

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Tereza Podobová

Význam polyploidie a hybridizace v evoluci evropských zástupců rodu *Arum*

Significance of polyploidy and hybridization in evolution of European taxa of genus *Arum*

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Tomáš Urfus, Ph. D.

Praha, 2021

Prehlásenie:

Prehlasujem, že som záverečnú prácu vypracovala samostatne, a že som uviedla všetky použité informačné zdroje a literatúru. Táto práca ani jej podstatná časť nebola predložená k získaniu iného alebo rovnakého akademického titulu.

V Prahe, 07.08. 2021

Tereza Podobová

Pod'akovanie:

Rada by som sa pod'akovala môjmu školiteľovi Tomášovi Urfusovi za jeho trpezlivosť a ochotu počas tvorby tejto práce a ďalej by som rada pod'akovala svojej rodine, snúbencovi Jánovi a všetkým priateľom za podporu počas celého doterajšieho štúdia.

Abstrakt

Polyploidia a hybridizácia sú významnými evolučnými trendami, ktoré sa vyskytujú v širokom spektre rastlinných druhov. Táto bakalárska práca zahŕňa aktuálne poznatky a údaje o áronovitých so zameraním na polyploidizáciu a hybridizáciu rodu *Arum*. Zmena morfológie v závislosti od polyploidie môže ovplyvňovať nielen opeľovanie a s tým spojené generatívne rozmnožovanie. Niekoľké štúdie odhalili možnú koreláciu úrovne ploidie a geografický výskyt. Hybridní jedinci sú popisovaní zriedka a to hlavne na základe chromozómového počtu a morfológických znakov. Ojedinelé nálezy prirodzených hybridov by mohli byť v budúcnosti s intenzívnejším výskumom častejšie a mohli by mať medicínsky využiteľný potenciál.

Kľúčové slová: polyploidia, hybridizácia, *Arum*, geografický výskyt, spadix

Abstract:

Polyploidy and hybridization are significant evolutionary trends that occur in a wide variety of plant species. This bachelor thesis includes current knowledge and data on arums with a focus on polyploidization and hybridization of the genus *Arum*. The change in morphology depending on the polyploidy can affect not only pollination and the associated generative reproduction. Several studies have revealed a possible correlation between ploidy levels and geographical occurrence. Hybrids are rarely described, mainly on the basis of chromosomal numbers and morphology. Rare findings of natural hybrids could be more frequent in the future with more intensive research and could have medical potential.

Key words: polyploidy, hybridization, *Arum*, geographical occurrence, spadix

Obsah

2. CHARAKTERISTIKA RODU <i>ARUM</i>	2
2.1 MORFOLOGICKÉ ZNAKY A BIOGEOGRAFIA	2
2.2 ZARADENIE RODU <i>ARUM</i> V SYSTÉME A PREDSTAVENIE JEDNOTLIVÝCH DRUHOV	4
2.2.1 <i>Problematické A. cylindraceum</i>	7
2.3 OPELOVANIE	9
2.3.1 <i>Termogenéza</i>	3
3. POLYPLOIDIA	4
3.1 PLOIDIA VŠEOBECNE	4
3.2 PLOIDIA U <i>ARACEAE</i>	6
3.3 PLOIDIA U RODU <i>ARUM</i>	7
4. HYBRIDIZÁCIA	8
4.1 HYBRIDIZÁCIA <i>ARUM</i>	9
4.2 UMELO VYTVORENÉ HYBRIDY	12
4.3 OPELOVANIE U HYBRIDOV	13
4.4 KLONÁLNY RAST	14
5. MOŽNÉ VYUŽITIE A SEKUNDÁRNE METABOLITY.	15
6. ZÁVER.	16
POUŽITÁ LITERATÚRA:	18

1. Úvod

Polyploidia je významným ekologickým a evolučným trendom využívaným hlavne rastlinami, ktorý vznikol v histórii opakovane. Za jej vznikom stojí niekoľko ekologických faktorov ako je napríklad autogamia, diferenciácia času kvitnutia, ekologické niky, genetické faktory alebo aj opeľovanie a herbivoria. Rastliny na základe tvorby genetických noviniiek a nových reprodukčných bariér sa vedľa lepšie prispôbiť okoliu, viac prosperujú a sú odolnejšie. Podľa niektorých teórií by mohla uľahčovať napríklad aj evolúciu pohlavného dimorfizmu. U áronovitých rastlín sa polyploidia vyskytuje často a základným chromozómovým číslom je $x=14$. Občasne sa v rode *Arum* vyskytuje aj aneuploidia a to môže poukazovať na genetickú nerovnováhu áronov. Podľa niekoľkých výskumov je v niektorých druhoch možná aj určitá korelácia polyploidie napríklad s geografickým výskytom.

Tak ako polyploidia aj hybridizácia je výrazným evolučným trendom. Pokiaľ je hybridizácia úspešná, môže viesť až ku rapidnej evolúcii nového rastlinného taxónu. Jednou z výhod hybridizácie je určite špecializácia na nové prostredie a jeho podmienky a následná možnosť kolonizácie nových ekologických ník. Hybridizácia nie len že ovplyvňuje genetickú diverzitu a ekológiu nových jedincov, no môže mať aj významný dopad ako na pôvodné, rodičovské populácie tak aj na populácie iných druhov vyskytujúcich sa na potencionálne novom území. U zástupcov rodu *Arum* bolo zaznamenaných len zopár hybridov vo voľnej prírode na základe morfológických znakov alebo nepárnych hodnôt chromozómového počtu. Zaznamenané hodnoty ploidie boli napríklad $2n=3x=42$ alebo $2n=5x=70$ a to na území pravdepodobného prekryvu 2 druhov. Neexistuje však dôkaz o korelácii medzi polyploidiou a hybridizáciou.

Cieľom tejto práce je zhrnúť doterajšie dostupné informácie o problematike polyploidie a hybridizácie európskych zástupcov rodu *Arum*, odhaliť medzery a nedostatky a navrhnúť riešenie týchto problémov

2. Charakteristika rodu *Arum*

2.1 Morfologické znaky a biogeografia

Áronovité rastliny pozostávajú asi z 4000 druhov a 117 rodov vyskytujúcich sa najmä v tropických oblastiach (Linz a kol., 2010), je to tretia najväčšia skupina jednoklíčnolistových rastlín (Croat a Ortiz, 2020). Nájdeť tu rôzne životné formy ako napríklad liany, epifyty, vodné rastliny alebo terestrické byliny. Čeľaď *Araceae* je veľmi dobre známa svojou obrovskou morfológickou diverzitou (Tutin a kol., 1980). V tejto čeľadi nájdeť rastliny od najmenšieho klíčnolistového druhu až po tie s najväčšími vegetatívnymi a generatívnymi útvarmi (Simpson, 2006). Vegetatívne je táto čeľaď veľmi rozmanitá hlavne v trópoch, kde nájdeť listy rôznych tvarov a veľkostí. Charakteristické súkvetie je všeobecne známe a to hlavne u *Anthurium andreaeanum*, ktoré sa využíva ako rezaný kvet. (Mayo a kol., 1997). Najpopulárnejšími druhmi, aj medzi širokou verejnosťou, sú určite *Monstera deliciosa*, *Philodendron scandens* a *Epipremnum pinnatum*, s ktorými sa už určite stretol každý (Boyce, 1993, Mayo a kol., 1997). Aj keď *Araceae* sú populárne a rozšírené ako izbové rastliny po celom svete, stáva sa len zriedka, že vykvitnú. Kvitnú a plodia väčšinou len vo svojom prirodzenom prostredí (Mayo a kol. 1997). *Araceae* sa začali diverzifikovať v období mladšej kriedy počas ukončenia rozpadu superkontinentu Pangea a všetkých osem podčeľadi už existovalo pri hranici období krieda a paleogén (Nauheimer a kol., 2012). Druhovú rozmanitosť je najväčšia v oblasti Strednej a Južnej Ameriky a juhovýchodnej Ázii (Croat a Ortiz, 2020).

Rod *Arum* spadá do čeľade *Araceae* a podčeľade *Aroideae*, ktorá je najväčšia a najdiverzifikovanejšia (Henriquez a kol., 2020). Zahŕňa 26 druhov vyskytujúcich sa na všetkých kontinentoch okrem Antarktídy. Ich prapôvod sa datuje do miocénu v egejskej oblasti Turecka, z ktorej sa následne rozšírili na ďalšie lokality (Espíndola a kol., 2010). Dnešné druhy majú pôvod v Európe, severnej Afrike a západnej a strednej Ázii. Ich najvyššia diverzita je v oblasti Stredomoria. V strednej Európe sa vyskytujú 4 druhy a to *Arum maculatum*, *Arum cylindraceum*, *Arum orientale* a *Arum italicum*, ktoré budú aj predmetom prednostného skúmania tejto práce (Espíndola a kol. 2010). Rod *Arum* založil Carl Linné v roku 1753, no zahŕňal okrem *Arum maculatum* aj iné druhy o ktorých dnes už vieme, že do rodu nepatria

(napríklad sem zahŕňal aj rod *Biarum*; Boyce, 1993). V roku 1860 Schott popísal niekoľko nových druhov a zaradil árony do rodu ako ho poznáme dnes. Väčšina z týchto druhov sa už dnes nerozoznáva a ich pôvodné názvy sú považované už len ako synonymá (Boyce, 1993).

Predmetný rod *Arum* predstavuje jednoklíčnolistové byliny obývajúce zmiešané temperátne lesy a úpätia nízkych hôr (Tutin a kol., 1980). Sesterský rod ku rodu *Arum* je rod *Dracunculus*, ktorý obsahuje len 2 druhy (*Dracunculus vulgaris* a *Dracunculus canariensis*) a k nemu príbuzný jednodruhový rod *Helicodicerus* (*Helicodicerus muscivorus*; Boyce, 1994). *Dracunculus vulgaris* sa vyskytuje v celej oblasti Balkánu a *Dracunculus canariensis* sa vyskytuje len na ostrovoch Atlantického oceánu. *Helicodicerus muscivorus* sa vyskytuje na pár miestach na Baleárskom súostroví, Sardínii a Korzike. Rod *Dracunculus* sa oddelil od rodu *Arum* pred 27,3 miliónmi rokov (Mansion a kol., 2008). Oba rody, tak ako aj niektoré druhy z rodu *Arum*, sa vyskytujú na kamenistých stanoviskách a v krovinách. Drakovce dosahujú výšky 1,5-2m a od áronov sa okrem výšky ľahko rozoznajú stavbou listu, ktorého čepeľ je u drakovcov vykrojená (Boyce, 1994). Celá čeľaď je charakteristická svojím zaujímavým obojpohlavným súkvetím zvaným *spadix*. Väčšinu svojho životného cyklu strávia v dormantnej fáze - hľúzach a to hlavne počas studených severských zím a horúcich stredoziemných liet. Hľuzy sú čo sa týka určovania druhov najpodstatnejšia časť rastliny pretože dokážeme podľa nich určiť aj sterilné jedince. Poznáme dva typy hľúz a to horizontálno-rizomatoidné a diskoidné (Boyce, 1993). Kvet áronov sa začína vyvíjať zhruba po dvoch mesiacoch od začiatku vegetačnej sezóny a kvitnú od apríla do mája. Ich plody dozrievajú v priebehu Júla až Augusta. S výnimkou *Arum pictum*, ktorý kvitne až na jeseň. Kvety sú opelované opelovačmi radu *Diptera* a to hlavne rodinou *Psychodidae*, ktorý sú ku kvetu lákaný zápachom mimikujúcim zhnité mäso alebo výkaly z termogenetického súkvetia a zachytávaný v kvetnej pasci častokrát za pomoci klzkého povrchu *spathe* a sterilných kvetov, ktoré pomáhajú uzatvárať kvetnú komoru. Farba *spathe* sa u jednotlivých druhov líši. *Spathe* môže byť biele, zelenkavé, fialové, žlté, so škvrnami alebo rôzne kombinácie týchto farieb v závislosti od druhu (Boyce, 1993; Tutin a kol., 1980; Linz a kol., 2010). Plodom sú bobule, majú červeno-oranžovú farbu, obsahujú 2 – 5 semien a naprieč rodom sú pomerne uniformné. Tak ako kvety ak listy sú veľmi variabilné čo sa farieb, vzorov a tvarov týka. Listy áronov sú charakteristické a s trochou praxe ľahko rozpoznateľné (Boyce, 1993). V minulosti boli rastliny z tohoto rodu hojne využívané ako zdroj liečiv a škrobu produkovaného z hľúz. Použitie tohoto škrobu však vymizlo, keďže šťavy v hľuze boli mierne leptavé a spôsobovali pľuzgiere a praskanie rúk. Škrob áronov nahradila ryža a pšenica (Boyce, 1993).

