

**Univerzita Karlova**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie se zaměřením na vzdělávání - Chemie se zaměřením na vzdělávání



**Adam Nainar**

Původ a funkce heterostylie u krytosemenných rostlin  
The Origin and Function of Heterostyly in Angiosperms

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Zuzana Münzbergová, Ph. D.

Praha, 2023



## **Poděkování**

Na tomto místě bych rád poděkoval vedoucí práce, paní profesorce RNDr. Zuzaně Münzbergové, Ph. D. za její trpělivost, obětavost, ochotu, podporu, cenné rady a připomínky, které mi v průběhu psaní této práce poskytovala.

## **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 2. 8. 2023

## Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá fenoménem heterostylie, což je zvláštní vlastnost některých zástupců krytosemenných rostlin, například prvosenek *Primula* založená na dvou nebo třech současně se vyskytujících formách jednoho druhu a projevuje se opačným výškovým postavením prašníků a blizen, což podporuje reciproké opylování a snižuje riziko samoopylení. Úvod na začátku práce porovnává heterostylii s různými dalšími adaptacemi, kterými se krytosemenné rostliny brání samoopylení. Dále je práce rozdělena na jednotlivé tematické kapitoly, například výskyt a typy heterostylie (distylie, tristylie), jsou zde také četné zmínky o historii zkoumání tohoto jevu a o možnostech, na základě kterých se heterostylie mohla vyvinout. V práci jsou také zmíněny další dodatečné vlastnosti heterostylních rostlin, například rozdíly v pylových zrnech. Tato práce se také zabývá interakcemi heterostylních rostlin s opylovači a stručně i genetickou podstatou heterostylie, což je pro vysvětlení všech těchto vlastností velmi důležité téma. V závěru je zmíněn projekt “Honba za Petrklíči!”, který v současné době mapuje populace prvosenky jarní *Primula veris* v přírodě řady evropských zemí a poměr výskytu jednotlivých květových morf.

Klíčová slova: heterostylie, opylování, evoluce, reciproké křížení, čnělka, blizna, prašík, L-typ, S-typ, herkogamie, cizosprašnost, distylie, tristylie, prvosenka, Charles Darwin

## **Abstract**

This bachelor's thesis focuses on the phenomenon of heterostyly, which is an extraordinary feature of several representatives of plants from Angiosperm group like primroses */Primula/*, based on two or three simultaneously occurring forms of one species, and expresses itself by opposite height configuration of anthers and stigmas, and that supports a reciprocal pollination and decreases a risk of self-pollination. The introduction in the beginning of the thesis compares heterostyly with another various adaptations, which Angiosperms use them to avoid self-pollination. Further, the thesis is divided to topical chapters, such as occurrence and types of heterostyly (distyly, tristyly), and there are also many mentions about history of research of this phenomenon and about possibilities, according to which the heterostyly could have been evolved. In the thesis there are mentioned other supplementary features, such as pollen grain differences as well. Also, this thesis dedicates to interactions between heterostylous plants and pollinators and even to a brief genetic basis of heterostyly, which is a very important topic for explaining all these features. In the conclusion, there is mentioned a project named "The chase for cowslips", which is mapping populations of primroses - cowslips */Primula veris/* in recent years in the nature of various European countries, including the occurrence of individual flower morphs.

Key words: heterostyly, pollination, evolution, reciprocal crossing, style (part of a flower), stigma, anther, L-type, S-type, herkogamy, allogamy, distyly, tristyly, primrose, Charles Darwin

## Obsah:

1	Úvod.....	1
2	Funkce a výskyt heterostylie.....	3
2.1	Distylie .....	4
2.2	Tristylie.....	6
3	Historie zkoumání heterostylie .....	9
4	Evoluce heterostylních znaků.....	11
5	Pylový dimorfismus a interakce heterostylních rostlin s opylovači.....	14
6	Genetické aspekty heterostylie.....	18
6.1	Molekulárně-biologické vysvětlení heterostylie.....	20
6.2	Genetická podstata tristylie .....	21
7	Projekt "Honba za petrklíči" .....	22
8	Shrnutí a závěr.....	23

# 1 Úvod

Kvetoucí rostliny jsou rozhodně druhově nejrozmanitější skupinou z celé rostlinné říše, kdy počtem popsaných druhů překonávají zbytek zástupců rostlin až 250krát [De Vos a kol., 2014]. Vzhledem k tomu, že rostliny a jejich fotosyntetizující předchůdci žijí na Zemi jako jedni z prvních živých organismů, kterým vdčíme za kyslíkatou atmosféru už 3,5 miliardy let [Kalina a kol., 2005], tak právě skupina krytosemenných rostlin (lat. *Magnoliophyta*) je ze všech evolučně nejúspěšnější. Přitom první kvetoucí rostliny se objevily na Zemi až v druhohorách, před cca. 125 miliony lety [Gomez a kol., 2015], a právě ony jsou pravděpodobně předky všech recentních krytosemenných rostlin, jichž dnes známe okolo 350 tisíc druhů [De Vos a kol., 2014]. Jejich absolutní dominance v pokryvnosti, přítomná především v terestrických ekosystémech, a stejně tak i jejich druhová rozmanitost, jsou dány interakcemi s opylovači. Díky těmto interakcím se během posledních dvou geologických období vyvinuly rozmanité evoluční strategie umožňující efektivní přenos pylu mezi květy. Rozmanitost těchto symbiotických strategií tak vedla ke zrychlené speciaci kvetoucích rostlin jdoucí ruku v ruce s evolucí hmyzu a dalších opylovačů. Právě skupina hmyzu je i druhově nejbohatší skupinou z celé živočišné říše, kdy jejich evoluce byla rovněž částečně utvářena interakcemi s rostlinami jakožto primárními producenty. To je důvod, proč jsou ekologické interakce mezi rostlinami a živočichy velmi důležitým tématem i v moderní biologii. V této oblasti nás navíc také čeká ještě mnoho nepoznaného, zejména v oblastech evoluční biologie a genetiky [De Vos a kol., 2014].

Důležitou strategií rostlin, umožňujících genový tok, a tím tedy i samotnou evoluci a přizpůsobování se změnám prostředí, je snaha zabránit samoopylení. K opylení blizny pylem geneticky totožné rostliny v přírodě často dochází, a tento způsob má výhodu zejména v případě, že se rostlina vyskytuje v krajině, kde je nízká pravděpodobnost navštívení květu opylovačem. Existuje mnoho druhů krytosemenných rostlin, které jsou z větší části autogamní. Většinou se jedná o přizpůsobení se jedné z podmínek prostředí. Například huseníček rolní *Arabidopsis thaliana* je typickou jarní efemérou. To znamená, že takový jedinec vegetativně žije v přírodě jen několik týdnů. Za tu dobu musí stihnout vyrůst do určité výšky, vykvést a vyrobit semena. Pokud by se spoléhal jen na cizosprašnost, nemohl by se tak rychle šířit a brzy by vyhynul. Jiné rostliny zase v případě nenavštívení opylovače uzavřou své květy, přičemž se tyčinkami dotknou blizen a dojde tak k opylení. To je však možné jen pokud jsou tyčinky a pestíky stejně dlouhé. Autogamie tak má výhodu především u jednoletých či jiných monokarpických rostlin, u kterých se vyskytuje nejčastěji. Na druhou

stranu samoopylování po mnoho generací má nevýhodu v tom, že výrazně snižuje genetickou rozmanitost v dané populaci a může vést k inbrední depresi [Begon a kol., 2006]. Zejména vytrvalé rostliny a rostliny se schopností vegetativního množení, které nemusí pro přežití svého druhu vytvářet semena každý rok, se snaží samoopylení různými způsoby zabránit.

Právě kvůli zabránění samoopylení se u rostlin vyvinuly takové tvary květů, které se snaží znemožnit kontaktu mezi tyčinkami a bliznou. Řešení, které je v tomto ohledu zcela dokonalé, je tzv. dioecie, neboli česky dvoudomost. Dioecie je v podstatě rostlinnou obdobou gonochorismu u většiny známých živočichů, kteří mají oddělené pohlaví na samce a samice a pro jejich rozmnožování je nutné jejich vzájemné spáření. Živočichové ovšem mají tento způsob rozmnožování snazší v tom, že se na rozdíl od rostlin mohou pohybovat, a samec tak může aktivně vyhledat samici a spářit se s ní. Rostliny jsou však vázány na dané stanoviště, na kterém se v případě populace dvoudomých rostlin musí vyskytovat blízko sebe zástupci obou pohlaví. Dioecii dnes můžeme nalézt například u kopřiv /*Urtica*/, konopí /*Cannabis*/ a u evolučně prastarých dřevin jako je jinan /*Ginkgo*/ nebo tis /*Taxus*/. Jedná se tedy spíše o primitivní znak, který byl během evoluce rostlin několikrát nahrazen oboupohlavností (jednodomostí), což je právě vlastností naprosté většiny krytosemenných rostlin [Mauseth, 2014].

