k tak velkému posunu, aby se musel přizpůsobovat například výrazně jiné fotoperiodě (Visser 2008). Dalším možným přizpůsobením je adaptace časová, kdy dochází ke změně procesů, které jsou řízeny teplotou. Jedná se o denní či sezónní rytmy jako je kvetení, dozrávání a tvorba semen, kladení vajec nebo sezónní migrace (Root et al. 2003). V posledních desetiletích došlo v rostlinné i zvířecí říši k posunu těchto procesů v průměru o 5,1 dne (Root et al. 2003). Schopnost takové adaptace je pro daný druh výhodná, v celkové ekologii však může narušovat například vztahy mezi dravcem a kořistí nebo mezi opylovačem a rostlinou (Parmesan 2006). Poslední možností přizpůsobení se novým podmínkám je vlastní adaptace na nové podmínky ve svém areálu výskytu bez migrace či časového posunu. To se děje díky ekologické plasticitě, může pak docházet k morfologickým změnám nebo změnám chování (Bellard et al. 2012).

Pod migrační posun může být také zahrnuto rozšiřování nepůvodních druhů, což má za následek narušení ekosystému introdukcí invazivních druhů (Ward a Masters 2007). Vyšší koncentrace oxidu uhličitého v atmosféře a nárůst teploty může jejich rozšiřování pozitivně ovlivňovat (Smith et al. 2000; Dukes 2002; Kriticos et al. 2003; Sandel a Dangremond 2012). Nepůvodní druhy pak mohou mít lepší konkurenceschopnost, větší vzrůst nebo u rostlin vyšší počet semen a tím lepší reprodukci, což je zvýhodňuje v kompetici s původním druhem (Sandel a Dangremond 2012).

Změna teploty může prokazatelně ovlivnit změny sexuality jak u živočichů, tak i u rostlin. Opakovaně byl potvrzen vliv teploty na poměr pohlaví u druhů zvířecí říše, přičemž determinace pohlaví teplotou se mezi obratlovci objevuje u plazů a ryb (Baroiller et al. 1999; Valenzuela et al. 2003; Warner a Shine 2008). Želvy, krokodýli, hatérie a ještěrky jsou skupiny plazů, u kterých dochází k determinaci pohlaví až v embryonálním vývoji, a to právě v závislosti na okolní teplotě v momentě daného vývojového stádia (Janzen 1994). Posuny v pohlaví u plazů indukované teplotními změnami však nesledují jednotnou linii, ale jsou spíše heterogenní, a to v závislosti od konkrétní taxonomické skupiny. U gekoního druhu *Eublepharis macularius* (Blyth) byl při nižších teplotách vyšší výskyt samic a při vyšších hodnotách vyšší výskyt samců, nicméně při překročení určité teploty do extrémních hodnot vzrostla opět produkce samic (Viets et al. 1993). Harlow a Shine (1999) provedli experiment u jiného druhu, kdy byla vajíčka ještěrky *Chlamydosaurus kingii* Gray pozorována pod čtyřmi teplotními režimy a zjistili, že samice se líhnou při teplotních extrémech, zatímco samci se

líhnou při středních hodnotách. U želvy *Chrysemys picta* (Schneider) byla zjištěna pozitivní korelace vzrůstající teploty a počtu samic v populaci (Janzen 1994). Stejný trend byl ukázán i u karety *Eretmochelys imbricata* L. (Kamel a Mrosovsky 2006).

Ryby, jejichž pohlaví je determinováno teplotou, na ni mají tři různé odpovědi. Buď s rostoucí teplotou roste podíl samců (*Carassius carassius* L.; *Atlantic silverside* L.) nebo naopak s vyšší teplotou roste zastoupení samic (*Ictalurus punctatus* Rafinesque; *Oncorhynchus nerka* Walbaum), případně roste zastoupení samců v extrémních teplotních výkyvech (*Paralichthys olivaceus* (Temminck & Schlegel); *Paralichthys lethostigma* D. S. Jordan & C. H. Gilbert) (Baroiller et al. 1999; Ospina-Álvarez et al. 2008).

Oproti zvířecí říši jsou zatím posuny v sexualitě rostlin v závislosti na teplotě málo prozkoumaným tématem a hovoříme spíše o trendu. Nejedná se totiž o striktní determinaci pohlaví, protože rostliny mohou vytvářet přechodné formy květů, a to především u sexuálně polymorfních druhů. Experimentálně to otestovali Horovitz a Galil (1972) na druhu *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. Při nízké teplotě se snižoval počet samičích květů, lze tedy předpokládat, že při vzrůstající teplotě bude trend opačný. Různé trendy se změnami teplot byly zjištěny také například u druhů *Plantago coronopus* L. (Koelewijn a Damme 1996), *Petunia* Juss. (Van Marrewijk 1969) či *Brassica napus* L. subsp. *Napus* (*Brassicaceae*) (Burns et al. 1991). Těmto trendům se budu věnovat podrobněji v kapitole o gynodioecii.

3. Rozmnožování a vývoj cévnatých rostlin

Pro ilustraci a lepší pochopení vlivu klimatických změn na sexualitu rostlin je nutné si na začátku definovat pojmy a základní aspekty spojené s rozmnožováním rostlin. Rozmnožování je klíčový proces zajišťující přežití daného organismu zvyšováním počtu jedinců. U cévnatých rostlin může probíhat dvěma způsoby, a to nepohlavně (vegetativně) a pohlavně (generativně) (Richards 1997; Simpson 2006). Nepohlavní rozmnožování je proces, kdy se z životaschopné části jedné rostliny vyvine nový jedinec, který má tím pádem identickou DNA jako rodičovská rostlina. Pohlavní rozmnožování je proces, při kterém dochází ke splnutí dvou gamet za vzniku zygoty, která dává vzniknout novému jedinci. Takový jedinec nese genetickou informaci vzniklou kombinací DNA obou rodičovských rostlin.

Cévnaté rostliny se primárně dělí na dvě základní evoluční linie, a to rostliny výtrusné a semenné, které se značně odlišují způsobem sexuálního rozmnožování. U výtrusných rostlin se setkáváme s rozmnožováním sporami. Semenné rostliny (Spermatofyta) se v průběhu evoluce rozdělily opět na dvě monofyletické větve – nahosemenné (Gymnospermae) a krytosemenné (Angiospermae) rostliny (Akeroyd a Syngé 1992; Simpson 2006). Gymnospermae jsou vývojově primitivnější, zahrnují výhradně dřeviny, jsou převážně anemogamní a nemají květní

obaly (Singh 2010). Orgánem sloužícím k rozmnožování je strobilus (šišťice), nikoli květ. Strobily jsou zpravidla jednopohlavné, což znamená, že samčí a samičí reprodukční orgány jsou od sebe izolované, a to buď v rámci jednoho jedince (jednodomé) nebo dochází k izolaci pohlaví na dva různé jedince (dvoudomé). Samičí šišťice nese vajíčko, které není uzavřeno v plodolistu, jak je tomu u krytosemenných rostlin, ale leží volně na semenné šupině (megasporofyly). Samčí pohlavní orgán (tyčinka) není rozlišen na nitku a prašník. Oplození u nahosemenných rostlin je jednoduché, vajíčko při dozrání vytváří tzv. polinační kapku, na kterou přímo dopadá pyl a následně začíná klíčit v pylovou láčku. Jedna generativní buňka zaniká a druhá splývá s vaječnou buňkou za vzniku zygoty, která je vyživována haploidním endospermem (Vazquez-Lobo 2009; Singh 2010).

Krytosemenné rostliny (Angiospermae) jsou vývojově nejpokročilejší a nejpočetnější skupinou semenných rostlin (Simpson 2006). Došlo u nich k tvorbě generativního orgánu květu, který nese reprodukční orgány rostliny. Plodolisty srůstají v pestík, přičemž vajíčka jsou ukrytá v semeníku, a dochází k diferenciaci tyčinky na nitku a prašník. Oplození je u Angiospermae dvojitě, kdy dochází ke splnutí jedné samčí gamety s oosférou za vzniku zygoty a následně embrya. Druhá samčí gameta splývá s centrálním jádrem zárodečného vaku za vzniku triploidního endospermu (Simpson 2006).

3.1. Sexuální rozmnožování

3.1.1. Samčí reprodukční orgán

Samčím reprodukčním orgánem je tyčinka, které sestává z nitky a prašníku. Prašník je rozdělen na synangia (prašné váčky), ve kterých se nachází mikrosporangia (prašná pouzdra), kde se tvoří pylová zrna (mikrospory). Soubor všech tyčinek v květu tvoří tzv. androecium (Simpson 2006). Pod svrchní pokožkou prašníku se nachází vrstva zvaná endothecium (Palmer et al. 1992), jejíž buňky se výrazně podílí na procesu uvolňování pylových zrn z prašníku. Pod endotheciem se nachází tzv. tapetum, což je vrstva metabolicky aktivních buněk, která má vyživovací funkci při vývoji pylových zrn. Část buněk tapeta se zároveň ukládá na pylová zrna a má podíl na následné interakci pylového zrna s bliznou. Uvnitř prašníku se nachází sporogenní buňky, které se mitoticky dělí a dávají tak vzniknout mikrosporocytům, což jsou mateřské buňky pylových zrn. Mikrosporocyty se následně dělí, čímž vznikají tzv. tetrády haploidních pylových zrn. Mitotickým dělením pak začíná proces přeměny mikrospory na mikrogametofyt. Jádro pylového zrna se rozdělí na dvě jádra, přičemž větší nich (vegetativní) obklopuje jádro generativní.

3.1.2. Samičí reprodukční orgán

Samičím reprodukčním orgánem krytosemenných rostlin je pestík, který se vyvinul srůstem plodolistů a souhrnně se nazývá gyneceum. Pestík se dělí na bliznu, čnělku a semeník. V semeníku vzniká jedno nebo více vajíček (megasporangií) v místě placenty a dochází zde ke splynutí samčích a samičích buněk za vzniku zygoty. Semeník pak přechází v čnělku, kterou zakončuje blizna, která obsahuje receptivní buňky a má lepkavý povrch s trichomy pro snazší zachycení pylových zrn. Vajíčko v semeníku je tvořeno vnitřním pletivem (nucellus) a dvěma vaječnými obaly (integumenty). Na horním konci nedochází k úplnému srůstu integumentů a otvor mezi nimi se označuje jako otvor klový (mikropyle). Při diferenciaci vajíčka dochází v nucellu ke vzniku jedné buňky, která dává vzniknout mateřské buňce megaspory (megasporocyt). V závislosti na počtu megaspor, které dávají vzniknout megagametofytu, rozlišujeme několik typů megasporogeneze, z nichž nejběžnější je typ polygonum, kdy vývoj zárodečného vaku probíhá pouze z jedné megaspory (Simpson 2006).

3.2. Opylení a oplodnění

3.2.1. Opylení

Rostliny mohou být autogamní (samosprašné) nebo allogamní (cizosprašné). Autogamie je typ opylování, kdy je rostlina opylována vlastním pylem, jinými slovy pylová zrna dopadají na bliznu téhož květu a dochází ke splynutí dvou gamet pocházejících z jedné rostliny (Singh 2010). Samosprašné rostliny nemusí lákat opylovače, a proto neinvestují tolik energie do květů, zpravidla jsou květy menší, méně výrazné, produkují méně pylu, nektaru a vůně (Darwin 1877; Richards 1997; Goodwillie et al. 2010). Výhodou autogamie je nezávislost rostliny na opylovačích, jistota další reprodukce a možnost vytvoření izolované populace. Je poměrně běžná u druhů, které žijí v extrémních podmínkách, nebo například u pionýrských rostlin (kolonizujících nové biotopy a prostředí), kdy je pro rostliny výhodnější nebýt závislý na opylovačích a přítomnosti dalších jedinců stejného druhu (Simpson 2006; Wright et al. 2013). Velkou nevýhodou samoopylení ale je, že při něm může, vzhledem k nízké genetické diverzitě, docházet ke vzniku a fixaci škodlivých genových mutací, což následně může vést k nízké adaptabilitě v měnícím se prostředí (Singh 2010; Wright et al. 2013).

Allogamie (cizosprašnost) je druhým způsobem opylení u rostlin. Jedná se o přenos pylu z květu jedné rostliny na druhou, přičemž zajišťuje dostatečnou genetickou variabilitu potomků. Přenos pylu z jednoho květu na druhý probíhá různými způsoby, jednoznačně nejběžnějším způsobem je entomogamie, tedy přenos pylu hmyzem. Na druhém místě stojí opylování větrem neboli anemogamie (Culley et al. 2002; Simpson 2019). V menší míře jsou pak zastoupeny

například ornitogamie, chiropterogamie či hydrogamie (Troll 1975; Stiles 1978; Ackerman 2000; Simpson 2006).

U cizosprašných rostlin se vyvinuly způsoby, jak se bránit proti samoopylení a následným nežádoucím účinkům na životaschopnost rostliny, o kterých jsem se zmínila výše. Jedním z takových mechanismů je proterogynie, tedy jev, kdy dochází k dozrání samičích reprodukčních orgánů dříve než samčích (Simpson 2006). Opačným mechanismem je proterandrie, kdy naopak dozrávají dříve samčí reprodukční orgány (Simpson 2006). Za zmínku stojí také další mechanismus, který však funguje na jiném principu. Jedná se o heterostylii, tedy schopnost utváření květů s krátkými a dlouhými čnělkami a tyčinkami, kde opylení může proběhnout jenom mezi tyčinkami a pestíky stejné délky, a tedy pocházejících z dvou odlišných rostlin (Ganders 1979; Barrett 1992; Simpson 2006).

3.2.2. Oplodnění

Aby byl proces oplození úspěšný, musí nejprve dojít ke správné diferenciaci vajíčka. Prvním krokem diferenciacie je meiotické a následně mitotické dělení megasporocytu. Vznikají čtyři megaspory, z nichž tři zanikají a zbylá jedna megaspora se začíná vyvíjet v zárodečný vak (megagametofyt), přičemž současně se začíná vyvíjet i vaječná buňka (samičí gameta). Následně dochází několikrát k mitóze, čímž vzniká osm haploidních jader uvnitř zárodečného vaku. Na jedné straně se ze tří buněk vytváří tzv. vaječný aparát. Je umístěn blíže otvoru klovému a tvoří ho vaječná buňka (oosféry) a dvě synergida. Naproti vaječnému aparátu se nachází také tři buňky, označované jako antipody. Zbylá dvě jádra ve středu zárodečného vaku splývají za vzniku centrálního jádra zárodečného vaku (Simpson 2006).

Samotný proces oplození začíná po dopadu pylového zrna na bliznu, kde dochází k jeho hydrataci a pylové zrno začíná klíčit v pylovou láčku. V láčce zároveň dochází k mitotickému dělení generativní buňky za vzniku dvou spermatických buněk (gamet). Vegetativní buňka a její aktivita jsou důležité pro růst láčky. Láčka pak vstupuje do vajíčka otvorem klovým a jedna spermatická buňka se spojuje s diploidním jádrem zárodečného vaku za vzniku triploidního endospermu a druhá splyne s vaječnou buňkou, čímž vzniká zygota a z ní následně embryo. Z vajíčka pak vzniká semeno a ze semeníku plod (Simpson 2006).

4. Sexuální polymorfismy

Původním květem krytosemenných rostlin byl květ monoklinický, tedy oboupohlavný (hermafroditní) (Simpson 2006). Oboupohlavný květ má, jak již název napovídá, obě pohlaví, tedy samčí i samičí reprodukční orgány. Tento typ květu je doposud nejrozšířenější, nicméně v evoluci z něj byly odvozeny i typy další. Nejvýraznější evoluční změnou bylo potlačení jednoho

ze dvou pohlaví v rámci květu a vzniku jednopohlavních tedy diklinických květů. Jednopohlavné květy jsou dvojího typu, dvoudomé (dioecie) a jednodomé (monoecie) (Renner a Ricklefs 1995; Simpson 2006; Renner 2014). O jednodomé rostliny se jedná, pokud se na jedné rostlině nachází samčí i samičí květy zároveň. V případě, že ale jedinec nese všechny květy stejného pohlaví, hovoříme o rostlinách dvoudomých. Různé práce uvádí různé procentuální zastoupení dvoudomosti v krytosemenných rostlinách. Nejčastěji je uváděno zastoupení v rozmezí 4–10 % druhů krytosemenných rostlin s absolutně separovaným pohlavím (Renner a Ricklefs 1995; Guttman a Charlesworth 1998; Vamosi et al. 2003; Vyskot a Hobza 2015). Dioecie je zároveň rozšířena zhruba ve 38 % čeledích, což znamená, že se v evoluci vyvíjela konvergentně, tedy víckrát nezávisle na sobě (Renner a Ricklefs 1995).

Dvoudomé jednopohlavné květy jsou jakési krajní body dokonalé evoluční proměny z květů oboupohlavných. K separaci pohlaví na jednotlivé rostliny došlo z důvodu zamezení příbuzenského křížení a eliminaci rizika reprodukční neschopnosti vlivem inbrední deprese (Simpson 2006; Spigler a Ashman 2012). Vedle faktoru genetiky však za fentypovými projevy dioecie stojí i neméně významné biologické a ekologické faktory (Charlesworth 1999). Lin et al. (2019) na studovaných druzích v Taiwanu zjistili významnou spojitost frekvence dioecie v závislosti na ekologických faktorech jako je nadmořská výška, teplota, aktivita opylovačů, ale také typ biotopu. Dioetické druhy se vyskytovaly více v nížinách, kde byly zároveň vyšší teploty, a ubývaly s rostoucí nadmořskou výškou (Lin et al. 2019). Nutno však podotknout, že úbytek s nadmořskou výškou může souviset také s úbytkem opylovačů ve vyšších polohách. Významný rozdíl v zastoupení dioetických druhů byl zjištěn při porovnání lesních a travních porostů. Dioetické druhy tvořily v průměru 20,81 % druhů přirozeného lesního porostu, ale jen 2,56–4,26 % druhů travních porostů (Lin et al. 2019). Vedle toho bylo také zjištěno, že poměrné zastoupení dioetických druhů je obecně vyšší v tropických oblastech (Bawa 1980). Tyto práce dokazují významnou roli ekologických faktorů ve vývoji dioecie.

Přechod k dioecii je z evolučního hlediska plynulým procesem. Mezitím u některých rostlinných druhů můžeme nacházet různé přechodné formy květů, co se týče jejich sexuality, a to jak z morfologického, tak i funkčního pohledu. U kvetoucích rostlin označujeme za sexuální polymorfismus všechny odchylky od původního oboupohlavného (hermafroditního) květu.

Mezi základní typy polymorfismů, kromě již zmíněné dioecie, řadíme gynodioecii, androdioecii a trioecii. Tyto polymorfismy umožňují rostlině zvyšovat genetickou variabilitu díky jedincům s odděleným pohlavím, ale zároveň zajišťují jistotu další reprodukce za nepříznivých podmínek díky hermafroditním jedincům (Simpson 2006).

Nejběžnějším typem polymorfismu je gynodioecie. Jedná se o geneticky podmíněný jev, kdy jeden druh tvoří květy oboupohlavné a zároveň samičí, které jsou ale vždy dvoudomé a pohlaví jsou separovaná na různých jedincích (Charlesworth a Charlesworth 1978, Simpson 2006; Delph et al. 2007; Singh 2010). Gynodioecii se budu podrobněji věnovat v dalších kapitolách.

Méně rozšířené jsou androdioetické druhy, které vytváří oboupohlavné a samčí květy izolovaně na jednotlivých rostlinách (Simpson 2006; Singh 2010). Mezi androdioetické druhy patří například *Datisca glomerata* (C.Presl) Baill. z čeledi *Datisceae* (Wolf et al. 2001), *Schizopepon bryoniaefolius* Maxim. z čeledi *Cucurbitaceae* (Akimoto et al. 1999) nebo *Mercurialis annua* L. z čeledi *Euphorbiaceae* (Pannell 1997).

Dalším typem polymorfismu je trioecie (Varga a Soulsbury 2020). Jedná se o stav, kdy u jednoho druhu najdeme tři funkčně i morfologicky odlišné typy květů na různých jedincích. Jednotlivé rostliny nesou jen samčí, jen samičí nebo jen hermafroditní květy (Fleming et al. 1998; Olson a Antonovics 2000). Trioecii nalezneme například u kaktusu *Pachycereus pringlei* (S. Watson) Britton et Rose z čeledi *Cactaceae* (Fleming et al. 1994) nebo u vrby *Salix myrsinifolia* Salisb. z čeledi *Salicaceae* (Mirski et al. 2017).

5. Gynodioecie

V následujících kapitolách se budu podrobněji věnovat gynodioecii, genetickému původu a fenotypovým projevům tohoto sexuálního polymorfismu. Samostatné kapitoly budou také věnovány sexuální labilitě gynodioetického systému, konkrétně přechodným sexuálními formám přechodu od gynodioecie k hermafroditismu (gynomonoecie), ale také environmentálními stresorům a faktorům, které posuny v sexualitě ovlivňují. Jedná se o komplexní problematiku, protože gynodioecie má genetický základ, zároveň jsou ale její fenotypové projevy významně ovlivněny environmentálními faktory, zejména pak teplotou, což je jeden z klíčových aspektů této práce.

Gynodioecie je sexuální polymorfismus, kdy se u jednoho druhu vyskytují morfologicky a funkčně odlišní samičí a oboupohlavní jedinci (Darwin 1877; Charlesworth a Charlesworth 1978; Delph et al. 2007). U krytosemenných rostlin se gynodioecie vyvinula konvergentně, tedy nezávisle na sobě, u minimálně 89 čeledí a u více než 1100 druhů (Godin a Demyanova 2013). Novější práce uvádí, že gynodioecie byla zjištěna u 1573 druhů a 97 čeledí (Godin 2020), počet objevených gynodioetických druhů tedy neustále roste. Zmíněná čísla však činí méně než 1 % krytosemenných rostlin (Caruso et al. 2016). Uvádí se, že rostlinná populace je považována za gynodioetickou, pokud se v ní vyskytuje 5 nebo více % samičích jedinců (Valdeyron et al. 1973). Gynodioecie je v největší míře zastoupená v čeledi *Lamiaceae* a *Caryophyllaceae*, kde

je výskyt gynodioetických druhů vysoký zejména v podčeledi *Silenoidea* (Shykoff et al. 2003). Godin a Deyanova (2013) uvádí, že čeledi s nejvyšším počtem gynodioetických druhů jsou Caryophyllaceae (227), Lamiaceae (171) a Asteraceae (108). V novější práci (Godin 2020) byl publikován nový seznam gynodioetických druhů, přičemž co do počtu je stále nejvíce druhů v čeledích *Caryophyllaceae* (254) a *Lamiaceae* (251). Poměrný výskyt zastoupení gynodioecie na celkový počet druhů v čeledi se však značně liší. Nejvyšší podíl gynodioecie má čeleď *Caprifoliaceae* (11,4 %), na druhém místě je čeleď *Caryophyllaceae* (10,3 %), ale výše zmíněná čeleď *Lamiaceae* má procentuální zastoupení pouze 3,2 %, což ji řadí na čtvrté místo. Tato čísla ale mohou být výrazně ovlivněna celkovým počtem druhů v dané čeledi. Nedávná metaanalytická studie (Caruso et al. 2016) zaměřená na asociace mezi gynodioecií a různými biologickými a ekologickými faktory prokázala, že gynodioecie je spojována zejména s vytrvalými bylinami mírného podnebí.