2.2 Zaradenie rodu *Arum* v systéme a predstavenie jednotlivých druhov

V roku 1860 boli *Araceae* prvý krát označené ako samostatná čeľaď tak, ako ju poznáme dodnes a to hlavne na základe morfológických znakov kvetu. (Linz a kol., 2010). Rod *Arum* spadá do podčeláde *Aroideae*, ktorá obsahuje 78 rodov

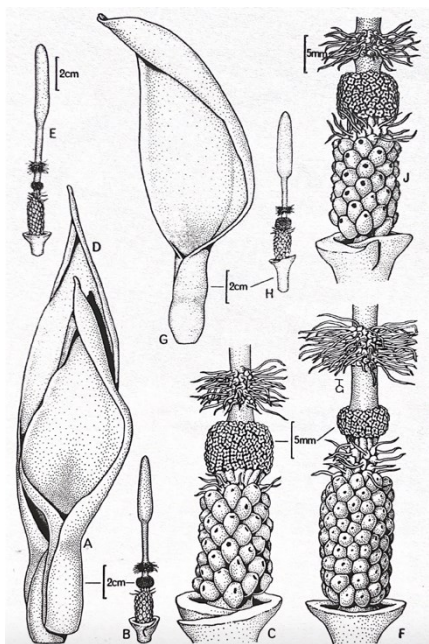
Čeľaď: *Araceae*

Podčeľaď: *Aroideae*

Rod: *Arum*

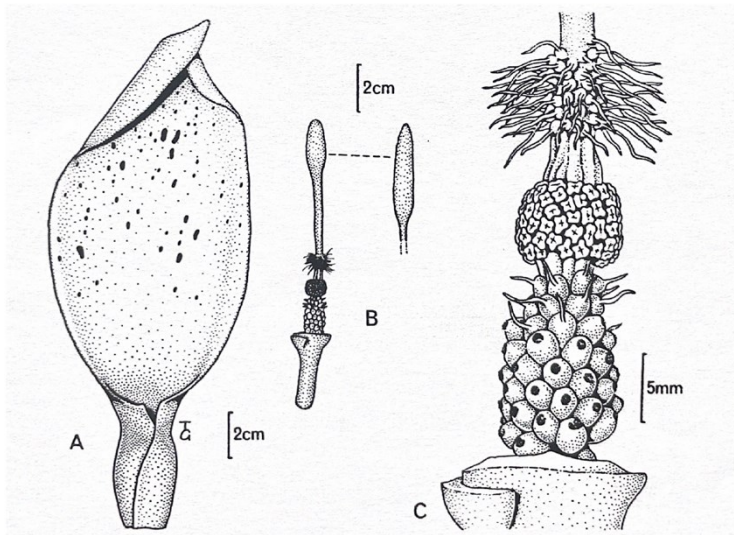
Vo Flora Europaea (Tutin a kol., 1980) sa rozlišujú tieto druhy: *Arum italicum* subsp. *byzantinum*, *A. albispathum*, *A. italicum*, *A. neglectum*, *A. maculatum*, *A. orientale* - subsp. *orientale*, *A. lucanum*, *A. danicum*, *A. elongatum*, *A. petteri*, *A. longispathum*, *A. creticum*, *A. pictum*, *A. cylindraceum*

Arum italicum: Výška 25-50cm so zhruba 5cm veľkými horizontálnymi hľuzami, listy sa objavujú na jeseň alebo v skorú zimu, strelovitý - hralovitý list, stopka dlhá 15-35cm, *spathe* 15-40cm a *spadix* dlhý asi tretinu zo *spathe*, *appendix* žltkastý. *Arum italicum* kvitne na prelome jari a leta. Vyskytuje sa na disturbovanej pôde a v krovinách Juhozápadné Európa, Južné Anglicko (Tutin a kol., 1980; Boyce, 1993).



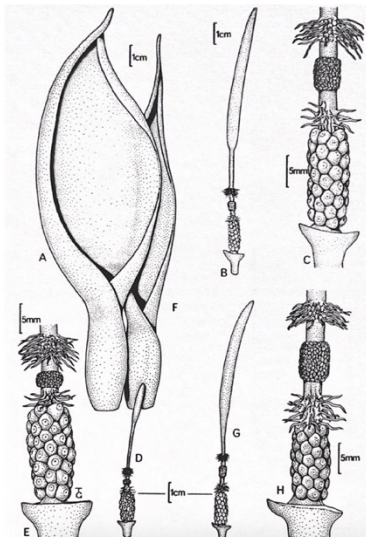
Obrázok č. 1 Na obrázku vidíme súkvetie *Arum italicum* subsp. *italicum*, dvoch ďalších poddruhov a ich morfológické porovnanie. V detaile môžeme vidieť rozloženie samčích a samičích pohlavných orgánov a ostatných orgánov celého súkvetia. A-B *A. italicum* subsp. *italicum*; C-E *A. italicum* subsp. *canariense*; F-J *A. italicum* subsp. *neglectum* (obrázok prevzatý z Boyce, 1993).

Arum maculatum: Výška 25-40cm so zhruba 2cm horizontálnymi hluzami, hralovitý - strelovitý lesklý list, stopka dlhá 15-25cm, *spathe* žltozelené s možnými fialovými bodkami 10-20cm dlhé, *spadix* polovica dĺžky *spathe*, *appendix* fialový a vzácné žltý, produkuje 1-3 semená. Kvitne neskoro v jari, v lesoch a krovinácha nachádza sa v západnej strednej a južnej Európe od Škótska až po Ukrajinu. Geografické údaje o výskytu druhu na východe sú však nejasné (Tutin a kol.,1980; Boyce, 1993).



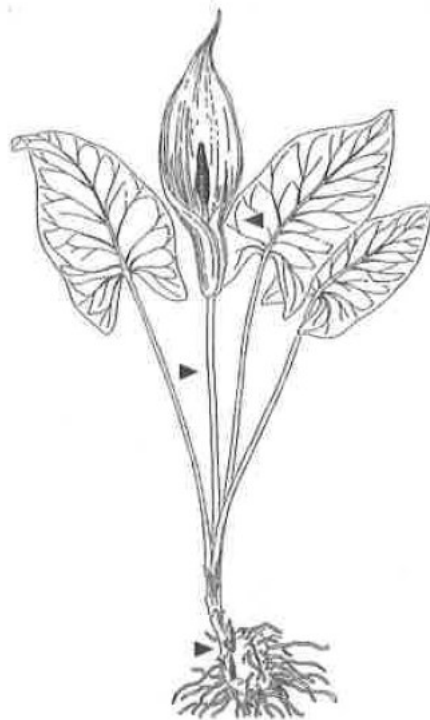
Obrázok č. 2 Na obrázku vidíme súkvetie *Arum maculatum*. A: *spathe*; B: *spadix* (+ ukážka variácie veľkosti appendixu); C: báza *spadixu* (obrázok prevzatý z Boyce, 1993).

Arum orientale: Výška 10-40cm, hlúzy vertikálne diskovité zhruba 2,5 - 5cm veľké, listy sa objavujú na jar, listy sú hralovité, stopka 10 -20cm, blezozelené *spathe* 7-15cm občasne s fialovou farbou, nie však škvrny. *Spadix* asi $\frac{3}{4}$ zo *spathe*. Kvitne na prelome jari a leta. Vyskytuje sa na tienistých miestach. Oblasť výskytu zahŕňa Európu, Balkán, občasne zasahuje do južného Švédska, na Sicíliu a na Krym (Tutin a kol.,1980; Boyce, 1993).

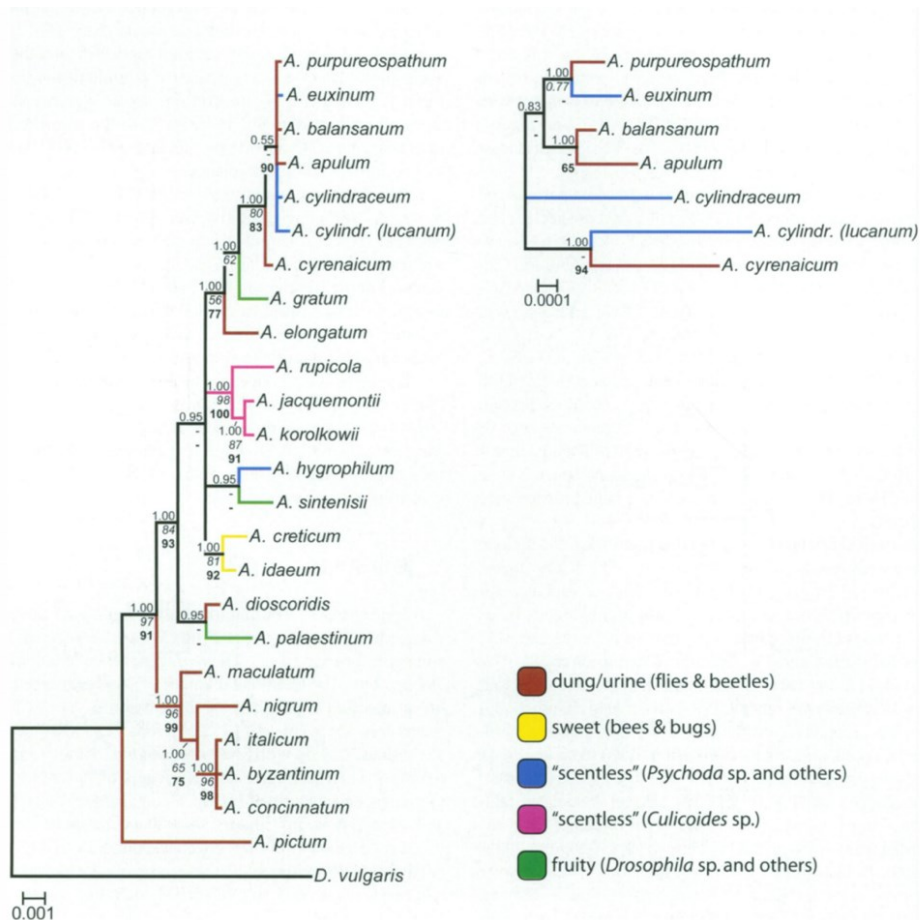


Obrázok č. 3 Na obrázku vidíme porovnanie druhov *Arum orientale* subsp. *orientale* a *A. orientale* subsp. *longispathum*. A-E: kvetné orgány *A. orientale* subsp. *orientale*; F-H: kvetné orgány *A. orientale* subsp. *longispathum*. Môžeme tu tiež vidieť aj variabilitu vo veľkosti *spadixu* či už v rámci jedincov *A. italicum* subsp. *italicum* alebo aj v porovnaní s poddruhom *A. italicum* subsp. *neglectum* (Obrázok prevzatý z Boyce, 1993).

Arum cylindraceum: Výška do 30cm, vajcovito-okrúhle hl'uzy, hralovité až strelovité listy. Listeň je bledozelený a *appendix* fialovo hnedý. Kvitne na prelome jari a leta. Rastie v lužných oblastiach mezofilných listnatých lesov. Obýva slnečnejšie vlhkejšie habitaty. Vyskytuje sa v juhovýchodnej, východnej a južnej Európe. (presné stanovenie konkrétnych lokalít je náročné kvôli taxonomicým problémom ale pravdepodobnosť výskytu je Portugalsko až Rumunsko a Sicília až Dánsko) (Tutin a kol.,1980; Boyce, 1993).



Obrázok č. 4 Na obrázku vidíme schematický nákres *Arum cylindraceum*, ktoré ma vlajkový typ postavenia listov a súkvetia s vajcovitou až guľovitou hl'uzou. Listy sú u tohoto druhu vždy bez škvŕn. V pôvodnom zdroji je tento obrázok uvedený pod názvom *A. orientale* avšak s určitosťou sa jedná o *A. cylindraceum* a pravdepodobne došlo len k synonymickej chybe. (Obrázok prevzatý z Király a kol. 2011)

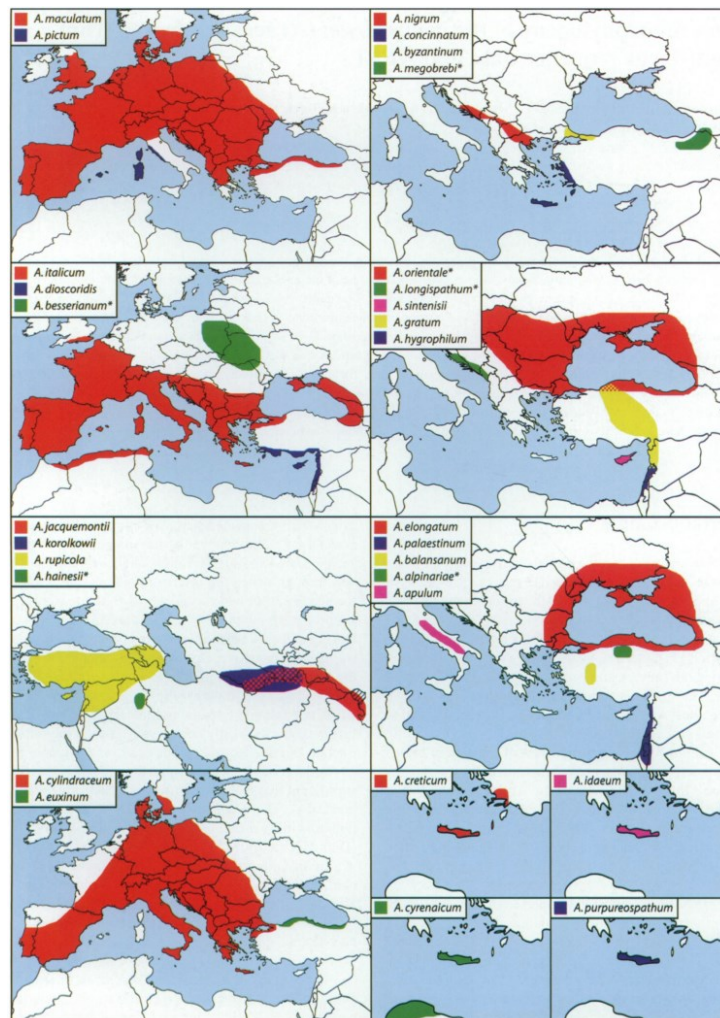


Obrázok č. 5 Phylogenetický strom zostavený zo sekvencií *matK*, *trnL*, *rbcL* a *ITS*. Dĺžka vetvy a topológia prevzaté zo stromu Bayesiankej interferencie. Čísla nad uzlami sú Bayesovské posteriórne pravdepodobnosti a čísla pod uzlami zobrazujú podporu bootstrapu z analýz. Farebne sú vetvy odlišené podľa polinačného syndrómu. Tiež na fylogenetickom strome môžeme vidieť aj oddelenie sesterského rodu *Dracunculus*, ktorý sa oddelil zhruba pred 27,3 miliónmi rokov (Obrázok prevzatý od Linz a kol., 2010).