Jednou z vlastností, která u oboupohlavných rostlin riziko samoopylení snižuje, je prostorové oddělení samčích reprodukčních orgánů od samičích. Tím se výrazně zvyšuje poměr potomků, kteří mají dva geneticky různé rodiče. Toto prostorové oddělení může být realizováno tvorbou dvou typů květů odděleného pohlaví, tedy například u lísky /*Corylus*/, kde na jednom stromě máme od sebe oddělené samčí a samičí jehnědy, ale ještě lepší prostorové oddělení existuje například u smrku /*Picea*/, kde jsou samčí šištice soustředěny ve spodních patrech koruny, a naopak samičí šištice nahoře - i zde se jedná o adaptaci snižující míru samoopylení.

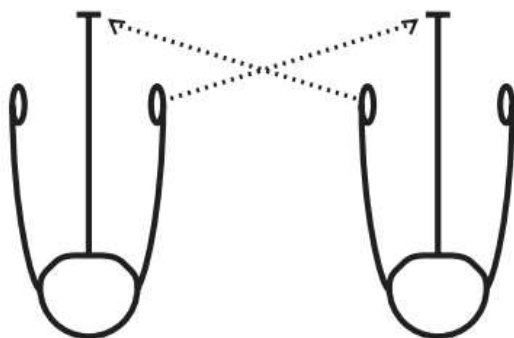
Většina druhů krytosemenných má ale oboupohlavné květy. Jak tedy mohou rostliny s oboupohlavnými květy zabraňovat riziku samosprášení? I v tomto případě existuje několik strategií - buď nestejným časově laděným dozríváním pylu a vajíček (dichogamie), a nebo prostorovým oddělením samčích a samičích pohlavních orgánů (herkogamie). Na obrázku č. 1 můžeme vidět květ ibišku, který má na horním konci květu blizny a pod nimi tyčinky. Anatomie květu je konstruována tak, aby se prašníky a blizny vzájemně nedotýkaly. V tomto případě jsou však výškové poměry u všech jedinců stejného druhu víceméně stejné, což

nazýváme jako homostylie (česky “stejnočnělečnost”). To má však dvě nevýhody. Tou první je to, že případný opylovač se musí otřít o obě části květu, a to ideálně u několika květů za let. Druhou nevýhodou je stále poměrně velké riziko opylení pylem z geneticky totožné rostliny, třebaže i pylem z jiného květu.

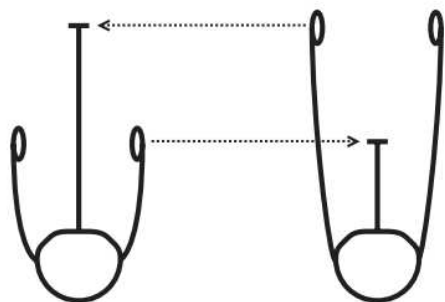
U několika druhů krytosemenných rostlin se vyvinula ještě lepší a důmyslnější vlastnost, která výše zmíněné problémy řeší co možná nejdokonaleji. Tou vlastností je právě heterostylie (česky: “různočnělečnost”), která je zvláštním typem herkogamie. U těchto rostlinných druhů se tak vyvinuly dvě (a vzácněji dokonce i tři) v jedné populaci současně se vyskytující formy, které se vzájemně liší květní morfologií s opačnými výškovými poměry tyčinek a pestíků. Navíc pro heterostylní druhy je většinou typický systém autoinkompatibility, kdy dokáže sama rostlina rozeznat svůj vlastní pyl - více v kapitole 4.

## 2 Funkce a výskyt heterostylie

Všechny heterostylní rostliny mají vždy oboupohlavné květy, ovšem tyto květy mají opačně tvarované uspořádání, které má podobnou funkci jako oddělená pohlaví při pohlavním rozmnožování. Pro opylení je v tomto případě nutný křížový přenos pylu z jednoho typu květu na opačný typ [De Vos a kol., 2014; ÚEB AV ČR]. Rozdíly mezi uniformní herkogamií reciproční herkogamií prezentují obrázky 1 a 2.



Obrázek č. 1 – Příklad uniformní herkogamie [© Naiki, 2012] u květu ibišku [© Pxhere.com, upraveno] - zde můžeme vidět rozdílné postavení blizen a prašníků v rámci jednoho oboupohlavného květu (herkogamii) - u příkladu tohoto druhu jsou poměry tyčinek a pestíků u všech květů stejné - jedná se tedy o homostylii.



Obrázek č. 2 - Příklad reciproční herkogamie [© Naiki, 2012] u květů prvosenky druhu *Primula farinosa* [© De Vos a kol., 2014] - zde jsou zobrazeny oba typy uspořádání blizen a prašíků, které se v populaci tohoto druhu vyskytují - jedná se tedy o heterostylii.

Křížový (neboli reciprokový - vzájemný) přenos pylu je usnadňován přesně inverzními tvary pohlavních orgánů, které do sebe zapadají jako dva (a někdy i tři) díly skládky a často je i ovlivněn produkcí rozdílného pylu, který bývá pro opylení stejného typu rostliny nekompatibilní a tím rostlina snižuje riziko vlastního samoopylení. Pyl je také díky odlišnému postavení tyčinek přenášen na různých částech těla opylovače, což usnadňuje jeho přenos na kýžené místo. Více detailů je zmíněno v kapitolách evoluce a opylování.

Heterostylie je fenomén, který se u krytosemenných rostlin během evoluce vyvinul minimálně 20krát nezávisle na sobě [De Vos a kol., 2014]. Z recentních druhů krytosemenných rostlin se heterostylie prokazatelně vyskytuje až u 28 čeledí, které často ani nejsou spolu příliš fylogeneticky příbuzné. Heterostylie je většinou typická pro určité rody a téměř nikdy nezahrnuje celou čeleď [Naiki, 2012]. Výskyt distylie a tristylie u fylogenetického stromu krytosemenných zobrazují obrázky 4 a 6.

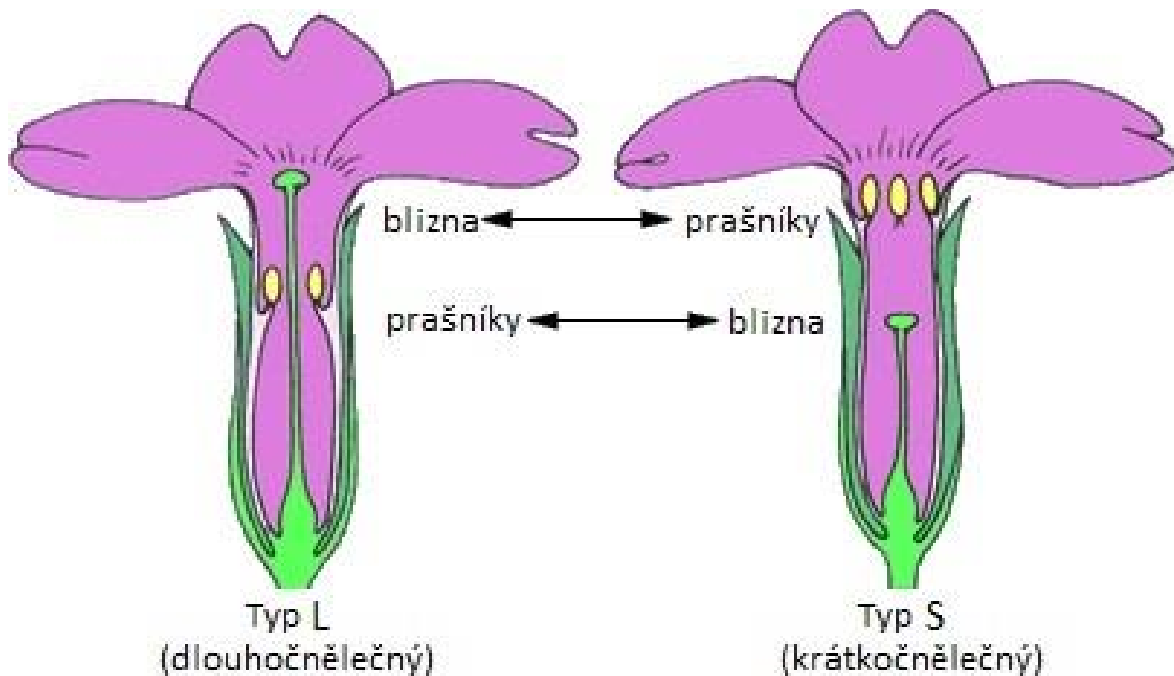
Výskyt dané květní morfy je dán geneticky, a tudíž jeden rostlinný jedinec (nebo obecně vzato rostliny se zcela totožnou DNA) může nést pouze květy jedné květní morfy [Dvořáková, 1997]. Není tudíž možné to, aby na jedné rostlině byly zároveň květy s krátkými a dlouhými čnělkami, protože to by právě zhatilo samotný účel této unikátní vlastnosti.