5.1. Fenotypové projevy a ontogeneze samičích pohlavních orgánů u gynodioecie

Samčí sterilita u krytosemenných rostlin je jev, kdy se v důsledku genetické predispozice tyčinka netvoří, nebo není schopná tvořit v prašníku pyl, případně dochází k jeho nesprávnému vývoji. Tím pádem nedochází k produkci funkčního pylu schopného oplození (Schnable a Wise 1998). Fenotypové projevy samčí sterility mohou být různé, avšak nejvíce viditelný morfologický znak samčí sterility je květ, kde chybí tyčinky nebo jsou zachovány rudimenty tyčinek či nitky bez prašníků. Samčí sterilitu lze rozdělit na strukturální, sporogenní a funkční (Mishra et al. 2013). Strukturální samčí sterilita se váže k anomáliím u samčího pohlaví, jako je absence tyčinek, prašníků nebo jejich degenerace (Gottschalk a Kaul 1974; Mishra et al. 2013). Samčí sterilita sporogenního typu se projevuje tak, že tyčinky jsou vyvinuté, nicméně neprodukují pyl. Třetí typ, funkční samčí sterilita, vykazuje produkci životaschopného pylu, nicméně ten kvůli nějaké bariéře nemůže sloužit k oplodnění. Příkladem je narušení otevírání prašníků (Mishra et al. 2013). Sterilitě tyčinek předchází řada morfologických změn, které závisí na různých faktorech. Jedním z klíčových faktorů jsou poruchy při mikrosporogenezi (Vyhnánek 2019). K výskytu poruch dochází ve třech důležitých stádiích, kterými jsou narušení raného redukčního jaderného dělení, poruchy při vytváření tetrad haploidních pylových zrn a při zrání mikrospor. Porucha při zrání mikrospor a následně pylových zrn je způsobena degenerací tapeta, které je klíčové pro jejich vývoj (Liu et al. 2018). Pokud dojde k vakuolizaci a dozrávání vlastních buněk tapeta dříve, dojde dříve i k rozpadu vrstvy a jejich rozptýlení, což bude mít za následek degeneraci reprodukčních buněk. Předčasný rozpad tapeta také narušuje aktivitu polysacharidu kalosy, protože tapetum produkuje enzymy, které ho rozkládají (Palmer

et al. 1992). Kalosa se vyskytuje v buněčných stěnách mikrosporocytů a v počáteční fázi spojuje pylová zrna k sobě (Votrubová 2010).

Fenotypové projevy samčí sterility jsou u gynodioetických druhů různé. Například, u druhu *Silene vulgaris* (Moench) Garcke se projevují tak, že samčí květy mají buď zmenšené tyčinky, nebo jsou přítomny pouze jejich rudimenty (Charlesworth a Laporte 1998). U druhu *Nemophila menziesii* Hook. et Arn. (*Hydrophyllaceae*) se samčí sterilita projevuje úplnou ztrátou prašníků a v květu zůstávají nanejvýš rudimenty tyčinek (Ganders 1978). *Plantago lanceolata* L. (*Plantaginaceae*) vykazuje fenotypové projevy samčí sterility dvojího typu. První typ vykazuje vývojovou vadu, která postihuje výhradně tyčinky. Nitky jsou pak výrazně menší, přičemž mohou nést prašníky s diferencovanými prašnými váčky, které ale neprodukují žádný pyl. Druhý typ je zajímavý tím, že postihuje mimo tyčinky i korunu a někdy i pestík. Začíná v raném vývojovém stádiu a má různorodé fenotypové projevy. Výraznějším fenotypovým projevem je to, že úplně chybí tyčinky a nedochází k úplnému rozevření květu, tím pádem nemá prostor ani pestík a zůstává ukrytý v uzavřené koruně, což ztěžuje opylování. K mírnějšímu projevu dochází, když se koruna normálně otvírá a tyčinky jsou viditelné, nicméně nenesou prašníky (Van Damme a Van Delden 1982). U druhu *Kallstroemia grandiflora* Torr. ex A. Gray (*Zygophyllaceae*) dochází u květů vykazujících samčí sterilitu k narušení vývoje mikrospor ve stádiích, které jsem zmiňovala výše. Odchytky od normálu vykazují již mateřské buňky mikrospor, následně dochází k rané degradaci tapeta, což má za následek nesprávný vývoj pylových zrn a také je narušena tvorba tetrad. Samičí květy tak nesou tyčinky s alespoň částečně deformovanými prašníky. Ty sice mohou produkovat pylová zrna, ta ale budou výrazně degenerovaná (Cuevas et al. 2005; Cuevas et al. 2006).

Z výše uvedených příkladů lze usoudit, že převládajícím typem u gynodioetických druhů je strukturální samčí sterilita, méně také sporogenní. Většinou jsou tyčinky v květu deformované, výrazně zmenšené nebo úplně chybí. *Plantago lanceolata* L. a *Kallstroemia grandiflora* Torr. ex A. Gray vykazují i znaky sporogenní samčí sterility.

5.2. Genetický původ samčí sterility

Sterilita tyčinek je podmíněna genetickou informací kódovanou v jádru nebo také v cytoplazmě, a tyto geny nebo jejich kombinace potlačují vývoj samčích pohlavních orgánů a následně jejich fertilizační schopnosti (Frank 1989; Palmer et al. 1992; Budar a Pelletier 2001). Samčí sterilita může být z hlediska genetického indukována dvěma způsoby. Nukleární sterilita je dána specifickými geny lokalizovanými v rámci jaderného genomu, kdy je sterilita určována recesivní alelou genu (Kaul 1988). Fenotypové projevy u nukleární sterility jsou zpravidla výraznější než u druhého typu. Jedním z druhů, u kterého byla zjištěna nukleární samčí sterilita

je *Triticum aestivum* L. z čeledi *Poaceae* (De Block et al. 1997). Druhým typem je jadernocytoplazmatická samčí sterilita (CMS), kde vzájemně interagují jaderné a cytoplazmatické geny (Palmer et al. 1992; Charlesworth a Laporte 1998; Schnable a Wise 1998; Van Damme et al. 2004; Garraund et al. 2011; Touzet 2012). Tenhle typ samčí sterility je běžnější, a byl zjištěn u téměř 150 druhů rostlin (Laser a Lersten 1972; Mackenzie et al. 1994; Levings a Vasil 1995). CMS je tedy řízena geny v jádru, ale také v cytoplazmě, což znamená, že mitochondrie obsahují samčí sterilizační geny, a naopak v jádru jsou lokalizované geny obnovující samčí fertilitu (Touzet 2012). CMS může vznikat při křížení, kdy dojde buď k poškození DNA působením mutagenů nebo k výměně jaderných a cytoplazmatických genů (Schnable a Wise 1998). CMS se liší od předchozího typu také tím, že při křížení může docházet i k obnově fertility (Schnable a Wise 1998). Tento typ samčí sterility je například u druhu *Silene nutans* L. (*Caryophyllaceae*) (Garraund et al. 2011), *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (*Caryophyllaceae*) (Charlesworth a Laporte 1998) nebo *Thymus vulgaris* L. (*Lamiaceae*) (Belhassen et al. 1991; Charlesworth a Laporte 1998).

5.3. Fenotypové rozdíly mezi sexuálními formami u gynodioecie

Četné práce ukazují, že hermafroditní a samičí jedinci v gynodioetických systémech se neodlišují jenom v pohlavních orgánech, ale také mohou mít rozdílnou velikost květních obalů (Delph 1996; Shykoff et al. 2003; Ashman 2006; Kamath et al. 2017). Všeobecným trendem u gynodioetických systémů je, že samičí květy jsou na první pohled menší nežli květy oboupohlavní. Změny ve velikost koruny a květu se dají vysvětlit tak, že hermafroditní květ musí pojmout a chránit funkční tyčinky i pestík, a proto je květní obal u hermafroditů celkově větší. Na druhé straně, samice mají nefunkční tyčinky, a proto je okvětí menší. Mají ale zpravidla větší gyneceum než hermafroditi a zvýšenou produkci semen (Delph 1996). Dalším potenciální vysvětlení je založeno na klasickém Batemanovu principu (Bateman 1948), který pojednává o tom, že reprodukční úspěch samců, v případě gynodioecie hermafroditů, je limitován opylovači. Jinými slovy, rostliny produkují samčích gamet řádově víc než samičích a dochází tedy k efektivní selekci u samců (hermafroditů). V konečném důsledku jsou evolučně zvýhodněny rostliny s většími květy, které jsou atraktivnější pro opylovače. Tohle ale samozřejmě neplatí v případě samic, které proto nemusí investovat energii do větších a atraktivnějších květů a podléhají spíše relaxované selekci (Bateman 1948; Paterno et al. 2020). Menší velikost květních obalů samic oproti hermafroditům s sebou tedy nese snížení nákladů na jejich tvorbu a možnost investice ušetřených zdrojů do tvorby semen (Miller a Venable 2003). Okvětní lístky se v závislosti na pohlaví nemusí lišit jen velikostí, nýbrž i tvarem a symetrií květu (Kamath et al. 2017; Neustupa 2020). V práci Shykoff et al. (2003) byla

porovnána data z pozorování více než 20 gynodioetických čeledí, včetně čeledi *Caryophyllaceae*. Srovnáním dat bylo zjištěno, že hermafroditní a samičí květy vykazují výrazný rozdíl ve velikosti, navzdory tomu ale nebyl prokázán významný rozdíl v produkci nektaru. Dále se ukázalo, že u samic hraje roli množství vajíček v semeníku, přičemž množství vajíček je přímo úměrné velikosti květních obalů. Tohle zjištění je ve souladu s předpokladem, že velikost květů se odvíjí od množství a velikosti reprodukčních orgánů, které musí květ pojmout (Delph 1996). Druhy s vyšším počtem vajíček však nemají tak markantní rozdíl ve velikosti hermafroditních a samičích květů. Tento jev je zase možné vysvětlit tak, že druhy s vyšším počtem vajíček mají menší rozdíly ve velikosti květních obalů proto, že ochranná role okvěti je nadřazena vlivu dimorfismu na velikost květu (Shykoff et al. 2003).

5.4. Mechanismy udržující gynodioecii

Aby byly samice schopné udržet se v populaci, musí mít určité vlastnosti, které je zvýhodní v konkurenci s hermafrodity. Samice získávají na konkurenceschopnosti například ve chvíli, kdy je v převážně hermafroditní populaci vysoká inbrední deprese (Lloyd 1975). V tu chvíli se snižuje fitness hermafroditů, což je pro samice výhodné, protože ty si vynucují cizosprašnost, čím následně zvyšují vnitropopulační genetickou variabilitu a tím se snáze udržují v populaci (Charlesworth a Ganders 1979). Další výhodou samic může být alokace ušetřených zdrojů do zvýšené produkce semen, která jsou zároveň kvalitnější a životaschopnější (Charlesworth a Charlesworth 1978). V neposlední řadě je potřeba zmínit působení patogenů, zejména pohlavně přenosných infekčních nemocí, které významně ovlivňují zastoupení pohlaví v populaci (Busch et al. 2004). Samice obecně vykazují vyšší rezistentci vůči nemocem a škůdcům (Zuk a McKean 1996; Zuk a Stoehr 2002).

Zvyšování počtu samic v gynodioetických populacích může na druhé straně ale také vést k takzvané limitaci pylu, tedy k fenoménu, kdy je zastoupení samic v populaci natolik vysoké, že hermafroditní či samčí květy neposkytují dostatek samčích gamet na oplodnění vajíček. Pokud je poměr vyvážený a pylu je dostatek, tak i přesto k limitaci dostupnosti pylu může dojít, a to ve chvíli, kdy opylovači nejsou dostatečně aktivní nebo nejsou vůbec přítomni. Právě v takovém případě je výhodný hermafroditismus, protože hermafroditi mají schopnost samoopylení (Spigler a Ashman 2012). Na druhou stranu, hermafroditní jedinci jsou ale ohroženi už zmíněným příbuzenským křížením (inbreedingem), které může znegovat jejich reprodukční výhody. Při opakovaném příbuzenském křížení dojde k inbrední depresi a posléze ke snížení reprodukčních schopností, což má za následek opětovné ustanovení rovnováhy mezi pohlavími nebo dokonce zvýhodnění jedinců jiného pohlaví. Inbrední deprese tedy patří

k faktorům, které mohou ovlivnit posun sexuality směrem ke gynodioecii (Spigler a Ashman 2012).

6. Sexuální labilita, přechodné formy a dynamika posunů sexuality v populaci

Rostlinné druhy se v neustále se měnících environmentálních podmínkách snaží přizpůsobovat tak, aby byla zajištěna další reprodukce a populace byla zachována. V reakci na měnící se podmínky proto může docházet k posunům v sexualitě rostlin a celá populace může díky změnám v pohlavních orgánech přecházet v jiný sexuální systém. Sexuální labilita tedy označuje neustále kolísání sexuality dané populace ve snaze zajistit co nejvyšší reprodukci a docílit co nejlepšího přizpůsobení okolnímu prostředí (Charnov a Bull 1977).

Přechody z hermafroditního jedince na samičího nebo samčího nemusí být okamžité, ale mohou procházet přes různá mezistádia neboli přechodné formy. Tyto formy mají květy jak hermafroditní, tak i unisexuální nebo dokonce květy morfologicky a funkčně intermediální s částečnou samčí nebo samičí fertilitou. Mezi přechodné formy řadíme subdioecii, trimonoecii, andromonoecii a gynomonoecii. Sexuální polymorfismy a jejich přechodné formy jsou známkou pružnosti sexuálního systému.

Subdioecie může být mylně považována za synonymum trioecie, protože subdioetické populace také zahrnují samčí, samičí a hermafroditní jedince. Oproti trioetickým systémům však zahrnují i rostliny s přechodnými formami květů, které nemají jasně definované pohlaví. Vedle toho se liší stabilitou systému. Trioecie je považována za stabilní systém, naproti tomu subdioecie je označovaná za přechodný nestabilní stav (Spigler a Ashman 2012). Jedním z příkladů subdioetického druhu je *Astilbe biternata* (Vent.) Britton z čeledi *Saxifragaceae* (Olson a Antonovics 2000) nebo *Eurya japonica* Thunb. z čeledi *Theaceae* (Wang et al. 2014). Sexuální systém, který s trioecií také souvisí, je trimonoecie. Jedná se o stav, kdy se na jednom jedinci nachází samčí, samičí i hermafroditní květy najednou (Darwin 1877; Simpson 2006). Příkladem je *Phyllanthus acidus* Poir. z čeledi *Phyllanthaceae* (Cardoso-Gustavson et al. 2011). Dalším přechodným sexuálním systémem je andromonoecie. Andromonoetické druhy nesou kombinaci hermafroditních a samčích květů na jednom jedinci (Simpson 2006) a jedná se například o druhy *Aegopodium podagraria* L. (*Apiaceae*) (Godin et al. 2019) nebo *Gynandropsis gynandra* L. (*Cleomaceae*) (Zhoungbogbo et al. 2018). Poslední přechodná forma, kterou ve své práci zmíním a zároveň je pro ni nejvýznamnější, je gynomonoecie. Je to sexuální systém, kdy u jednoho druhu najdeme jedince, na kterých jsou jak samičí, tak hermafroditní květy (Simpson 2006). S gynomonoecií se můžeme setkat například u druhů

z čeledi *Caryophyllace*, konkrétně například u *Silene noctiflora* L. (Davis a Delph 2005) nebo *Silene nutans* L. (Dufay et al. 2010).

Sexuální polymorfismy lze považovat za přechodné formy vývojové změny z oboupohlavnosti na dvoudomost. Existuje několik způsobů, jak k tomuto posunu dochází a jednou z nejvýznamnějších cest je cesta přes gynodioecii. Přejít od hermafroditismu k dioecii doposud není zcela jasný, ale lze jej zjednodušeně rozdělit na dva úseky. První úsek, přechod z hermafroditismu na gynodioecii, je poměrně dobře objasněný a prozkoumaný. Druhý úsek je přechod mezi gynodioecií a dioecií, přičemž o tomto přechodu se ví velice málo (Spigler a Ashman 2012).

Jak jsem se již zmiňovala, proces separace pohlaví je velice pozvolný. Změna sexuality začíná tím, že se v populaci vyskytne mutantní gen vyvolávající samčí sterilitu. Tento gen je však málo zastoupen, proto trvá dlouho, než se díky reprodukčnímu cyklu rozšíří a samice se ustálí v populaci. Jak jsem již výše zmínila, pro udržení samic v populaci je důležitá schopnost mít evoluční výhodu oproti hermafroditům, například vyšší produkci semen. Touto schopností mohou samice vytvářet selektivní tlak na hermafrodity, aby investovali více do produkce pylových zrn a zároveň snížili náklady na produkci semen (Spigler a Ashman 2012). Jinými slovy, tím, že jsou hermafroditi schopni samoopylení, musí samice o to více zvýšit fitness a produkci semen, aby se v populaci udržely (Lewis 1941; Lloyd 1974; Lloyd 1975). Má se za to, že tato schopnost vyšší produkce semen úměrně stoupá se vzrůstajícím podílem samic v populaci. Na straně druhé se vzrůstajícím zastoupením samic v populaci stoupá i samčí fertilita hermafroditů. To vede k postupné redukci samičích reprodukčních orgánů u hermafroditů, čímž se z nich funkčně stávají samci. Lze tedy říci, že posuny sexuality jsou závislé i na frekvenci pohlaví (Spigler a Ashman 2012).

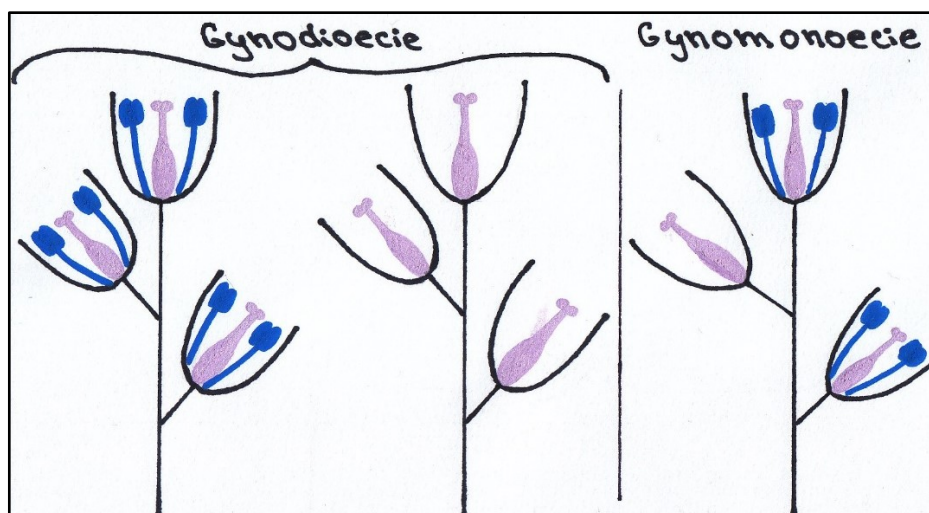
V další fázi, při přechodu mezi gynodioecií a dioecií, může hermafroditní část populace začít mutovat, ale nejedná se o samčí sterilitu, nýbrž samičí. Probíhá v podstatě stejný proces jako na začátku, tedy že se mutace rozšiřuje a samčí rostliny se upevňují v populaci. Tak se stává systém subdioetickým, v jedné populaci se pak vyskytují všechny tři pohlaví (Spigler a Ashman 2012). Když k tomu dojde, samci mají vyšší produkci pylu a vyšší fitness, protože hermafrodité produkují jak pyl, tak semena, ale samci investují vše pouze do produkce pylu. To vede k postupnému zániku hermafroditů v populaci, protože jsou konkurenčně slabší a populace se stává dvoudomou, protože samčí a samičí pohlaví jsou již plně separovaná.

6.1. Gynomonoece

Gynomonoece je přechodný stav mezi hermafroditismem a úplnou gynodioecií, který je často opomíjen, ačkoli je u gynodioetických systémů běžný (Casimiro et al. 2012) a setkáme se

s ním ve zhruba 23 čeledích (Mamut a Tan 2014). Gynomonoetické rostliny vykazují tzv. částečnou samčí sterilitu (Koelewijn and Damme 1996). Samčí sterilita u těchto jedinců je založena na CMS a jak již bylo psáno, může být obnovena nukleárními geny obnovujícími fertilitu. Právě nekompletní obnova těchto jaderných genů je příčinou gynomonocie (Andersson 1999). Přechodné gynomoetické formy tak mohou vykazovat různé stupně samčí sterility, které odráží různou míru obnovy jaderných genů (Philipp 1980).

Nejčastěji se setkáme s kombinací gynomonocie a gynodioecie, takové populace se pak skládají z jedinců hermafroditních, samičích a gynomonoetických (Obr. 1).



Obr. 1 – schéma sexuálního polymorfismu gynodioecie a jeho přechodné formy

Podíl gynomonoetické formy v populaci není konzistentní, mění se v závislosti na druhu, ale také v průběhu periody kvetení. Jedinci gynodioetických i gynomonoetických systému se mohou fenotypově lišit. Kupříkladu, u zkoumaného gynodioetického druhu *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Foss. (*Brassicaceae*) se vyskytují jedinci vykazující částečnou samčí sterilitu, přičemž bylo zjištěno, že právě tito a samičí jedinci mají zpravidla menší korunu a kalich než jedinci hermafroditní. Na straně druhé, hermafroditi mají delší čnělky a tyčinky (Horovitz a Galil 1972). K podobným pozorováním dospěli autoři studie zaměřené na druh *Agastache rugosa* (Fisch. & C.A.Mey.) Kuntze (*Lamiaceae*), kde se ukázalo, že hermafroditní květy s částečnou samčí sterilitou mají zpravidla květní orgány menší než hermafroditní jedinci. Zároveň hermafroditní květy přechodného typu obsahovaly nižší počet funkčních tyčinek (Jang et al. 2015).

6.2. Působení ekologických faktorů na poměr pohlaví u sexuálních polymorfismů a jejich přechodných forem

Vývoj rostlin a jejich reprodukce jsou úzce spjaté s prostředím, ve kterém se rostlina vyskytuje, přičemž určující jsou biotické a abiotické faktory. Rostlina je sesilní organismus, který nemá možnost před nepříznivými podmínkami uniknout, proto musí pro zachování

populace na stresory reagovat a novým podmínkám se přizpůsobit. Významnou roli při posunu sexuality tak mohou hrát zdroje výživy dostupné pro danou populaci nebo přítomnost abiotických či biotických stresorů. Na stresory rostlina často reaguje celkovým snížením nákladů na růst a reprodukci. Porovnáme-li reprodukční náklady hermafroditních a samičích jedinců, je evidentní, že hermafroditní jedinci budou mít vyšší náklady vzhledem k tomu, že produkují nejen semena, ale zároveň pylová zrna (Ashman 1999; Geber et al. 1999; Obeso 2002; Shykoff et al. 2003). Obecně tedy platí, že při působení stresorů prostředí se zvyšuje poměr ku prospěchu méně reprodukčně náročného pohlaví. V gynodioetických systémech se jedná o samice, ale například ve dvoudomých populacích je trend zastoupení samic opačný. V tomto systému jsou nároky na reprodukci samic v porovnání se samci vyšší, protože tvorba semen je nákladnější než tvorba pylových zrn (Varga a Soulsbury 2020). Bylo prokázáno, že environmentální faktory mohou významně ovlivňovat frekvenci samic v subdioetických a gynodioetických systémech, ale v dioetické populaci byl vliv těchto faktorů tak nízký, že nebylo možné díky nim vysvětlit důvod určité frekvence samic. To naznačuje, že dioecie je stabilnější systém, který reaguje méně než gynodioecie a subdioecie na environmentální stresory ovlivňující variabilitu poměru pohlaví. Alternativní možné vysvětlení je, že vliv faktorů prostředí na posuny v sexualitě je druhově specifický (Varga a Soulsbury 2020).