2.2.1 Problematické *A. cylindraceum*

S taxonomickým zaradením áronov je často problém. Druhy určené v minulosti len na základe morfolologických znakov môžu byť nepresné. Herbárové položky bývajú často zachované v zlom stave (určuje sa hlavne na základe *spadixu*, ktorý je veľmi krehký a často v herbároch úplne chýba) a bez hlúč, ktoré by ku správnej identifikácii dopomohli. Kvôli špecifickej vegetačnej sezóne, je aj dnes výskum v teréne zložitý (Bedalov a Küpfer, 2006). U *Arum cylindraceum* bol niekoľko krát zaznamenaný problém so zaradením do systému, pretože je veľmi variabilný. Často bol zamieňaný za: *A. alpinum*, *A. maculatum* a jeho poddruhy, *A.*

lucanum, alebo dokonca aj za *A. italicum*, a tak boli všetky zaradené ako jeho synonymá. V súčasnosti je najväčší problém s rozlišovaním *A. cylindraceum*, *A. orientale*, a *A. besserianum*. Tento problém sa vyskytuje častejšie. Napr. *A. orientale* býva často zamieňané a to napr. za *A. nigrum*, *A. albispathum* a *A. elongatum*, a takisto býva problém aj s určovaním u *A. apulum* a *A. ideaum*. Na odstránení problému s presným určením v západnej Európe sa momentálne pracuje (Bedalov a Küpfer, 2006).

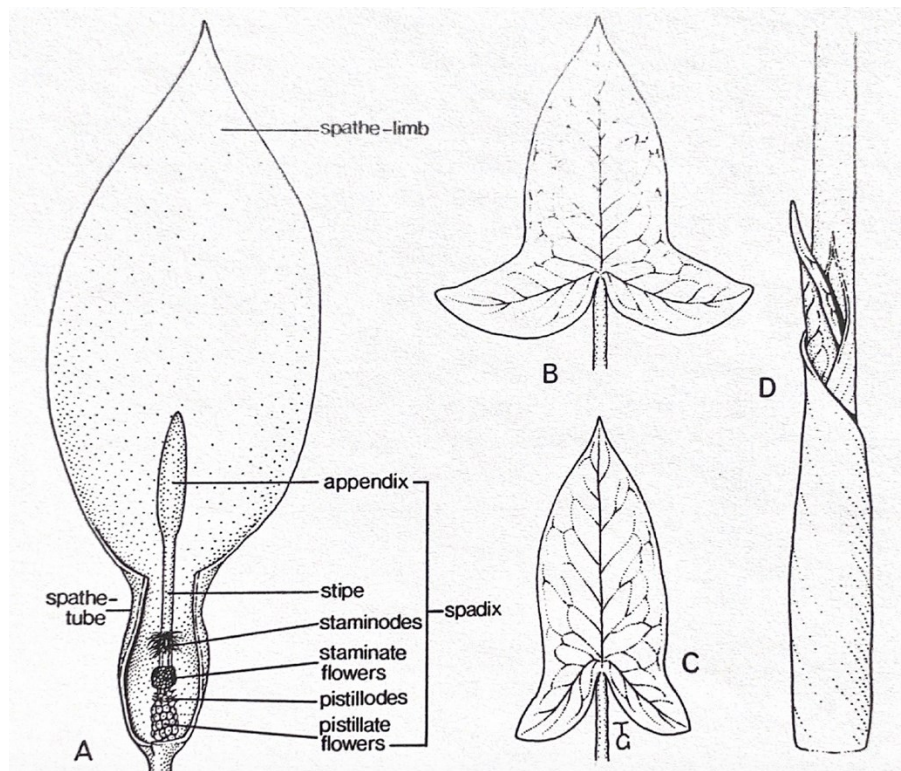


Obrázok č. 6 Na obrázku vidíme mapy rozšírenia jednotlivých ako stredoeurópskych tak aj ostatných druhov rodu *Arum*. Do vyznačených oblastí sú zahrnuté aj poddruhy. (Údaje o výskyte sú čerpané z informácií od Boyce, 1993, 2006 a Lobin a kol., 2007 a obrázok je prevzatý od Linz a kol.,2010)

2.3 Opeľovanie

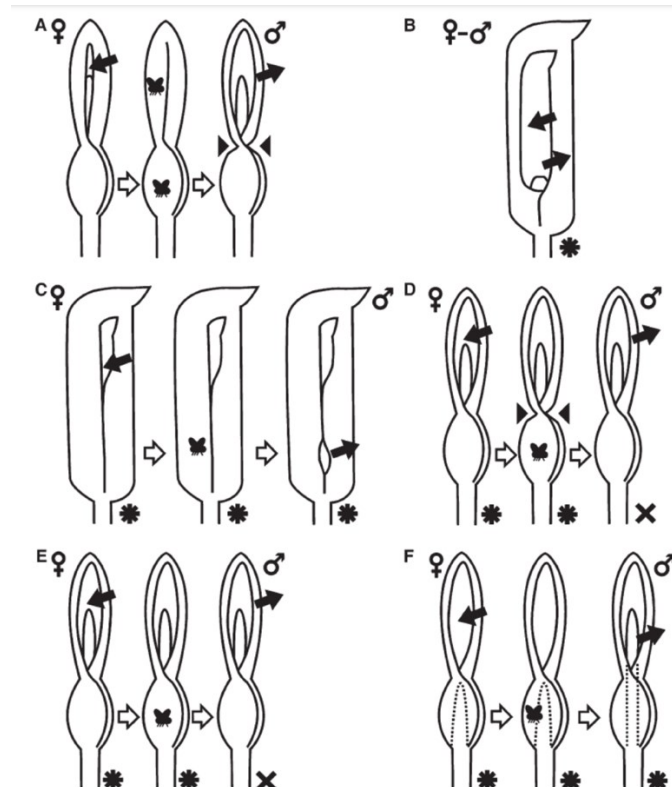
Na začiatok témy o opeľovaní je dôležité povedať niečo málo o samotnom súkvetí u *Araceae*. Obojpohlavné súkvetie sa skladá z dvoch častí - *spadix* (palica) obklopená *spathe* (listeňom). Samčie a samicie pohlavné orgány sú ukryté vo vnútri, na báze listeňa sú viditeľné až po jeho odstránení. Jediná viditeľná časť je *appendix*. Kvety sú vo vnútri usporiadané v tomto poradí: sterilné samčie kvety s chlčkami, fertílne samčie kvety, sterilné samicie kvety s chlčkami, fertílne samicie kvety (Albre a kol., 2003). Práve toto oddelenie kvetov a ich rozdielny čas dozrievania kvetu zabraňuje samoopeleniu. Väčšina áronov je striktné, alebo aspoň čiastočne alogamná (Albre a kol., 2003). To či rastlina vykvitne alebo nie, je u áronov silne ovplyvnené počasím a podmienkami v ktorých sa nachádza. Ak je počasie počas sezóny studené a veľa prší, značné množstvo áronov nevykvitne (Ollerton a Diaz, 1999).

U áronov rozlišujeme 2 typy súkvetia. Prvé je súkvetie **kryptické**, ktoré sa vyskytuje pri báze rastliny, viac menej na úrovni listov, produkuje určitý druh pachu a druhé môžeme označiť ako **vľajkové**, ktoré je na vyššej stopke, nachádza sa nad úrovňou listov a neprodukuje žiaden pach. Tieto 2 typy sa dajú odlíšiť aj habitatovo, kedy kryptické druhy sa vyskytujú v lesoch a krovinách a vľajkové sa vyskytujú skôr v štrbinách na skalnatých miestach (Boyce, 1993).



Obrázok č. 7 Na tomto obrázku môžeme vidieť zloženie typického súkvetia (*spadix*, *spathe*, *appendix*, kvetná komora, oddelená samčie a samičie pohlavné orgány), typy listov vyskytujúce sa u áronov a spôsob vynárania sa z predchádzajúceho listu. A: súkvetie, ktoré môže byť variabilné (súkvetie môže byť rôznych tvarov, veľkostí a farieb s možnosťou škvŕn); B a C zobrazujú charakteristické tvary listov u áronov (väčšina listov je kombinácia týchto dvoch typov, nie striktne len jeden tvar) ; B: hralovitý list (napr. *Arum orientale*) C: strelovitý list (napr. *Arum italicum*); D: zobrazuje vynáranie sa nového listu z predchádzajúceho listu. (Obrázok prevzatý z Boyce, 1993)

Nie všetky áronovité majú rovnakú polinačnú pascu. U rôznych druhov pasce sa proces opelenia líši. Samotný proces opelenia u rodu *Arum* bol študovaný hlavne na druhoch z južnej Európy a stredného východu a to konkrétne na *Arum concinatum*, *A. creticum*, *A. dioscoridis*, *A. elongatum*, *A. hygrophilum*, *A. nigrum*, *A. orientale* a *A. purpureospathu* (Knoll, 1926; Kullenberg, 1953; Braverman and Koach, 1982; Drummond a Hammond, 1993). V západnej Európe bolo študované len *Arum maculatum* (Prime, 1960; Lack a Diaz, 1991; Ollerton a Diaz, 1999).



Obrázok č. 8 Typy polinačných pascí u áronovitých: (A) Typ *Schismatoglottis* – hmyz zadržovaný pomocou pohybov *spathe*, bez klzkého povrchu; (B) Typ *Arisarum* – pasca je nedokonalá, hmyz sa zošmykne po klzkom listení ale môže sa vyšplhať von po spadixe alebo

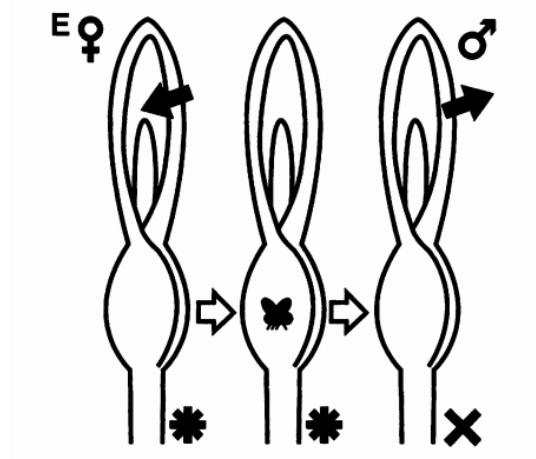
odletieť; (C) Typ *Zomiocarpa* – hmyz sa zošmykne po *spathe* dovnútra a následne je uvoľnený vytvoreným sekundárnym otvorom vytvoreným pohybmi v listeni; (D) Typ *Typhonium* – hmyz sa zošmykne po klzkom listeni do komory, následne je uväznený vo vnútri komory pohybmi listeňa, vo fáze uvoľňovania peľu listeň prestane byť klzký, uzavretie komory sa otvorí a hmyz môže uniknúť; (E) Typ *Arum* – Aj v tomto type sa hmyz zošmykne po klzkom povrchu do vnútra komory, uväzneniu hmyzu napomáhajú aj sterilné kvety vo vnútri komory a je uvoľnený po uvädnutí klzkých orgánov; (F) Typ *Stylochaeton* – Hmyz sa zachytáva opäť klzkým povrchom, počas dozrievania samičích orgánov sa komora uzatvára a hmyz je uväznený, počas dozrievania samčích orgánov *spadix* rastie a hmyz sa po ňom môže vyšplhať a uniknúť; symbol × zobrazuje na obrázku vyschnutý klzký povrch, symbol * zobrazuje klzký povrch, symbol hmyzu označuje polohu opel'ovača a šípky jeho pohyb.

(Obrázok prevzatý z Broderbauer a kol., 2012)

Rastliny rodu *Arum* sú opel'ované hmyzom radu *Diptera* a to konkrétne *Psychodidae*, *Sciaridae*, *Simuliidae*, *Sphaeroceridae* a *Centropogonidae* (Chartier a kol., 2013). Tento hmyz je priťahovaný k rastlinám hlavne zápachom pripomínajúcim zhnité mäso, kvasenie ovocia, výkaly alebo sladkým pachom a teplom, ktoré je vytvárané appendixom (Linz a kol., 2010). Teplo je produkované zhruba 17 hodín, kedy sú kvety pripravené na opelenie. Počas týchto sedemnástich hodín je hmyz lákaný spomínaným zápachom do súkvetia - pasce, kde je uväznený na zhruba 1 deň aby bolo zaistené čo najpravdepodobnejšie opelenie (Albre a kol., 2003). Povrch listeňa je klzký a tak sa po ňom hmyz zošmykne až do kvetnej komory (Bröderbauer a kol., 2012). Po opelení sa opel'ovač dostane von a listeň sa omotáva okolo *spadixu*, aby chránil plody počas dozrievania (Mayo a kol., 1997). Hmyz je uväznený v kvetnej komore počas dozrievania samičích buniek a po zhruba sedemnástich hodinách je uvoľnený, súbežne s uvoľňovaním zrelého peľu zo samčích kvetov (Gibernau a kol., 2004).