## 2.1 Distylie

Vyskytují-li se u jednoho druhu právě dva typy květních morf, nazýváme tuto vlastnost jako distylie. Jedná se o nejčastější formu heterostylie. U distylních druhů tak rozlišujeme tyto následující květní morfy [Darwin, 1862, 1877]: - nákresy na obrázku č. 3

- L-typ (long-style), dlouhočnělečný, označovaný jako “pin” - pro tento typ je charakteristická vysoko postavená blizna a nízko postavené prašníky

- S-typ (short-style), krátkočnělečný, označovaný jako “thrum” - pro tento typ je charakteristická nízko postavená blizna a vysoko postavené prašníky



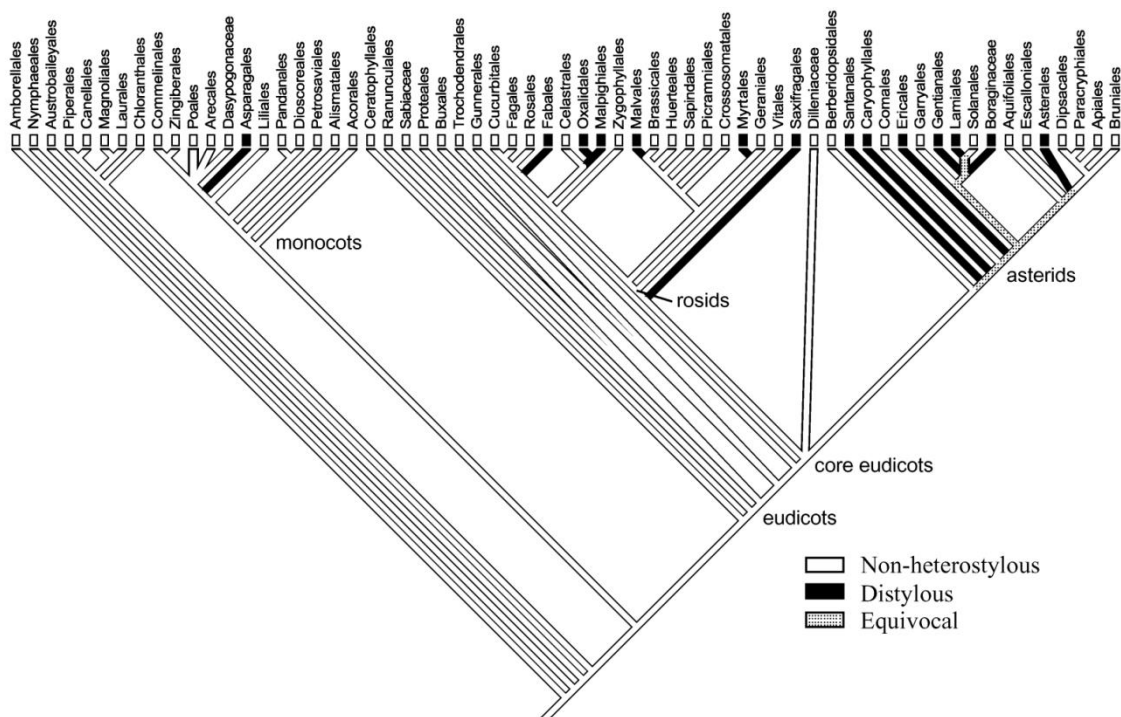
Obrázek č. 3 - Nákrasy obou květních morf u příkladu prvosenky /*Primula*/ a rozdílů mezi nimi se šipkami značícími křížové opylení [© Web 2, upraveno]

Výskyt distylie je dokázán u zástupců následujících čeledí [Naiki, 2012]:

- *Acanthaceae* (paznehtíkovité)
- *Amarylidaceae* (amarylkovité)
- *Boraginaceae* (brutnákovité)
- *Connaraceae*
- *Erythroxylaceae* (rudodřevovité)
- *Fabaceae* (bobovité)
- *Gelsemiaceae* (jasmínovcovité)
- *Gentianaceae* (hořcovité)
- *Hypericaceae* (třezalkovité)
- *Iridaceae* (kosatcovité)
- *Lamiaceae* (hluchavkovité)
- *Linaceae* (lnovité)
- *Lythraceae* (kyprejovité)
- *Malvaceae* (slézovité)
- *Menyanthaceae* (vachtovité)
- *Oleaceae* (olivovníkovité)
- *Oxalidaceae* (šřavelovité)
- *Passifloraceae* (mučenkovité)

- *Plumbaginaceae* (olověncovité)
- *Polemoniaceae* (jirnicovité)
- *Polygonaceae* (rdesnovité)
- *Pontederiaceae* (modráskovité)
- *Primulaceae* (prvosenkovité)
- *Rubiaceae* (mořenovité)
- *Santalaceae* (santálovité)
- *Saxifragaceae* (lomikamenovité)
- *Schoepfiaceae*
- *Thymeleaceae* (vrabečnicovité)
- *Verbenaceae* (sporýšovité)

Typickými zástupci distylního druhu rostliny jsou prvosenky (rod *Primula*), u kterých se distylie vyskytuje prakticky u všech známých druhů, a proto právě prvosenky hrály nejdůležitější roli i v samotném výzkumu heterostylie [Barrett a Shore, 2008; Darwin, 1877]. V naší přírodě můžeme distylii pozorovat například u prvosenky jarní *Primula veris*, prvosenky vyšší *Primula elatior* či nepůvodní prvosenky bezlodyžné *Primula vulgaris*.

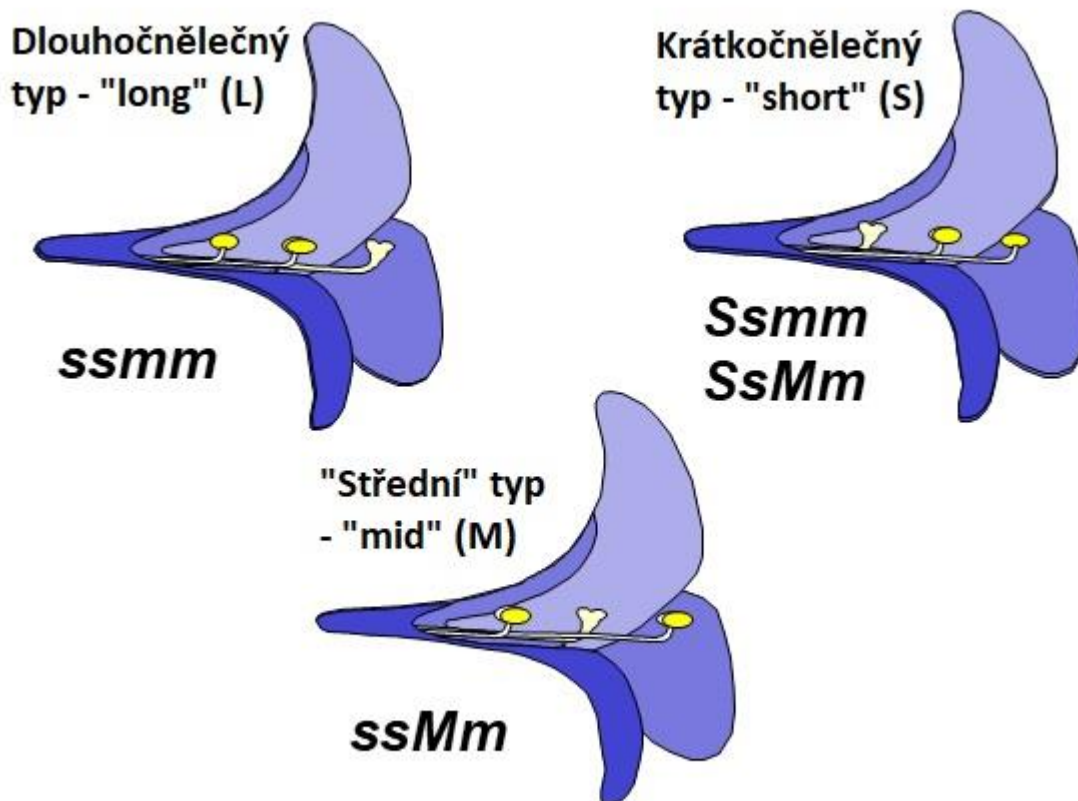


Obrázek č. 4 - Výskyt distylie u řádů vyznačených čemě na evolučním stromě krytosemenných rostlin (monocots = jednoděložné, eudicots = dvouděložné) [© Naiki, 2012]