Poměr pohlaví v sexuálně polymorfní populaci tedy neustále fluktuuje, protože se neustále dynamicky mění v závislosti na prostředí a environmentálních faktorech. Stresory vyvolané prostředím mají rozličnou podobu, u abiotických stresorů se jedná o změny teploty, zaplavení, sucho, dostupnost živin, roli hrají ale i nadmořská výška, vlhkost či fotoperioda (Dudash 1990; Van Etten a Chang 2009). Mezi biotické stresory ovlivňující vývoj a reprodukci rostliny patří například aktivita opylovačů nebo přítomnost herbivorů a patogenů (Ashman 2006).

6.2.1. Abiotické faktory

Největší vliv na poměr hermafroditních a samičích rostlin v gynodioeticko-gynomonetickém systému má teplota (Varga a Soulsbury 2020). U studovaného druhu *Plantago coronopus* L. (*Plantaginaceae*) byla částečná samčí sterilita vykázána jako nejméně stabilní stav v závislosti na měnící se teplotě. Bylo zjištěno, že se vzrůstající teplotou u jedinců s částečnou samčí sterilitou roste procento samičích květů. Nemění se však zastoupení samičích jedinců, nicméně, roste podíl jedinců s částečnou samčí sterilitou na úkor hermafroditů (Koelewijn a Damme 1996). Směr změny pohlavnosti květů může být i opačný, tedy že s klesající teplotou se naopak zvyšuje podíl hermafroditních květů na úkor samičích (Koelewijn and Damme 1996). Vliv teploty je bezesporu velký, nicméně odezva napříč druhy se může lišit. Například u rodu *Petunia* Juss. (*Solanaceae*) byl zaznamenán nárůst samičích jedinců se

vzrůstající teplotou (Van Marrewijk 1969), jiné druhy, jako například *Brassica napus* L. subsp. *napus* (*Brassicaceae*) (Burns et al. 1991) nebo *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (*Pontederiaceae*) (Barrett a Harder 1992) ale zase vykazovaly opačný trend. Ukázalo se, že teplota významně ovlivňuje i vývoj pylových zrn, který je na tento stresor extrémně citlivý. Zinn et al. (2010) uvádí, že i jediný den vykazující nadprůměrnou či podprůměrnou teplotu může být pro vývoj pylu kritický. Vedle toho je na teplotní stres velmi citlivý také proces oplození (Delph et al. 1997, Zinn et al. 2010).

Gynodioetické druhy vykazují všeobecný trend, že samice mají tendenci obývat sušší a teplejší místa (Caruso a Case 2007; Ruffatto et al. 2015; Varga s Soulsbury 2020). Caruso a Case (2007) zmiňují, že by to mohlo být zapříčiněno tím, že při limitaci zdrojů samice investují pouze do produkce semen, což není tak náročné jako produkce semen i pylu. Vaughton a Ramsey (2005) zase navrhuje, že lepší uchycení samic na sušších místech by mohlo být způsobeno snížením fitness hermafroditů v těchto podmínkách. Práce Caruso a Case (2007) ukazuje u druhu *Lobelia siphilitica* L. (*Campanulaceae*) rozdílnou distribuci v různých zeměpisných šířkách. V nižších zeměpisných šířkách, tedy blíže rovníku, jsou populace menší, ale zároveň vykazují vyšší podíl samic. Je možné, že takový trend je dán teplotou případně je ovlivněn jinými faktory, jako je například proměnlivé zastoupení opylovačů (Caruso a Case 2007). Stejnou závislost na zeměpisné šířce vykazoval i studovaný druh *Lobelia spicata* Lam. (*Campanulaceae*) (Ruffatto et al. 2015). Vedle environmentálních faktorů, které bezesporu hrají významnou roli v posunech sexuality, je nutné uvažovat i druh, o který se jedná, protože každý druh má na stresory individuální odezvu (Koelewijn a Damme 1996).

6.2.2. Biotické faktory

Jak jsem již výše zmiňovala, mezi biotické stresory ovlivňující vývoj a reprodukci rostliny patří například působení antagonistů, tedy zejména herbivorů a patogenů (Ashman 2002). Jakým způsobem ale posuny sexuality ovlivňují, není zatím zcela známo. Významnou roli hraje období, kdy k napadení dochází (např. období kvetení), dále pak část rostliny, která je napadena, ale také jaký druh rostlinu napadá. Ukázalo se totiž, že některé druhy herbivorů preferují různé pohlaví květů (Ashman 2006). Mezi antagonisty patří i nejrůznější patogeny. Ty opět mohou mít selektivní preferenci jednoho pohlaví, jsou ale navíc více provázané s ostatními faktory. Patogeny mohou být přenášeny pomocí opylovačů, čímž může dojít k ovlivnění kvality pylu, nebo mohou například ovlivňovat rostlinu díky mutualistickému vztahu s kořeny (Ashman, 2006). Jedním z patogenů přenášeným opylovači je houba *Microbotryum violaceum* (Pers.) G. Deml & Oberw. Jedná se patogenní houbu, která napadá prašníky, kde následně produkuje spory, čímž inhibuje produkci pylu a může docházet

k limitaci pylu (Alexander a Maltby 1990; López et al. 2003). Takové působení parazita může vést až k úplné sterilitě a přítomnosti pouze samičích jedinců v populaci (Baker 1947). Některé studie uvádí, že napadené rostliny jsou méně atraktivní pro opylovače, což by mělo snižovat šíření spor na další jedince (Jennersten 1988), jiné uvádí, že houba mění fenotypové projevy rostliny například tím, že napadené rostliny mají tendenci k produkci vyššího počtu květů. To naopak riziko přenosu spor zvyšuje (Shykoff 1997). Přítomnost patogenů vytvářejících selektivní tlak je každopádně jednou z hnacích sil separace pohlaví (Busch et al. 2004).

7. Polyploidie

Polyploidizace je významný evoluční fenomén, kdy dochází k duplikaci celého genomu, a tedy znásobení chromozomové sady na více než dvě (Otto 2007; Madlung 2013). Dříve byl tento jev považován za evoluční slepou uličku (Stebbins 1971), nicméně řada prací toto tvrzení vyvrátila a prokázala, že polyploidie byla významnou cestou vedoucí k diverzifikaci rostlin v průběhu evoluce (Otto a Whitton 2000; Blanc a Wolfe 2004; Soltis et al. 2009; Nieto Feliner et al. 2020). Nedávné studie poukazují na to, že u všech krytosemenných rostlin došlo v evoluci alespoň k jedné polyploidizační události, a to již u nejdříve diverzifikovaných linií (Soltis et al. 2009; Jiao et al. 2011; McGrath a Lynch 2012; Tank et al. 2015; Alix et al. 2017). Nedávná polyploidizace byla prokázána v průměru u 35 % cévnatých rostlin (Wood et al. 2009).

Znásobení genomu mělo v evoluci významný podíl na diverzifikaci rostlin, a to především v případě sympatrické speciace (Otto a Whitton 2000, Coyne a Orr 2004; Wood et al. 2009; Nieto Feliner et al. 2020). Řada prací se zabývá tím, jak velký podíl celogenomová duplikace na sympatrické speciaci měla a přinesly poměrně různorodé výsledky. Otto a Whitton (2000) uvedli ve své práci, že duplikace genomu stála za 2-4 % sympatrických speciálních událostí, nicméně novější práce přišla s vyšším číslem, tedy že duplikace genomu byla příčinou až 15 % případů sympatrické speciace (Wood et al. 2009).

7.1. Alopolyplodie versus autopolyplodie

Na základě mechanismu vzniku lze rozlišit dva základní typy polyploidie, a to autopolyplodii a alopolyplodii (Ramsey a Schemske 1998; Soltis et al. 2009). Alopolyplodie vzniká, když dojde k hybridizaci mezi dvěma druhy a po splynutí redukovaných gamet následuje duplikace celého genomu (Stebbins 1971; Soltis et al. 2009; Estep et al. 2014). U hybridního potomstva často dochází ke snížené plodnosti v důsledku nekompatibility rodičovských rostlin. V tom ale přináší polyploidizace velkou výhodu, protože při duplikaci genomu je tento problém do značné míry eliminován a může to naopak přinést lepší vlastnosti a výhodu oproti diploidním rodičům (Parisod et al. 2010; Osabe et al. 2012; Matsuoka et al.

2013). Alopolyplloid může také vzniknout po hybridizační události dvou různých druhů, kdy ale gamety rodičů jsou neredukovány, a tak jejich splynutí vede přímo k vzniku alopolyplloidního jedince (Ramsey a Schemske 1998). U alopolyplloidů může být u některých fenotypových změn obtížné říci, zda jsou důsledkem hybridizace či duplikace genomu (Alix et al. 2017)

Autopolyplloidi vznikají zdvojením genomu v rámci jednoho druhu (Vamosi a Dickinson 2006; Parisod et al. 2010; Spoelhof et al. 2017). Vznikají buď splynutím dvou neredukovaných gamet nebo splynutím redukované a neredukované gamety (Parisod et al. 2010). Vznik autopolyplloidů může být častější a rychlejší než tvorba alopolyplloidů (Ramsey a Schemske 1998). Autopolyplloidům dříve nebyla věnována taková pozornost jako alopolyplloidům a byli považováni za vzácný jev a evolučně slepou uličku (Stebbins 1971). Autopolyplloidi jsou morfologicky podobní diploidním předkům a často je těžké je od nich odlišit, což je také jeden z důvodů, proč byli doluhodobě přehlíženi (Soltis et al. 2007; Soltis a Soltis 2009; Spoelhof et al. 2017). U autopolyplloidů ale může vyvstávat problém s taxonomickým zařazením polyploidních cytotypů. Na jednu stranu se jedná o jeden druh, protože nedochází ke křížení s jiným druhem, na druhou stranu některé cytotypy se morfologicky liší a obývají odlišná ekologická stanoviště, a tedy vykazují jiné vlastnosti a chování než původní diploidi. Soltis et al. (2007) poukazuje na to, že by se mělo přistupovat ke každému druhu a jeho polyploidním cytotypům individuálně.

Jak je zjevné z výše zmíněného, klíčovou rolí při auto-, ale také alopolyplloidii hraje tvorba neredukovaných gamet (Parisod et al. 2010; Madlung 2013). Schopnost tvorby neredukovaných gamet může být podmíněna geneticky a častěji k tomu dochází ve stresových podmínkách, jako je například nedostatek živin nebo vody a napadání predátory a škůdci (Ramsey a Schemske 1998; Parisod et al. 2010).

Vedle auto- a alopolyplloidů existuje ještě tzv. somatická polyploidie (endopolyplloidie). Tento fenomén je způsoben namnožením DNA v buňce, aniž by došlo k mitóze, dochází tedy k tzv. endoreduplikaci (Leitch a Dodsworth 2017).

7.2. Následky polyploidie na genotyp, fenotyp a celkové přežívání polyploidů

Znásobení genomu má významný podíl na genotypové i fenotypové variabilitě polyploidů (Levin 1983; Flagel a Wendel 2009; Hegarty et al. 2013). Je doprovázena řadou genetických a morfologických změn a vede také ke genetické a reprodukční izolaci od rodičovské diploidní rostliny (Coyne a Orr 2004; Čertner et al. 2017).

Genová redundance (znásobení alel genů) která je s duplikací genomu nedílně spjatá, přináší tu výhodu, že díky ní může docházet k „zastínění“ škodlivé mutace, která se pak neprojeví (Stebbins 1971; Comai 2005; Otto 2007). Dalším z potenciálních následků polyploidizace na genom daného organismu je, navzdory očekávání, redukce množství DNA v nereplikovaném gametickém jádru. Tento jev je všeobecně známý pod jménem „genome downsizing“ (Leitch a Bennett 2004). Snižování absolutní velikosti genomu se zdá být poměrně častým fenoménem, který proces polyploidizace doprovází. Může k tomu docházet vlivem evolučního tlaku, přirozeného výběru, působení ekologických faktorů či životní strategie (Leitch a Bennett 2004). Ozkan et al. (2001) zmiňuje, že redukce DNA se týká hlavně nekódujících částí DNA. Tomuto fenoménu se věnovala řada prací. Například Parisod et al. (2010) uvádí druhy, u kterých byla zjištěna redukce DNA v porovnání s jejich diploidními předky už při první polyploidní události. Redukce o 9,5 % byla zjištěna u druhu *Paspalum notatum* Flügge (Poaceae) (Martelotto et al. 2007), o 10 % u druhu *Elymus elongatus* (Host) Runemark (Poaceae) (Eilam et al. 2009) nebo u druhu *Phlox drummondii* Hook. (Polemoniaceae) o 17 % (Raina et al. 1994). Další druhy, u kterých k redukci dochází, uvádí ve své práci např. Leitch a Bennett (2004).

Klíčové pro přežití a úspěšné etablování nového cytotypu jsou změny morfologicko-anatomické bezprostředně po duplikaci genomu, jako je například zvětšení buněk a těla nebo změny v genové expresi (Otto 2007). Polyploidie může také vést k celkové změně fyziologických vlastností nebo k vyšší ekologické toleranci (Levin 2002). Následně dochází ke změnám evolučním, které jsou důležité z hlediska dlouhodobého vývoje a distribuce polyploidní populace (Otto 2007; Weiss-Schneeweiss et al. 2013). Polyploidie může být dokonce podpurným faktorem při invazi rostliny díky lepší schopnosti adaptace (Pandit et al. 2011; te Beest et al. 2011; Weiss-Schneeweiss et al. 2013).

Z pohledu životních forem bývají polyploidní druhy častěji vytrvalé byliny (Gustafsson 1948; Husband et al. 2013). Co se týče rozmnožování polyploidů, to může, stejně jako u jejich předků, probíhat jak pohlavně, tak i nepohlavně. V návaznosti na nepohlavní rozmnožování se polyploidie často vyskutekuje v kombinaci s apomixií, a to z toho důvodu, že oba tyto jevy jsou úzce sepyaty s tvorbou neredukovaných gamet (Whitton et al. 2008; Husband et al. 2013). U polyploidů je také běžné vegetativní rozmnožování, které je často propojeno s klonálním růstem (Gustafsson 1948; Van Drunen a Husband 2019). Polyploidie může mít významný dopad na pohlavní rozmnožování a následné přežívání nového cytotypu. Při opylování cizosprašných entomogamních druhů může docházet k částečné izolaci nově vzniklého cytotypu díky preferenci opylovače jedné z ploidních úrovní, případně k vyšší preferenci polyploidů vlivem zvětšení květů, což zvyšuje atraktivitu rostliny (Segraves a Thompson 1999; Kennedy et al.

2006; Thompson a Merg 2008). Polyploidie jsou ale také často schopni samoopylení navzdory tomu, že jejich diploidní předek tuto schopnost mít nemusí (Okamoto et al. 2007). Samosprašnost může být pro nově vzniklý polyploidní cytotyp výhodná, protože mu umožňuje uchycení a rychlé rozšíření především s ohledem na fakt, že po svém vzniku je v drtivé většině okamžitě reprodukčně izolován od diploidního předka(ů). Nicméně dlouhodobé křížení v nově vzniklé populaci polyploidního cytotypu může vést k inbrední depresi. Cytotypy vyšších ploidních úrovní mohou však být vůči inbreedingu odolnější než diploidi vzhledem k násobně vyššímu počtu alel v genomu a tím efektivnější možnosti maskovat nebezpečné mutace (Husband a Schemske 1997; Osabe et al. 2012).

7.3. Koexistence cytotypů, kontaktní zóny a interakce mezi ploidními úrovněmi

Různé cytotypy jednoho druhu mohou mít rozdílné ekologické a geografické rozložení, přičemž oblasti, kde rostou minimálně dva cytotypy v těsné blízkosti, se označují jako kontaktní zóny (Hülber et al. 2015). Kontaktní zóny mohou být primární nebo sekundární (Kolář et al. 2017). V primární zóně polyploid vzniká a následně i sdílí prostor se svými předky nižších ploidních úrovní. V případě sekundární kontaktní zóny polyploidní cytotyp vzniká nezávisle v jiném území (alopatricky) a do kontaktu s diploidem přichází až po migraci a kolonizaci území původně osídleném diploidním nebo jiným polyploidním cytotypem. Interakce mezi cytotypy v kontaktních zónách mohou být velice odlišné.

Z evolučního hlediska, může být nově vzniklý nebo domigrovaný cytotyp v populaci znevýhodněn nedostatečným množstvím partnerů, se kterými by se mohl křížit. S teoretickým modelem dané situace pracoval Levin (1975) a ve své práci poukázal na to, že ploidně smíšená populace je jakýsi nestabilní a přechodný stav do doby, než slabší cytotyp z populace vymizí a ustanoví se pouze silnější cytotyp (jev známý jako „minority cytotype exclusion“). Pracoval s myšlenkou, že slabší cytotyp je v populaci méně zastoupený a je tedy znevýhodněný při opylování, protože má méně dostupných vhodných partnerů. Autor také předpokládá, že dva přítomné cytotypy jsou nekompatibilní a nedochází u nich ke křížení, případně křížením vzniká neživotaschopné či sterilní potomstvo. Neschopnost genového toku na heteroploidní úrovni nebo alespoň výrazné snížení fitness heteroploidního potomstva v případě křížení (triploidní blok) tak logicky vede ke zhoršené konkurenceschopnosti a etablování nového cytotypu (Kolář et al. 2017). Tuto nevýhodu může eliminovat schopnost samoopylení či rozsáhlejší invaze znevýhodněného cytotypu z jiných populací. Navzdory tomu se však zastoupení minoritního cytotypu i tak stále může zmenšovat, až je nakonec úplně eliminován.

V mnohých případech však heteroploidní (triploidní) jedinci přece jen vznikají po splynutí redukované a neredukované gamety a pokud jsou alespoň částečně fertillní mohou produkovat gamety s různou ploidní úrovní (např. 1x, 2x nebo 3x). Ty pak splývají s gametami rodičů jak diploidních, tak i polyploidních cytotypů. Tento proces v konečném důsledku vede ke genovému toku mezi různými ploidními úrovněmi, významně přispívá ke vzniku diploidních a polyploidních cytotypů *de novo* a je znám pod názvem triploidní most (triploid bridge, Kolář et al. 2017). Tento model vzniku nového polyploidního jedince přes přechodný cytotyp je však běžnější u vyšších ploidních úrovní, jako například při křížení tetraploidů a oktoploidů, což ukázal ve své práci Castro et al. (2018). Věnoval se kontaktním zónám v Portugalsku, kde se setkávaly tetraploidní a oktoploidní cytotypy druhu *Gladiolus communis* L. (*Iriaceae*). Docházelo zde k vyšší hybridizaci za vzniku životaschopného hexaploidního jedince.

Řada prací dokázala, že kontaktní zóny jsou velmi významným ohniskem dynamického vývoje a toku genů mezi ploidními úrovněmi (Arnold et al. 2015; Hülber et al. 2015) a jsou ohniskem vzniku nových mutací, adaptací a cytotypů (Čertner et al. 2017). Například autoři práce (Čertner et al. 2017) se věnovali smíšeným populacím diploidních a tetraploidních cytotypů druhu *Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip. (*Asteraceae*). Vedle dvou hlavních cytotypů (2x a 4x) identifikovali také triploidní, pentaploidní a hexaploidní cytotypy. Poslední dva zmíněné jsou však extrémně vzácné. V oblasti kontaktních zón dochází k hybridizaci dvou cytotypů a vzniku triploidních jedinců. Důležitým výsledkem práce bylo zjištění, že smíšené populace diploidů a tetraploidů běžně existují a jsou překvapivě stabilní i v dlouhodobějším výhledu.

7.4. Asociace mezi polyploidii a ekologickými podmínkami

U řady druhů a taxonomických skupin byla zjištěna u polyploidních cytotypů vyšší ekologická tolerance než u diploidů. Je tedy předpoklad, že budou obývat i širší ekologické niky a budou šířeji geograficky distribuovány (Levin 2002). Předpoklad širšího ekologického rozšíření pracuje s tím, že duplikace genomu působí na fyziologickou a morfologickou stavbu a zároveň díky zvýšenému počtu chromozómů vykazuje vyšší plasticitu a nabízí více prostoru pro funkční genetickou variabilitu (Levin 1983; Otto a Whitton 2000; Martin a Husband 2009). V práci McIntyre (2012) byla pozorována velikost ekologické niky u diploidních a polyploidních (4x, 6x) forem komplexu *Claytonia perfoliata* Donn ex Willd. (*Montiaceae*). Výsledky, kterých bylo v práci dosaženo, skutečně naznačují, že polyploidní cytotypy mají širší ekologické niky, ale zároveň všechny ploidní úrovně mají víceméně uniformní odpověď na změny prostředí (McIntyre 2012). Manzaneda et al. (2012) ukazuje vyšší schopnost adaptace

polyploidů na extrémnější podmínky. Práce je věnovaná závislosti distribuce diploidů a tetraploidů druhu *Brachypodium distachyon* (L.) P. Beauv. (Poaceae) na aridní prostředí na Pyrenejském poloostrově. Frekvence cytotypů reagovala na ariditu bez ohledu na geografické umístění. Distribuce souvisela se suchem a ročním úhrnem srážek, přičemž ve stresových podmínkách způsobených suchem dokázaly tetraploidní cytotypy daleko lépe hospodařit s vodou a vypořádat se se stresovými podmínkami. Vyšší adaptaci na stresové podmínky u polyploidů se věnovali i autoři práce Hülber et al. (2009), kteří sledovali a popsali výskyt dvou ploidních úrovní (2x, 6x) druhu *Senecio carniolicus* Willd. (Asteraceae) v Alpách. Ukázalo se, že hexaploid se vyskytoval ve druhově bohatších habitatech (acidofilní louky, nízké porosty), což může být výsledkem vyšší konkurenceschopnosti, lepší schopnosti přizpůsobit se na stresové podmínky a vyšší produktivity. Výskyt diploidních a hexaploidních populací se jen mírně překrýval, a zatímco hexaploidi byly rozloženy víceméně rovnoměrně, diploidi se ostrůvkově shlukovali na skalních podkladech. *Senecio carniolicus* byl předmětem i další práce (Sonnleitner et al. 2010). Druh se ve studované oblasti východních Alp nacházel v mnoha ploidních úrovních, výzkumný tým ale pracoval pouze se třemi hlavními a to diploidy, tetraploidy a hexaploidy, protože ostatní byly vzácné. V práci mapovali současnou distribuci jednotlivých cytotypů ve spojení s pleistocenním zaledněním. Tetraploidi vykazovali fixaci na ledovcová refugia, zatímco diploidi a hexaploidi se širěji distribuovali na území, která byla dříve zaledněná. Cytotypy se výrazně překrývaly, přes 30 % vzorkovaných populací bylo smíšených a diploidi a hexaploidi byli nalezeni společně ve 28 % populací. Hexaploidi jsou nejúspěšnějším cytotypem *S. carniolicus* v kolonizaci, což je v souladu s tvrzením, že vyšší ploidní úroveň tuto schopnost zvyšuje. Na druhou stranu, schopnost kolonizace tetraploidů je nízká, což zase stojí proti.

Dalším obecně rozšířeným předpokladem je, jak jsem uváděla výše, širší distribuce polyploidů oproti diploidům. Výsledky práce Martin a Husband (2009) však nejsou v souladu s tímto tvrzením. U diploidních a polyploidních druhů ze 144 rodů krytosemenných rostlin v Severní Americe byla pozorována oblast rozšíření ve vztahu ke klimatickým podmínkám, teplotě a srážkám. Rozdílnou distribuci v závislosti na ekologických podmínkách však cytotypy nevykazovaly. Vliv na rozšíření a toleranci mělo spíše taxonomické zařazení a významnější vliv ploidní úrovně na tyto faktory nebyl pozorován.