U *Arum italicum* platí, čím je appendix dlhší, tým viac opel'ovačov naláka a tým viac plodov vznikne. Gibernau a kol. (2004) zistili, že ak dôjde k odstráneniu appendixu, počet navštívených kvetov opel'ovačmi sa zníži len na 20%. Rovnaký výsledok bol zaznamenaný aj u *Arum bygropbilum* bez appendixu. Strata appendixu spôsobená napr. predátorom alebo iným mechanickým poškodením znižuje produkciu plodov a semien u *A. italicum* a *A. maculatum*.

Na stranu druhú rastlina sa dokáže rozmnožovať aj bez appendixu, nie je úplne nevyhnutný. Až 40% *Arum italicum* produkuje semená aj bez appendixu a u *Arum maculatum* súkvetie stále produkuje redukovanú sadu semien (Gibernau a kol., 2004).



Obrázok č. 9 Typ pasce u áronov – Na obrázku vidíme polinačnú pascu u áronov. Hmyz vletí do súkvetia, kvôli klzkému povrchu listeňa sa zošmykne až do kvetovej komory, prebehne opelenie a z pasce je uvoľnený až po zhruba 1 dni vďaka povoleniu *spathe* (Broderbauer a kol., 2012).

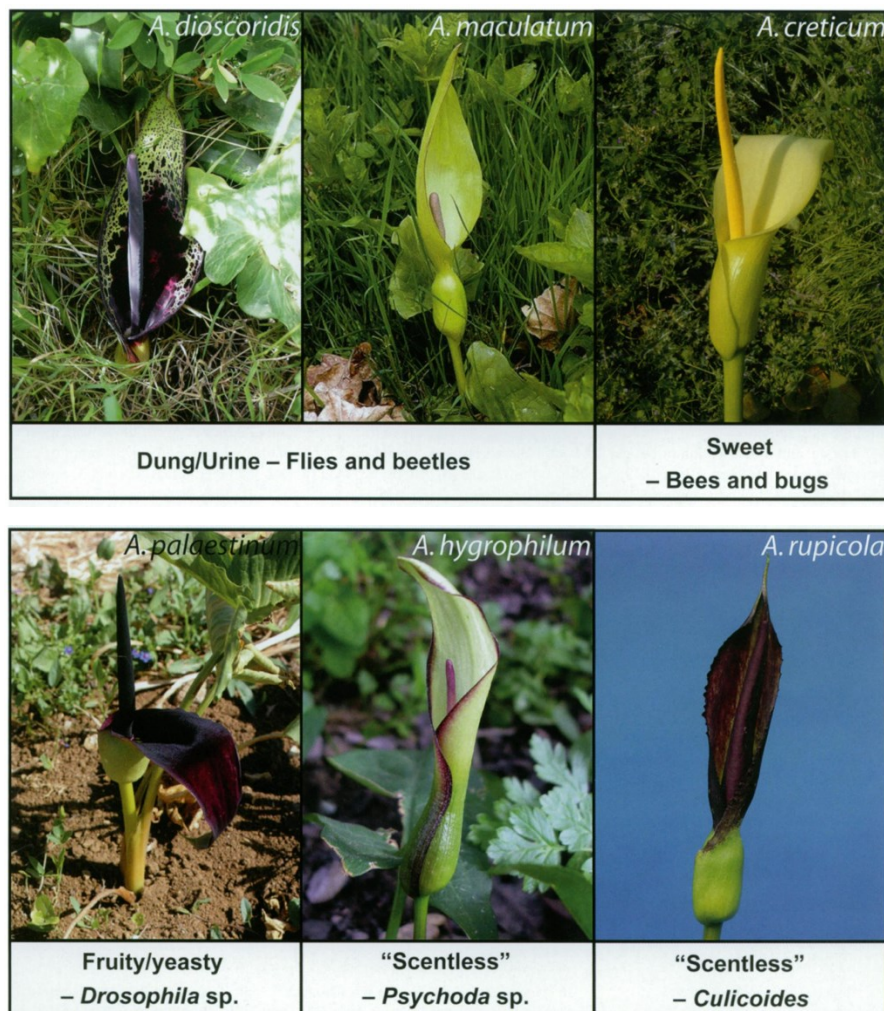
Rôzne árony produkujú rôzne druhy pachu, ktoré lákajú špecifické opel'ovače. Poznáme 6 polinačných pachov známych u áronov.

1. Hnojný zápach – typickým predstaviteľom je *Arum discordis*, a svojím zápachom láka opel'ovačov muchy a chrobáky
2. Močový zápach – produkuje ho *Arum maculatum* a láka opel'ovačov ako sú muchy rodu *Psychoda*
3. Sladký/kvetový zápach – je produkovaný *Arum creticum* a opel'ujú ho včely a ploštice
4. Kvasný zápach – zápach je podobný kvasiacemu ovociu alebo vínu, produkuje ho *Arum palestinum* a láka opel'ovačov rodu *Drosophila*
5. Bez vône I – neprodukuje zápach ktorý by cítil človek, patrí sem *Arum hygrophilum* a opel'ovačom sú *Psychoda*, u *Arum hygrophilum* dokonca ani nedochádza ku termogenéze a proces opel'ovania nie je doteraz známy
6. Bez vône II - neprodukuje zápach, ktorý by cítil človek, patrí sem *Arum rupicola* opel'ovaný *Culicoides*

(Linz a kol., 2010)

Súkvetia, ktoré zdá sa neprodujú žiaden odor, bývajú v priebehu jednej noci, kedy prebieha opel'ovanie, navštívené až 10 000 opel'ovačmi. To môže byť znakom o tom, že tu

pravdepodobne bude nejaký atraktant. Drummond a Brooman (2003) sa domnievajú, že by tu mohlo dochádzať k napodobneniu feromónov opeľovačov.



Obrázok č. 10 Na obrázku môžeme vidieť rôzne druhy áronov, rozdelených podľa typu pachu ktorý produkujú a akých opeľovačov lákajú (Hnojný/močový, sladký, kvasný a 2 druhy bez zápachu). Vzťahuje sa k predchádzajúcemu rozdeleniu v texte vyššie. (Obrázok prevzatý z Linz a kol., 2010).

Na *Arum italicum* a *Arum maculatum* bola uskutočnená štúdia, v ktorej sa skúmala autogamia. Štúdia potvrdila, že autogamia u týchto 2 druhov neprebíha a najdôležitejším opeľovacím mechanizmom je dichogamia. Zistili však zároveň aj to, že geitonogamia možná je, no treba uskutočniť ďalší výskum, aby sa zistilo či ide o priamu selektívnu výhodu alebo náhodný dôsledok spätného kríženia (Diaz a kol., 2006).

2.3.1 Termogenéza

Okrem zaujímavých polinačných pascí a produkcií rôznych druhov lákavých pachov, hraje pri opel'ovaví áronovitých dôležitú rolu termogenéza.

Termogenéza sa vyskytuje u niekoľkých čeľadí krytosemenných rastlín, pričom najvýraznejšia je práve u rastlín áronovitých. Termogenéza prebieha ako mitochondriálny proces prenosu elektrónov pomocou reťazca rezistentného na kyanid, ktorý na rozdiel od systému cytochrómoxidázy produkuje málo ATP (Meeuse a Raskin, 1988). Väčšina energie, ktorá je pôvodne uložená v škrobe sa takto uvoľňuje vo forme tepla a toto teplo funguje ako akýsi prchavý prostriedok pre už vyššie spomenuté pachy, na ktoré sú lákané opel'ovače. Celý tento proces je kontrolovaný a presný. Teplota, ktorá je pri tomto jave dosiahnutá, je vždy rovnaká. Rôzne rastliny majú rôzne vrcholné teploty (Meeuse a Raskin, 1988). *Symplocarpus foetidus* má svoje maximum pri 20°C keďže kvitne skoro na jar (Meeuse a Raskin, 1988). U tropickejších druhov ako je napríklad *Xanthosoma robustum* alebo *Philodendron selloum* teplota dosahuje 38-46°C (Nagy a kol., 1972). Ako je už vyššie spomenuté, *Arum* je špecifické krátkou dobou produkcie tepla. Po prvej teplotnej explózii môže o pár hodín nastať ďalšia, ktorá sa prejaví v kvetnej komore. Celý tento proces je však prísne fotochemicky kontrolovaný. Calorigen je rastlinný hormón vznikajúci v tyčinkových primódiách a postupuje až do appendixu a pôsobí tu v zhruba 24 hodinovom oneskorení. Tento jav, by mohol signalizovať syntézu nového enzymatického proteínu. Takto to prebieha u rodu *Arum* a *Sauromatum*. (Meeuse a Raskin, 1988). V roku 1987 sa preukázalo, že tento calorigen je totožný s kyselinou salicylovou, o ktorej vieme že vyvoláva kvitnutie u niektorých rastlín podčelade *Lemnoideae*. Zdá sa, že tento fenomén je úspešný, pretože podobný polinačný syndróm sa vyskytuje aj u *Nymphaeaceae* ale bez zahrnutia dočasných kvetových pascí (Meeuse a Raskin, 1988).

3. Polyploidia

3.1 Ploidia všeobecne

Uvažovanie o ploidií ako evolučne dôležitom znaku je pomerne nové. Skúmať ploidiu a jej úroveň nám umožnila až moderná technológia ako napr. počítanie chromozómov, prietoková cytometria a podobne (Thompson a kol., 2004; DeLaat a kol., 1987). Väčšina štúdií zameraných na polyploidiu sa zaoberá problémami ako je napríklad pôvod polyploidie, účinky polyploidie na fyziológiu, ekológiu, vlastnosti a geografické rozšírenie polyploidov (Thompson a kol., 2004). Taktiež sa zaoberá aj šľachtiteľskými systémami, pretože ak by polyploidia mala nejaké predvídateľné účinky na šľachtiteľské systémy, potom by mohla mať aj predvídateľné účinky na samotnú kvetovú adaptáciu a interakciu s opel'ovačmi (Thompson a kol., 2004). Taktiež by polyploidia mohla fungovať ako uľahčenie evolúcie pohlavného dimorfizmu ako navrhli Miller a Venable (2000), kde uvádzajú, že polyploidia narúša samosprašnosť a to vedie k inbrednej depresii. V menšej miere ľudia študujú polyploidiu v súvislosti s interakciou so zvieratami, pretože sa preukázalo, že či už herbivori alebo opel'ovači interagujú viac s polyploidnými rastlinami (Thompson a kol., 1997). Dnes už vieme, že polyploidia vznikla v rastlinných systémoch opakovane, čo môže naznačovať silný a dynamický ekologicko-evolučný trend (Soltis a kol., 2011). Po polyploidných udalostiach často dochádza k útlmu a eliminovaniu duplikovaných génov. S nástupom polyploidie sa často objavujú rýchle a rozsiahle genomické zmeny, ktorým musia polyploidi čeliť. Bolo dokázané, že gény, ktoré prejdú duplikačným procesom a sú uschované v duplikáte, prechádzajú diverzifikáciou alebo subfunkcionalizáciou (Adams a Wendel, 2005). V neposlednom rade polyploidné rastliny sú aj niektoré, z veľmi dôležitých kultúrnych plodín ako je napríklad pšenica, ovos, lucerna, káva, cukrová trstina, bavlna atď. Práve štúdiom ich polyploidity sa ponúka veľký potenciál či už pri šľachtení alebo ochrane týchto plodín pred možnými škodcami a patogénmi (Thompson a kol., 2004). Keďže polyploidia spája toľko rozličných problematík, je pravdepodobné, že bude veľmi významná v štruktúre a diverzifikácii suchozemských spoločenstiev (Thompson a kol. 2004).

Ploidia je hodnota, ktorá nám vyjadruje základný celkový počet chromozómov v bunke a označuje sa ako x . Každý organizmus má svoju charakteristickú hodnotu ploidiie a poznáme niekoľko typov ploidiie. **Haploidia** je typ ploidiie, ktorú nájdeme napríklad u pohlavných

buniek, ktoré obsahujú práve jednu sadu chromozómov a vznikajú v procese meiózy. Samčia pohl. bunka (n) + samičia pohl. bunka (n) = zygota ($2n$). **Polyploidia** ako evolučný trend sa výraznou mierou vyskytuje najmä u krytosemenných rastlín, no nájdeme ju aj v živočíšnej ríši a to napríklad u rýb, hmyzu či obojživelníkov (Gregory a Marble, 2005). Ide o znásobenie celej chromozomálnej sady u jedinca (trojnásobok a viac). Je to jedinečná forma dedičnej variácie s dôležitými evolučnými dôsledkami, vďaka svojmu vysokému potenciálu pre tvorbu genetických novín, diskontinuálnych fenotypových účinkov a potenciálu vytvárať nové reprodukčné bariéry (Adams a Wendel, 2005; Levin 2002; Coyne a Orr 2004). Takýto jedinca sa označujú ako napr. triploidi $3x$, tetraploidi $4x$, pentaploidi $5x$, hexaploidi $6x$ atď. v závislosti od ich ploidenj úrovne. Často je považovaná za mechanizmus okamžitej alebo saltačnej speciácie (Husband, 2000). Odhady sa líšia ale predpokladá sa že, 35-70% všetkých rastlín by malo mať znásobené chromozómové sady (Masterson, 1994). Dnes nám je stále málo známa tvorba skutočných (vs realizovaných) neopolyploidov a konkrétnych mechanizmov alebo spôsobov týkajúcich sa to. Či už hovoríme o mechanizmoch neredukovaných gamét, somatickom zdvojnásobení, hybridizácii alebo jednostranných a dvojstranných spôsobov. To, že môže dochádzať k tvorbe polyploidov in situ môže naznačovať ojedinelý výskyt cytotypov či už u semien alebo u dospelých jedincov v inak uniformných populáciách (Kolář a kol., 2017). štúdium polyploidie je primárnym zameraním pre veľa populačných biológov. Teoretické výskumy naznačujú, že za vznikom polyploidie stoja ekologické faktory ako malé populácie, autogamia, diferenciácia ekologických ník a genetické faktory ako diferenciácia času kvitnutia, fitness (Kolář a kol. 2017; Husband, 2000). Ďalším druhom ploidenj je **zmiešaná ploidenj**, ktorá bola zaznamenaná u viac než 16% druhov rastlín. Takéto rastliny obsahujú aspoň 2 cytotypy. Vytvárajú tak iný zaujímavý pohľad na výskum polyploidov, ich špecificitu a prispôsobivosť (Kolář a kol 2017).