## 2.2 Tristylye

U některých rostlin se mohou vyskytnout až tři různé typy květních morf – tzv. tristylye. Zde kromě krátkočnělečných (S – short) a dlouhoočnělečných (L – long) rozlišujeme ještě tzv. “střední” typ (M – mid) - nákresy těchto květů zobrazeny na obrázku č. 3. Prašníky a blizny

jsou tak obvykle uspořádány v celkem třech úrovních (patrech) - dlouhé, střední a krátké. Znamená to například, že u S-typu je pestík nejkratší, a ve stejném květu se kromě toho vyskytují ještě dvě velikosti tyčinek - středně dlouhé a dlouhé, které jej převyšují. Zvláštním typem herkogamie je právě zmiňovaný M-typ, kdy vedle pestíku se v květu vyskytují tyčinky s prašníky nad a pod úrovní blizny. U L-typu je tak pestík nejdelší a oba typy tyčinek, krátké a střední, mají prašníky umístěné pod úrovní blizny [Barrett a Cruzan, 1994; Dvořáková, 1997] - viz obrázek č. 5.

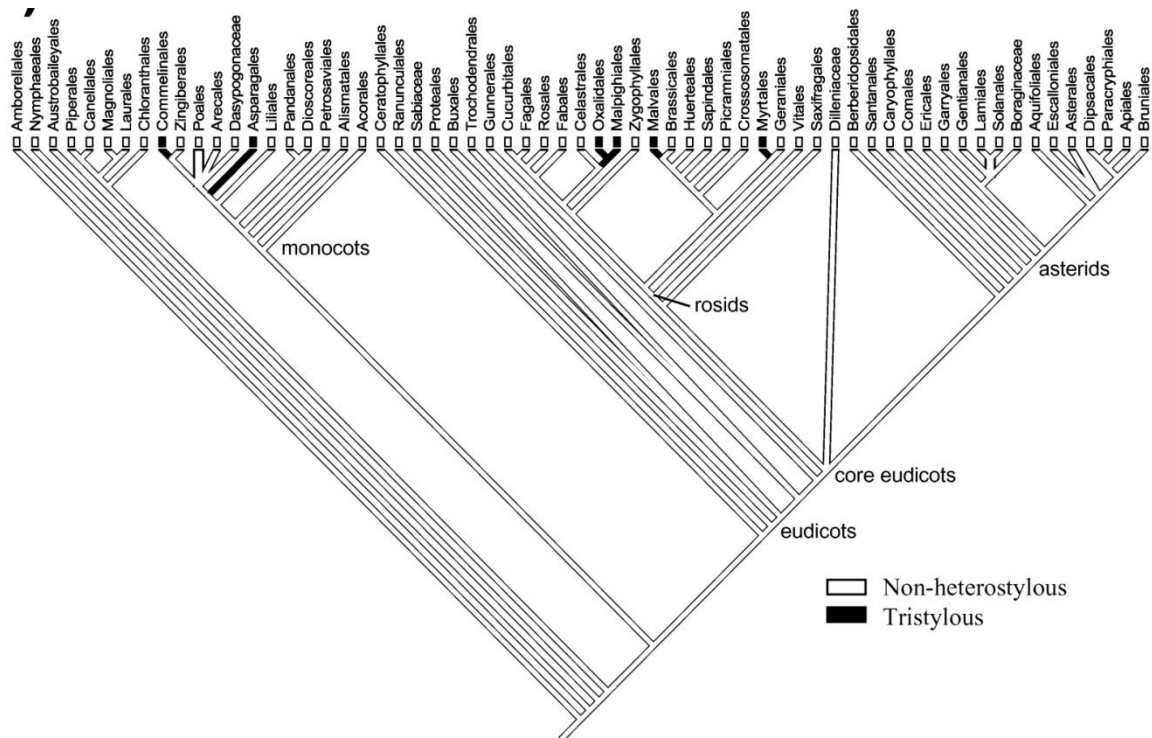


Obrázek č. 5 - Nákrasy rozdílných tristylních květů tokozelky *Eichhornia paniculata* s vyznačenými genotypy [© Web 3, upraveno]

Tristylie je o trochu vzácnějším jevem, která se z celkových 28 čeledí, u kterých byla prokázána heterostylie, vyskytuje jen u zástupců následujících šesti čeledí [Barrett, 1993]:

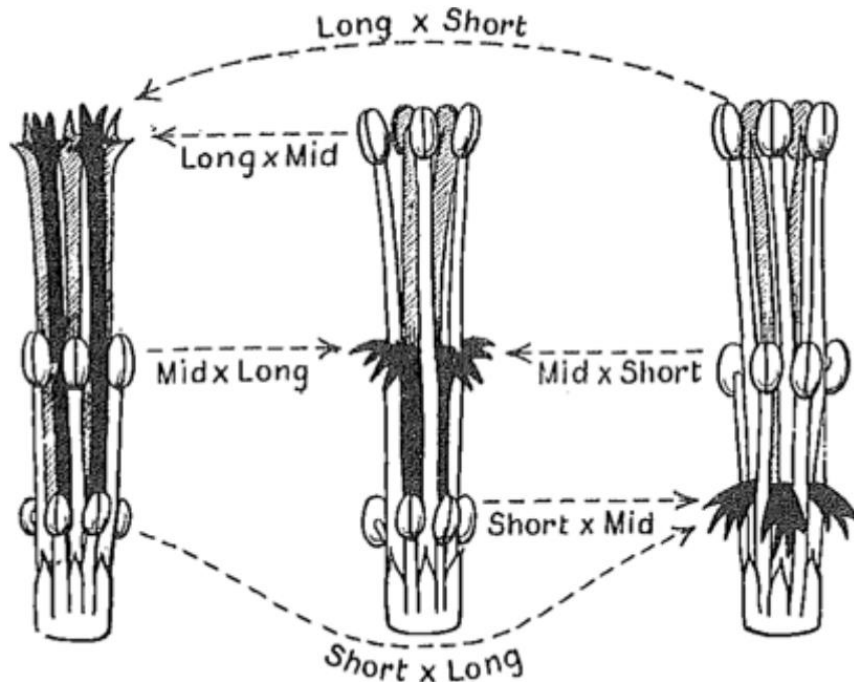
- *Amaryllidaceae* (amarylkovité)
- *Connaraceae*
- *Linaceae* (lnovité)
- *Lythraceae* (kyprejovité)
- *Oxalidaceae* (šřavelovité)
- *Pontederiaceae* (modráskovité)

Z druhů rostlin běžně známých z květeny České republiky se tristylie vyskytuje například u kypřeje vrbice */Lythrum salicaria/*, kdy pro tuto vlastnost byla tato rostlina hojně studována a u nás ji můžeme často potkat v blízkosti vod a na podmáčených loukách především v teplejších oblastech jako je Polabí a jižní Morava [Dvořáková, 1997]. Morfologie jejich květů je podobná jako na obrázku č. 5 u zmíněné tokozelky [Darwin, 1877].



Obrázek č. 6 - Výskyt tristylie u řádů vyznačených černě na evolučním stromě krytosemenných rostlin. Bílé jsou vyznačeny řády, kde tristylie nebyla prokázána, ale distylie se zde vyskytovat může - viz obrázek č. 4 [© Naiki, 2012]

Existuje i pár taxonomických skupin krytosemenných, ve kterých se vyskytuje zároveň tristylie i distylie. To je typické například pro čeleď *Pontederiaceae*, kde například tokozelka *Eichhornia crassipes* je tristylní, zatímco jiný druh tokozelky, *Eichhornia azurea*, je distylní [Mulcahy, 1975]. Složité způsoby opylování u tristylních rostlin zobrazuje obrázek č. 7.



Obrázek č. 7 – Cesty reciprokého opylení u tristylních rostlin, ke kterým v přírodě běžně dochází [© Barlow, 1913]

### 3 Historie zkoumání heterostylie

První zmínky o různých květech stejných druhů rostlin pochází již z 16. století z různých herbářů, které popisovaly byliny, jejich tvary a jejich léčivé a magické vlastnosti. Tehdejší botanici však neměli příliš tušení o tom, co přesně dokumentovali, a jaký to má pro rostlinu význam [Web 4].

Jeden z těchto herbářů, vydaný v roce 1583 známým vlámským botanikem Carolusem Clusiem, obsahoval zmínku o různých tvarech květů prvosenek [Ganders, 1979; Van Dijk, 1943; Gilmartin, 2015].