Také práce Petit a Thompsona (1999), kterou jsem již výše zmiňovala, se věnovala vztahu polyploidie a biologických vlastností s taxonomickou a ekologickou diverzitou. Toto pozorování bylo prováděno na 50 rodech krytosemenných rostlin v Pyrenejích. Polyploidie nevykazovala pozitivní korelaci s ekologickou diverzitou, dokonce některé druhy vykazovaly vyšší míru ekologické diverzifikace u diploidů než u polyploidů. Taxonomická diverzita však

s tou ekologickou provázaná byla. Vystává tak možnost, že polyploidie může mít nepřímý vztah s ekologickou diverzifikací, protože polyploidie vede k nárůstu druhového bohatství, které zase vykazuje pozitivní vztah s ekologickou rozmanitostí. Na ekologickou rozmanitost prostředí měla významný vliv pouze růstová forma. Největší rozsah měly vytrvalé byliny, výrazně menší pak jednoletky a dřeviny. V práci však podotýkají, že nevzali v potaz, zda se jedná o autopolyploidy nebo alopolyploidy, což mohlo výsledky zkreslit.

Vedle Petit a Thompson 1999 se vztahu druhové bohatosti a četnosti polyploidů v rodu věnoval i Otto a Whitton (2000). Obě tyto práce ukazují jistou pozitivní asociaci mezi těmito dvěma faktory. Vamosi a Dickinson (2006) přináší různé hypotézy, jak by mohla být tato asociace vysvětlena. Je možné, že se polyploidii a druhové diverzitě přisuzuje souvislost proto, že polyploidie je zřejmě vyšší u bylin, stejně tak jako druhová rozmanitost. To pak může vést mylné domněnce, že mají tyto dva jevy přímou vazbu, ačkoli vykazují pouze zvýšenou frekvenci u stejných zástupců. Vamosi a Dickinson (2006) zároveň podotkli, že Petit a Thompson (1999) a Otto and Whitton (2000) neuvažovali ve svých pracích fylogenetické vztahy a pracovali s jednotlivými rody separátně, což mohlo zkreslit celkový výsledek. Mohlo být tak totiž opomenuto hledisko, že početné a rozmanité rody mohou být starší a evolučně úspěšnější a tím pádem zahrnují i více druhů, u kterých došlo k duplikaci genomu (Felsenstein 1985; Garland et al. 1992; Vamosi a Dickinson 2006). Vamosi a Dickinson (2006) závěrem uvádí, že zatím neexistují jednoznačné důkazy o tom, že by převážně polyploidní taxonomické skupiny vykazovaly vyšší nebo nižší rostlinnou diverzifikaci než sesterské skupiny s výraznou převahou diploidních druhů. Nelze tedy výlučně tvrdit, že všechny druhy a vyšší ploidní úrovně reagují na ekologické, klimatické a geografické podmínky stejně. Polyploidie je spjatá s řadou faktorů, které působí jak při vzniku cytotypu, tak při jeho uchycení. Evoluční výhody a postavení polyploidie jsou tak stále předmětem diskuze, a ne zcela objasněným tématem.

8. Polyploidie a gynodioecie

Polyploidizace a posuny sexuality se řadí mezi významné hnací síly v evoluci rostlin a na jejich možnou provázanost poprvé poukázal Baker (1984). Později se možné asociaci mezi těmito dvěma fenomény věnovali i Miller a Venable (2000). Polyploidie může být podle nich spouštěčem přechodu z hermafroditismu k sexuálnímu dimorfismu vzhledem k tomu, že nově vzniklý polyploid je reprodukčně izolovaný od diploidního předka a tím pádem může snáze dojít v malé populaci nového cytotypu k inbrední depresi. Aby k inbrední depresi nedošlo, může dojít k přechodu od hermafroditismu k sexuálnímu dimorfismu. V práci se zároveň zabývali vztahem sexuálních dimorfismů a schopností samoopylení. Miller a Venable prezentovali několik rodů, ve kterých se nacházeli polyploidní sexuálně dimorfní jedinci se

schopností samoopylení, kteří zároveň měli diploidní hermafroditní předky, kteří samosprašní nejsou. U polyploidů dochází k rozvoji schopnosti samoopylení z důvodu zajištění vlastní reprodukce, protože polyploidní cytotyp se po svém vzniku nemá s kým křížit (Richards 1997). Miller a Venable (2000), ale také Ashman et al. (2013) ve svých studiích demonstrují, že polyploidie nemusí nutně vést k sexuálnímu dimorfismu a můžeme se setkat i s opačným trendem, tedy že diploid je dimorfní a polyploid hermafroditní nebo se lze setkat i s různými variantami, například že oba, diploid i polyploid, jsou dimorfní. V druhém případě je obtížné definovat evoluční trajektorie vzniku sexuálního polymorfismu u jednotlivých cytotypů a k vyřešení jsou potřebná fylogenetická data a evoluční rekonstrukce (Ashman et al. 2013).

Výzkumy zaměřené na asociaci mezi polyploidii a posuny sexuality ukázaly, že monomorfismus (hermafroditismus) je častější u diploidů a zároveň polyploidie jsou častěji sexuálně dimorfní (Ashman et al. 2013). Tyto výsledky jsou v souladu s doposud zjištěnými vztahy mezi polyploidii a gynodioecií, což je také jeden z dimorfních systémů. Vamosi et al. (2006) ve své práci podotýkají, že vztah těchto dvou fenoménů mohou ovlivňovat různé faktory, jako je například růstová forma a životní cyklus a může se lišit napříč různými čeleděmi, nicméně jistá provázanost s polyploidii nalezena byla. V práci byly zkoumány obecné trendy této asociace napříč několika rody v různém prostředí. Výsledky mohou být zkresleny, protože v práci se neuvažuje původ předků, který může být pro některé rody společný a také se pracovalo pouze s rody, kde byl prokázán výskyt polyploidie i různých sexuálních systémů. Pozorování však ukázalo, že polyploidie je spojována spíše se sexuálním dimorfismem než hermafroditismem, nikoli však přímo s dvoudomostí. Více než polovina polyploidních taxonů byla sexuálně dimorfní, nicméně z toho byla jen necelá čtvrtina čistě dioetická.

9. Charakteristika modelového druhu *Stellaria graminea* L.

9.1. Caryophyllaceae

Čeď *Caryophyllaceae* (hvozdíkovité) patří do řádu *Caryophyllales* (hvozdíkotvaré) a do třídy *Rosopsida* (vyšší dvouděložné rostliny). Zahrnuje 93 rodů a přibližně 2395 druhů (Singh 2010). Čeď je rozšířená po celém světě, zejména v mírném pásmu s převahou na severní polokouli (Simpson 2006).

9.2. *Stellaria*

Rod *Stellaria* L. se řadí mezi jedny z nejpočetnějších rodů čeledi *Caryophyllaceae* (Singh 2010). Různé zdroje uvádí rozdílný počet zástupců, který se liší v závislosti od taxonomického konceptu. Kupříkladu Sharples (2019) uvádí 112 druhů, zatímco počet taxonů v jiných studiích

přesahuje číslo 150 druhů (Singh 2010, Mahdavi et al. 2012). Nejnovější fylogenetické studie založené na RAD sekvenování prokázali, že rod je parafyletický a v rámci takzvané „core group“ zahrnuje pět základních evolučních monofyletických linií (Sharplea 2019; Sharplea a Tripp 2019). Nejobsáhlejší a nejheterogennější je skupina *Labreae*, která zahrnuje 75 druhů, druhou nejpočetnější skupinou je se 14 druhy skupina *Petiolares*. Zbylé tři skupiny *Insignes*, *Nitentes* a *Plettkeae* zahrnují pouze jednotky druhů (Sharplea a Tripp 2019). Taxonomická pozice některých taxonů je stále problematická a k finálnímu dořešení dané problematiky budou nutné další taxonomicko-evoluční studie.

Rod *Stellaria* zahrnuje jednoleté, dvouleté nebo trvalé byliny. Kořeny jsou vláknité, hustě větvené, oddenky jsou štíhlé. Stonek je čtyřhranný a lysý, může být poléhavý, vystoupavý nebo vzpřímený. Listy jsou jednoduché a vstřícné, mají rozmanitý tvar i velikost, přičemž nejčastěji jsou kopinaté až čárkovité, mohou být ale také například vejčité, sdrčité nebo eliptické. Listy jsou celistvé, mohou být hladké i chlupaté. Listeny jsou buď blanité a bělavé se středním proužkem, který má zelenou až hnědou barvu nebo se podobají horním stonkovým listům. Květenství je vidlan, kde dvě boční větve výrazně převyšují počtem květů větev hlavní. Květy jsou drobné a mají zpravidla bílou barvu. Kalich sestává z pěti (méně často ze čtyř) volných listů. Pravé korunní lístky chybí a jsou nahrazeny lístky staminodiálního původu, které jsou pro usnadnění označovány jako koruna. Ta se skládá z pěti (řídčeji čtyř) okvětních lístků, které jsou zcela nebo minimálně do poloviny okvětního listu rozštěpen, ale můžou úplně chybět. Počet tyčinek v květu je čtyři až deset. Semeník je svrchní a vystupují z něj většinou tři, vzácně pět čnělek. Plodem je tobolka otevírající se pomocí šesti zubům, výjimečně i nažka nebo bobule.

Zástupci rodu *Stellaria* se rozmnožují vegetativně i generativně. Běžné je vegetativní rozmnožování pomocí oddenků, výhonků a kořenujících lodyh. Opylení je převážně entomogamní, přičemž druhy mohou být jak autogamní, tak i alogamní (Kurtto 2001; Morton 2005; Dang a Chinnappa 2006). U některých alogamních druhů jsou zároveň rozvinuty mechanismy bránící samoopylení, přičemž majoritní zastoupení má proterandrie, která je běžná zároveň i pro celou čeleď (Bittrich 1993; Kurtto 2001). V rodu *Stellaria* se s proterandrií setkáme například u druhů *S. holostea* L., *S. longipes* Goldie nebo *S. longifolia* Muhl. ex Willd. (Kurtto 2001). Některé druhy tvoří vedle chasmogamních květů také květy kleistogamní (*S. pallida* (Dumort.) Piré, *S. media* (L.) Vill.) (Richards 1997; Kurtto 2001; Weekley a Brothers 2006). Chasmogamní květy jsou běžné otevřené květy, které umožňují opylení díky odhaleným reprodukčním orgánům (Schoen a Lloyd 1984; Simpson 2006; Koontz et al. 2017). Mohou se vyskytovat společně s kleistogamními nebo jsou tyto typy květů odděleny (Lord 1981). U kleistogamních květů dochází k samoopylení v uzavřeném květu (Culley a Klooster 2007). Ptačinec je jedním z 228 rodů, u kterých se kleistogamie vyskytuje (Culley a Klooster 2007).

U rodu *Stellaria* se setkáme se sexuálními polymorfismy, z nichž nejběžnější je gynodioecie, která byla zjištěna u 12,4 % druhů, například u *S. graminea*, *S. palustris* Ehrh. ex Retz. nebo *S. longipes* (Kurtto 2001; Dang a Chinnappa 2006; Godin 2020). Podíl gynodioetických druhů v rodě je tedy vyšší než procentuální zastoupení gynodioecie v celé čeledi, kde to činí 10,3 % (Godin 2020).

Mezidruhovú hybridizace byla zjištěna mezi různými zástupci rodu *Stellaria*, avšak potomstvo hybridizace většinou nevykazuje příliš vysoké fitness (Chinnappa 1985; Kurtto 2001). Přirozená hybridizace byla pozorována například mezi *S. longipes* a *S. borealis* Bigelow (Morton a Rabeler 1989; Emery a Chinnappa 1992).

U *S. longipes* byl proveden experiment, kdy došlo k hybridizaci tohoto druhu s pěti dalšími příbuznými druhy rodu *Stellaria* (*S. graminea*, *S. longifolia*, *S. crassifolia* Ehrh., *S. calycantha* (Ledeb.) Bong. a *S. crispa* Cham. & Schltl.) a ukázalo se, že pouze křížení s druhem *S. longifolia* vedlo k produkci životaschopných semen a F1 generace. Ostatní křížení vedlo k produkci nekvalitních či deformovaných semen, která nebyla schopná vyklíčit (Chinnappa 1985).

9.2.1. Geografické rozšíření a ekologie

Rod *Stellaria* je rozšířen na obou polokoulích s převahou na severní polokouli (Morton 2005). Nejrozšířenější jsou v mírném až chladném podnebí, ale obývají širokou škálu ekosystémů, od tropických oblastí po vysoké nadmořské výšky (Kurtto 2001; Morton 2005; Sharples a Tripp 2019).

Vzhledem ke kosmopolitnímu rozšíření a zároveň vyššímu počtu druhů tohoto rodu, jsou i místa výskytu velice rozmanitá. Některé druhy jsou vázané na vlhčí a stinná místa (*S. nemorum* L., *S. neglecta* Weihe, *S. palustris*), jiné naopak na sušší stanoviště (*S. pallida*, *S. holostea*). Různé druhy mohou také vyhledávat například půdy s vysokým obsahem živin (*S. palustris*) nebo třeba ruderalní stanoviště (*S. media*, *S. hebecalyx* Fenzl) (Kurtto 2001).

U druhů s rozsáhlým areálem byla často pozorována fenotypová plasticita, která také výrazně přispívá ke schopnosti adaptace na různá stanoviště (Macdonald et al. 1988; Emery et al. 1994a). Fenotypová plasticita se projevuje proměnlivostí morfologie v závislosti na změnách environmentálních faktorů, jako je teplota nebo fotoperioda. Jedinec pak může vykazovat variabilitu ve tvaru listů, vzrůstu, květenství či různým habitatem, který obývá (Chinnappa et al. 2005). Učebnicovým příkladem fenotypové plasticity je druh *S. longipes* s cirkumpolárním rošířením (Chinnappa et al. 2005). Vyskytuje se na mnoha stanovištích a díky schopnosti adaptace na specifické environmentální podmínky vznikly dva ekologické fenotypy tohoto druhu, a to alpský a préríjní (Emery et al. 1994b; Chinnappa et al. 2005). Alpský

druh je adaptován na stresující podmínky, které jsou ale předvídatelné a dlouhodobější. Jedná se například o silný vítr, nízké teploty a zvýšené množství UV záření (Emery et al. 1994b; Chinnappa et al. 2005). V důsledku toho je obecně nižší, nese menší množství květů a má silnou vrstvu voskové kutikuly (Kathiresan et al. 1998; Chinnappa et al. 2005). Naopak préríjní typ je plastičtější, protože musí být konkurenceschopný v prostředí obývaném mnoha druhy (Emery et al. 1994a; Emery et al. 1994b; Kathiresan et al. 1998; Chinnappa et al. 2005). Často dochází ke kompetici o světlo, proto je oproti alpínskému typu výrazně vyšší (Kathiresan et al. 1998; Chinnappa et al. 2005).

9.3. *Stellaria graminea*

Stellaria graminea (ptačinec trávovitý) je víceletá, oddenkatá a trsnatá bylina. Kořeny rostliny jsou štíhlé a protáhlé. Stonek je štíhlý, vystoupavý, čtyřhranný, rozvětvený a lysý. Na stonku najdeme přisedlé štíhlé kopinaté jednožilné listy s hladkým okrajem. Listy jsou nejširší u základny a postupně se směrem od báze stonku nahoru zužují. U báze jsou brvité, jinak hladké. Listeny v květenství jsou blanité, bělavé, často s hnědavým nebo zelenavým proužkem, na okrajích jsou alespoň v dolní třetině brvité. Květenstvím je vidlan a počet květů je variabilní, jedná se o jednotky až desítky. Kalich tvoří pět kopinatých lístků a je většinou menší než koruna. Vnější kališní plátky jsou brvité. Koruna je složena z pěti lístků, které jsou rozštěpeny téměř až k bázi. Květy jsou bílé a proterandrické. Tyčinek je v květu deset, přičemž mohou být vyvinuté a fertlní všechny, nebo jen některé nebo žádné (Horne 1914; Kurtto 2001; Morton 2005). Ze svrchního semeníku vystupují tři čnělky. Plodem je vejčitá tobolka, která má v plné zralosti světle hnědou barvu. Semena jsou kulatá a tmavě hnědá. Začíná kvést od května a kvete do konce října (Kurtto 2001; Morton 2005; Kučera et al. 2012).

Opylování je entomogamní, nejběžnější opylovači jsou mouchy a drobný dvoukřídlý hmyz, méně častou drobní brouci či včely.

S. graminea má základní chromozomální číslo $x = 13$. U druhu byly zjištěny tři ploidní úrovně (diploidní $2n = 2x = 26$, triploidní $2n = 3x = 39$, tetraploidní $2n = 4x = 52$) (Gadella 1977; Harmaja 1992; Kurtto 2001; Morton 2005; Kučera et al. 2012; Kučera et al. 2021), přičemž v Evropě se běžně vyskytují diploidní a tetraploidní formy, méně často triploidní (Gadella 1977; Morton 2005). U druhu se setkáme i s aneuploidii, kdy byla zjištěna chromozomální čísla blízká triploidnímu stupni mající $2n = 40-44$ (Harmaja 1992; Keshavarzi a Bozchaloyi 2014).

Z fylogenetického hlediska patří do skupiny *Labreae*, kde tvoří monofyletickou větev spolu s morfologicky podobnými *S. palustris* a *S. persica* (Sharples a Tripp 2019).

U *S gramineae* L. také často dochází k mezidruhovému křížení. Hybridizace je známá s druhy *S. borealis*, *S. fennica* (Murb.) Perf., *S. longifolia*, *S. palustris* a *S. uliginosa* Murray (Kurtto 2001; Kučera et al. 2012). Hybridní potomstvo má ale často výrazně zhoršenou kvalitu semen a pylu jako je tomu například u hybridu s druhy *S. fennica* nebo *S. palustris* (Kurtto 2001). Jak jsem zmiňovala výše, experimentálně bylo zkoumáno i křížení se *S. longipes*, nevedlo to však ke vzniku životaschopného potomstva (Chinnappa 1985).

9.3.1. Geografické rozšíření a ekologie

S. graminea je původním druhem v Evropě a Západní a Centrální Asii, zároveň byla zavlečena a rozšířila se také do Severní Ameriky a na Nový Zéland (Kurtto 2001; Morton 2005; Kučera et al. 2012).

Roste na prosvětlených stanovištích, která nejsou příliš bohatá na živiny. Upřednostňuje sušší písčité až hlinité půdy, kde nedochází k dlouhodobějšímu zamokření. Často se vyskytuje na loukách či pastvinách v přítomnosti dalších druhů bylin. Běžně ji najdeme také na okraji cest a polí nebo na ruderalních podkladech (Horne 1914; Kurtto 2001; Morton 2005; Kučera et al. 2012). *Stellaria graminea* je druh, který je silně morfologicky proměnlivý v závislosti na environmentálních faktorech. Například vlhkost půdy a množství dopadajícího záření výrazně ovlivňuje vývoj a podobu vegetativních orgánů, tedy kořenů, stonku a listů (Kurtto 2001).

10. Gynodioecie a polyploidie v rodu *Stellaria*

Jak jsem již výše zmiňovala, gynodioecie je sexuální systém, který byl zjištěn u 12,4 % druhů rodu *Stellaria* (Godin 2020). Jedním ze zástupců, u kterého byla gynodioecie prokázána je výše popsáný a pro tuto práci klíčový druh *S. graminea* (Kučera et al. 2021). U zmíněného druhu byla zjištěna morfologická variabilita související s pohlavím květů, jinými slovy, byly pozorovány květy hermafroditní s plně vyvinutými tyčinkami, ale také květy s tyčinkami částečně nebo úplně nevyvinutými (rudimentálními) (Horne 1914; Kurtto 2001). Předmětem spekulace bylo také to, jestli jedinci se samčí sterilitou jsou sterilní triploidní hybridy nebo zda se skutečně jedná o samice a systém je gynodioetický, přičemž výsledky nedávno publikované studie vedly k jasnému závěru, že jde o samičí jedince (Kučera et al. 2021). V práci byla definitivně potvrzena přítomnost gynodioecie a byl studován vztah mezi gynodioecií, ploidií a ekologickými faktory u populací *S. graminea* z Karpat. Překvapivým zjištěním bylo, že gynodioecie u *S. graminea* byla prokázána jak u diploidních, tak u tetraploidních populací. Ukázalo se také, že pohlaví má vliv jak na morfologii květu, což se projevuje výrazně menší korunou a zároveň delší čnělkou u samic, tak na velikost genomu, kdy samice mají genom větší. Orgány, které se nepodílely na reprodukci nebo na interakci s opylovačem projevovaly větší

asociaci s ploidií než s pohlavím a zvětšovaly se s vyšší ploidní úrovní. Diploidní a tetraploidní samice však nevykazovaly téměř žádný rozdíl ve velikosti, což může být vysvětleno konvergentním vývojem těchto dvou cytotypů nebo zděděním gynodioecie. Tyto výsledky naznačují, že velikost orgánů podléhá polyploidii, nicméně pro reprodukční orgány je nadřazenější a určující sexuální systém.

Ekologie se lišila mezi cytotypy, méně však mezi pohlavími a vazba na ekologické faktory byla u cytotypů značná, ačkoli zhruba třetina populací byla smíšená. Jejich frekvence se měnila s průměrnou roční teplotou, dopadajícím fotosynteticky aktivním zářením, úhrnem srážek a sklonem terénu. Při vyšší teplotě a vyšších srážkách se zvyšoval podíl tetraploidů a zároveň klesal s vyšším zářením a sklonem. Pohlavnost se měnila výrazně pouze s teplotou. U tetraploidů s vyšší teplotou rostl podíl samic, u diploidů nikoliv. Právě výraznější reakce sexuality na teplotu pouze u jednoho cytotypu by mohla značit, že jistá provázanost sexuálního systému s ploidní úrovní existuje, protože kdyby šlo pouze o vztah mezi sexualitou a teplotou, dalo by se předpokládat, že diploidní populace bude mít stejný trend.

V případě několika populací byli pozorováni jedinci s částečnou samčí fertilitou, tedy gynomonoetické formy (Kučera et al. 2021).

Z rodu *Stellaria* je nejvíce prostudován gynodioetický druh *Stellaria longipes*. Tento druh je široce rozšířený, má velkou ekologickou amplitudu, což se zrcadlí v nemalé fenotypové plasticitě. Je to polyploidní druh a bylo u něj zjištěno několik ploidních úrovní (Dang a Chinnappa 2006).

V předchozí kapitole věnované gynodioecii jsem se věnovala vlivu environmentálních faktorů na expresi sexuality, který je předpokládán také u druhu *S. longipes* (Dang a Chinnappa 2006). V práci, kde se zabývali křížením a reprodukční biologii tohoto druhu pozorovali v experimentálních podmínkách rostliny sesbírané z různých stanovišť v Severní Americe a pomocí skleníku a teplotních komor zajistili simulované podmínky jednotlivých ročních období. V průběhu roku se měnila i míra samčí sterility a fertility, což by podle autorů mohlo být podmíněno teplotou a ekologickými faktory (Dang a Chinnappa 2006).