Zmeny v počte chromozómov sa neodohrávajú len na úrovni celých sád. K fenoménu zvanému **aneuploidia** dochádza vtedy, keď sa v bunke nachádza abnormálny počet chromozómov, ktoré buď chýbajú alebo sú navyše. Táto situácia môže spôsobovať rôzne abnormality a celkovo znižuje fitness. Vo všeobecnosti však ide o veľmi vzácny jav (Torres a kol., 2008).

3.2 Ploidia u *Araceae*

Základné chromozómové číslo u *Araceae* je $x=14$, ktoré sa vyskytuje u väčšiny druhov (Grayum, 1990). Na základe karyologických výskumov sa dá očakávať, že ide o odvozené základné chromozómové číslo, ktoré vzniklo diploidizáciou polyploidného stavu a pôvodné chromozómové číslo by malo byť $x=7$. Treba však spomenúť fakt, že násobky čísla 6 sa neprimerane vyskytujú ako základné čísla u feneticky primitívnych áronovitých (Grayum, 1990). Značné množstvo stále však má $x=7$ a jemu odvodené. Nachádzajú sa tu aj $x=16, 17, 18, 19, 20$ (Grayum, 1990). Najnižší chromozómový počet u *Araceae* je $2n=8$ bol zaznamenaný u *Typhonium* sp.- .AR. (Sousa a kol., 2014) oproti tomu najvyššie $2n=140$ je popísané u *Aerisaema heterophyllum* (môže mať však až formu $2n=168$) (Grayum, 1990). Priemerná dĺžka genómu u áronovitých asi 3-6 μ m (Ramachandran, 1978).

Aloploidizácia resp. amfiploidia by mohla byť ďalším z dôležitých procesov u áronovitých a mohla by vysvetľovať pomerne častý výskyt $2n=26, 30$ a 34 . Na základe primordiálnych hybridizácií zahŕňajúcich základné čísla 6 a 7, 7 a 8 a 8 a 9, aby sa získali sekundárne základné čísla ako 13, 15 a 17 (Ramachadran, 1978). Taktiež aj niektoré menej obvyklé hodnoty chromozómového čísla by mohlo byť vysvetlené amfiploidiou. $2n=22$ (alotetraploid 5 a 6, ktorého poznáme len u rodov *Jasarum, Ambrosina* a *Zomicarpa*) a $2n=38$ (alotetraploid z 9 a 10 len u *Arophyton*) (Grayum, 1990).

Štúdiá od Cusimano a kol. (2012) tvrdí, že odvodené základné chromozómové čísla $x=14$ a $x=7$ sú chybné a zamietajú ich. Maximálna pravdepodobnosť optimalizácie by mala odhaliť, že základné chromozómové číslo predkov je $x=16$ (podľa Bayesovej štatistiky $x=18$). Fúzia chromozómov alebo ich strata je perdominantne odvodená udalosť zatiaľ čo polyploidia by sa mala vyskytovať v menšej miere a to hlavne na vrchole molekulárneho fylogenetického stromu. Prikláňanie sa k nízkym základným chromozómovým číslam – x , zavedený algebraickým prístupom k odvodzovaniu zmien počtu chromozómov, je medzi botanikmi veľmi obľúbený. Avšak tento prístup mohol prispieť k nerealistickému a chybnému obrazu počtu chromozómov u predkov v mnohých rastlinných vetvách. Pri dostupnosti rozsiahlych kvantitatívnych metód na rekonštrukciu počtu chromozómov u predkov na molekulárnych fylogenetických stromoch spolu so štatistikami spoľahlivosti, ktoré v dnešnej dobe máme, je výpočet základného chromozómového čísla považovaný za zastaralý a nepresný prístup

hlavne, keď sa jedná o jeho použitie vo veľkých fylogenetických vetvách. To, že bolo x určené ako $x = 7$ a 14 prisudzujú Cusimano a kol. (2012) aj vysokej frekvencii obojpohlavných dobre počítateľných druhov v *Aroideae* a tiež kvôli horším a nepresnejším údajom a vedomostiam o fylogénéze týchto rastlín. Vo výsledkoch tejto štúdie odporúčajú využiť ich kódovaciu schému na menších rodoch ako je napr. rod *Arum*, pretože sa domnievajú, že by to mohla byť úspešná forma kódovania haploidných chromozómov u predkov (Cusimano a kol., 2012).

3.3 Ploidia u rodu *Arum*

Tak ako u celej čelade aj rod *Arum* má základné chromozómové číslo $x=14$ (Bedalov a Küpfer, 2006). V štúdiu od Bedalov Küpfer (2006) tvrdia, že má každý druh práve jednu konkrétnu chromozómovú hodnotu (napr. *A. maculatum* $2n = 28$), avšak podľa rôznych publikácií ako je napr. Flora Europaea (Tutin a kol., 1980), môžu mať jednotlivé druhy diploidnú, tetraploidnú alebo aj hexaploidnú formu a tieto formy boli označené len ako vnútrodruhovú špecifitu. Tu by vraj mala nastať chyba už pri samotnom určení jedinca a z toho vyplývajúcemu zlému prideleniu chromozómového čísla (Bedalov a Küpfer, 2006) *Arum maculatum* z Talianska, *Arum immaculatum* (syn. *A. maculatum* var. *immaculatum*) z Dánska a Poľska by v skutočnosti malo patriť *Arum cylindraceum*. Alebo podobný príklad kedy diploidné *Arum italicum* z Malorky malo byť v skutočnosti označené ako *Arum pictum* alebo ako *Arum cylindraceum* (aj keď v tej oblasti nikdy nebolo zaznamenané), pretože podľa ich údajov je *A. italicum* vždy len hexaploidné. Pomýlenie si *Arum italicum* s *Arum pictum* by však ale na základe morfológických charakteristík malo byť nemožné (Bedalov a Küpfer, 2006). *Arum italicum* má bledé *spathe*, červené súplodie a veľmi výraznú kresbu na listoch a *A. pictum* má fialové až bordové *spathe*, a žltozelená súplodie a úplne iné listy aj tvarom (Boyce, 1988; Tutin a kol., 1980). Potenciálnym riešením tohoto problému by mohol byť dôsledný výskum meiózy. Tá však prebieha v kvete ešte počas toho, ako je stále zabalený v listovej stopke predchádzajúceho listu. Vystihnúť tak správny čas je preto veľmi zložité (Bedalov a Küpfer, 2006). V prospech autopolyploidie a o pôvode štyroch genómov *Arum maculatum* hovorí aj stálosť multivalentov u všetkých študovaných tetraploidných jedincov čo pozoroval aj Prime (1955).

Ani aneuploidia nie je obvyklým javom. V literatúre bolo publikovaných len zopár prípadov pre *A. italicum* (Marchi, 1971). Multivalenty ktoré boli pozorované, prekvapivo

nezasahujú do symetrie chromozomálnej segregácie v anafáze 1, ani do stability chromozomového čísla. Je teda pravdepodobné, že árony môžu byť náchylné na genetickú nerovnováhu a aneuploidné gametofyty s meiotickými nepravidelnosťami môžu byť eliminované (Bedalov a Küpfer, 2006). Výsledky počtov chromozómov boli podporené porovnaniami niekoľkých mitotických delení a boli vždy euploidné ($x=14$). Či už išlo o prirodzeného jedinca alebo F1 hybrid. Euploidné výsledky vyšli aj pri spätnom krížení (Bedalov a Küpfer, 2006).

Podľa geografického výskytu (latitúdy) polyploidných a diploidných druhov sa nám ukazuje možná korelácia geografickej polohy a úrovne ploidity. Polyploidi *A. maculatum* a *A. italicum* sú najrozšírenejšie druhy a súčasne majú najsevernejší výskyt od centra diverzity. Kdežto tie diploidné druhy majú lokalitu najväčšej diverzity južnejšie, v oblasti mediteránu (Bedalov a Küpfer, 2006). Výnimkou v tomto prípade je napr. diploidné *Arum cylindraceum* má lokality výskytu ako vo východnej Európe tak aj v Dánsku (Bedalov a Küpfer, 2006), alebo triploidné *Arum apulum*, ktoré má veľmi malú špecializovanú oblasť výskytu v južnom Taliansku (Turco a kol., 2014). Túto možnú teóriu podporuje aj Boyce (2006), ktorý potvrdzuje, že polyploidné druhy (*Arum maculatum* a *Arum italicum*) majú širší záber výskytu než diploidné druhy. A teda ak ich porovnáme s *Arum pictum* alebo *Arum orientale* majú väčšiu oblasť výskytu a tým pádom majú aj vyššiu pravdepodobnosť kolonizácie nových území (Turco a kol., 2014).

4. Hybridizácia

Hybridizácia (v zmysle medzidruhovej hybridizácie) je bežný evolučný proces, pri ktorom dochádza ku splynutiu gamét dvoch odlišných druhov, za vzniku jedinca zvaným **hybrid**. Toto môže viesť ku rapidnej evolúcii nového rastlinného taxónu (Abbott, 1992). Hybridizácia je u rastlín bežným javom. Môže mať vplyv na genetickú diverzitu a ekológiu sympatrických rodičovských populácií. Hybridný potomkovia môžu mať podobné ekologické podmienky a nároky ako rodičovské druhy, čo vedie ku konkurencii alebo génovej introgresii. Hybridný potomkovia sa alternatívne môžu líšiť od rodičovských fenotypov a to môže viesť ku kolonizácii nových ekologických ník a k špecializácii (Chartier a kol., 2016). To či po skrížení dvoch druhov povedie k speciacii je otázne. Na stanovenie pôvodu hybridu sa

používajú morfológické intermediácie. Následne sa hybrid zaradiť buď ako nový druh alebo ako sa priradí k pôvodnému druhu ako odroda (Lee a kol., 2011).

Hybridy v F1 generácii majú intermediárny vzhľad rodičovských druhov. F1 hybridy bývajú životaschopný ale prevažne sterilný, avšak v niektorých prípadoch sú schopné sa rozmnožovať generatívne (Croat, 2004). Najjednoduchšie sa hybridný jedinec rozoznáva vtedy, ak sú k dispozícii aj iné než len morfológické znaky (Např. karyológia, molekulárne markery a podobne. Pokiaľ ide o heteroploidnú hybridizáciu, môžeme usúdiť, že ide o medzidruhovú hybridizáciu a to na základe nepárnych ploidii.

U áronovitých je hybridizácia z terénu hlásená málo, vieme že k nej ale dochádza napríklad u rodu *Dieffenbachia* (Young, pers. comm. citované v Croat, 2004).

4.1 Hybridizácia *Arum*

Výnimočne zaznamenané nepárne ploidie u rodu *Arum* (např. $2n=3x=42$ alebo $2n=5x=70$) svedčia o heteroploidnej hybridizácii. Takéto jedince boli objavené na miestach, kde bolo možné predpokladať prekryv výskytu 2 druhov (Bedalov a Küpfer, 2006).

Otázne *Arum* s $2n=70$ bolo určené 3 krát. V prvom prípade by to mohol byť hybridný jedinec vytvorený spojením *Arum italicum* subsp. *neglectum* × *Arum maculatum* (Lovis, 1954; Prime a kol., 1955.) Druhou možnosťou je, že by takýto jedinec mohol byť vytvorený z *Arum italicum* × *Arum maculatum* (Beuret, 1977) alebo by to mohlo byť skrížením *Arum italicum* × *Arum apulum* (Bedalov, 1984).

Ďalším možným prípadom hybridizácie je *Arum* s tmavými škvrnami, rizomatóznymi hl'uzami a s $2n=42$, ktoré bolo zaznamenané v oblasti Krymu a Kaukazu. Toto *Arum* bolo pomenované ako *Arum maculatum* a aj ako *Arum orientale*, a podľa Bedalov a Küpfer (2006) malo byť poriadne preskúmané, pretože podľa nich ide o hybrida s doposiaľ neurčenými rodičmi, kde by jeden rodič mal byť diploidný a ten druhý tetraploidný.