V knize *Flora Londinensis*, vydané pravděpodobně někdy kolem roku 1777, se britský botanik William Curtis o heterostylii u rodu *Primula* poprvé zmiňuje užitím slov „pin-eyed“ a „thrum-eyed“ odlišující jednotlivé květní morfy [Curtis, 1777; Web 4]. Tyto výrazy posléze použil Charles Darwin v následujícím století.



Obrázek č. 8 - Ilustrace z díla *Flora Londinensis* Williama Curtise zobrazující prvosenku bezlodyžnou /*Primula acaulis*(L.) včetně detailu anatomie jejích květů [© Curtis, 1777]

Podle známého švédského biologa Carla Linného byly však rozdíly v květech u prvosenek „drobným detailem“, který pro botanika nemá příliš zásadní význam. Právě Linného postoj vedl k neschopnosti pochopit význam těchto důležitých květových morfologií [University of East Anglia, 2015]. V 19. století byl hlavní osobností, jenž se heterostylií zabýval, právě Charles Darwin. V roce 1862 publikoval Darwin svou přelomovou studii nazvanou *On the Two Forms, or Dimorphic Condition, in the Species of Primula, and on their remarkable Sexual Relations* (česky: “O dvou formách, dimorfních podmínkách a pozoruhodných

rozmnožovacích vztazích druhů rodu *Primula*”) o různých formách květu prvosenky */Primula/*, vymyslel termín distylie, a následně rozšířil svá studia na další druhy, včetně těch s tristylií. Charles Darwin je široce uznáván jako první, kdo poskytl vysvětlení funkčního významu dvou květových morf, jejichž rozdíl mezi nimi má podobný princip jako pohlavní rozdělení na samčí a samičí květy, ale nejedná se o totéž. Ovšem nebyl první, kdo tuto vlastnost některých kvetoucích rostlin pozoroval a objevil, je znám spíše jako objevitel její funkce. Ve své autobiografii z roku 1887 Darwin napsal, že „žádný můj malý objev mi nikdy nepřinesl tolik radosti, jako když jsem pochopil význam heterostylních květin“ [Gilmartin, 2015; Web 4].

Darwinovy poznatky o prvosenkách byly pro botaniku klíčové v tom, že zahájily další zkoumání této pozoruhodné vlastnosti, která, jak se později ukázalo, se vyskytuje u celé řady krytosemenných rostlin, nejen u prvosenek. Termín “heterostylie” použil poprvé německý botanik Friedrich Hildebrand v roce 1867, který se o Darwinovy nové výzkumy velmi zajímal [Vuilleumier, 1967; Hildebrand, 1867; Ganders, 1979]. V roce 1877 Charles Darwin publikoval dílo *The different forms of flowers on plants of the same species* (česky: “Rozdílné formy květů u rostlin stejných druhů”), kde dále popsal význam a výskyt heterostylie u mnoha dalších rostlinných druhů, například u severoamerické byliny mičely plazivé */Mitchella repens/*, lnu vytrvalého */Linum perenne/* či u tristylní kypřeje vrbice */Lythrum salicaria/* [Darwin, 1877].

Studiu heterostylie se významně věnovala i Darwinova vnučka Emma Nora Barlowová, která přispěla botanice zejména svými poznatky o tristylii [Barlow, 1913, 1923]. Řada dalších výzkumů zabývajících se heterostylií po Darwinovi je zmíněna v následujících kapitolách.

Nejnovější objevy heterostylie v posledních letech se týkají distylie u rodů *Aliciella*, čeleď *Polemoniaceae*, *Salvia* (šalvěj), čeleď *Lamiaceae*, a *Tylosema*, čeleď *Fabaceae*. Tristylie byla zase nově popsána u rodu *Hugonia*, čeleď *Linaceae* [Barrett a Shore, 2008]. To nám dokazuje, že se stále v biologii jedná o živé téma a i po více než 150 letech po Darwinovi se v tomto ohledu stále získávají nové poznatky.

## 4 Evoluce heterostylních znaků

Charlesovi Darwinovi, který jako první provedl studii o heterostylii na příkladu prvosenek, se podařilo popsat její funkci, ale bohužel nebyl schopen vysvětlit problém její evoluce, a

dokonce ani systém její nekompatibility, o němž uvažoval takto: “Ačkoli může být pro jednotlivou rostlinu výhodné, aby byla sterilní s vlastním pylem, křížové oplodnění je tak zajištěno. Jakým způsobem může být pro rostlinu výhodou to, že je sterilní s polovinou svých bratrů, tedy se všemi jedinci patřícími do stejné morfy?” [Darwin, 1877, str. 265]. Darwin dochází k závěru, že sterilita mezi jedinci stejné morfy je “náhodná a účelová”, což dnes nelze považovat za úplný závěr, jelikož je nutné právě pochopit podstatu nekompatibility. Darwin si uvědomil, že jestliže existují u jednoho druhu rostliny dva typy pylových zrn, které jsou mezi jedinci stejné květní morfy pro oplodnění neschopné a jsou kompatibilní pouze recipročně, pak by tolik nezáleželo na tom, jaké tvarové uspořádání pohlavních orgánů se v květech nachází [Charlesworth a Charlesworth, 1979a].

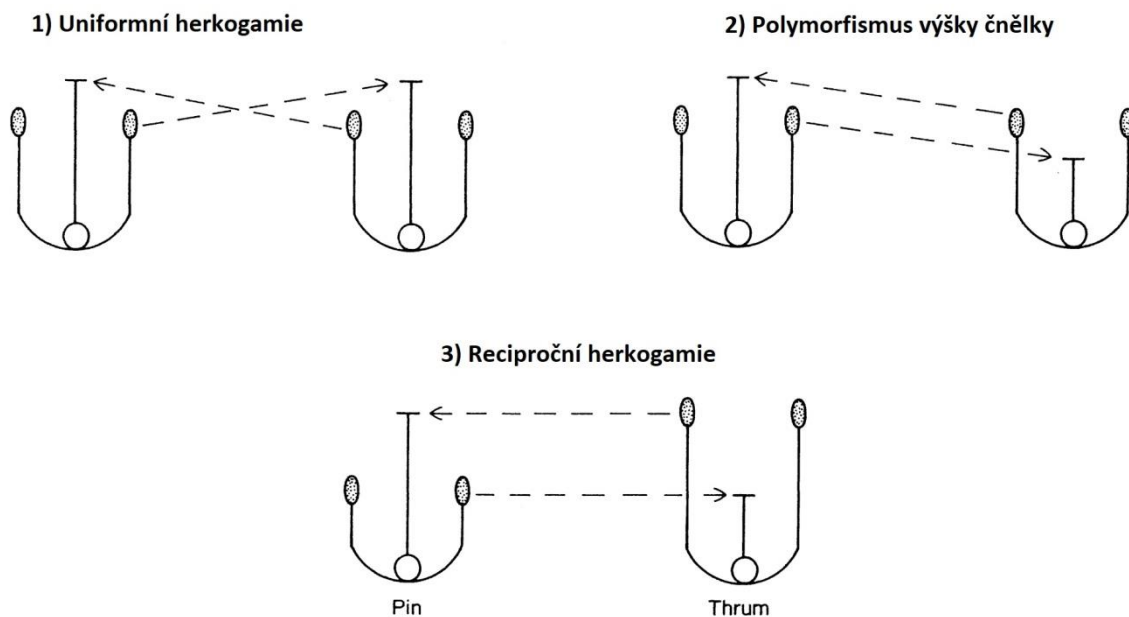
Ohledně popisu evoluce heterostylie nás zajímají celkem tři kategorie znaků, podle kterých můžeme evoluci posuzovat [Lloyd a Webb, 1992]:

- 1) Vlastnosti, které se podílejí na reciproční herkogamii pozic blizen a prašníků, především co se týče jejich výšky nad bází květu
- 2) Vlastnosti, které způsobují pylovou nekompatibilitu jednak v rámci jednoho květu, a jednak v rámci celé poloviny rostlinné populace se stejnými květními morfami – viz kapitola 5
- 3) Ostatní vlastnosti, které se označují jako “pomocné rysy” heterostylie.

U většiny heterostylních druhů je přítomna tzv. dialelická sebe-nekompatibilita [Lloyd a Webb, 1992]. Ta spočívá v tom, že samičí pohlavní orgán je schopen poznat pyl pocházející z vlastního jedince, a různými způsoby mohou rostliny zabránit oplodnění, například inhibicí růstu pylové láčky, jestliže rozpoznají výskyt určité alely nebo genotypu [Ganders, 1979]. Podobný systém upřednostňující allogamii se vyskytuje u celé řady krytosemenných a je jedním z výhod, které způsobily jejich výjimečnou evoluční úspěšnost [Mariotti a kol., 2021].