V jiné práci (Philipp 1980) byly v kultivačním experimentu *S. longipes* v Kodani napěstovány rostliny ze semen odebraných ze samičích a hermafroditních volně rostoucích jedinců v Grónsku. Semenáčky byly přesazeny do samostatných nádob a byly sledovány nejprve na experimentálním poli, později v komorách s kontrolovanou teplotou. Mezi napěstovanými rostlinami se nacházely také přechodní jedinci s hermafroditními a samičími květy zároveň, což znamená, že se jednalo o gynomonoetický systém. V práci se sledovala asociace mezi sexualitou rostlin a různými znaky, které mohou mít vazbu na pohlaví jedince. Největší rozdíly mezi pohlavími se ukázaly být v počtu květů, počtu semen v plodu a množství

vyprodukovaných semen v rámci reprodukčního cyklu. Co do počtu květů, byly u všech třech forem nejběžnější jedinci s počtem květů v řádu jednotek. U samičích a přechodných forem byl pak ještě jeden významný pík u vyššího počtu květů na rostlinu. Hermafroditi tak vykazovali v průměru nejnižší počet květů na rostlinu. Počet dobře vyvinutých semen v plodu byl v průměru vyšší u hermafroditních květů než u samičích. Navzdory tomu však v reprodukčním cyklu vyprodukovaly více semen samice. Je tedy možné, že nevýhodu samic v počtu semen v plodu vyvažuje právě tvorba většího množství květů, jak jsem zmiňovala výše. Zjištění, že hermafroditi nesou větší počet semen v plodu, ale zároveň nejsou schopni konkurovat samicím v jejich produkci, může vysvětlovat fakt, že samice investují více zdrojů do kvality a životaschopnosti semen spíše než do jejich vysokého počtu. Naproti tomu se neprokázal signifikantní rozdíl v klíčení semen hermafroditních a samičích rostlin. Také nebyla zjištěna spojitost mezi pohlavím rostliny a velikostí jejich vegetativních částí. Navíc se ukázalo, že v období kvetení přechodná forma postupně přecházela v čistě hermafroditní (Philipp 1980). Z uvedených zjištění lze usuzovat, že co se týče sexuálních polymorfismů, nemají jednotlivé druhy uniformní odpověď na vnější vlivy.

11. Závěr

Výše prezentovaná bakalářská práce přináší teoretický rámec vlivu environmentálních faktorů a zejména teploty na posuny sexuality gynodioetického systému polyploidních druhů. Hlavní náplní bylo představení vybraných klíčových fenoménů v evoluci rostlin, a to sexuálních polymorfismů s důrazem na gynodioecii a přechodnou gynomonoeccii, ale také na celogenomovou duplikaci (polyploidie). Získané informace jasně ukazují, jak komplikované sexuální polymorfismy u rostlin jsou, a také poodhalily faktory, které mají vliv na jejich evoluci a expresi u jednotlivých druhů a jejich populací.

Co se týče asociace mezi gynodiecií a ekologickými faktory, u gynodioetických systémů lze pozorovat všeobecný trend nárůstu počtu samic na sušších a teplejších stanovištích. Jaký dopad by ale měly, nebo mají, globální změny na populace gynodioetických druhů a jejich dlouhodobé přežívání, je doposud neprozkoumáno a my jenom můžeme hypotetizovat o potenciálních scénářích. Z hlediska celkové početnosti a přežívání druhu je možné na tento trend nahlížet jako na evolučně pozitivní, protože umožňuje druhu obývat širší škálu stanovišť. Z hlediska reprodukce a populační dynamiky se však o tak pozitivní trend jednat nemusí, protože hermafroditi se na těchto extrémnějších stanovištích vyskytují v menší míře, a může pak docházet k limitaci pylu. Vlivem limitace pak může dojít k obnově samčí fertility, což povede k posunu směrem k hermafroditům, kteří ale právě zmíněná extrémnější stanoviště obývat nemohou nebo se snižuje jejich fitness a dojde ke snížení početnosti populace a jejímu

ohrožení. Nicméně jak jsem již zmínila výše, jedná se jen o jeden z potenciálních scénářů, který přichází v úvahu.

Polyploidie patří k nejvýznamnějším fenomenům formujících evoluci cévnatých rostlin, a i když byla této tématice v návaznosti na sexuální polymorfismy věnovaná nemalá pozornost, mnohé a často i klíčové mechanismy její interakce zůstaly neobjasněny. Polyploidie je ale všeobecně považovaná za jeden z faktorů hrajících roli v přechodu od hermafroditismu k polymorfnímu sexuálnímu systému. Nově vzniklý cytotyp se nemá s kým křížit a ačkoli inbrední depresi může odolávat snáze než diploid, protože má vyšší počet kopií genů, je i přesto vytvářen tlak na tvorbu sexuálního polymorfismu kvůli zvyšování genetické variability a polyploidie se tak ukazuje jako spouštěč tohoto přechodu. Tento model není případem *Stellaria graminea*, protože gynodioecie byla u tohoto druhu prokázána v obou ploidních úrovních. Přestože tedy není polyploidie spouštěčem rozvoje sexuálního dimorfismu, vykazují tyto dva fenomény provázanost, protože nárůst samic je teplotně závislý pouze u polyploidů, z čehož lze vyvodit, že polyploidní cytotyp má pozitivní vliv na rozšíření samic do teplejších extrémnějších stanovišť. Na základě toho lze říci, že polyploidní cytotyp má vzhledem k vlastní schopnosti adaptace a zároveň i k výhodě samic největší potenciál k nejlepšímu přizpůsobení se na extrémnější podmínky charakteristické vyššími teplotami. Jedním z možných scénářů by tedy mohlo být rozšiřování tetraploidního cytotypu na úkor diploidního, čímž by mohlo docházet k významnějšímu potlačení původního diploidního cytotypu.

Zhodnotíme-li celkový kontext globálního oteplování a posunů sexuality, je však nutné říci, že vzhledem k rychlosti oteplování se i přes schopnost adaptace druhů nemusí stihnout přizpůsobit. Fluktuace v sexuálním systému vlivem teploty probíhá, nicméně jedná se o velice poozvolné posuny, které zároveň nedeterminují pohlaví, jak je tomu u zvířat, a vykazují mnoho přechodných forem. Adaptace a posun sexuálního systému probíhá na podstatně širší časové škále než současná změna klimatu, kterou lze pozorovat v řádech let až desetiletí. Navzdory tomu je však, i vzhledem k malému počtu studií na téma teplotní závislosti sexuálního systému, žádoucí tyto posuny objasnit. Může to pak představovat významný faktor adaptivního chování a kolonizace druhu v reakci na klimatickou změnu s možným dopadem na celý ekosystém.

12.Náplň navazující diplomové práce

Na základě informací získaných v bakalářské práci bude v navazující diplomové práci testována hypotéza, zda se zvyšující teplotou skutečně stoupá podíl samic u druhu *Stellaria graminea* a zda má na tento posun vliv ploidní úroveň jedince.

Testování bude probíhat na deseti samičích a deseti hermafroditních jedincích v rámci diploidní i tetraploidní úrovně, kteří budou získáni terénním sběrem z území Západních Karpat,

kde probíhala také předešlá studie. U každého jedince bude zaznamenáno místo a datum sběru, sexualita a ploidie, kterou určíme pomocí průtokové cytometrie.

Praktická část práce bude spočívat v monitorování případných posunů sexuality v teplotních komorách. Ty budou použity zejména kvůli kontrolované regulaci teploty a zároveň z důvodu co největšího omezení vlivu ostatních biotických a abiotických faktorů. Monitoring bude probíhat pod třemi teplotními režimy předběžně určenými na 10, 20 a 30°C. Díky získaným naměřeným datům bude následně možné vyvodit závěr, kde k posunům skutečně dochází, s jakou dynamikou se to děje a jaké jsou fenotypové projevy. Předpokládáme, že s rostoucí teplotou bude docházet k posunům sexuality směrem k samičímu pohlaví a že u tetraploidního cytotypu budou posuny sexuality rychlejší a zřetelnější.

13. Použitá literatura

- ACKERMAN, Josef Daniel, 2000. Abiotic pollen and pollination: ecological, functional, and evolutionary perspectives. In: DAFNI, Amots, HESSE, Michael a PACINI, Ettore, ed. *Pollen and Pollination* [online]. Vienna: Springer Vienna, 2000, s. 167-185 [vid. 2021-02-24]. ISBN: 978-3-7091-7248-3. DOI: 10.1007/978-3-7091-6306-1_9. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-7091-6306-1_9
- AKERROYD, John a SYNGE, Hugh, 1992. Higher Plant Diversity. In: GROOMBRIDGE, Brian, ed. *Global Biodiversity* [online]. Dordrecht: Springer Netherlands, 1992, s. 64-87 [vid. 2021-02-07]. ISBN: 978-94-010-5012-8. DOI: 10.1007/978-94-011-2282-5_8. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-94-011-2282-5_8
- AKIMOTO, Junichi, FUKUHARA, Tatsundo a KIKUZAWA, Kihachiro, 1999. Sex ratios and genetic variation in a functionally androdioecious species, *Schizopepon bryoniaefolius* (Cucurbitaceae). *American Journal of Botany* [online]. 1999, vol. 86, no. 6, s. 880-886 [vid. 2021-02-01]. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10371729/>
- ALAN POUNDS, J., BUSTAMANTE, Martín R., COLOMA, Luis A. et al., 2006. Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature* [online]. 2006, vol. 439, no. 7073, s. 161-167 [vid. 2021-5-4]. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/nature04246. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/nature04246>
- ALEXANDER, Helen Miller a MALTBY, Arlan, 1990. Anther-smut infection of *Silene alba* caused by *Ustilago violacea*: factors determining fungal reproduction. *Oecologia* [online]. 1990, vol. 84, no. 2, s. 249-253 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 0029-8549. DOI: 10.1007/BF00318280. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28312761/>
- ALIX, Karine, GÉRARD, Pierre R., SCHWARZACHER, Trude a HESLOP-HARRISON, J. S. (Pat), 2017. Polyploidy and interspecific hybridization: partners for adaptation, speciation and evolution in plants. *Annals of Botany* [online]. 2017, vol. 120, no. 2, s. 183-194 [vid. 2021-03-12]. ISSN: 0305-7364. DOI: 10.1093/aob/mcx079. Dostupné z: <https://academic.oup.com/aob/article/120/2/183/3959620>
- ANDERSSON, H., 1999. Female and hermaphrodite flowers on a chimeric gynomonoeious *Silene vulgaris* plant produce offspring with different genders: a case of heteroplasmic sex determination?. *Journal of Heredity* [online]. 1999, vol. 90, no. 5, s. 563-565 [vid. 2020-12-07]. ISSN: 1465-7333. DOI: 10.1093/jhered/90.5.563. Dostupné z: <https://academic.oup.com/jhered/article/90/5/563/2186975>
- ARNOLD, Brian, KIM, Sang-Tae a BOMBLIES, Kirsten, 2015. Single Geographic Origin of a Widespread Autotetraploid *Arabidopsis arenosa* Lineage Followed by Interploidy Admixture. *Molecular Biology and Evolution* [online]. 2015, vol. 32, no. 6, s. 1382-1395 [vid. 2021-03-29]. ISSN: 1537-1719. DOI: 10.1093/molbev/msv089. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25862142/>
- ASHMAN, 1999. Determinants of sex allocation in a gynodioecious wild strawberry: implications for the evolution of dioecy and sexual dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 1999, vol. 12, no. 4, s. 648-661 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 1010-061X. DOI: 10.1046/j.1420-9101.1999.00059.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1420-9101.1999.00059.x>
- ASHMAN, Tia-Lynn, 2002. The Role of Herbivores in the Evolution of Separate Sexes from Hermaphroditism. *Ecology* [online]. 2002, vol. 83, no. 5 [vid. 2020-12-06]. ISSN: 00129658. DOI: 10.2307/3071932. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/3071932?seq=1>
- ASHMAN, Tia-Lynn, 2006. The evolution of separate sexes: a focus on the ecological context. In: HARDER, Lawrence D., BARRETT, Spencer C.H., ed. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford, UK: Oxford University Press, 2006, s. 204-222. Dostupné z: <https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.509.5891&rep=rep1&type=pdf>
- ASHMAN, T.-L., KWOK, A. a HUSBAND, B. C., 2013. Revisiting the Dioecy-Polyploidy Association: Alternate Pathways and Research Opportunities. *Cytogenetic and Genome Research* [online]. 2013, vol. 140, no. 2-4, s. 241-255 [vid. 2021-03-29]. ISSN: 1424-8581. DOI: 10.1159/000353306. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23838528/>

- BAKER, H. G., 1947. Infection of Species of *Melandrium* by *Ustilago violacea* (Pers.) Fuckel and the Transmission of the Resultant Disease. *Annals of Botany* [online]. 1947, vol. 11, no. 43, s. 333-348 [vid. 2020-02-08]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/42907018>
- BAKER, Herbert G., 1984. Some Functions of Dioecy in Seed Plants. *The American Naturalist* [online]. 1984, vol. 124, no. 2 [vid. 2021-03-29]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2461487?seq=1>
- BARNOSKY, Anthony D., 2009. *Heatstroke: Nature in an Age of Global Warming* [online]. Washington, D.C.: Island Press, 2009 [vid. 2021-03-29]. 269. ISBN: 978-1-59726-197-5. Dostupné z: https://books.google.cz/books?hl=cs&lr=&id=Di6SVZZjLAgC&oi=fnd&pg=PR5&ots=xzKuV47k9F&sig=dEIwwQmvUCMDxFUpMYCWrmSefLc&redir_esc=y#v=onepage&q&f=false
- BAROILLER, J.-F., GUIGUEN, Y. a FOSTIER, A., 1999. Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish. *Cellular and Molecular Life Sciences* [online]. 1999, vol. 55, no. 7 [vid. 2021-04-15]. ISSN: 1420682X. DOI: 10.1007/s000180050344. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s000180050344>
- BARRETT, Spencer C. H., 1992. *Evolution and Function of Heterostyly Monographs on Theoretical and Applied Genetics*. [online]. Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1992 [vid. 2021-02-23]. ISBN: 978-3-642-86658-6. DOI: 10.1007/978-3-642-86656-2. Dostupné z: <https://www.springer.com/gp/book/9783642866586>
- BARRETT, Spencer C. H. a HARDER, Lawrence D., 1992. Floral variation in *Eichhornia paniculata* (Spreng.) Solms (Pontederiaceae) II. Effects of development and environment on the formation of selfing flowers. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 1992, vol. 5, no. 1, s. 83-107 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 1010-061X. DOI: 10.1046/j.1420-9101.1992.5010083.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1420-9101.1992.5010083.x>
- BAWA, K. S., 1980. Evolution of Dioecy in Flowering Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. 1980, vol. 11, no. 1, s. 15-39 [vid. 2021-5-15]. ISSN: 0066-4162. DOI: 10.1146/annurev.es.11.110180.000311. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.es.11.110180.000311>
- BITTRICH, V., 1993. Caryophyllaceae. In: KUBITZKI, Klaus, ROHWER, Jens G. a BITTRICH, Volker ed. *Flowering Plants - Dicotyledons* [online]. Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1993, s. 206-236 [vid. 2021-03-03]. ISBN: 978-3-642-08141-5. DOI: 10.1007/978-3-662-02899-5_21. Dostupné z: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-662-02899-5>
- BATEMAN, A J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* [online]. 1948, vol. 2, no. 3, s. 349-368 [vid. 2021-5-2]. ISSN: 0018-067X. DOI: 10.1038/hdy.1948.21. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/hdy194821>
- BELHASSEN, E., DOMMÉE, B., ATLAN, A., GOUYON, P. H., POMENTE, D., ASSOUAD, M. W. a COUVET, D., 1991. Complex determination of male sterility in *Thymus vulgaris* L: genetic and molecular analysis. *Theoretical and Applied Genetics* [online]. 1991, vol. 82, no. 2, s. 137-143 [vid. 2021-02-28]. ISSN: 0040-5752. DOI: 10.1007/BF00226204. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007%2FBF00226204>
- BELLARD, Céline, BERTELSMEIER, Cleo, LEADLEY, Paul, THUILLER, Wilfried a COURCHAMP, Franck, 2012. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters* [online]. 2012, vol. 15, no. 4, s. 365-377 [vid. 2021-5-4]. ISSN: 1461023X. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- BLANC, Guillaume a WOLFE, Kenneth H., 2004. Widespread Paleopolyploidy in Model Plant Species Inferred from Age Distributions of Duplicate Genes. *The Plant Cell* [online]. 2004, vol. 16, no. 7, s. 1667-1678 [vid. 2021-03-17]. ISSN: 1040-4651. DOI: 10.1105/tpc.021345. Dostupné z: <https://academic.oup.com/plcell/article/16/7/1667/6010415>
- DE BLOCK, M., DEBROUWER, D. a MOENS, T., 1997. The development of a nuclear male sterility system in wheat. Expression of the barnase gene under the control of tapetum specific promoters. *Theoretical and Applied Genetics* [online]. 1997, vol. 95, no. 1-2, s. 125-131 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 0040-5752. DOI: 10.1007/s001220050540. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s001220050540#citeas>
- BUDAR, Françoise a PELLETIER, Georges, 2001. Male sterility in plants: occurrence, determinism, significance and use. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* [online]. 2001, vol. 324, no. 6, s. 543-550 [vid. 2021-02-07]. ISSN: 07644469. DOI: 10.1016/S0764-4469(01)01324-5. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0764446901013245>

- BUSCH, Jeremiah W., NEIMAN, Maurine a KOSLOW, Jennifer M., 2004. Evidence for maintenance of sex by pathogens in plants. *Evolution* [online]. 2004, vol. 58, no. 11, s. 2584-2590 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 0014-3820. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2004.tb00886.x. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/15612300/>
- BURNS, D. R., SCARTH, R. a MCVETTY, P. B. E., 1991. Temperature and genotypic effects on the expression of pol cytoplasmic male sterility in summer rape. *Canadian Journal of Plant Science* [online]. 1991, vol. 71, no. 3, s. 655-661 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 0008-4220. DOI: 10.4141/cjps91-097. Dostupné z: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.4141/cjps91-097>
- CAHILL, Abigail E., AIELLO-LAMMENS, Matthew E., FISHER-REID, M. Caitlin, HUA, Xia, KARANEWSKY, Caitlin J., RYU, Hae Yeong, SBEGLIA, Gena C., SPAGNOLO, Fabrizio, WALDRON, John B., WARSI, Omar a WIENS, John J., 2013. How does climate change cause extinction? *Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2013, vol. 280, no. 1750 [vid. 2021-04-22]. ISSN: 0962-8452. DOI: 10.1098/rspb.2012.1890. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2012.1890>
- CARDOSO-GUSTAVSON, Poliana, DEMARCO, Diego a CARMELLO-GUERREIRO, Sandra Maria, 2011. Evidence of trimonoecy in Phyllanthaceae: *Phyllanthus acidus*. *Plant Systematics and Evolution* [online]. 2011, vol. 296, no. 3-4, s. 283-286 [vid. 2021-02-06]. ISSN: 0378-2697. DOI: 10.1007/s00606-011-0494-3. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00606-011-0494-3>
- CARUSO, C. M. a CASE, A. L., 2007. Sex ratio variation in gynodioecious *Lobelia siphilitica*: effects of population size and geographic location. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2007, vol. 20, no. 4, s. 1396-1405 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 1010-061X. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2007.01361.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1420-9101.2007.01361.x>
- CARUSO, Christina M., EISEN, Katherine a CASE, Andrea L., 2016. An Angiosperm-Wide Analysis of the Correlates of Gynodioecy. *International Journal of Plant Sciences* [online]. 2016, vol. 177, no. 2, s. 115-121 [vid. 2021-02-04]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/684260. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/full/10.1086/684260>
- CASIMIRO-SORIGUER, I., BUIDE, M. L. a NARBONA, E., 2012. The roles of female and hermaphroditic flowers in the gynodioecious-gynomonoecious *Silene littorea*: insights into the phenology of sex expression. *Plant Biology* [online]. 2012, vol. 15, no. 6, s. 941-947 [vid. 2020-12-08]. ISSN: 14358603. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2012.00697.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1438-8677.2012.00697.x>
- CASTRO, Mariana, CASTRO, Sílvia, FIGUEIREDO, Albano, HUSBAND, Brian a LOUREIRO, João, 2018. Complex cytogeographical patterns reveal a dynamic tetraploid–octoploid contact zone. *AOB PLANTS* [online]. 2018, vol. 10, no. 2 [vid. 2021-03-24]. ISSN: 2041-2851. DOI: 10.1093/aobpla/ply012. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29593853/>
- COMAI, Luca, 2005. The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics* [online]. 2005, vol. 6, no. 11, s. 836-846 [vid. 2021-03-27]. ISSN: 1471-0056. DOI: 10.1038/nrg1711. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/nrg1711#Bib1>
- COYNE, Jerry A., ORR, H. Allen, 2004. *Speciation* [online]. Sunderland, MA: Sinauer Associates, 2004 [vid. 2021-03-12]. ISBN: 0-87893-091-4. Dostupné z: <http://www.joelvelasco.net/teaching/2890/coyneorr04-speciationch1.pdf>
- CUEVAS, Eduardo, MÁRQUEZ, G. Judith, DOMÍNGUEZ, César A. a MOLINA-FREANER, Francisco, 2005. Evidence of Gynodioecy in *Kallstroemia grandiflora* (Zygophyllaceae): Microsporogenesis in Hermaphrodite and Female Plants and Lack of Reproductive Compensation. *International Journal of Plant Sciences* [online]. 2005, vol. 166, no. 3, s. 481-491 [vid. 2021-03-01]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/428759. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/428759>
- CUEVAS, Eduardo, ARIAS, D. M., DOMÍNGUEZ, César A., CASTILLO, R. A. a MOLINA-FREANER, Francisco, 2006. The genetic structure of the gynodioecious *Kallstroemia grandiflora* (Zygophyllaceae): the role of male sterility and colonization history. *Heredity* [online]. 2006, vol. 97, no. 4, s. 269-274 [vid. 2021-03-01]. ISSN: 0018-067X. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800849. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/6800849>