Na území britských ostrovov boli niekoľkokrát zaznamenané morfológické hybridy druhov *Arum italicum* Mill. a *Arum maculatum* L (Clapham a kol., 1962; Prime a kol., 1955; Boyce, 1993). Bežne tu v záhradníctvach nájdeme kultivary, ktoré by mali byť hybridy práve týchto dvoch druhov (Rice, 2006). Predpokladá sa, že hybridy by mali zahŕňať naturalizované druhy *Arum italicum* subsp. *neglectum* a *Arum italicum* subsp. *italicum* (Townes), žijúce v záhradách vo Wisley bok po boku s pôvodným *Arum maculatum* (Edwards, 2014). Na tomto mieste je možné vidieť akési morfológické medziprodukty týchto druhov, ktoré majú rôzne morfotypy. Jedna z morfológických línií, ktorá bola na tomto mieste pozorovaná, by mohla mať určitú podobu s *Arum italicum* subsp. *neglectum* pretože, sa odlišuje niektorými znakmi od *Arum italicum* subsp. *italicum* a to konkrétne širšími a oblejšími listami s občasnými tmavšími škvrkami, občasným prekryvom lalokov bazálnych listov a menej výraznými svetlými miestami. Tento druh sa vo Wisley ale nepestuje a má striktný výskyt v južnom a juho-východnom Anglicku, Normandských ostrovoch, Glamorgan a v južnom Walese (Proteous, 2005).



Predpokladaný hybrid č.1 Predpokladaný hybrid č. 2 Predpokladaný hybrid č.3 Predpokladaný hybrid č.4

Obrázok č. 11 Na obrázku zobrazené predpokladané možné hybridy *Arum maculatum* a *Arum italicum* vyskytujúcich sa vo Wisley. Dobre tu je viditeľný tvar a sfarbenie listov. (Obrázok prevzatý z Edwards, 2014. Odfotografované Barry Phillips © 2013)

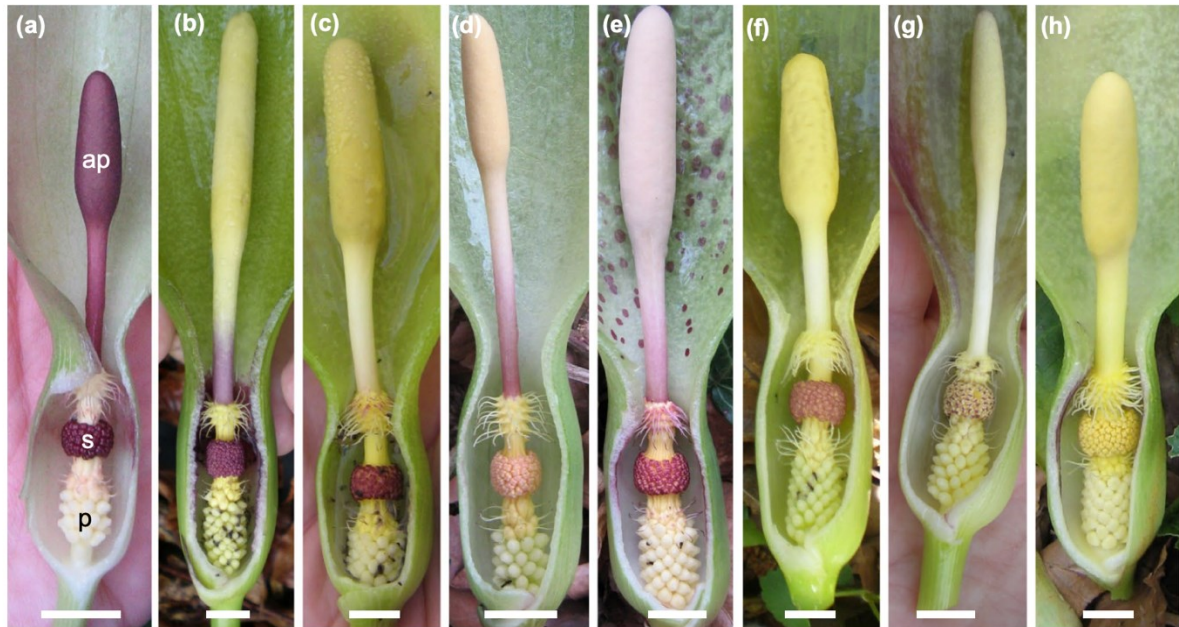
<i>Arum italicum</i> subsp. <i>italicum</i>	<i>Arum maculatum</i>	Predpokladaný hybrid č. 1	Predpokladaný hybrid č.2	Predpokladaný hybrid č. 3	Predpokladaný hybrid č.4
Úzky list	Široký list	Široký list	Úzky list	Intermediárny list	Široký list
Listy s belavými znakmi (na žilkách a iných častiach listovej)	Listy bez belavých znakov	Listy s belavými znakmi	Listy s belavými znakmi	Listy s belavými znakmi	Listy s belavými znakmi
Listy bez tmavých škvŕn	Listy s tmavými škvŕnami	Listy s tmavými škvŕnami	Listy s tmavými škvŕnami	Listy s tmavými škvŕnami	Listy s tmavými škvŕnami
Bazálne listové laloky sa líšia	Bazálne listové laloky sa nelíšia	Bazálne listové laloky sa nelíšia	Bazálne listové laloky sa líšia	Bazálne listové laloky polodivergentné	Bazálne listové laloky polodivergentné

Tabuľka č. 1 Tabuľka variácie sfarbenia listov u predpokladaných hybridov zaznamenaných v záhradách vo Wisley (predchádzajúci obrázok). Porovnané s pozorovaniami od Sell a Murrell (1996), Stace (2010) a pozorovaniami od Edwardsa (2014). (Prevzaté od Edwards, 2014 a preložené)

To, že u *A. italicum* subsp. *italicum* sa nevyskytujú žiadne čierne škvŕny tvrdia Sell a Murrell (1996) a Stace (2010). Boyce (1993) ale tvrdil, že sa môže vyskytovať jedinec s tmavými škvŕnami aj v tomto poddruhu. V roku 2006 Boyce uskutočnil výskum o *Arum italicum* v západnom Francúzsku a južnom Španielsku. Výsledkom tohoto výskumu bolo zahrnutie *Arum italicum* subsp. *neglectum* do širšie poňatého taxónu *Arum italicum* subsp. *italicum* na základe morfológických znakov ako je tvar listu spolu s tmavými škvŕnami a rozdielnym zafarbením listov. Výsledky tohoto výskumu boli aplikované do praxe a boli použité pri skúmaní záhradných rastlín v roku 2010 (Rice, 2010). Širokolisté kutlivary s tmavými škvŕnami, ktoré boli považované za hybridy medzi *Arum maculatum* a *Arum italicum* spadali do variability *Arum italicum* subsp. *italicum*. Molekulárne dôkazy (ISSR analýza) nepodporujú kombináciu týchto dvoch druhov (Porteous, 2005). Aj keď ku kríženiu týchto dvoch druhov by nemalo dochádzať aj kvôli rozdielu, kedy tieto 2 druhy kvitnú, existencia hybridov je podporená chromozómovým počtom. Napr. Sell a Murrell (1996) a Stace (2010) uvádzajú pre *Arum maculatum* $2n=56$, pre *Arum italicum* $2n=84$ a $2n=70$ pre hybridy. Avšak Stace (2010) uvádza $2n=84$ aj pre *Arum maculatum* a ak sa takéto jedince u tohoto druhu objavia, hybridy z nich nemôžu byť určené len na základe chromozómového počtu a na to bude potrebný podrobnejší molekulárny výskum.

The Royal Horticultural Society plánuje sa do budúcnosti zaoberať molekulárnym výskumom v problematike hybridov *Arum maculatum* a *Arum italicum* a to či už vo voľnej

prírode alebo v kultiváciách. Účelom tohoto projektu, by malo byť testovanie širokej škály morfológických variácií s cieľom lepšej charakteristiky hybridov, osvetľovania morfológických limitov u *Arum maculatum* a poskytnutím stabilnej nomenklatúry pre záhradníctvo (Edwards, 2014).



Obrázok č. 12 Na tomto obrázku môžeme vidieť možné hybridy (b-g) rodov *Arum maculatum* (a) a *Arum italicum* (h). Bolo potrebné odstrániť časti *spathe* aby mohlo dôjsť k určeniu druhu/hybridu. Tieto fotografie boli zaznamenané v Bagnères-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées, Francúzsko. Zaujímavé je sfarbenie fialové samčích pohlavných orgánov, ktoré sa z *Arum maculatum* pravdepodobne prenieslo do každého možného hybridného potomka. (Obrázok prevzatý z Chartier a kol., 2016)

4.2 Umelo vytvorené hybridy

Umelé kríženie bolo uskutočnené v roku 1973 Bedalovou a v roku 1990 aj v záhradách v Kew, o ktorých Boyce uviedol, že hybridy sú ešte stále v kultivácii (Bedalov a Küpfer, 2005). Na základe fenologických znakov bolo v rokoch 1998 a 1999 prevedené Bedalovou ďalšie kríženie, z ktorého sa zistilo, že všetci hybridy produkovali semená. Semená produkovali aj hybridy, ktorý nepatria do príbuzenskej skupiny a majú aj inú chromozomálnu valenciu (napr. *Arum italicum* $2n=84 \times$ *Arum cylindraceum* $2n=28$) (Bedalov a Küpfer, 2005). U spontánných hybridov bolo zistené, že niektorí jedinci sú sterilní a iní sú

fertilný. Sterilita môže byť zapríčinená buď samčými orgánmi alebo samičými orgánmi. Karyologické výskumy prevedené na semenáčoch, ktoré boli vytvorené spätným krížením ukazujú, že gaméty produkované jedincami s hodnotou $2n=70$ sú za predpokladu $x=14$ ako základného počtu aneuploidné (Bedalov a Küpfer, 2005). Zaujímavosťou je, že hybridy (*A. apulum* × *A. italicum*, $2n=70$) × *A. apulum* ($2n=56$) na $2n=63$ pri spätnom krížení vyprodukovali plody. Na ich potomstve však ale ešte nebol vykonaný karyologický výskum. Tu treba spomenúť, že doteraz neexistuje dôkaz o korelácii medzi hybridizáciou a polyploidiou (Bedalov a Küpfer, 2005). Bedalov a Küpfer urobili aj inú vlastnú štúdiu a vlastné experimenty. Jeden z experimentov bolo aj testovanie rozdielneho chromozomálneho párovania u oboch rodičov a teda, či je rozdiel pri párovaní tetraploidného samca a hexaploidnej samice a pri párovaní hexaploidného samca a tetraploidnej samice. Zistilo sa, že pri tomto krížení sa nevyskytujú žiadne zásadné rozdiely. Jediným zlyhaným pokusom bolo kríženie tetraploidnej samice *Arum apulum* a hexaploidného samca *Arum maculatum*, kde je chromozomálna valencia potomka totožná s tou materskou. Predpokladajú, že k tomuto došlo buď kvôli hypotetickému prípadu apomixie alebo samoopeleniu v dôsledku príliš neskorej emaskulácie (Bedalov a Küpfer, 2005).

4.3 Opeľovanie u hybridov

V tejto podkapitole zhrniem poznatky o opeľovaní u hybridov *Arum maculatum* × *Arum italicum* zo štúdie od Chartier a kol. (2016).

Arum maculatum a *Arum italicum* sú druhy veľmi podobné, žijúce v temperátnych lesoch (Boyce, 1993) majú podobnú ekológiu a ich výskyt sa prekrýva (Linz a kol., 2010) Čo sa opeľovania týka, zistilo sa, že hybridy si produkujú o trochu iný odór ako ich rodičia (Chartier, a kol., 2013). Vytvárajú si nové zlúčeniny na základe epigenetických zmien, čo by mohlo viesť ku zmenám v biosyntetických dráhach (Chartier a kol., 2015). Hybridy súperia so svojimi rodičmi o opeľovačov, keďže je im ich pach veľmi podobný ale zároveň lákajú aj nových opeľovačov (Campbell a Aldridge, 2006). Hybridy sú schopné vytvárať aj úplne nové zlúčeniny a môžu lákať aj úplne nový druh opeľovača (Chartier a kol., 2016). Pre hybridy však nie je výhodné kompetovať s rodičom o opeľovača, keď sa v populácii nachádzajú v minoritnom počte a preto reabsorpcia do rodičovského genómu spätným krížením je častým

javom (Chase a kol., 2010). Štúdia zistila, že odór hybridov sa celkovo podobal viac *Arum italicum*, obsahoval ale aj niektoré zlúčeniny vyskytujúce sa u týchto dvoch druhov výlučne len u *Arum maculatum* a vytvorili 8 úplne nových zlúčenín, nevyskytujúcich sa ani v jednom z rodičovských jedincov. Farba kvetov bola väčšinou primeraná ale staminódiá boli fialové. Zistilo sa, že opelovači boli viac lákaný rastlinami podobnejšími ku *Arum italicum* (Chartier a kol., 2016). Pri hybridných áronoch sa vyskytuje Wallacov efekt (Grant, 1966). To znamená, že produkcia sterilných alebo málo plodiacich jedincov znamená pre rodičov stratu gamét. Predpokladá sa že to bude mať efekt a spôsobí to selekciu prezygotických reprodukčných bariér. Štúdia teda potvrdzuje, že distribúcia rodičovských znakov v prírodných rastlinných hybridoch sa môže značne líšiť. Niektoré znaky sú stredné, iné prechodné alebo viac podobné jednému z rodičov. Tieto znaky budú mať dopad na ekológiu hybridu a sterilita pravdepodobne ovplyvní sympatrickú rodičovskú populáciu (Chartier a kol., 2016).

Doteraz zhromaždené dôkazy o triploidoch naznačujú, že hybridy zohrávajú dôležitú úlohu v polyploidnej špecializácii, ktorá sa môže zásadne líšiť od úlohy pri homoploidoch. V homoploidných systémoch sa hybridy všeobecne považujú za homogenizačnú silu, ktorá zabraňuje divergencii sympatrických populácií. Prítomnosť diploidno-polyploidných hybridov naopak umožňuje polyploidom prekonať ich menšinové nevýhody a nakoniec sa usadiť v prítomnosti svojich diploidných predkov (Husband, 2004.).