Mather a De Winton (1941) navrhli, že dialelická sebe-nekompatibilita a morfologické znaky heterostylie se vyvinuly současně, ovšem většina pozdějších výzkumů [Vuilleumier, 1967; Charlesworth a Charlesworth, 1979a,b] přišla na to, že jako první se vyvinula molekulárně-biologicky ovlivněná sebe-nekompatibilita a až poté tvarové rozdíly uvnitř květů. Baker ve studii z roku 1966 uvedl, že u jím zkoumané čeledi *Plumbaginaceae* bylo toto pořadí výskytu vlastností nejvýše pravděpodobné [Baker, 1966].

Teorii o morfologickém vzniku heterostylie z původně homostylních druhů prezentovali Lloyd a Webb (1992) na dvou krocích. Nejprve muselo dojít k mutaci, která způsobila výskyt thrum květu - tedy k pouhému snížení výšky blizny, a tato mutace se v populaci dále šířila a mutantní jedinci se křížili s ostatními rostlinami. Později došlo i ke změnám ve vývoji délky tyčinek, což postupně vedlo ke zdokonalování reciproční herkogamie. Jako poslední se nejspíš vyvinuly doplňkové rozdíly, jako například velikostní a barevné rozdíly v pylu [Naiki, 2012; Lloyd a Webb; 1992].



Obrázek č. 9 - Náčrt znaků charakterizujících pravděpodobný způsob evoluce směřující od homostylního květního uspořádání k heterostylnímu [© Lloyd a Webb, 1992, upraveno]

Lloyd a Webb tuto teorii potvrzují tím, že i v recentní flóře existují druhy, například jeden druh pěnišníku *Rhododendron*, australská vřesovcovitá bylina *Epacris impressa* a kalifornská agávovitá bylina *Chlorogaluni angustifolium*, u kterých se vyskytují herkogamní polymorfismy dané výškou stigmatu, ale přitom tyto rody nejsou heterostylní. Podle nich se jednalo o důkaz důležité evoluční mezifáze mezi homostylií a heterostylií [Lloyd a Webb, 1992].

Stejně jako tímto způsobem pravděpodobně došlo u mnoha rostlinných rodů k vytvoření heterostylie z homostylie, tak docházelo i k opačnému procesu - druhotnému vzniku homostylie z heterostylie. Jelikož heterostylní druhy se mohou stát homostylními na základě rekombinace lokusů v supergenu S – viz kapitola 6. výskyt rekombinantních jedinců může být nejspíš vysvětlením pro vznik sekundární homostylie z distylie [Naiki, 2012; Charlesworth a Charlesworth, 1979b]. Jestliže homostylní jedinci mají v populaci nějaké výhody, které u nich

způsobují vyšší fitness oproti těm heterostylním (například v případě nedostatku nebo nízké diverzity opylovačů v lokalitě), je způsobeno to, že se začnou v rámci populace více šířit a dominovat. Mnoho sekundárně homostylních druhů se tak vyvinulo touto cestou, což je právě jednou z možných teorií, která může pomoci pochopit onen “mozaikovitý” výskyt heterostylie u rostlinných druhů napříč čeleděmi krytosemenných [Naiki, 2012].

V případě rodu šťavel *Oxalis* zase došlo k sekundárnímu výskytu distylie z původní tristylie. Genetická vysvětlení této změny zatím nebyla prokázána [Vuilleumier, 1967].

## **5 Pylový dimorfismus a interakce heterostylních rostlin s opylovači**

Pro většinu heterostylních druhů je časté opylování více druhy opylovačů. To má mimo jiné výhodu v tom, že nejsou tolik závislé na výskytu konkrétních druhů opylovačů v dané lokalitě. Krátké a dlouhé tyčinky přenášejí pyl na rozdílné části těla opylovačů a i samotný pyl produkovaný rozdílnými květovými morfami se liší ve velikosti pylových zrn [Keller a kol., 2014]. Zároveň se také liší i morfologie blizny, kdy dlouhočnělečný typ má často delší papily, což znesnadňuje uchycení nrecipročního pylu na blizně [Vuilleumier, 1967; Lloyd a Webb, 1992]. Pylová zrna se mezi sebou mohou dokonce v některých případech lišit i barvou [Charlesworth a Charlesworth, 1979a]. Barevné rozdíly mezi pylovými zrny různých heterostylních forem jsou zaznamenány například u kypřeje *Lythrum salicaria*, kdy pyl dlouhých tyčinek má zelenou barvu, kdežto pyl krátkých a středních tyčinek má barvu žlutou [Barlow, 1923].

Nízké prašníky produkují větší množství menších pylových zrn, a vysoké prašníky zase naopak produkují menší množství větších pylových zrn [Dulberger, 1992]. Prakticky u všech známých druhů rostlin s distylními květy existuje rozdíl ve velikosti pylových zrn u obou květních morf, kdy krátkočnělečné (thrum) květy mají větší pylová zrna než dlouhočnělečné (pin). Podíl velikosti pylových zrn mezi thrum a pin květy zobrazuje tabulka č. 1, která zohledňuje jejich průměrné naměřené délky.

Druh	Poměr délek ( $l_p$ ) pylového zrna: $\frac{l_p(\text{thrum})}{l_p(\text{pin})}$	Reference
<i>Cratogeomys formosum</i>	1,29	Lewis, 1982
<i>Fagopyrum esculentum</i>	1,68	Dulberger, 1992
<i>Hedyotis caerulea</i>	1,20	Ordnuff, 1977
<i>Jepsonia parryi</i>	1,47	Ordnuff, 1970a
<i>Lithospermum caroliniense</i>	1,41	Levin, 1968
<i>Lythrum californicum</i>	1,51	Ordnuff, 1978
<i>Nivenia binata</i>	1,30	Mulcahy, 1965
<i>Oldenlandia scopulorum</i>	1,06	BirBahadur, 1966
<i>Oldenlandia umbellata</i>	1,14	BirBahadur, 1964
<i>Primula auricula</i>	1,30	Schill a kol., 1985
<i>Primula elatior</i>	1,63	Schou, 1983
<i>Primula farinosa</i>	1,80	Schill a kol., 1985
<i>Primula malacoides</i>	1,41	Pandey a Troughton, 1974
<i>Primula veris</i>	1,62	Ordnuff, 1980b
<i>Primula vulgaris</i>	1,43	Ordnuff, 1979a
<i>Pulmonaria obscura</i>	1,22	Olesen, 1979
<i>Psychotria vogeliana</i>	1,29	Baker, 1958
<i>Rudgea jasminoides</i>	1,43	Baker, 1956
<i>Turnera hermannioides</i>	1,14	Barrett a Shore, 1985
<i>Uragoga nimbana</i>	1,17	Baker, 1958
<i>Villarsia congestiflora</i>	1,23	Ordnuff, 1988a
<i>Waltheria viscosissima</i>	1,23	Köhler, 1973

Tabulka č. 1: Příklady distylních rostlin a poměry průměrných velikostí pylových zrn mezi thrum květy a pin květy [© Dulberger, 1992]

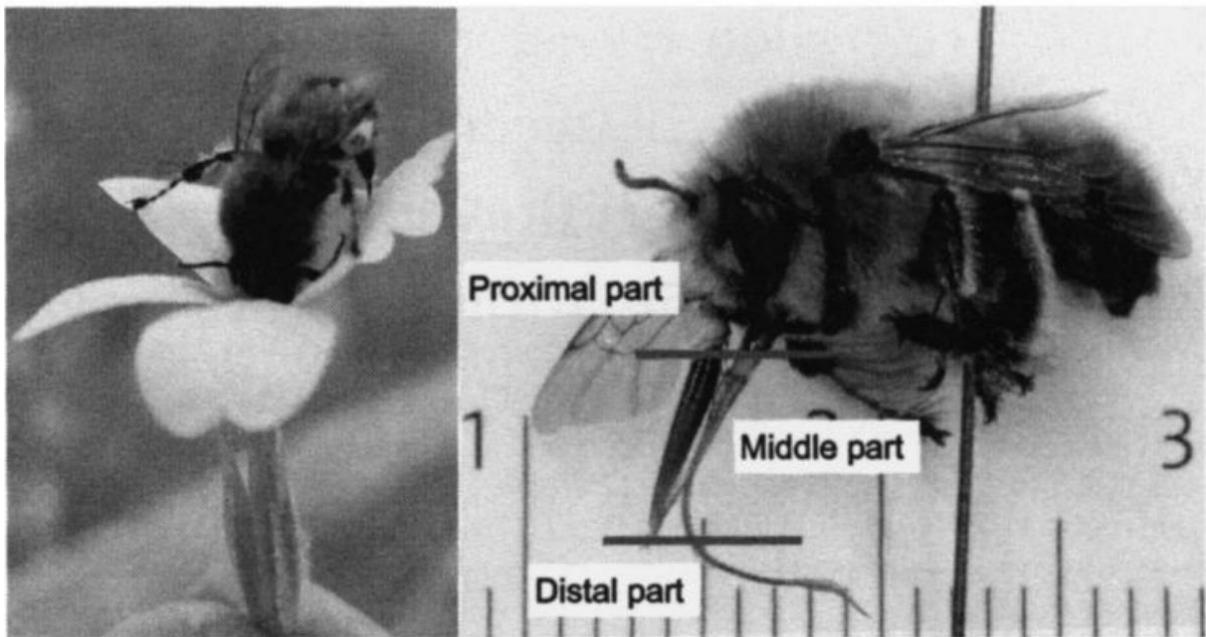
Rozdíl ve velikosti pylu logicky souvisí právě se samotnou rozmnožovací strategií všech uvedených distylních rostlin a jedná se o doplňkovou vlastnost, která snižuje míru nelegitimního opylení (tzv. opylení mezi jedinci stejné květové morfy). Thrum květy mají