- CULLEY, Theresa M., WELLER, Stephen G. a SAKAI, Ann K., 2002. The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. 2002, vol. 17, no. 8, s. 361-369 [vid. 2021-02-24]. ISSN: 01695347. DOI: 10.1016/S0169-5347(02)02540-5. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0169534702025405#BIB3>
- CULLEY, Theresa M. a KLOOSTER, Matthew R., 2007. The Cleistogamous Breeding System: A Review of Its Frequency, Evolution, and Ecology in Angiosperms. *The Botanical Review* [online]. 2007, vol. 73, no. 1, s. 1-30 [vid. 2021-02-17]. ISSN: 0006-8101. DOI: 10.1663/0006-8101(2007)73[1:TCBSAR]2.0.CO;2. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/225503104_The_Cleistogamous_Breeding_System_A_Review_of_Its_Frequency_Evolution_and_Ecology_in_Angiosperms
- ČERTNER, Martin, FENCLOVÁ, Eliška, KÚR, Pavel, KOLÁŘ, Filip, KOUTECKÝ, Petr, KRAHULCOVÁ, Anna a SUDA, Jan, 2017. Evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations in an annual herb: dispersal, local persistence and recurrent origins of polyploids. *Annals of Botany* [online]. 2017, vol. 120, no. 2, s. 303-315 [vid. 2021-03-24]. ISSN: 0305-7364. DOI: 10.1093/aob/mcx032. Dostupné z: <https://academic.oup.com/aob/article/120/2/303/3192349?login=true>
- DANG, Thi Thu Thuy a CHINNAPPA, C.C., 2006. The reproductive biology of *Stellaria longipes* Goldie (Caryophyllaceae) in North America. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* [online]. 2006, vol. 202, no. 5, s. 403-407 [vid. 2021-02-18]. ISSN: 03672530. DOI: 10.1016/j.flora.2006.08.005. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0367253007000473>
- DARWIN, Charles, 1877. *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species* [online]. London: Murray, 1877 [vid. 2021-02-02]. Dostupné z: <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F1277&viewtype=text&pageseq=1>
- DAVIS, Sandra L. a DELPH, Lynda F. 2005. Prior Selfing and Gynomonocy in *Silene noctiflora* L. (Caryophyllaceae): Opportunities for Enhanced Outcrossing and Reproductive Assurance. *International Journal of Plant Sciences* [online]. 2005, vol. 166, no. 3, s. 475-480 [vid. 2020-12-05]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/428630. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/10.1086/428630?seq=1>
- DELPH, Lynda F., 1996. Flower Size Dimorphism in Plants with Unisexual Flowers. In: LLOYD, David G. a BARRETT, Spencer C. H., ed. *Floral Biology* [online]. Boston: Springer, 1996, s. 217-237 [vid. 2021-02-02]. ISBN: 978-1-4612-8494-9. DOI: 10.1007/978-1-4613-1165-2_8. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4613-1165-2_8#citeas
- DELPH, Lynda F., JOHANSSON, Magnus H. a STEPHENSON, Andrew G., 1997. How environmental factors affect pollen performance: ecological and evolutionary perspectives. *Ecology* [online]. 1997, vol. 78, no. 6, s. 1632-1639 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 0012-9658. DOI: 10.1890/0012-9658(1997)078[1632:HEFAPP]2.0.CO;2. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2266087?seq=1>
- DELPH, L., TOUZET, P. a BAILEY, M., 2007. Merging theory and mechanism in studies of gynodioecy. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. 2007, vol. 22, no. 1, s. 17-24 [vid. 2021-02-26]. ISSN: 01695347. DOI: 10.1016/j.tree.2006.09.013. Dostupné z: [https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/ppt/S0169-5347\(06\)00306-5.ppt](https://www.cell.com/trends/ecology-evolution/ppt/S0169-5347(06)00306-5.ppt)
- DEUTSCH, C. A., TEWKSBURY, J. J., HUEY, R. B., SHELDON, K. S., GHALAMBOR, C. K., HAAK, D. C. a MARTIN, P. R., 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2008, vol. 105, no. 18, s. 6668-6672 [vid. 2021-5-5]. ISSN: 0027-8424. DOI: 10.1073/pnas.0709472105. Dostupné z: <https://www.pnas.org/content/105/18/6668>
- DIRZO, Rodolfo a RAVEN, Peter H., 2003. Global State of Biodiversity and Loss. *Annual Review of Environment and Resources* [online]. 2003, vol. 28, no. 1, s. 137-167 [vid. 2021-5-6]. ISSN: 1543-5938. DOI: 10.1146/annurev.energy.28.050302.105532. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev.energy.28.050302.105532>
- DUDASH, Michele R., 1990. Relative Fitness of Selfed and Outcrossed Progeny in a Self-Compatible, Protandrous Species, *Sabatia angularis* L. (Gentianaceae): A Comparison in Three Environments. *Evolution* [online]. 1990, vol. 44, no. 5, s. 1129-1139 [vid. 2021-02-03]. ISSN: 00143820. DOI: 10.2307/2409277. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2409277?seq=1>

- DUFAY, Mathilde, LAHIANI, Emna a BRACHI, Benjamin, 2010. Gender Variation and Inbreeding Depression in Gynodioecious-Gynomonoecious *Silene nutans* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences* [online]. 2010, vol. 171, no. 1, s. 53-62 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/647916. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/647916>
- DUKES, Jeffrey S., 2002. Comparison of the effect of elevated CO₂ on an invasive species (*Centaurea solstitialis*) in monoculture and community settings. *Plant Ecology* [online]. 2002, vol. 160, no. 2, s. 225-234 [vid. 2021-5-6]. ISSN: 13850237. DOI: 10.1023/A:1015813919850. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1015813919850>
- EILAM, T., ANIKSTER, Y., MILLET, E., MANISTERSKI, J. a FELDMAN, M., 2009. Genome size in natural and synthetic autopolyploids and in a natural segmental allopolyploid of several Triticeae species. *Genome* [online]. 2009, vol. 52, no. 3, s. 275-285 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 0831-2796. DOI: 10.1139/G09-004. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19234556/#affiliation-1>
- EMERY, R. J. N. a CHINNAPPA, C. C., 1992. Natural hybridization between *Stellaria longipes* and *Stellaria borealis* (Caryophyllaceae). *Canadian Journal of Botany* [online]. 1992, vol. 70, no. 9, s. 1717-1723 [vid. 2021-02-18]. ISSN: 0008-4026. DOI: 10.1139/b92-212. Dostupné z: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/b92-212?journalCode=cjbl>
- EMERY, R. J. N., REID, D. M. a CHINNAPPA, C. C., 1994a. Phenotypic plasticity of stem elongation in two ecotypes of *Stellaria longipes*: the role of ethylene and response to wind. *Plant, Cell and Environment* [online]. 1994, vol. 17, no. 6, s. 691-700 [vid. 2021-03-06]. ISSN: 0140-7791. DOI: 10.1111/j.1365-3040.1994.tb00161.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-3040.1994.tb00161.x>
- EMERY, R. J. N., CHINNAPPA, C. C. a CHMIELEWSKI, J. G., 1994b. Specialization, Plant Strategies, and Phenotypic Plasticity in Populations of *Stellaria longipes* along an Elevational Gradient. *International Journal of Plant Sciences* [online]. 1994, vol. 155, no. 2, s. 203-219 [vid. 2021-03-06]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/297160. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/297160>
- ESTEP, Matt C., MCKAIN, Michael R., VELA DIAZ, Dilys et al., 2014. Allopolyploidy, diversification, and the Miocene grassland expansion. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2014, vol. 111, no. 42, s. 15149-15154 [vid. 2021-03-29]. ISSN: 0027-8424. DOI: 10.1073/pnas.1404177111. Dostupné z: <https://www.pnas.org/content/111/42/15149>
- FELSENSTEIN, Joseph, 1985. Phylogenies and the Comparative Method. *The American Naturalist* [online]. 1985, vol. 125, no. 1, s. 1-15 [vid. 2021-03-12]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2461605?seq=1>
- FLAGEL, Lex E. a WENDEL, Jonathan F., 2009. Gene duplication and evolutionary novelty in plants. *New Phytologist* [online]. 2009, vol. 183, no. 3, s. 557-564 [vid. 2021-03-12]. ISSN: 0028646X. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.02923.x. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19555435/>
- FLEMING, Theodore H., MAURICE, Sandrine, BUCHMANN, Stephen L. a TUTTLE, Merlin D., 1994. Reproductive biology and relative male and female fitness in a trioecious cactus, *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *American Journal of Botany* [online]. 1994, vol. 81, no. 7, s. 858-867 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 00029122. DOI: 10.1002/j.1537-2197.1994.tb15567.x. Dostupné z: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/j.1537-2197.1994.tb15567.x>
- FLEMING, Theodore H., MAURICE, Sandrine a HAMRICK, J., 1998. Geographic variation in the breeding system and the evolutionary stability of trioecy in *Pachycereus pringlei* (Cactaceae). *Evolutionary Ecology* [online]. 1998, vol. 12, no. 3, s. 279-289 [vid. 2020-11-30]. ISSN: 0269-7653. DOI: 10.1023/a:1006548132606. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1006548132606>
- FOLLAND, Chris K., KARL, T.R., CHRISTY, J.R., 2001. Observed Climate Variability and Change. In: HOUGHTON, J.T., DING, Y., GRIGGS, D.J., NOGUER, M., VAN DER LINDEN, P.J., DAI, X., MASKELL, K., JOHNSON, C.A., ed. *Climate Change 2001: The Scientific Basis*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2001. ISBN: 0521 80767 0. Dostupné z: https://www.ipcc.ch/site/assets/uploads/2018/03/WGI_TAR_full_report.pdf
- FRANK, Steven A., 1989. The Evolutionary Dynamics of Cytoplasmic Male Sterility. *The American Naturalist* [online]. 1989, vol. 133, no. 3, s. 345-376 [vid. 2021-02-07]. ISSN: 0003-0147. DOI: 10.1086/284923. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/284923>

GADELLA, T. W. J., 1977. Cytotaxonomic studies in *Stellaria graminea* L. in the Netherlands. *Proc. Kkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, C. Netherlands: DA, 1977. vol. 80, no. 3, s. 161–170.

GANDERS, Fred R., 1978. The genetics and evolution of gynodioecy in *Nemophila menziesii* (Hydrophyllaceae). *Canadian Journal of Botany* [online]. 1978, vol. 56, no. 12, s. 1400-1408 [vid. 2021-02-28]. ISSN: 0008-4026. DOI: 10.1139/b78-162. Dostupné z: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/b78-162>

GANDERS, Fred R., 1979. The biology of heterostyly. *New Zealand Journal of Botany* [online]. 1979, vol. 17, no. 4, s. 607-635 [vid. 2021-02-23]. ISSN: 0028-825X. DOI: 10.1080/0028825X.1979.10432574. Dostupné z: <https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/0028825X.1979.10432574>

GARLAND, T., HARVEY, P. H. a IVES, A. R., 1992. Procedures for the Analysis of Comparative Data Using Phylogenetically Independent Contrasts. *Systematic Biology* [online]. 1992, vol. 41, no. 1, s. 18-32 [vid. 2021-03-26]. ISSN: 1063-5157. DOI: 10.1093/sysbio/41.1.18. Dostupné z: <https://academic.oup.com/sysbio/article-abstract/41/1/18/1617342>

GARRAUD, C., BRACHI, B., DUFAY, M., TOUZET, P. a SHYKOFF, J. A., 2011. Genetic determination of male sterility in gynodioecious *Silene nutans*. *Heredity* [online]. 2011, vol. 106, no. 5, s. 757-764 [vid. 2021-02-28]. ISSN: 0018-067X. DOI: 10.1038/hdy.2010.116. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/hdy2010116>

GEBER, Monica A., DAWSON, Todd E. a DELPH, Lynda F., 1999. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants* [online]. Heidelberg: Springer, 1999 [vid. 2021-02-09]. ISBN: 978-3-642-08424-9. DOI: 10.1007/978-3-662-03908-3. Dostupné z: <https://www.springer.com/gp/book/9783540645979>

GODIN, Vladimir Nikolaevich a DEMYANOVA, E. I., 2013. On the distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskij Zhurnal* [online]. 2013, vol. 93, no. 12, s. 1465-1487 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 0006-8136. DOI: 10.1134/S123456781312001X. Dostupné z: [https://www.researchgate.net/publication/259576688](https://www.researchgate.net/publication/259576688_On_the_distribution_of_gynodioecy_in_flowering_plants) On the distribution of gynodioecy in flowering plants
O rasprostranení ginodiecii u cvetkovyh rastenij

GODIN, Vladimir N., DOZOROVA, Svetlana V. a ARKHIPOVA, Tatyana V., 2019. Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [online]. 2019, no. 45, s. 47-68 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 19988591. DOI: 10.17223/19988591/45/3. Dostupné z: [https://www.researchgate.net/publication/331523445](https://www.researchgate.net/publication/331523445_Andromonoecy_of_Aegopodium_podagraria_Apiaceae_in_Moscow_region) Andromonoecy of Aegopodium podagraria Apiaceae in Moscow region
Andromonoecia u Aegopodium podagraria L. Apiaceae v Moskovskoj oblasti

GODIN, Vladimir N., 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. *Botanicheskij Zhurnal* [online]. 2020, vol. 105, no. 3, s. 236-252 [vid. 2021-02-26]. DOI: 10.31857/S0006813620030023. Dostupné z: [https://www.researchgate.net/publication/339254466](https://www.researchgate.net/publication/339254466_Distribution_of_gynodioecy_in_flowering_plants) Distribution of gynodioecy in flowering plants
Rasprost ranenie ginodiecii u cvetkovyh rastenij

GOODWILLIE, Carol, SARGENT, Risa D., ECKERT, Christopher G., ELLE, Elizabeth, GEGER, Monica A., JOHNSTON, Mark O., KALISZ, Susan, MOELLER, David A., REE, Richard H., VALLEJO-MARIN, Mario a WINN, Alice A., 2010. Correlated evolution of mating system and floral display traits in flowering plants and its implications for the distribution of mating system variation. *New Phytologist* [online]. 2010, vol. 185, no. 1, s. 311-321 [vid. 2021-5-2]. ISSN: 0028-646X. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03043.x. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19807872/>

GOTTSCHALK, W. a KAUL, M. L. H., 1974. The genetic control of microsporogenesis in higher plants. *Nucleus*. 1974, vol. 17, no. 3, s. 133-166.

GUSTAFSSON, Åke, 1948. Polyploidy, life-form and vegetative reproduction. *Hereditas* [online]. 1948, vol. 34, no. 1-2, s. 1-22 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 00180661. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1948.tb02824.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1601-5223.1948.tb02824.x>

GUTTMAN, David S. a CHARLESWORTH, Deborah, 1998. An X-linked gene with a degenerate Y-linked homologue in a dioecious plant. *Nature* [online]. 1998, vol. 393, no. 6682, s. 263-266 [vid. 2021-02-24]. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/30492. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/30492>

- HARLEY, C. D. G., 2011. Climate Change, Keystone Predation, and Biodiversity Loss. *Science* [online]. 2011, vol. 334, no. 6059, s. 1124-1127 [vid. 2021-5-4]. ISSN: 0036-8075. DOI: 10.1126/science.1210199. Dostupné z: <https://science.sciencemag.org/content/334/6059/1124>
- HARLOW, Peter S. a SHINE, Richard, 1999. Temperature-dependent sex determination in the frillneck lizard, *Chlamydosaurus kingii* (Agamidae). *Herpetologica* [online]. 1999, vol. 55, no. 2, s. 205-212 [vid. 2021-04-15]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/3893081?seq=1>
- HARMAJA, Harri, 1992. A new chromosome number for Finnish *Stellaria graminea* (Caryophyllaceae). *Ann. Bot. Fennici* [online]. 1992, vol. 29, no. 4, s. 325-327 [vid. 2021-03-07]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/23726248?seq=1>
- HEGARTY, M., COATE, J., SHERMAN-BROYLES, S., ABBOTT, R., HISCOCK, S. a DOYLE, J., 2013. Lessons from Natural and Artificial Polyploids in Higher Plants. *Cytogenetic and Genome Research* [online]. 2013, vol. 140, no. 2-4, s. 204-225 [vid. 2021-03-12]. ISSN: 1424-859X. DOI: 10.1159/000353361. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/23816545/>
- HORNE, A. S., 1914. Variability in *Stellaria graminea*. *New Phytologist* [online]. 1914, vol. 13, no. 3, s. 73-82 [vid. 2021-02-18]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2427112?seq=1>
- HOROVITZ, A. a GALIL, J., 1972. Gynodioecism in East Mediterranean *Hirschfeldia incana*. Cruciferae. *Botanical Gazette* [online]. 1972, vol. 133, no. 2, s. 127-131 [vid. 2021-02-01]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2473810?seq=1>
- HUEY, Raymond B., DEUTSCH, Curtis A., TEWKSBURY, Joshua J., VITT, Laurie J., HERTZ, Paul E., ÁLVAREZ PÉREZ, Héctor J. a GARLAND, Theodore, 2009. Why tropical forest lizards are vulnerable to climate warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2009, vol. 276, no. 1664, s. 1939-1948 [vid. 2021-5-5]. ISSN: 0962-8452. DOI: 10.1098/rspb.2008.1957. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2008.1957>
- HÜLBER, Karl, SONNLEITNER, Michaela, FLATSCHER, Ruth, BERGER, Andreas, DOBROVSKY, Rainer, NIESSNER, Sophie, NIGL, Thomas, SCHNEEWEISS, Gerald M., KUBEŠOVÁ, Magdalena, RAUCHOVÁ, Jana, SUDA, Jan a SCHÖNSWETTER, Peter, 2009. Ecological segregation drives fine-scale cytotype distribution of *Senecio carniolicus* in the Eastern Alps. *Preslia* [online]. 2009, vol. 81, no. 3, s. 309-319 [vid. 2021-03-12]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3272458/>
- HÜLBER, Karl, SONNLEITNER, Michaela, SUDA, Jan, KREJČÍKOVÁ, Jana, SCHÖNSWETTER, Peter, SCHNEEWEISS, Gerald M. a WINKLER, Manuela, 2015. Ecological differentiation, lack of hybrids involving diploids, and asymmetric gene flow between polyploids in narrow contact zones of *Senecio carniolicus* (syn. *Jacobaea carniolica*, Asteraceae). *Ecology and Evolution* [online]. 2015, vol. 5, no. 6, s. 1224-1234 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 2045-7758. DOI: 10.1002/ece3.1430. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/25859328/>
- HUSBAND, Brian C. a SCHEMSKE, Douglas W., 1997. The effect of inbreeding in diploid and tetraploid populations of *epilobium angustifolium* (onagraceae): implications for the genetic basis of inbreeding depression. *Evolution* [online]. 1997, vol. 51, no. 3, s. 737-746 [vid. 2021-03-27]. ISSN: 00143820. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1997.tb03657.x. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28568601/>
- HUSBAND, Brian C., BALDWIN, Sarah J. a SUDA, Jan, 2013. The Incidence of Polyploidy in Natural Plant Populations: Major Patterns and Evolutionary Processes. *Plant Genome Diversity Volume 2* [online]. 2013, s. 255-276 [vid. 2021-03-25]. ISBN: 978-3-7091-1159-8. DOI: 10.1007/978-3-7091-1160-4_16. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-3-7091-1160-4_16
- CHARLESWORTH, Brian a CHARLESWORTH, Deborah, 1978. A Model for the Evolution of Dioecy and Gynodioecy. *The American Naturalist* [online]. 2020, vol. 112, no. 988, s. 975-997 [vid. 2020-12-06]. Dostupné z: <http://www.jstor.org/stable/2460344>
- CHARLESWORTH, D. a GANDERS, F. R., 1979. The population genetics of gynodioecy with cytoplasmic-genic male-sterility. *Heredity* [online]. 1979, vol. 43, no. 2, s. 213-218 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 0018-067X. DOI: 10.1038/hdy.1979.76. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/hdy197976>

- CHARLESWORTH, Deborah a LAPORTE, Valérie, 1998. The Male-Sterility Polymorphism of *Silene vulgaris*: Analysis of Genetic Data From Two Populations and Comparison With *Thymus vulgaris*. *Genetics* [online]. 1998, vol. 150, no. 3, s. 1267-1282 [vid. 2021-02-08]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1460393/pdf/9799278.pdf>
- CHARLESWORTH, Deborah., 1999. Theories of the Evolution of Dioecy. In: GEBER, M. A., DAWSON, T. E., DELPH, L. F. *Gender and Sexual Dimorphism in Flowering Plants* [online]. Heidelberg: Springer, 1999, s. 33-60 [vid. 2021-02-06]. ISBN: 978-3-642-08424-9. DOI: 10.1007/978-3-662-03908-3_2. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-3-662-03908-3_2
- CHARNOV, Eric L. a BULL, James, 1977. When is sex environmentally determined? *Nature* [online]. 1977, vol. 266, no. 5605, s. 828-830 [vid. 2021-02-06]. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/266828a0. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/266828a0>
- CHINNAPPA, C. C., 1985. Studies on the *Stellaria longipes* complex (Caryophyllaceae): interspecific hybridization. I. Triploid meiosis. *Canadian Journal of Genetics and Cytology* [online]. 1985, vol. 27, no. 3, s. 318-321 [vid. 2021-02-18]. ISSN: 0008-4093. DOI: 10.1139/g85-047. Dostupné z: <https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/g85-047>
- CHINNAPPA, C.C., DONALD, Gillian M., SASIDHARAN, Rashmi a EMERY, R.J. Neil, 2005. The biology of *Stellaria longipes* (Caryophyllaceae). *Canadian Journal of Botany* [online]. 2005, vol. 83, no. 11, s. 1367-1383 [vid. 2021-03-06]. ISSN: 0008-4026. DOI: 10.1139/b05-117. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/237155116_The_biology_of_Stellaria_longipes_Caryophyllaceae
- JANG, Tae-Soo, MOON, Hye-Kyoung a HONG, Suk-Pyo, 2015. Sex expression, population structure, and floral dimorphism in a gynodioecious herb, *Agastache rugosa* (Lamiaceae) in Korea. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*. 2015, vol. 215, s. 23-32 [vid. 2021-03-06]. ISSN: 03672530. DOI: 10.1016/j.flora.2015.06.004. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0367253015000602?via%3Dihub>
- JANZEN, F. J., 1994. Climate change and temperature-dependent sex determination in reptiles. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 1994, vol. 91, no. 16, s. 7487-7490 [vid. 2021-04-15]. ISSN: 0027-8424. DOI: 10.1073/pnas.91.16.7487. Dostupné z: <https://www.pnas.org/content/91/16/7487.short>
- JENNERSTEN, Ola, 1988. Insect Dispersal of Fungal Disease: Effects of *Ustilago* Infection on Pollinator Attraction in *Viscaria vulgaris*. *Oikos* [online]. 1988, vol. 51, no. 2 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 00301299. DOI: 10.2307/3565638. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/3565638?seq=1>
- JIAO, Yuannian, WICKETT, Norman J., AYYAMPALAYAM, Saravanaraj et al., 2011. Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature* [online]. 2011, vol. 473, no. 7345, s. 97-100 [vid. 2021-03-17]. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/nature09916. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/51037823_Ancestral_polyploidy_in_seed_plants_and_angiosperms
- KAMATH, Ambika, LEVIN, Rachel A. a MILLER, Jill S., 2017. Floral size and shape evolution following the transition to gender dimorphism. *American Journal of Botany* [online]. 2017, vol. 104, no. 3, s. 451-460 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 0002-9122. DOI: 10.3732/ajb.1600442. Dostupné z: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.3732/ajb.1600442>
- KAMEL, Stephanie Jill a MROSOVSKY, N., 2006. Deforestation: Risk Of Sex Ratio Distortion In Hawksbill Sea Turtles. *Ecological Applications* [online]. 2006, vol. 16, no. 3, s. 923-931 [vid. 2021-04-15]. ISSN: 1051-0761. DOI: 10.1890/1051-0761(2006)016[0923:DROSRD]2.0.CO;2. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16826992/>
- KAUL, Mohan L. H., 1988. *Male Sterility in Higher Plants* [online]. Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1988, s. 268-277 [vid. 2021-03-04]. ISBN: 978-3-642-83141-6. DOI: 10.1007/978-3-642-83139-3_10. Dostupné z: <https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-642-83139-3>
- KATHIRESAN, Arumugam, NAGARATHNA, K.C., MOLONEY, Maurice M., REID, David M. a CHINNAPPA, C.C., 1998. Differential regulation of 1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase gene family and its role in phenotypic plasticity in *Stellaria longipes*. *Plant Molecular Biology* [online]. 1998, vol. 36, no. 2, s. 265-274 [vid. 2021-03-06]. ISSN: 01674412. DOI: 10.1023/A:1005994118535. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1023/A:1005994118535>