4.4 Klonálny rast

Ak u klonálnej rastliny prevyšujú výhody nad nákladmi, potom sa jej fitness zvýši a klonalita sa stáva pre rastlinu výhodná. Rozdiel v rovnováhe medzi prínosmi klonálneho rastu a nákladmi môže teda vysvetľovať niektoré odchýlky v distribúcii klonálnych rastlín medzi rôznymi environmentálnymi gradientami (Lopp a Sammul, 2016). Vegetatívne (klonálne) sa árony rozmnožujú pomocou hlúz alebo podzemkov. Počas vegetatívnej sezóny sa vytvoria hlúzy, z ktorých sa následne v ďalšej sezóne stanú klonálne dcérske rastliny. Do doby, než si rameta začne vytvárať vlastné listy a hrizomy, je jej rast podporovaný materskou rastlinou, s ktorou je spojená (Rogan a Smith, 1974). Takto klon od materskej rastliny prijíma až 50% všetkých fotoasimilátov (Callaghan, 1984). Taktiež bolo zistené, že ak žijú prepojené ramety v určitých extrémnych podmienkach, môžu sa špecializovať a navrájom si distribuovať dôležité látky medzi sebou (Kemball a Marshall, 1995). Najväčšia nevýhoda klonálneho rastu

z dlhodobého hľadiska je zníženie genetickej variability. (Callaghan, 1984) Klonálne alebo blízko inbredné divoké severné populácie *Arum italicum subsp. neglectum* by sa podľa Boyce (2006) mali nachádzať v Arundeli v západnom Sussexe a v ich typickom prostredí na Sicílii.

Méndez (1999) vykonal obzervačnú štúdiu, ktorá sa zameriavala na vplyv sexuálnej reprodukcie na vevegetatívne rozmnožovanie v troch populáciách *Arum italicum*. Za využitia viacnásobnej regresie zistil negatívny vplyv generatívneho rozmnožovania na hľuzovú biomasu u dvoch z týchto populácií. Experimentálna časť tejto štúdie spočívala vo vytvorení a pozorovaní kontrolnej vzorky v populácii a vzorky z odobratým súkvetím. Zistilo sa že produkcia hľúz bola u kontrolnej vzorky signifikantne nižšia. Toto naznačuje existenciu somatických nákladov na reprodukciu. V štúdií nebol preukázaný žiadny negatívny vplyv sexuálnej reprodukcie na vegetatívne rozmnožovanie (Méndez, 1999).

5. Možné využitie a sekundárne metabolity.

Árony boli už v minulosti využívané k liečeniu. Je známe že stonky rastlín sú jedovaté a hľuzy slúžili k liečeniu rôznorodých ochorení. V týchto rastlinách sa vyskytujú veľké množstvá kryštálov šťavelanu vápenatého, ktorý je produkovaný ako odpadná látka.

Rezistencia mikroorganizmov a patogénov hlavne na syntetické protilátky stále vzrastá a sekundárne metabolity u rastlín v sebe skrývajú veľký potenciál, na liečenie rôznorodých infekčných ochorení (Çolak a kol., 2009). Jedným zo skúmaných druhov v rámci áronovitých je aj *Arum maculatum*, o ktorého možných účinkov pojednáva aj štúdia od autorov Çolak, Savaroğlu a İlhan (2009). Z ich štúdie vyplynulo, že extrakty z listov *Arum maculatum* vykazovali antibakteriálny účinok na niektoré gram-pozitívne baktérie, gram-negatívne baktérie, niektoré z testovaných kvasiniek a niektoré z húb. Najvýznamnejším zistením bolo, že baktérie izolujúce *Bacillus cereus* boli inhibované všetkými rastlinnými extraktmi. *Aspergillus niger* bola jediná huba, ktorú inhibovali všetky rastlinné extrakty (Çolak a kol., 2009).

O *Arum maculatum* vieme, že obsahuje alkaloid, saponín, kyanogénne glykozidy, 2-heptanón, indol, perezol, (E)-karyofylén, niekoľko monoterpénov (Kite, 1995), lektín

(Majumder a kol., 2005; Pralay a kol., 2005) a dva neidentifikované seskviterpény (Diaz a Kite, 2002; Kite 1995) (Çolak a kol., 2009). Prvý krát bola opísaná antimikrobiálna aktivita koreňa *Arum maculatum* v štúdiu od Uzun a kol. (2004). Extrakty z koreňa *Arum maculatum* vykazovali inhibičné účinky voči *Staphylococcus aureus*, *Staphylococcus epidermidis*, *Shigella flexner*.

Keďže bolo dokázané, že *Arum maculatum* má protiinfekčné vlastnosti, a ľudské telo je schopné či už samotnú rastlinu alebo zlúčeniny z nej prijímať, je možné ho využiť napríklad v potravinárstve a predĺžiť tak trvanlivosť potravín. Toto potravinárske využitie sa už dnes praktizuje a je pridávané do potravín nie len ako účinná látka ale aj ako ochucovadlo (Çolak a kol., 2009).

Ďalším skúmaným druhom je aj *Arum palestinum*, ktoré je v mediteránnej oblasti a najmä v Palestíne používané ako prírodná ľudová medicína používaná hlavne u onkologických pacientov a pridáva sa do jedál. Konzumujú sa napríklad jeho listy, ktoré sú považované za protirakovinovú potravinu. Prvá komplexná štúdia od Abu-Riedah a kol. (2015) preukázala, že v *Arum palestinum* sa nachádza 180 fytochemikálií (53 flavonoidov, 33 fenolických kyselín, 10 terpenoidov, 7 iridoidov, 6 aminokyselín) a 11 neznámych zlúčenín. Poskytli tak prvú komplexnú charakteristiku fytochemického zloženia listov tohoto druhu a bolo dokázané že je dobrým zdrojom fytochemikálií a antioxidantov. Získané výsledky tejto štúdie podporujú opodstatnenie využívania tejto rastliny v ľudovom liečiteľstve, pretože niektoré z obsiahnutých látok majú preukázaný protirakovinový účinok a odporúčajú ďalší medicínsky výskum, kde by mohlo prísť k objavu nových bioaktívnych a zdraviu prospešných látok (Abu-Riedah a kol., 2015).

6. Záver

V závere by som zhodnotila moje nadobudnuté poznatky o rode *Arum*, medzery v problematike a navrhla potencionálne možné riešenie týchto medzier.

Ako prvé by som rada poznamenala, že bolo prekvapivé ako pomerne málo informácií a štúdií o tejto čeľadi rastlín je publikovaných. Áronovité sú rastliny veľmi fascinujúce

s veľkým potenciálom, ktoré v prírode upútajú každého svojim nezvyčajným vzhľadom a určite stoja za rozsiahlejší výskum. Ako ostatné štúdie aj ja som počas hľadania informácií k tejto práci zistila, že väčšina problémov pramení už od zlej determinácie druhov a následného nepresného zaradenia do fylogenetického systému. Myslím si teda, že momentálne najdôležitejším krokom v budúcnosti výskumu tejto rastlinnej skupiny je určite podrobný celoplošný screening, ktorý by mal zahŕňať taxonomický výskum ako na úrovni druhov, tak aj na úrovni celej čeľadi *Araceae*, podrobný mapovací terénny výskum aby sa zistili presné lokality kde sa tieto druhy vyskytujú, kde sú ich skutočné hranice výskytu a kde sa tieto hranice prekrývajú, a tak isto aj molekulárny výskum (napríklad prietokovou cytometriou), ktorý je veľmi dôležitou súčasťou, keďže u niekoľkých druhov ako je napríklad *Arum gratum*, *Arum balansanum*, *Arum hainesii* a *Arum jacquemonti*, dodnes neboli stanovené chromozómové počty (Bedalov a Küpfer, 2006, server CCDB). Vo viacerých výskumoch poukazovali autori na možnú závislosť polyploidie a geografického výskytu. Konkrétne by polyploidia mala vzrastať smerom na Sever (Bedalov a Küpfer, 2006). Nikto však túto teóriu nepotvrdil a nebol uskutočnený ani žiaden výskum a môžeme sa to na teraz len domnievať. Osobne sa domnievam že táto teória by mohla byť pravdivá ale mechanizmus za tým bude komplexnejší ako len stupeň ploidie. Keďže árony majú centrum diverzity v okolí stredomoria, kde sa nachádzajú primitívnejšie diploidné druhy ako *Arum pictum* a *Arum orientale* a polyploidné druhy ako *Arum maculatum* a *Arum italicum* majú centrum diverzity severnejšie už len tieto druhy nám ukazujú možnú koreláciu. Tak ako vo všetkých teóriách aj pri tejto sa objavili výnimky. Napríklad diploidné *Arum cylindraceum* má zaznamenaný výskyt až v Dánsku. Rozhodne vplyv na tento fenomén bude mať aj výskyt opel'ovačov, keďže árony sú vysoko špecifické, čo sa opel'ovačov týka. Zvýšenie ploidie má určite účinok aj na morfológickú charakteristiku, ktorá ovplyvňuje mnohé. Keďže by ploidia mohla byť formou urýchlenej speciácie, vysvetľovať by mohla práve aj lákanie opel'ovačov a celý mechanizmus opelenia, ktorý je kľúčový v generatívnom rozmnožovaní. Zaujímavosťou čo sa opel'ovania týka je určite aj produkcia pachov u hybridných jedincov. Zdokumentovaných hybridov v prírodných populáciách je málo avšak domnievam sa, ako aj iní autori, že ich výskyt bude častejší po dôslednejších terénnych výskumoch minimálne v oblastiach prekryvu viacerých druhov. Produkcia úplne nových zlúčenín appendixom, ktoré pôsobia ako atraktant pre opel'ovače bude kľúčová v rozmnožovaní hybridov a ich následnom rozšírení sa do nových lokalít. Sekundárne metabolity ktoré boli nájdené napríklad v *Arum maculatum* a *Arum palaestinum* a ktorých antibakteriálny účinok ktorý bol objavený v jednej zo štúdií by mohli byť atraktívnym v oblasti farmácie a medicíny.

Použitá literatura:

Abbott R. J.. 1992. Plant invasions, interspecific hybridization and the evolution of new plant taxa. *Trends in Ecology & Evolution* 7 (12): 401-405.

doi:10.1016/0169-5347(92)90020-C

Abu-Reidah I. M., Ali-Shtayeh M. S., Jamous R. M., Arráez-Román D., and Segura-Carretero A.. 2015. Comprehensive metabolite profiling of *Arum palaestinum* (Araceae) leaves by using liquid chromatography–tandem mass spectrometry. *Food Research International* 70: 74-86.

doi:10.1016/j.foodres.2015.01.023

Adams K.L. and Wendel J. F.. 2005. Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 8 (2): 135-141.

doi:10.1016/j.pbi.2005.01.001

Albre J., Quilinchini A., and Gibernau M.. 2003. Pollination ecology of *Arum italicum* (Araceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 141 (2): 205-214.

doi:10.1046/j.1095-8339.2003.00139.x

Bedalov M. 1984. A new pentaploid of the genus *Arum* (Araceae). *Botanica Helvetica* 94: 385-390.

Bedalov M. and Küpfer P.. 2006. Studies on the genus *Arum* (Araceae). *Aroideana* 29: 108–131.

Bedalov M. and Küpfer P.. 2005. Studies on the genus *Arum* (Araceae). *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles* 128: 43–70.

Beuret E. 1977. Contribution à l'étude de la distribution géographique et de la physiologie des taxons affines di- et polyploïdes. *Bibliotheca Botanica* 133 : 1-80.

Boyce P. C.. 1988. 102. *ARUM PICTUM: Araceae*. *The Kew Magazine* 5, no. 2 : 72-76.

Boyce P. C.. 1993 *The genus Arum. A Kew Magazine monograph*. HMSO Publications Centre.

- Boyce P. C.. 1994. The genera *Dracunculus* and *Helicodiceros* (*Araceae*: *Aroideae*). *Thaiszia*, 4, 175-182.
- Boyce P. C.. 2006. *Arum* – a Decade of Change.. *Aroideana*. 29. 132-137.
- Boyce P. C.. 2006. New observations on *Arum italicum*. *The Plantsman*. 5 (1): 36–39.
- Braverman Y. and Koach Y.. 1982. Culicoides species found in the inflorescences of *Arum elongatum* in Israel. *Mosquito News* 42: 516–517.
- Bröderbauer D., Diaz A. and Weber A., 2012 Reconstructing the origin and elaboration of insect-trapping inflorescences in the *Araceae*. *American Journal of Botany*. 99(10), 1666-1679. ISSN 00029122.
doi:10.3732/ajb.1200274
- Callaghan T. V.. 1984. Growth and Translocation in a Clonal Southern Hemisphere Sedge, *Uncinia Meridensis*. *The Journal of Ecology* 72 (2).
doi:10.2307/2260064.
- Campbell D.R. and Aldridge G.. 2006. Floral biology of hybrid zones. In: *Harder L, Barrett SCH (eds) Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, Oxford, pp 326–345.
- Clapham A. R., Tutin, T. G., and Warburg E. F.. 1962. *Flora of the British Isles*. (2nd ed.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Çolak F., Savaroğlu F., and İlhan S., 2009. Antibacterial and Antifungal Activities of *Arum maculatum* L. Leaves Extracts. *Journal of Applied Biological Sciences* 3, (2009): 13-16.
- Coyne J. A. and Orr H. A.. 2004. *Speciation*. Sinauer
- Croat, T. B.. 2004. Revision of *Dieffenbachia* (*Araceae*) of Mexico, Central America, and the West Indies. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 91: 668–772.