vysoko postavené prašníky, a tento pyl musí vytvořit mnohem delší pylovou láčku u dlouhé čnělky pin květů, na což potřebuje větší množství zásobních látek. Naopak malá pylová zrna produkovaná pin květy mají výhodu v tom, že jich rostlina může vyprodukovat více a snáze ulpí na povrchu těla opylovače, který musí dostat sosák až dovnitř trubky květu, kde se dotkne “spodního patra” obsahujícího prašníky u pin květů a bliznu u thrum květů [Keller a kol., 2014]. Různá velikost pylových zrn je jednou z evolučních adaptací způsobujících nekompatibilitu pylu přenášeného mezi pohlavními orgány populace složené z jedinců nesoucích stejnou květovou morfu, ovšem tato adaptace není dokonalá a k intramorfnímu křížení v několika případech stále dojít může. Ovšem v přirozeném prostředí, kde jsou květy navštěvovány velkým množstvím opylovačů a kde je celková cirkulace pylu velká, mají právě pylová zrna z opačných květních morf daleko větší šanci na oplození vajíček. To je i jeden z důvodů, proč v přírodě nacházíme téměř pouze křížence S-morfy a L-morfy [Barrett a Shore, 2008]. Potomci stejnomorfních rodičů popsání v kapitole 6, kteří sloužili ke zkoumání různých možností křížení [Bateson a Gregory, 1905; Ernst, 1936] tak byly většinou vytvořeni umělým opylením bez přístupu hmyzu.

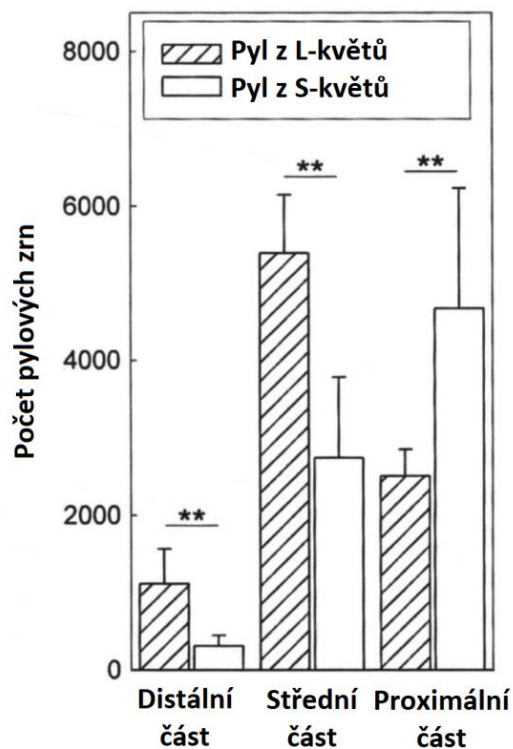
Pylový polymorfismus je ještě zajímavější u tristylních druhů. Například kyprej vrvice *Lythrum salicaria* produkuje odlišná pylová zrna na jednom jediném květu. Je to proto, že u klasické tristylie se vyskytují dva typy tyčinek, kdy jedny musí být vždy delší a jedny kratší. Funkce je podobná - ke každé tyčince existuje na jiném květu vhodná kompatibilní čnělka. U kypreje jako druhu se tak vyskytují celkem tři velikostní typy pylových zrn a u jedné z morfologických forem je přítomna vždy kombinace dvou z nich [Barlow, 1923].

Barbara Kellerová v roce 2014 publikovala studii, ve které tuto teorii potvrdila na základě poměru počtu jednotlivých typů pylových zrn prvosenek *Primula elatior* (L.) a *Primula vulgaris* nalezených na chycených jedincích samotářské včely *Anthrophora plumipes* (pelonoska hluchavková), které patří mezi zástupce včel s dlouhým sosákem, jenž je nutný pro dosáhnutí kalichu u hlubokých květních korun prvosenek. Tyto včely právě na sobě nesly větší množství malých pylových zrn z pin květů. Studie také dále dokázala rozložení pylu na sosáku včel, který byl rozlišen na proximální část - místo, kde sosák vyrůstá z hlavy, střední část a distální část - koncové části sosáku (zobrazeno na obrázku č. 10). Výsledky počítání pylových zrn jsou zobrazeny na obrázku č. 11, z čehož je patrné, že pyl z ulpíval na všech částech těla včely, nejméně však na distální části. Studie potvrdila předpokládanou teorii, že nízko položené prašníky u L-květů přenáší většinou pyl na střední části sosáku včel a naopak

pyl z vysoko položených prašníků S-květů včely nejvíce nesou na proximální části (blízko hlavy) [Keller a kol., 2014].

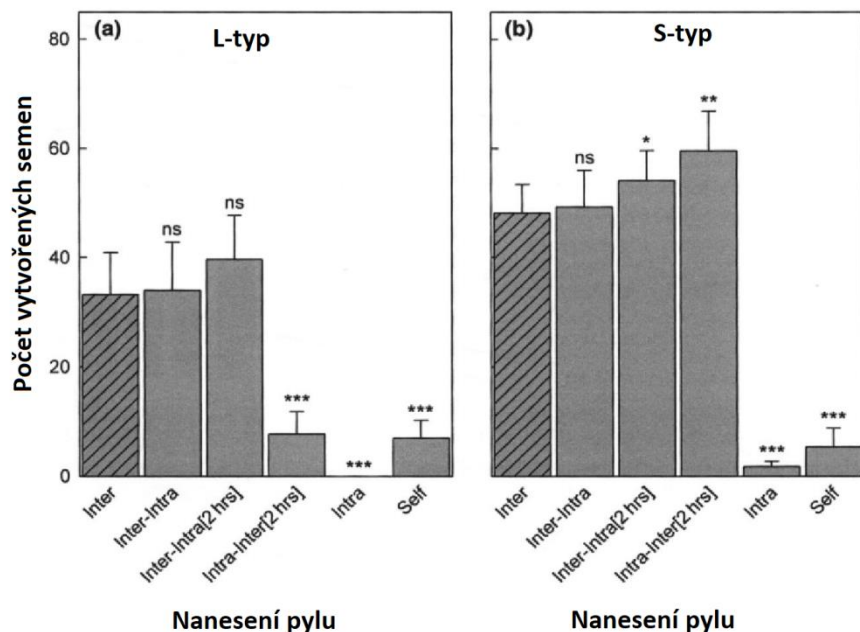


Obrázek č. 10 – Samotářská včela pelonoska hlucha vková /*Anthrophora plumipes*/ se sosákem rozlišeným na proximální, střední a distální část [Keller a kol., 2014]



Obrázek č. 11 (vlevo) – Graf znázorňující průměrnou distribuci pylu z rozlišených květních morf na jednotlivých částech sosáku včel [Keller a kol., 2014, upraveno]

Výzkum Kellerové (2014) navíc ještě potvrdil hypotézu vyšší biologické zdatnosti legitimně (inter-morfně) opylených květů, kdy květy opylené nelegitimně (intra-morfně) nebo pylem stejného jedince poskytly daleko menší množství semen než ty, ke kterým se dostal kompatibilní pyl, což znázorňuje obrázek č. 12. U nelegitimního opylení tak nejspíš často ani nedocházelo k samotnému oplodnění [Keller a kol., 2014].