- KEARNEY, M., SHINE, R. a PORTER, W. P., 2009. The potential for behavioral thermoregulation to buffer "cold-blooded" animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2009, vol. 106, no. 10, s. 3835-3840 [vid. 2021-4-26]. ISSN: 0027-8424. DOI: 10.1073/pnas.0808913106. Dostupné z: <https://www.pnas.org/content/106/10/3835>
- KENNEDY, Brad F., SABARA, Holly A., HAYDON, Dan a HUSBAND, Brian C., 2006. Pollinator-mediated assortative mating in mixed ploidy populations of *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *Oecologia* [online]. 2006, vol. 150, no. 3, s. 398-408 [vid. 2021-03-27]. DOI: 10.1007/s00442-006-0536-7. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00442-006-0536-7>
- KESHAVARZI, M. a ESFANDANI BOZCHALOYI, S., 2014. Chromosome numbers for some *Stellaria* L. (Caryophyllaceae) species and related taxa in Iran. *Iran. J. Bot.* [online]. 2014, vol. 20, no. 1, s. 36-40 [vid. 2021-03-04]. DOI: 10.22092/ijb.2014.6155. Dostupné z: http://agrijournals.ir/article_6155_f10e6c2a86daeae60d6c8afb05bac3b1.pdf
- KOELEWIJN, Hans P. a DAMME, Jos M. M., 1996. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus*. *New Phytologist* [online]. 1996, vol. 132, no. 1, s. 67-76 [vid. 2020-12-07]. ISSN: 0028-646X. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1996.tb04510.x. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-8137.1996.tb04510.x>
- KOLÁŘ, Filip, ČERTNER, Martin, SUDA, Jan, SCHÖNSWETTER, Peter a HUSBAND, Brian C., 2017. Mixed-Ploidy Species: Progress and Opportunities in Polyploid Research. *Trends in Plant Science* [online]. 2017, vol. 22, no. 12, s. 1041-1055 [vid. 2021-4-26]. ISSN: 13601385. DOI: 10.1016/j.tplants.2017.09.011. Dostupné z: [https://www.cell.com/trends/plant-science/fulltext/S1360-1385\(17\)30207-8](https://www.cell.com/trends/plant-science/fulltext/S1360-1385(17)30207-8)
- KOONTZ, Stephanie M., WEEKLEY, Carl W., HALLER CRATE, Sarah J. a MENGES, Eric S., 2017. Patterns of chasmogamy and cleistogamy, a mixed-mating strategy in an endangered perennial. *AOB PLANTS* [online]. 2017, vol. 9, no. 6 [vid. 2021-03-03]. ISSN: 2041-2851. DOI: 10.1093/aobpla/plx059. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC5751043/#CIT0025>
- KRITICOS, D.J., SUTHERST, R.W., BROWN, J.R., ADKINS, S.W. a MAYWALD, G.F., 2003. Climate change and biotic invasions: A case history of a tropical woody vine. *Biological Invasions* [online]. 2003, vol. 5, no. 3, s. 147-165 [vid. 2021-5-6]. ISSN: 13873547. DOI: 10.1023/A:102619342458. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1023%2FA%3A1026193424587>
- KUČERA, J., SLOVÁK, M. a GOLIAŠOVÁ, K., 2012. *Stellaria* L.. In: GOLIAŠOVÁ, K. a MICHALKOVÁ, E., ed. *Flóra Slovenska VI/3*. Bratislava: Vydavateľstvo Slovenskej akadémie vied, 2012. s. 249-280. ISBN: 978-80-224-1232-2.
- KUČERA, Jaromír, SVITOK, Marek, GBÚROVÁ ŠTUBŇOVÁ, Eliška, MÁRTONFIOVÁ, Lenka, LAFON PLACETTE, Clément a SLOVÁK, Marek, 2021. Eunuchs or Females? Causes and Consequences of Gynodioecy on Morphology, Ploidy, and Ecology of *Stellaria graminea* L. (Caryophyllaceae). *Frontiers in Plant Science* [online]. 2021, vol. 12 [vid. 2021-5-16]. ISSN: 1664-462X. DOI: 10.3389/fpls.2021.589093. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.589093/full>
- KURTTO, A., 2001. Caryophyllaceae. In: JONSELL, B., ed. *Flora nordica, vol. 2, Chenopodiaceae to Fumariaceae*. Stockholm: The Bergius Foundation, The Royal Swedish Academy of Sciences, 2001, 83–84.
- LASER, Kenneth D. a LERSTEN, Nels R., 1972. Anatomy and cytology of microsporogenesis in cytoplasmic male sterile angiosperms. *The Botanical Review* [online]. 1972, vol. 38, no. 3, s. 425-454 [vid. 2021-5-15]. ISSN: 0006-8101. DOI: 10.1007/BF02860010. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02860010>
- LEITCH, I. J. a BENNETT, M. D., 2004. Genome downsizing in polyploid plants. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. 2004, vol. 82, no. 4, s. 651-663 [vid. 2021-03-29]. ISSN: 00244066. DOI: 10.1111/j.1095-8312.2004.00349.x. Dostupné z: <https://academic.oup.com/biolinnean/article/82/4/651/2643097>
- LEITCH, I. J. a DODSWORTH, S., 2017. Endopolyploidy in plants. In: WILEY, J. a SONS, ed. *eLS* [online]. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd, 2017, s. 1-10 [vid. 2021-04-13]. DOI: 10.1002/9780470015902.a0020097.pub2. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/316353728_Endopolyploidy_in_Plants

- LEVIN, Donald A., 1975. Minority Cytotype Exclusion in Local Plant Populations. *Taxon* [online]. 1975, vol. 24, no. 1, s. 35-43 [vid. 2021-03-29]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/1218997?seq=1>
- LEVIN, Donald A., 1983. Polyploidy and Novelty in Flowering Plants. *The American Naturalist* [online]. 1983, vol. 122, no. 1, s. 1-25 [vid. 2021-03-11]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2461003?seq=1>
- LEVIN, Donald A., 2002. *The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 2002. ISBN: 019535012X.
- LEVINGS, Charles S. III a VASIL, Indra K., 1995. *The molecular biology of plant mitochondria* [online]. 3. vydání. Springer Netherlands, 1995 [vid. 2021-02-02]. 673. ISBN: 978-0-7923-3224-4. Dostupné z: <https://www.springer.com/gp/book/9780792332244>
- LEWIS, D., 1941. Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants the equilibrium between females and hermaphrodites to be expected with different types of inheritance. *New Phytologist* [online]. 1941, vol. 40, no. 1, s. 56-63 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 0028-646X. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1941.tb07028.x. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-8137.1941.tb07028.x>
- LIN, Huan-Yu, TSENG, Yu-Hsin, HSIEH, Chang-Fu a HU, Jer-Ming, 2019. Geographical distribution of dioecy and its ecological correlates based on fine-scaled species distribution data from a subtropical island. *Ecological Research* [online]. 2019, vol. 35, no. 1, s. 170-181 [vid. 2021-5-15]. ISSN: 0912-3814. DOI: 10.1111/1440-1703.12068. Dostupné z: <https://esj-journals.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1440-1703.12068>
- LIU, Zihan, SHI, Xiaoyi, LI, Sha, HU, Gan, ZHANG, Lingli a SONG, Xiyue, 2018. Tapetal-Delayed Programmed Cell Death (PCD) and Oxidative Stress-Induced Male Sterility of *Aegilops uniaristata* Cytoplasm in Wheat. *International Journal of Molecular Sciences* [online]. 2018, vol. 19, no. 6 [vid. 2020-12-03]. ISSN: 1422-0067. DOI: 10.3390/ijms19061708. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC6032135/>
- LLOYD, David G., 1974. Theoretical sex ratios of dioecious and gynodioecious angiosperms. *Heredity* [online]. 1974, vol. 32, s. 11-34 [vid. 2021-02-01]. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/hdy19742>
- LLOYD, David G., 1975. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in angiosperms. *Genetica* [online]. 1975, vol. 45, s. 325-339 [vid. 2021-02-01]. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF01508307>
- LÓPEZ-VILLAVICENCIO, Manuela, COLLIN, Carine L. a SHYKOFF, Jacqui A., 2003. No Evidence of Sex-Differential Pollen Limitation at the Flower Level in the Gynodioecious *Gypsophila repens* Infected by *Microbotryum violaceum*. *International Journal of Plant Sciences* [online]. 2003, vol. 164, no. 6, s. 899-905 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/378654. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/10.1086/378654?seq=1>
- LORD, E. M., 1981. Cleistogamy: A tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution. *The Botanical Review* [online]. 1981, vol. 47, no. 4, s. 421-449 [vid. 2021-02-17]. ISSN: 0006-8101. DOI: 10.1007/BF02860538. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02860538>
- MACDONALD, S. Ellen, CHINNAPPA, C. C. a REID, David M., 1988. Evolution of phenotypic plasticity in the *stellaria longipes* complex: comparisons among cytotypes and habitats. *Evolution* [online]. 1988, vol. 42, no. 5, s. 1036-1046 [vid. 2021-03-31]. ISSN: 00143820. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1988.tb02522.x. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/28581159/>
- MACKENZIE, S., HE, S. a LYZNIK, A., 1994. The Elusive Plant Mitochondrion as a Genetic System. *Plant Physiology* [online]. 1994, vol. 105, no. 3, s. 775-780 [vid. 2021-5-16]. ISSN: 0032-0889. DOI: 10.1104/pp.105.3.775. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC160723/>
- MADLUNG, A., 2013. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity* [online]. 2013, vol. 110, no. 2, s. 99-104 [vid. 2021-03-17]. ISSN: 0018-067X. DOI: 10.1038/hdy.2012.79. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/hdy201279>
- MAHDAVI, M., ASSADI, M., FALLAHIAN, F. a NEJADSATTARI, T., 2012. The systematic significance of seed micro-morphology in *Stellaria* L. (Caryophyllaceae) and its closest relatives in Iran. *Iranian Journal of Botany* [online]. 2012, vol. 18, no. 2, s. 302-310 [vid. 2021-02-17]. Dostupné z: https://ijb.areeo.ac.ir/article_101514_2103.html?lang=en

- MAMUT, Jannathan a TAN, Dun-Yan, 2014. Gynomonoeicy in angiosperms: phylogeny, sex expression and evolutionary significance. *Chinese Journal of Plant Ecology* [online]. 2014, vol. 38, no. 1, s. 76-90 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 1005-264X. DOI: 10.3724/SP.J.1258.2014.00008. Dostupné z: <https://www.plant-ecology.com/EN/10.3724/SP.J.1258.2014.00008>
- MANZANEDA, Antonio J., REY, Pedro J., BASTIDA, Jesús M., WEISS-LEHMAN, Christopher, RASKIN, Evan a MITCHELL-OLDS, Thomas, 2012. Environmental aridity is associated with cytotype segregation and polyploidy occurrence in *Brachypodium distachyon* (Poaceae). *New Phytologist* [online]. 2012, vol. 193, no. 3, s. 797-805 [vid. 2021-03-13]. ISSN: 0028646X. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2011.03988.x. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2011.03988.x>
- MARTELOTTO, Luciano G., ORTIZ, Juan Pablo A., STEIN, Juliana, ESPINOZA, Francisco, QUARIN, Camilo L. a PESSINO, Silvina C., 2007. Genome rearrangements derived from autopolyploidization in *Paspalum* sp. *Plant Science* [online]. 2007, vol. 172, no. 5, s. 970-977 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 01689452. DOI: 10.1016/j.plantsci.2007.02.001. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0168945207000520?via%3Dihub>
- MARTIN, Sara L. a HUSBAND, Brian C., 2009. Influence of phylogeny and ploidy on species ranges of North American angiosperms. *Journal of Ecology* [online]. 2009, vol. 97, no. 5, s. 913-922 [vid. 2021-03-15]. ISSN: 00220477. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2009.01543.x. Dostupné z: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2745.2009.01543.x>
- MATSUOKA, Yoshihiro, NASUDA, Shuhei, ASHIDA, Yasuyo, NITTA, Miyuki, TSUJIMOTO, Hisashi, TAKUMI, Shigeo, KAWAHARA, Taihachi a NELSON, James C., 2013. Genetic Basis for Spontaneous Hybrid Genome Doubling during Allopolyploid Speciation of Common Wheat Shown by Natural Variation Analyses of the Paternal Species. *PLoS ONE* [online]. 2013, vol. 8, no. 8 [vid. 2021-03-26]. ISSN: 1932-6203. DOI: 10.1371/journal.pone.0068310. Dostupné z: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0068310>
- MCGRATH, C. L. a LYNCH, M., 2012. Evolutionary Significance of Whole-Genome Duplication. In: Soltis P. a Soltis D., ed. *Polyploidy and Genome Evolution* [online]. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2012, s. 1-20 [vid. 2021-03-17]. ISBN: 978-3-642-31441-4. DOI: 10.1007/978-3-642-31442-1_1. Dostupné z: https://link.springer.com/chapter/10.1007%2F978-3-642-31442-1_1
- MCINTYRE, Patrick J., 2012. Polyploidy associated with altered and broader ecological niches in the *Claytonia perfoliata* (Portulacaceae) species complex. *American Journal of Botany* [online]. 2012, vol. 99, no. 4, s. 655-662 [vid. 2021-03-13]. ISSN: 00029122. DOI: 10.3732/ajb.1100466. Dostupné z: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.3732/ajb.1100466>
- MEMMOTT, Jane, CRAZE, Paul G., WASER, Nickolas M. a PRICE, Mary V., 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. *Ecology Letters* [online]. 2007, vol. 10, no. 8, s. 710-717 [vid. 2021-5-3]. ISSN: 1461-023X. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x>
- MILLER, Jill S. a VENABLE, D. Lawrence, 2000. Polyploidy and the evolution of gender dimorphism in plants. *Science* [online]. 2000, vol. 289, no. 5488, s. 2335-2338 [vid. 2021-02-08]. DOI: 10.1126/science.289.5488.2335. Dostupné z: <https://science.sciencemag.org/content/289/5488/2335>
- MILLER, Jill S. a VENABLE, D. Lawrence, 2003. Floral morphometrics and the evolution of sexual dimorphism in *Lycium* (solanaceae). *Evolution* [online]. 2003, vol. 57, no. 1, s. 74-86 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 0014-3820. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb00217.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.0014-3820.2003.tb00217.x>
- MIRSKI, P., BRZOSKO, E., JEDRZEJCZYK, I., KOTOWICZ, J., OSTROWIECKA a B., WRÓBLEWSKA, A., 2017. Genetic structure of dioecious and trioecious *Salix myrsinifolia* populations at the border of geographic range. *Tree Genetics & Genomes* [online]. 2017, vol. 13, no. 1 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 1614-2942. DOI: 10.1007/s11295-016-1096-6. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s11295-016-1096-6>

- MISHRA, V. K., DWIVEDI, D. K., UPADHYAY, D. K. a PANDEY, D. K., 2013. Molecular and Genetic Basis of Male Sterility in Development of Hybrid Varieties: A Review. *International Journal of Current Research* [online]. 2013, vol. 5, s. 191-197 [vid. 2021-02-22]. ISSN: 0975-833X. Dostupné z: <http://journalcra.com/article/molecular-and-genetic-basis-male-sterility-development-hybrid-varieties-review>
- MORTON, J.K., 2005. *Stellaria. Flora of North America*, [online]. 2005, vol. 5 [vid. 2021-05-10]. Dostupné z: http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=131299
- MORTON, J. K. a RABELER, R. K., 1989. Biosystematic studies on the *Stellaria calycantha* (Caryophyllaceae) complex. I. Cytology and cyto geography. *Canadian Journal of Botany* [online]. 1989, vol. 67, no. 1, s. 121-127 [vid. 2021-02-18]. ISSN: 0008-4026. DOI: 10.1139/b89-018. Dostupné z: <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/b89-018?mobileUi=0>
- NEUSTUPA, Jiří, 2020. Gynodioecy in the common spindle tree (*Euonymus europaeus* L.) involves differences in the asymmetry of corolla shapes between sexually differentiated flowers. *PeerJ* [online]. 2020 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 2167-8359. DOI: 10.7717/peerj.8571. Dostupné z: <https://peerj.com/articles/8571/>
- NIETO FELINER, G., CASACUBERTA, J. a WENDEL, J. F., 2020. Genomics and evolutionary novelty in hybrids and polyploids. *Frontiers in Genetics* [online]. 2020, vol. 11 [vid. 2021-04-12]. DOI: 10.3389/fgene.2020.00792. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fgene.2020.00792/full>
- OBESO, Jose Ramon, 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* [online]. 2002, vol. 155, no. 3, s. 321-348 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 0028-646X. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1469-8137.2002.00477.x>
- OKAMOTO, Shunsuke, ODASHIMA, Masashi, FUJIMOTO, Ryo, SATO, Yutaka, KITASHIBA, Hiroyasu a NISHIO, Takeshi, 2007. Self-compatibility in *Brassica napus* is caused by independent mutations in S-locus genes. *The Plant Journal* [online]. 2007, vol. 50, no. 3, s. 391-400 [vid. 2021-03-27]. ISSN: 09607412. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2007.03058.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-313X.2007.03058.x>
- OLSON, Matthew S. a ANTONOVICS, Janis, 2000. Correlation between male and female reproduction in the subdioecious herb *Astilbe biternata* (Saxifragaceae). *American Journal of Botany*. 2000, vol. 87, no. 6, s. 837-844. ISSN: 00029122. DOI: 10.2307/2656891. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2656891?seq=1>
- OSABE, Kenji, KAWANABE, Takahiro, SASAKI, Taku, ISHIKAWA, Ryo, OKAZAKI, Keiichi, DENNIS, Elizabeth S., KAZAMA, Tomohiko a FUJIMOTO, Ryo, 2012. Multiple Mechanisms and Challenges for the Application of Allopolyploidy in Plants. *International Journal of Molecular Sciences* [online]. 2012, vol. 13, no. 7, s. 8696-8721 [vid. 2021-03-29]. ISSN: 1422-0067. DOI: 10.3390/ijms13078696. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3430260/>
- OSPINA-ÁLVAREZ, Natalia, PIFERRER, Francesc a CHAVE, Jerome, 2008. Temperature-Dependent Sex Determination in Fish Revisited: Prevalence, a Single Sex Ratio Response Pattern, and Possible Effects of Climate Change. *PLoS ONE* [online]. 2008, vol. 3, no. 7 [vid. 2021-5-1]. ISSN: 1932-6203. DOI: 10.1371/journal.pone.0002837. Dostupné z: <https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0002837>
- OTTO, Sarah P a WHITTON, Jeannette, 2000. Polyploid Incidence and Evolution. *Annual Review of Genetics* [online]. 2000, vol. 34, no. 1, s. 401-437 [vid. 2021-03-11]. ISSN: 0066-4197. DOI: 10.1146/annurev.genet.34.1.401. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11092833/>
- OTTO, Sarah P. The Evolutionary Consequences of Polyploidy. *Cell* [online]. 2007, vol. 131, no. 3, s. 452-462 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 00928674. DOI: 10.1016/j.cell.2007.10.022. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/17981114/>
- OZKAN, Hakan, LEVY, Avraham A. a FELDMAN, Moshe, 2001. Allopolyploidy-Induced Rapid Genome Evolution in the Wheat (*Aegilops – Triticum*) Group. *The Plant Cell* [online]. 2001, vol. 13, no. 8, s. 1735-1747 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 1040-4651. DOI: 10.1105/TPC.010082. Dostupné z: <https://academic.oup.com/plcell/article/13/8/1735/6009571>

- PALMER, R. G., ALBERTSEN, M. C., HORNER, H. T. a SKORUPSKA, H., 1992. Male sterility in soybean and maize: developmental comparisons. *Botany Publication and Papers* [online]. 1992, vol. 35, s. 1-18. Dostupné z: https://lib.dr.iastate.edu/bot_pubs/76
- PANDIT, Maharaj K., POCOCK, Michael J. O. a KUNIN, William E., 2011. Ploidy influences rarity and invasiveness in plants. *Journal of Ecology* [online]. 2011, vol. 99, no. 5, s. 1108-1115 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 00220477. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2011.01838.x. Dostupné z: <https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1365-2745.2011.01838.x>
- PANNELL, John, 1997. Mixed genetic and environmental sex determination in an androdioecious population of *Mercurialis annua*. *Heredity* [online]. 1997, vol. 78, s. 50-56 [vid. 2021-02-05]. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/hdy19976>
- PARISOD, Christian, HOLDEREGGER, Rolf a BROCHMANN, Christian, 2010. Evolutionary consequences of autopolyploidy. *New Phytologist* [online]. 2010, vol. 186, no. 1, s. 5-17 [vid. 2021-03-16]. ISSN: 0028646X. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x>
- PARMESAN, Camille, 2006. Ecological and Evolutionary Responses to Recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* [online]. 2006, vol. 37, no. 1, s. 637-669 [vid. 2021-5-4]. ISSN: 1543-592X. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100>
- PATERNO, Gustavo Brant, SILVEIRA, Carina Lima, KOLLMANN, Johannes, WESTOBY, Mark a FONSECA, Carlos Roberto, 2020. The maleness of larger angiosperm flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2020, vol. 117, no. 20, s. 10921-10926 [vid. 2021-5-2]. ISSN: 0027-8424. DOI: 10.1073/pnas.1910631117. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/32366661/>
- PEARCE-HIGGINS, James W., DENNIS, Peter, WHITTINGHAM, Mark J. a YALDEN, Derek W., 2009. Impacts of climate on prey abundance account for fluctuations in a population of a northern wader at the southern edge of its range. *Global Change Biology* [online]. 2009, vol. 16, no. 1, s. 12-23 [vid. 2021-5-4]. ISSN: 13541013. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.01883.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2486.2009.01883.x>
- PETIT, Christophe a THOMPSON, John D., 1999. Species diversity and ecological range in relation to ploidy level in the flora of the Pyrenees. *Evolutionary Ecology* [online]. 1999, vol. 13, no. 1, s. 45-65 [vid. 2021-03-12]. ISSN: 0269-7653. DOI: 10.1023/A:1006534130327. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1023%2FA%3A1006534130327>
- PHILIPP, M., 1980. Reproductive biology of *stellaria longipes* goldie as revealed by a cultivation experiment. *New Phytologist*. 1980, vol. 85, no. 4, s. 557-569. ISSN: 0028-646X. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1980.tb00771.x. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-8137.1980.tb00771.x>
- RAINA, S. N., PARIDA, A., KOUL, K. K., SALIMATH, S. S., BISHT, M. S., RAJA, V. a KHOSHOO, T. N., 1994. Associated chromosomal DNA changes in polyploids. *Genome* [online]. 1994, vol. 37, no. 4, s. 560-564 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 0831-2796. DOI: 10.1139/g94-080. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/5381648_Associated_DNA_changes_in_polyploids
- RAMSEY, Justin a SCHEMSKE, Douglas W., 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. 1998, vol. 29, no. 1, s. 467-501 [vid. 2021-03-17]. ISSN: 0066-4162. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467. Dostupné z: <https://www.annualreviews.org/doi/pdf/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467#article-denial>
- RENNER, Susanne S. a RICKLEFS, Robert E., 1995. Dioecy and Its Correlates in the Flowering Plants. *American Journal of Botany* [online]. 1995, vol. 82, no. 5, s. 596-606 [vid. 2021-02-06]. ISSN: 00029122. DOI: 10.2307/2445418. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2445418?seq=1>
- RENNER, Susanne S., 2014. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: Dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database. *American Journal of Botany* [online]. 2014, vol. 101, no. 10, s. 1588-1596 [vid. 2021-02-27]. ISSN: 00029122. DOI: 10.3732/ajb.1400196. Dostupné z: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.3732/ajb.1400196#bib77>

RICHARDS, A.J., 1997. *Plant Breeding Systems* [online]. Cambridge: The University Press, 1997 [vid. 2021-02-21]. 529. Ed. 2. ISBN: 0 412 57440 3. Dostupné z: https://books.google.cz/books?hl=en&lr=&id=isLXD8tZ5GMC&oi=fnd&pg=PR8&ots=yIZ332B-3A&sig=5i3Omi9Jq4UmYlvjfG0_vbK8sOA&redir_esc=y#v=onepage&q=chasmogamy&f=false

ROHR, J. R. a RAFFEL, T. R., 2010. Linking global climate and temperature variability to widespread amphibian declines putatively caused by disease. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2010, vol. 107, no. 18, s. 8269-8274 [vid. 2021-5-4]. ISSN: 0027-8424. DOI: 10.1073/pnas.0912883107. Dostupné z: <https://www.pnas.org/content/107/18/8269>

ROOT, Terry L., PRICE, Jeff T., HALL, Kimberly R., SCHNEIDER, Stephen H., 2003. Cynthia ROSENZWEIG a J. Alan POUNDS. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature* [online]. 2003, vol. 421, no. 6918, s. 57-60 [vid. 2021-04-15]. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/nature01333. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/nature01333>