Croat T. B. and Ortiz O. O.. 2020. Distribution of *Araceae* and the Diversity of Life Forms. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 89 (3).
doi:10.5586/asbp.8939

Cusimano N., Sousa A. and Renner S. S.. 2012. Maximum likelihood inference implies a high, not a low, ancestral haploid chromosome number in *Araceae*, with a critique of the bias introduced by 'x'. *Annals of Botany* 109 (4): 681-692.
doi:10.1093/aob/mcr302

DeLaat A. M. M., Gohde W., and Vogelzakg M. J. D. C., 1987. Determination of Ploidy of Single Plants and Plant Populations by Flow Cytometry. *Plant Breeding* 99 (4): 303-307.
doi: 10.1111/j.1439-0523.1987.tb01186.x

Diaz A., and Kite G. C.. 2002. A comparison of the pollination ecology of *Arum maculatum* and *A. italicum* in England. *Watsonia* 24: 171–181.

Diaz A., Amon M. A., and Gibernau M.. 2006. The effectiveness of some mechanisms of reproductive isolation in *Arum maculatum* and *A. italicum* (*Araceae*). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 150 (3), 323-328,
doi:10.1111/j.1095-8339.2006.00469.x

Drummond D. C. and Boorman J.. 2003. Further records of some *Arum* species and their insect visitors. *The Entomologist's Monthly Magazine* 139: 163–166.

Drummond D.C. and Hammond P.M.. 1993. Insects visiting *Arum creticum* Boiss. & Heldr., *A. concinatum* Schott and *A. purpureospathum* Boyce. *The Entomologist's Monthly Magazine*.

Edwards D.. 2014. A brief discussion of putative hybrids between *Arum italicum* Mill. and *A. maculatum* L. and a request for plant material. *Notes from Wisley* (v.c.17). RHS Garden Wisley. Woking, Surrey; BSBI News. No. 126

Espíndola A., Buerki S., Bedalov M., Küpfer P. and Alvarez N.. 2010. New insights into the phylogenetics and biogeography of *Arum* (*Araceae*): unravelling its evolutionary history. *Botanical Journal of the Linnean Society* 163 (1): 14-32.

doi:10.1111/j.1095-8339.2010.01049.x

Gibernau M., Marquart D. and Przetak G. 2004 Pollination in the Genus *Arum* - a review. *Aroideana* 27: 148-166.

Grant V.. 1966. The selective origin of incompatibility barriers in the plant genus *Gilia*. *The American Naturalist* 100 (911), 99–118.

Grayum M. H.. 1990. Evolution and Phylogeny of the *Araceae*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 77(4), 628.

doi:10.2307/2399668

Gregory, T. R, and Mable B. K.. 2005. Polyploidy in Animals. *The Evolution of the Genome*, 427-517. Academic Press.

doi.org/10.1016/B978-012301463-4/50010-3

Henriquez C. L., Abdullah, Ahmed I., Carlsen M.M., Zuluaga A., Croat T.B and McKain M. R.. 2020. Evolutionary dynamics of chloroplast genomes in subfamily *Aroideae* (*Araceae*). *Genomics* . 112 (3), 2349-2360. ISSN 08887543.

doi:10.1016/j.ygeno.2020.01.006

Husband B. C.. 2000. Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences.*, 267(1440), 217-223. ISSN 0962-8452.

doi:10.1098/rspb.2000.0990

Husband B. C.. 2004. The Role of Triploid Hybrids in the Evolutionary Dynamics of Mixed-ploidy Populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 82 (4): 537–46.

doi:10.1111/j.1095-8312.2004.00339.x

Chartier M., Liagre S., Weiss-Schneeweiss H., Kolano B., Bessière J-M., Schönenberger J., and Gibernau M.. 2016. Floral traits and pollination ecology of European *Arum* hybrids. *Oecologia* 180 (2): 439-451.

doi:10.1007/s00442-015-3498-9

Chartier M., Pélozuelo L., Buatois B., Bessière J-M. and Gibernau M.. 2013. Geographical variations of odour and pollinators, and test for local adaptation by reciprocal transplant of two European *Arum* species. *Functional Ecology*: 27 (6):1367–1381.

Chase M.W., Paun O. and Fay M. F.. 2010. Hybridization and speciation in angiosperms: a role for pollinator shifts? *BMC Biology* 8 (1).

doi:10.1186/1741-7007-8-45

Kemball W. D., and Marshall C.. 1995. Clonal integration between parent and branch stolons in white clover: a developmental study. *New Phytologist* 129 (3): 513-521.

doi:10.1111/j.1469-8137.1995.tb04322.x

Király G., Virók V., and Molnár V. A.. 2011. Új Magyar fűvészkönyv. Magyarország hajtásos Növényei. Ábrák. Aggteleki Nemzeti Park Igazgatóság. Jósvafő.

Kite G. C.. 1995. The floral odour of *Arum maculatum*. *Biochemical Systematics and Ecology* 23 (4): 343-354.

doi:10.1016/0305-1978(95)00026-Q

Knoll G. F.. 1926. Die *Arum* - Blütenstände und ihre Besucher (Insekten und Blumen IV). *Abhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* 12: 381-481.

Kolář, F., Čertner M., Suda J., Schönswetter P. and Husband B. C.. 2017. Mixed-Ploidy Species: Progress and Opportunities in Polyploid Research. *Trends in Plant Science.*, 22 (12), 1041-1055. ISSN 13601385.

doi:10.1016/j.tplants.2017.09.011

Kullenberg B. 1953. Observationer över *Arum*-pollinerare i Libanons kustområde. *Svensk Botanisk Tidskrift* 47: 24–29

Lack A. J. and Diaz A.. 1991. The pollination of *Arum maculatum* L.-a historical review and new observations.

Lee A. K., Joung Y. H., Wu X. W., Jung H. K., Burk C. J., Sanders L. L., Roh M. S., and Suh J. K.. 2011. Confirmation of hybrid origin in *Arisaema* (*Araceae*) using molecular markers. *Scientia Horticulturae* 129 (4): 812-817.

doi:10.1016/j.scienta.2011.03.037

Levin D.A.. 2002. The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution. Oxford University Press.

Linz J., Stökl J., Urru I., Krügel T., Stensmyr M. C., and Hansson B.S.. 2010. Molecular phylogeny of the genus *Arum* (*Araceae*) inferred from multi-locus sequence data and AFLPs. *TAXON* 59 (2): 405-415.

doi:10.1002/tax.592006

Lobin W., Neumann M., Bogner J., and Boyce P. C.. 2007. A new *Arum* species (*Araceae*, *Araceae*) from NE Turkey and Georgia. *Willdenowia* 37 (2).

doi:10.3372/wi.37.37206

Lopp J., and Sammul M.. 2016. Benefits of clonal propagation: impact of imported assimilates from connected ramets. *Plant Ecology* 217 (3): 315-329.

doi:10.1007/s11258-016-0573-1

Lovis J. D.. 1954. A wild *Arum* hybrid. Proceedings of the Botanical Society of the British Isles. 1 : 97.

Majumder P., Mondal H. A., and Das S.. 2005. Insecticidal Activity of *Arum maculatum* Tuber Lectin and Its Binding to the Glycosylated Insect Gut Receptors. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 53 (17): 6725-6729.

doi:10.1021/jf051155z

Mansion G., Rosenbaum G., Schoenenberger N., Bacchetta G., Rosselló J. A., Conti E., and Fishbein M.. 2008. Phylogenetic Analysis Informed by Geological History Supports Multiple, Sequential Invasions of the Mediterranean Basin by the Angiosperm Family *Araceae*. *Systematic Biology* 57 (2): 269-285.

doi:10.1080/10635150802044029

Marchi P.. 1971. In Numeri cromosomici per la flora Italiana. *Informatore Botanico Italiano* 3: 124-157.

Masterson J.. 1994. Stomatal Size in Fossil Plants: Evidence for Polyploidy in Majority of Angiosperms. *Science*. 264(5157), 421-424. ISSN 0036-8075.
doi:10.1126/science.264.5157.421

Mayo S. J., Bogner J., and Boyce P. C.. 1997. The genera of *araceae*. Royal Botanic Gardens, Kew.

Meeuse B. J. D., a Raskin I., 1988. Sexual reproduction in the *arum* lily family, with emphasis on thermogenicity. *Sexual Plant Reproduction*. 1 (1), 13. ISSN 0934-0882.
doi:10.1007/BF00227016

Méndez M.. 1999. Effects of Sexual Reproduction on Growth and Vegetative Propagation in the Perennial Geophyte *Arum italicum* (*Araceae*). *Plant Biology* 1 (1): 115-120.
doi:10.1111/j.1438-8677.1999.tb00717.x

Miller J. S. and Venable D. L.. 2000. Polyploidy and the Evolution of Gender Dimorphism in Plants. *Science*. 289 (5488): 2335-2338.
doi:10.1126/science.289.5488.2335

Nauheimer L., Metzler D., and Renner S. S.. 2012. Global history of the ancient monocot family *Araceae* inferred with models accounting for past continental positions and previous ranges based on fossils. *New Phytologist* 195 (4): 938-950.
doi:10.1111/j.1469-8137.2012.04220.x

Ollerton J., and Diaz A. 1999. Evidence for stabilising selection acting on flowering time in *Arum maculatum* (*Araceae*): the influence of phylogeny on adaptation. *Oecologia* 119 (3): 340-348.
doi:10.1007/s004420050794

Porteous R.. 2005. Evolution in the genus *Arum*: a comparative analysis of morphological and genetic variation. PhD Thesis. Bournemouth University.

Prime C. T.. 1955. Problems of speciation in the British species of *Arum*. Pp. 136-139 In: J. E. Lousley, ed. Species studies in the British flora. London.

Ramachandran K.. 1978. Cytological studies on south Indian *araceae*. *CYTOLOGIA* 43 (2): 289-303.

doi:10.1508/cytologia.43.289

Rice G.. 2010. *Arum italicum* and its cultivars: recent selection in the UK and US is expanding the range of cultivars. *The Plantsman*. 9 (4): 212–217.

Rice G.. 2006. Royal Horticultural Society encyclopaedia of perennials. Dorling Kindersley, London.

Rice A., Glick L., Abadi S., Enihorn M., Kopelman N. M., Salman-Minkov A., Mayzel J., Chay O., and Mayrose I.. 2014. The Chromosome Counts Database (CCDB) – a community resource of plant chromosome numbers. *New Phytologist*. [cit. 3.5.2021]

doi: 10.1111/nph.13191

Rogan P.G., and Smith D.L.. 1974. Patterns of translocation of ¹⁴C-labelled assimilates during vegetative growth of *Agropyron repens* (L.) Beauv. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie* 73 (5): 405-414.

doi:10.1016/S0044-328X(74)80109-1

Sell P. D. and Murell G.. 1996. Flora of Great Britain and Ireland. Vol. 5. Cambridge University Press, Cambridge.

Schott H. W.. 1860. *Prodromus systematis Aroidearum* /H. G. Schott. Vindobonae, Vienna.

doi:10.5962/bhl.title.68

Simpson M. G. 2006. Plant systematics. Boston: Elsevier/Academic Press.

Soltis D. E., Soltis P. S., and Rieseberg L. H.. 2011. Molecular Data and the Dynamic Nature of Polyploidy. *Critical Reviews in Plant Sciences* 12 (3): 243-273.

doi:10.1080/07352689309701903

Sousa A., Cusimano N., and Renner S. S.. 2014. Combining FISH and model-based predictions to understand chromosome evolution in *Typhonium* (*Araceae*). *Annals of Botany* 113 (4): 669-680.

doi: 10.1093/aob/mct302.

Stace C.A.. 2010. New flora of the British Isles. 3rd ed. Cambridge University Press, Cambridge.

Thompson J. N., Cunningham B. M., Segraves K. A., Althoff D. M., and Wagner D.. 1997. Plant Polyploidy and Insect/Plant Interactions. *The American Naturalist* 150 (6): 730-743.

doi:10.1086/286091

Thompson J. N., Nuismer S. L. and Merg K.. 2004. Plant polyploidy and the evolutionary ecology of plant/animal interactions. *Biological Journal of the Linnean Society.*, 82 (4), 511-519 ISSN 00244066.

doi:10.1111/j.1095-8312.2004.00338.x

Torres E. M., Williams B. R., and Amon A. 2008. Aneuploidy: Cells Losing Their Balance. *Genetics* 179 (2): 737-746.

doi:10.1534/genetics.108.090878

Turco A., Medagli P., Albano A., and D'Emerico S.. 2014. Karyomorphometry on three polyploid species of *Arum* L. (*Araceae*, *Aroideae*). *Comparative Cytogenetics* 8 (1): 71-80.

doi: 10.3897/compcytogen.v8i1.6444

Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M. and Webb D.A.. 1980. Flora Europaea: Vol. 5. *Alismataceae* to *Orchidaceae* (Monocotyledones). Cambridge University Press, Cambridge.

Uzun E., Sariyar D., Adsersen A., Karakoc B., Ötük G., Oktayoglu E., a Pirildar S.. 2004. Traditional medicine in Sakarya province (Turkey) and antimicrobial activities of selected species. *Journal of Ethnopharmacology* 95 (2-3): 287-296.

doi:10.1016/j.jep.2004.07.013