RUFFATTO, Danielle M., ZAYA, David N. a MOLANO-FLORES, Brenda, 2015. Reproductive Success of the Gynodioecious *Lobelia spicata* Lam. (Campanulaceae): Female Frequency, Population Demographics, and Latitudinal Patterns. *International Journal of Plant Sciences* [online]. 2015, vol. 176, no. 2, s. 120-130 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/679460. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/679460>

SALA, O. E., CHAPIN III, F. Stuart, ARMESTO, J. J. et al., 2000. Biodiversity: Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* [online]. 2000, vol. 287, no. 5459, s. 1770-1774 [vid. 2021-5-16]. ISSN: 00368075. DOI: 10.1126/science.287.5459.1770. Dostupné z: <https://science.sciencemag.org/content/287/5459/1770>

SANDEL, Brody a DANGREMOND, Emily M., 2012. Climate change and the invasion of California by grasses. *Global Change Biology* [online]. 2012, vol. 18, no. 1, s. 277-289 [vid. 2021-5-6]. ISSN: 13541013. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2011.02480.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1365-2486.2011.02480.x>

SEGRAVES, K. A. a THOMPSON, J. N., 1999. Plant Polyploidy and Pollination: Floral Traits and Insect Visits to Diploid and Tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. *Evolution* [online]. 1999, vol. 53, no. 4 [vid. 2021-03-12]. ISSN: 00143820. DOI: 10.2307/2640816. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2640816?seq=1>

SHARPLES, Mathew T., 2019. Taxonomic Observations Within *Stellaria* (Caryophyllaceae): Insights from Ecology, Geography, Morphology, and Phylogeny Suggest Widespread Parallelism in Starworts and Erode Previous Infrageneric Classifications. *Systematic Botany* [online]. 2019, vol. 44, no. 4, s. 877-886 [vid. 2021-02-21]. ISSN: 0363-6445. DOI: 10.1600/036364419X15710776741459. Dostupné z: <https://www.ingentaconnect.com/content/aspt/sb/2019/00000044/00000004/art00016;jsessionid=kqpun30tdbh5.x-ic-live-01>

SHARPLES, Mathew T. a TRIPP, Erin A., 2019. Phylogenetic Relationships Within and Delimitation of the Cosmopolitan Flowering Plant Genus *Stellaria* L. (Caryophyllaceae): Core Stars and Fallen Stars. *Systematic Botany* [online]. 2019, vol. 44, no. 4, s. 857-876 [vid. 2021-02-17]. ISSN: 0363-6445. DOI: 10.1600/036364419X15710776741440. Dostupné z: <https://www.ingentaconnect.com/content/aspt/sb/2019/00000044/00000004/art00015>

SHYKOFF, Jacqui A. a KALTZ, Oliver, 1997. Effects of the Anther Smut Fungus *Microbotryum violaceum* on Host Life-History Patterns in *Silene latifolia* (Caryophyllaceae). *International Journal of Plant Sciences* [online]. 1997, vol. 158, no. 2, s. 164-171 [vid. 2021-02-08]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2475013>

SHYKOFF, Jacqui A., KOLOKOTRONIS, Sergios-Orestis, COLLIN, Carine L. a LÓPEZ-VILLAVICENCIO, Manuela, 2003. Effects of male sterility on reproductive traits in gynodioecious plants: a meta-analysis. *Oecologia* [online]. 2003, vol. 135, no. 1, s. 1-9 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 0029-8549. DOI: 10.1007/s00442-002-1133-z. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007%2Fs00442-002-1133-z>

SCHNABLE, Patrick S. a WISE, Roger P., 1998. The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration. *Trends in Plant Science* [online]. 1998, vol. 3, no. 5, s. 175-180 [vid. 2020-12-04]. ISSN: 13601385. DOI: 10.1016/S1360-1385(98)01235-7. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1360138598012357>

- SCHOEN, Daniel J. a LLOYD, David G., 1984. The selection of cleistogamy and heteromorphic diaspores. *Biological Journal of the Linnean Society* [online]. 1984, vol. 23, no. 4, s. 303-322 [vid. 2021-03-03]. ISSN: 00244066. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1984.tb00147.x. Dostupné z: <https://academic.oup.com/biolinnean/article-abstract/23/4/303/2670682>
- SIMPSON, Michael G., 2006. *Plant Systematic* [online]. Oxford: Elsevier Academic Press, 2006 [vid. 2021-02-02]. 603. ISBN: 0-12-644460-9. Dostupné z: <https://www.pdfdrive.com/plant-systematics-e158696203.html>
- SIMPSON, Michael G., 2019. Plant Reproductive Biology. In: *Plant Systematic* [online]. Academic Press, 2019, s. 595-606 [vid. 2021-02-02]. 774. Ed. 3. ISBN: 9780128126295. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780128126288500134>
- SINGH, Gurcharan, 2010. *Plant Systematics, An Integrated Approach* [online]. 3. vydání. Enfield: Science Publishers, 2010 [vid. 2021-02-02]. 716. ISBN: 978-1-57808-668-9. Dostupné také z: <https://archive.org/details/PlantSystematicsThirdEditionAnIntergratedApproach>
- SMITH, Stanley D., HUXMAN, Travis E., ZITZER, Stephen F., CHARLET, T. N., HOUSMAN, D. C., COLEMAN, J. S., FENSTERMAKER, L. K., SEEMANN, J. R. a NOWAK, R. S., 2000. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature* [online]. 2000, vol. 408, no. 6808, s. 79-82 [vid. 2021-5-6]. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/35040544. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11081510/>
- SOLTIS, Douglas E., SOLTIS, Pamela S., SCHEMSKE, Douglas W., HANCOCK, James F., THOMPSON, John N., HUSBAND, Brian C. a JUDD, Walter S., 2007. Autopolyploidy in Angiosperms: Have We Grossly Underestimated the Number of Species? *Taxon* [online]. 2007, vol. 56, no. 1 [vid. 2021-03-12]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/25065732?seq=1>
- SOLTIS, Douglas E., ALBERT, Victor A., LEEBENS-MACK, Jim, et al., 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany* [online]. 2009, vol. 96, no. 1, s. 336-348 [vid. 2021-03-12]. ISSN: 00029122. DOI: 10.3732/ajb.0800079. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/51180026_Polyploidy_and_angiosperm_diversification
- SOLTIS, Pamela S. a SOLTIS, Douglas E., 2009. The Role of Hybridization in Plant Speciation. *Annual Review of Plant Biology* [online]. 2009, vol. 60, no. 1, s. 561-588 [vid. 2021-04-12]. ISSN: 1543-5008. DOI: 10.1146/annurev.arplant.043008.092039. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19575590/>
- SONNLEITNER, Michaela, FLATSCHER, Ruth, ESCOBAR GARCÍA, Pedr,o, RAUCHOVÁ Jana, SUDA, Jan, SCHNEEWEISS, Gerald M., HÜLBER, Karl a SCHÖNSWETTER, Peter, 2010. Distribution and habitat segregation on different spatial scales among diploid, tetraploid and hexaploid cytotypes of *Senecio carniolicus* (Asteraceae) in the Eastern Alps. *Annals of Botany* [online]. 2010, vol. 106, no. 6, s. 967-977 [vid. 2021-03-15]. ISSN: 1095-8290. DOI: 10.1093/aob/mcq192. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20880930/>
- SPIGLER, Rachel B. a ASHMAN, Tia-Lynn, 2012. Gynodioecy to dioecy: are we there yet? *Annals of Botany* [online]. 2012, vol. 109, no. 3, s. 531-543 [vid. 2021-03-15]. ISSN: 1095-8290. DOI: 10.1093/aob/mcr170. Dostupné z: <https://academic.oup.com/aob/article/109/3/531/129680>
- SPOELHOF, Jonathan P., SOLTIS, Pamela S. a SOLTIS, Douglas E., 2017. Pure polyploidy: Closing the gaps in autopolyploid research. *Journal of Systematics and Evolution* [online]. 2017, vol. 55, no. 4, s. 340-352 [vid. 2021-04-12]. ISSN: 16744918. DOI: 10.1111/jse.12253. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/jse.12253>
- STEBBINS, George Ledyard, 1971. *Chromosomal evolution in higher plants* [online]. London: Edward Arnold, 1971 [vid. 2021-03-15]. Dostupné z: <https://wellcomelibrary.org/item/b18036594#c=0&m=0&s=0&cv=167&z=0.3611%2C1.3149%2C0.3161%2C0.1599>
- STILES, F. Gary, 1978. Ecological and Evolutionary Implications of Bird Pollination. *American Zoologist* [online]. 1978, vol. 18, no. 4, s. 715-727 [vid. 2021-02-24]. ISSN: 0003-1569. DOI: 10.1093/icb/18.4.715. Dostupné z: <https://academic.oup.com/icb/article/18/4/715/2004949>

SUTTLE, K. B., THOMSEN, M. A. a POWER, M. E., 2007. Species Interactions Reverse Grassland Responses to Changing Climate. *Science* [online]. 2007, vol. 315, no. 5812, s. 640-642 [vid. 2021-5-3]. ISSN: 0036-8075. DOI: 10.1126/science.1136401. Dostupné z: <https://science.sciencemag.org/content/315/5812/640>

TANK, David C., EASTMAN, Jonathan M., PENNELL, Matthew W., SOLTIS, P. S., SOLTIS, D. E., HINCHLIFF, C. E., BROWN, J. W., SESSA, E. B. a HARMON, L. J., 2015. Nested radiations and the pulse of angiosperm diversification: increased diversification rates often follow whole genome duplications. *New Phytologist* [online]. 2015, vol. 207, no. 2, s. 454-467 [vid. 2021-04-12]. ISSN: 0028-646X. DOI: 10.1111/nph.13491. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.13491>

TE BEEST, M., LE ROUX, J. J., RICHARDSON, D. M., BRYSTING, A. K., SUDA, J., KUBESOVA, M. a PYSEK, P., 2011. The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany* [online]. 2011, vol. 109, no. 1, s. 19-45 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 0305-7364. DOI: 10.1093/aob/mcr277. Dostupné z: <https://academic.oup.com/aob/article/109/1/19/154024>

THOMAS, Chris D., CAMERON, Alison, GREEN, Rhys E., BAKKENES, Michel, BEAUMONT, Linda J., COLLINGHAM, Yvonne C., ERASMUS, Barend F. N., FERREIRA DE SIQUEIRA, Marinez, GRAINGER, Alan, HANNAH, Lee, HUGHES, Lesley, HUNTLEY, Brian, VAN JAARVELD, Albert S., MIDGLEY, Guy F., MILES, Lera, ORTEGA-HUERTA, Miguel A., PETERSON, A. Townsend, PHILLIPS, Oliver L. a WILLIAMS, Stephen E., 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* [online]. 2004, vol. 427, no. 6970, s. 145-148 [vid. 2021-4-26]. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/nature02121. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/nature02121>

THOMPSON, John N. a MERG, Kurt F., 2008. Evolution of polyploidy and the diversification of plant–pollinator interactions. *Ecology* [online]. 2008, vol. 89, no. 8, s. 2197-2206 [vid. 2021-03-27]. ISSN: 0012-9658. DOI: 10.1890/07-1432.1. Dostupné z: <https://esajournals.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1890/07-1432.1>

TOUZET, Pascal, 2012. Mitochondrial Genome Evolution and Gynodioecy. *Advances in Botanical Research* [online]. 2012, vol. 63, s. 71-98 [vid. 2020-12-03]. ISBN: 9780123942791. DOI: 10.1016/B978-0-12-394279-1.00004-1. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780123942791000041>

TROLL, Ralph, 1975. Chiropterophily. *Bios* [online]. 1975, vol. 46, no. 3, s. 150-152 [vid. 2020-02-24]. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/4607307?seq=1>

TYLIANAKIS, Jason M., DIDHAM, Raphael K., BASCOMPTE, Jordi a WARDLE, David A., 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* [online]. 2008, vol. 11, no. 12, s. 1351-1363 [vid. 2021-5-4]. ISSN: 1461023X. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1461-0248.2008.01250.x>

VALDEYRON, G., DOMMEE, B. a VALDEYRON, A., 1973. Gynodioecy: Another Computer Simulation Model. *The American Naturalist* [online]. 1973, vol. 107, no. 955, s. 454-459 [vid. 2021-5-15]. ISSN: 0003-0147. DOI: 10.1086/282848. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/282848>

VALENZUELA, Nicole, ADAMS, Dean C. a JANZEN, Fredric J., 2003. Pattern Does Not Equal Process: Exactly When Is Sex Environmentally Determined? *The American Naturalist* [online]. 2003, vol. 161, no. 4, s. 676-683 [vid. 2021-04-15]. ISSN: 0003-0147. DOI: 10.1086/368292. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/pdf/10.1086/368292>

VAMOSI, J. C., OTTO, S. P. a BARRETT, S. C. H., 2003. Phylogenetic analysis of the ecological correlates of dioecy in angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. 2003, vol. 16, no. 5, s. 1006-1018 [vid. 2021-02-24]. ISSN: 1010-061X. DOI: 10.1046/j.1420-9101.2003.00559.x. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1420-9101.2003.00559.x>

VAMOSI, Jana C. a DICKINSON, Timothy A., 2006. Polyploidy and Diversification: A Phylogenetic Investigation in Rosaceae. *International Journal of Plant Sciences* [online]. 2006, vol. 167, no. 2, s. 349-358 [vid. 2021-03-13]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/499251. Dostupné z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/499251>

VAMOSI, J. C., KNIGHT, T. M., STEETS, J. A., MAZER, S. J., BURD, M. a ASHMAN, T.-L., 2006. Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2006, vol. 103, no. 4, s. 956-961 [vid. 2021-03-29]. ISSN: 0027-8424. DOI: 10.1073/pnas.0507165103. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16418284/>

- VAN DAMME, J. M. M. a VAN DELDEN, W., 1982. Gynodioecy in *Plantago lanceolata* L I. polymorphism for plasmon type. *Heredity* [online]. 1982, vol. 49, no. 3, s. 303-318 [vid. 2021-02-28]. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/hdy1982104.pdf>
- VAN DAMME, J. M. M., HUNDSCHIED, M. P. J., IVANOVIC, S. a KOELEWIJN, H. P., 2004. Multiple CMS-restorer gene polymorphism in gynodioecious *Plantago coronopus*. *Heredity* [online]. 2004, vol. 93, no. 2, s. 175-181 [vid. 2021-02-28]. ISSN: 0018-067X. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800490. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/6800490>
- VAN DRUNEN, Wendy E. a HUSBAND, Brian C., 2019. Evolutionary associations between polyploidy, clonal reproduction, and perenniality in the angiosperms. *New Phytologist* [online]. 2019, vol. 224, no. 3, s. 1266-1277 [vid. 2021-04-12]. ISSN: 0028-646X. DOI: 10.1111/nph.15999. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/nph.15999>
- VAN ETEN, Megan L. a CHANG, Shu-Mei, 2009. Effects of environmental heterogeneity on the distribution of sexes within and among populations in a gynodioecious species, *Geranium maculatum*. *New Phytologist* [online]. 2009, vol. 183, no. 3, s. 649-660 [vid. 2021-02-03]. ISSN: 0028646X. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2009.02940.x. Dostupné z: <https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1111/j.1469-8137.2009.02940.x>
- VAN MARREWIJK, G. A. M., 1969. Cytoplasmic male sterility in petunia. I. Restoration of fertility with special reference to the influence of environment. *Euphytica* [online]. 1969, vol. 18, no. 1, s. 1-20 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 0014-2336. DOI: 10.1007/BF00021977. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00021977>
- VARGA, S. a SOULSBURY, C. D., 2020. Environmental stressors affect sex ratios in sexually dimorphic plant sexual systems. *Plant Biology* [online]. 2020, vol. 22, no. 5, s. 890-898 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 1435-8603. DOI: 10.1111/plb.13125. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/plb.13125>
- VAUGHTON, Glenda a RAMSEY, Mike, 2005. Dry environments promote the establishment of females in monomorphic populations of *Wurmbea biglandulosa* (Colchicaceae). *Evolutionary Ecology* [online]. 2005, vol. 18, no. 4, s. 323-341 [vid. 2021-5-2]. ISSN: 0269-7653. DOI: 10.1007/s10682-004-2003-4. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10682-004-2003-4>
- VAZQUEZ-LOBO, Alejandra, 2009. Sexual reproduction in gymnosperms. In: GAMBOA-DEBUEN, Alicia, OROZCO-SEGOVIA, Alma, CRUZ-GARCIA, Felipe, ed: *Functional diversity of plant reproduction* [online]. Research Signpost, 2009, s. 1-16 [vid. 2021-02-01]. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/233530687_Sexual_reproduction_in_gymnosperms_an_overview
- VIETS, Brian E., TOUSIGNANT, Alan, EWERT, Michael A., NELSON, Craig E. a CREWS, David, 1993. Temperature-dependent sex determination in the leopard gecko, *Eublepharis macularius*. *Journal of Experimental Zoology* [online]. 1993, vol. 265, no. 6, s. 679-683 [vid. 2021-04-15]. ISSN: 0022-104X. DOI: 10.1002/jez.1402650610. Dostupné z: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/jez.1402650610>
- VISSER, Marcel E., 2008. Keeping up with a warming world; assessing the rate of adaptation to climate change. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2008, vol. 275, no. 1635, s. 649-659 [vid. 2021-5-4]. ISSN: 0962-8452. DOI: 10.1098/rspb.2007.0997. Dostupné z: <https://royalsocietypublishing.org/doi/10.1098/rspb.2007.0997>
- VOTRUBOVÁ, Olga., 2010. *Anatomie rostlin*. 3. přeprac. Praha: Karolinum, 2010. 194. ISBN 978-80-246-1867-8.
- VYHNÁNEK, Tomáš, 2019. Male sterility. In: *Plant Genetics*. [online]. 2019-04-15 [vid. 2020-11-28]. Dostupné z: http://web2.mendelu.cz/af_291_projekty2/vseo/stranka.php?kod=8750
- VYSKOT, Boris a HOBZA, Roman, 2015. The genomics of plant sex chromosomes. *Plant Science* [online]. 2015, vol. 236, s. 126-135 [vid. 2021-02-24]. ISSN: 01689452. DOI: 10.1016/j.plantsci.2015.03.019. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/26025526/>

- WANG, H., MATSUSHITA, M., TOMARU, N. a NAKAGAWA, M., 2014. Differences in female reproductive success between female and hermaphrodite individuals in the subdioecious shrub *Eurya japonica* (Theaceae). *Plant Biology* [online]. 2014, vol. 17, no. 1, s. 194-200 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 14358603. DOI: 10.1111/plb.12189. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/24841823/>
- WARD, Nicola L. a MASTERS, Gregory J., 2007. Linking climate change and species invasion: an illustration using insect herbivores. *Global Change Biology* [online]. 2007, vol. 13, no. 8, s. 1605-1615 [vid. 2021-5-6]. ISSN: 1354-1013. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01399.x. Dostupné z: https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/j.1365-2486.2007.01399.x?saml_referrer
- WARNER, D. A. a SHINE, R., 2008. The adaptive significance of temperature-dependent sex determination in a reptile. *Nature* [online]. 2008, vol. 451, no. 7178, s. 566-568 [vid. 2021-5-6]. ISSN: 0028-0836. DOI: 10.1038/nature06519. Dostupné z: <https://www.nature.com/articles/nature06519>
- WEEKLEY, C. W a BROTHERS, A., 2006. Failure of reproductive assurance in the chasmogamous flowers of *Polygala lewtonii* (Polygalaceae), an endangered sandhill herb. *American Journal of Botany* [online]. 2006, vol. 93, no. 2, s. 245-253 [vid. 2021-03-03]. ISSN: 0002-9122. DOI: 10.3732/ajb.93.2.245. Dostupné z: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.3732/ajb.93.2.245>
- WEISS-SCHNEEWEISS, H., EMADZADE, K., JANG, T.-S. a SCHNEEWEISS, G.M., 2013. Evolutionary Consequences, Constraints and Potential of Polyploidy in Plants. *Cytogenetic and Genome Research* [online]. 2013, vol. 140, no. 2-4, s. 137-150 [vid. 2021-03-12]. ISSN: 1424-859X. DOI: 10.1159/000351727. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3859924/>
- WHITTON, Jeannette, SEARS, Christopher J., BAACK, Eric J. a OTTO, Sarah P., 2008. The Dynamic Nature of Apomixis in the Angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* [online]. 2008, vol. 169, no. 1, s. 169-182 [vid. 2021-03-25]. ISSN: 1058-5893. DOI: 10.1086/523369. Dostupné také z: <https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/523369>
- WOLF, Diana E., SATKOSKI, Jessica A., WHITE, Kara a RIESEBERG, Loren H., 2001. Sex Determination in the Androdioecious Plant *Datisca glomerata* and Its Dioecious Sister Species *D. cannabina*. *Genetics* [online]. 2001, vol. 159, no. 3, s. 1243-1257 [vid. 2021-02-02]. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC1461886/>
- WOOD, T. E., TAKEBAYASHI, N., BARKER, M. S., MAYROSE, I., GREENSPOON, P. B. a RIESEBERG, L. H., 2009. The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. 2009, vol. 106, no. 33, s. 13875-13879 [vid. 2021-03-11]. ISSN: 0027-8424. DOI: 10.1073/pnas.0811575106. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/19667210/>
- WRIGHT, Stephen I., KALISZ, Susan a SLOTTE, Tanja, 2013. Evolutionary consequences of self-fertilization in plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* [online]. 2013, vol. 280, no. 1760 [vid. 2021-02-27]. ISSN: 0962-8452. DOI: 10.1098/rspb.2013.0133. Dostupné z: <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3652455/>
- YANIK, Telat a ASLAN, Irfan, 2018. Impact of Global Warming on Aquatic Animals. *Pakistan Journal of Zoology* [online]. 2018, vol. 50, no. 1 [vid. 2021-04-15]. ISSN: 00309923. DOI: 10.17582/journal.pjz/2018.50.1.353.363. Dostupné z: https://www.researchgate.net/publication/322608582_Impact_of_Global_Warming_on_Aquatic_Animals
- ZINN, K. E., TUNC-OZDEMIR, M. a HARPER, J. F., 2010. Temperature stress and plant sexual reproduction: uncovering the weakest links. *Journal of Experimental Botany* [online]. 2010, vol. 61, no. 7, s. 1959-1968 [vid. 2021-02-09]. ISSN: 0022-0957. DOI: 10.1093/jxb/erq053. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/20351019/>
- ZOHOUNGBOGBO, Herbaud P. F., HOUDEGBE, Carlos A., SOGBOHOSSOU, Dèèdi E. O. et al., 2018. Andromonoecy in *Gynandropsis gynandra* (L.) Briq. (Cleomaceae) and effects on fruit and seed production. *Genetic Resources and Crop Evolution* [online]. 2018, vol. 65, no. 8, s. 2231-2239 [vid. 2021-02-05]. ISSN: 0925-9864. DOI: 10.1007/s10722-018-0687-5. Dostupné z: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10722-018-0687-5>

ZUK, Marlene a MCKEAN, Kurt A., 1996. Sex differences in parasite infections: Patterns and processes. *International Journal for Parasitology* [online]. 1996, vol. 26, no. 10, s. 1009-1024 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 00207519. DOI: 10.1016/S0020-7519(96)80001-4. Dostupné z: <https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0020751996800014>

ZUK, Marlene a STOEHR, Andrew M.. Immune Defense and Host Life History. *The American Naturalist* [online]. 2002, vol. 160, no. 4, s. 9-22 [vid. 2021-02-08]. ISSN: 0003-0147. DOI: 10.1086/342131. Dostupné z: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/18707455/>