Obrázek č. 12 – Graf znázorňující počet vyvíjejících se semen u prvosenek opylených různými způsoby (včetně jejich kombinací) u L-tytu a S-tytu zvlášť [© Keller a kol., 2014, upraveno]

## 6 Genetické aspekty heterostylie

Pro pochopení evoluce heterostylie je nezbytné objasnit její genetickou podstatu, právě proto byla genetika heterostylie jedním z prvních a nejdůležitějších témat, kterým se vědci při zkoumání heterostylie zabývali. Již v roce 1905 pánové William Bateson a R. P. Gregory publikovali studii, ve které zkoumali dědičnost květních morf pomocí křížení a sledování štěpných poměrů vzniklých potomků na základě Mendelových zákonů, které byly jako nový vědecký objev v té době populární. Dospěli k závěru, že u jimi zkoumaného druhu, *Primula sinensis*, je genová exprese těchto znaků kódovaná dvěma alelami – dominantní S a recesivní s. Přítomnost alely S kóduje krátkočnělný typ, z čehož vyplývá, že dlouhočnělnost je vlastností recesivních homozygotů – ss. V přírodě se tedy nejčastěji vyskytují genotypy Ss (heterozygotní, krátký pestík) a ss (recesivně homozygotní, dlouhý pestík). To právě zaručuje při reciprokém křížení právě v průměru 50-ti procentní zastoupení obou květních morf u divokých rostlin. Ideální štěpný poměr tedy logicky vychází 1:1 [Bateson a Gregory, 1905]. Právě díky způsobu reciprokého křížení, kdy zpravidla dochází ke křížení opačných květních morf, je genotyp SS (dominantní homozygot) v přírodě jen velmi vzácný a fenotypově odpovídá krátkočnělnému (thrum) typu stejně jako heterozygotní typ Ss [Viullemier,

1967]. Z tohoto pravidla tvoří výjimku pouze někteří zástupci čeledi *Plumbaginaceae* (olověncovité), u kterých se zdá, že dlouhočnělečný typ je homozygot [Baker, 1966].

Pozdější podrobnější genetické analýzy dokázaly, že alela S je supergen, který je v DNA kódován více geny. Průlomovou studií v tomto ohledu byla práce Alfreda Ernsta z roku 1936, který spolu křížil druhy *Primula hortensis* a *Primula viscosa* a popsal jedince heterostylních rostlin s neobvyklými kombinacemi znaků, jako jsou dlouhé pestíky a dlouhé tyčinky u L-typu a krátké pestíky a krátké tyčinky u S-typu. Bylo také zjištěno, že i velikost pylu, která v tomto ohledu hraje roli, je geneticky oddělitelná od délky čnělky. Vznikaly totiž i rostliny s nekompatibilním pylem, kdy pylová zrna po opylení nedokázala prorůst pylovou láčkou až k vaječným buňkám. Na základě dědičnosti znaků, popsaných u rostlin s neobvyklými fenotypy bylo zjištěno, že nové morfy jsou kódovány novými alelami v lokusu S, což vedlo k domněnce, že původně popsaná alela S představuje alespoň 3 odlišné, avšak velmi těsně spojené geny, které jsou zodpovědné za jednotlivé rysy heterostylie. Křížením bylo vytvořeno 8 možných kombinací těchto tří sad charakterových rozdílů [Ernst, 1936], ale nikdy nebyly pozorovány žádné jiné kombinace [Ernst, 1955; Charlesworth a Charlesworth, 1979a].

D. Lewis ve své studii z roku 1954 tyto genové formy označil jako G, S, I', I'', P a A. Písmeno G značí délku čnělky, S povrch stigmatu, I' nekompatibilitu čnělky, I'' nekompatibilitu pylu, P velikost nebo tvar pylu a A délku nitky [Lewis, 1954]. Existovaly návrhy, že u rodu *Primula* by mohl být supergen pro heterostylii kódován až devíti různými lokusy, ovšem rekombinovatelnost byla dosud zjištěna pouze u lokusů G, P a A popsaných (1936) Alfredem Ernstem [Lewis a Jones, 1992; Charlesworth a Charlesworth, 1979a].

Tyto genové formy jsou mezi sebou v těsné vazbě, díky čemuž se dědí jako jeden znak se všemi funkcemi umožňujícími pohlavní rozmnožování [Lewis, 1954]. U rostlin v přírodě se zřejmě všechny tyto alely vyskytují jako kombinace všech dominantních nebo všech recesivních, tedy gamety většinou nesou kombinaci GAP nebo gap. U jedinců popsaných Alfredem Ernstem tedy nejspíš muselo dojít k mutaci jedné z alel, jak se původně sám Ernst domníval, ovšem pozdější zkoumání Pamely a Dowricka z roku 1956 dospěly k závěru, že neobvyklé homostylní znaky u heterostylních rostlin vznikly pravděpodobně rekombinací alel v lokusu S, jak bylo dokázáno na příkladu *Primula obconica* [Pamela a Dowrick, 1956; Kappel a kol. 2017].

U vzácného druhu prvosenky *Primula oreodoxa*, která je endemitická pro horské oblasti západního Sečuánu v Číně, se homostylní jedinci vyskytují i v divoké populaci – viz obrázek

č. 13. Zde byla kromě dvou mendelovských alel “S” a “s” popsána ještě alela označená “Sh”, která je subdominantní - je tedy dominantní oproti alele s a recesivní oproti alele S. Poslední výzkumy o molekulární genetice distylie u prvosenek tedy spíše naznačují hemizygotní povahu genů na S-lokusu a zvyšují pravděpodobnost, že homostylie je spíše výsledkem mutace než rekombinace [Yuan a kol., 2019]



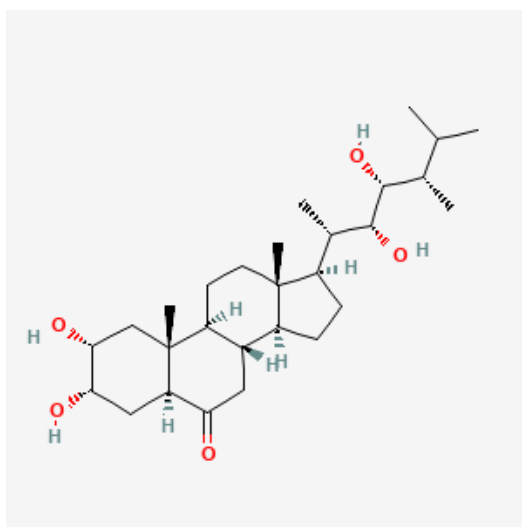
Obrázek č. 13: Květy u *Primula oreodoxa* znázorňující L-typ, S-typ a homostylní typy v různých úrovních herkogamie [© Yuan a kol., 2019, upraveno]

Již předchozí práce ShuaieYuana z roku 2017 mimo jiné dokázala, že právě výskyt homostylních jedinců této prvosenky je častější v oblastech s nižším výskytem opylovačů. U homostylních rostlin tak dochází k častějšímu samoopylení, díky čemuž mohou rostliny přežít i v oblastech, kde je hmyzu málo, a tudíž nemohou spoléhat na cizosprašnost [Yuan a kol., 2017].

### 6.1 Molekulárně-biologické vysvětlení heterostylie

Vysvětlení projevu daných znaků spočívá ve způsobu jejich genové exprese. Gen S by měl mimo jiné kódovat syntézu enzymu, označovaného jako CYP734A50, který rozkládá hormon - brassinosteroid zodpovědný za elongační růst buněk ve specifickém místě květu, a zabraňuje tak vzniku dlouhé čnělky – to by vysvětlovalo, proč je právě krátkočnělečnost dominantní vlastností, a ne dlouhočnělečnost [McClure, 2016].

Ošetření rostliny s krátkočnělečnou květní morfou brassinosteroidy má za následek vytvoření květů podobných dlouhočnělečné morfě. Záměrné potlačení exprese enzymu CYP734A50 u příkladu krátkočnělečných rostlin druhu *Primula forbesii* vede k výskytu dlouhočnělečných květů. V přirozeně dlouhých čnělkách byla také naměřena vyšší koncentrace brassinosteroidu zvaného castasteron (jeho vzorec je na obrázku č. 14), zatímco v květech S-typu jsou jeho koncentrace prakticky nedetekovatelné. Tím by se dal vysvětlit přímý vliv castasteronu na délku samičích pohlavních orgánů. Stále však zůstává nevysvětlena otázka dimorfní polohy u pohlavních orgánů samčích - tedy u tyčinek [Huu a kol., 2016; McClure, 2016].



Obrázek č. 14: Chemický vzorec castasteronu – jednoho z brassinosteroidů (= fytohormonů podporujících dlouhý růst stonku), který má prokazatelné účinky na délku čnělky u prvosenek [© PubChem]

Teorie o vlivu castasteronu na růst čnělky by mohla vysvětlovat i samotný evoluční vývoj heterostylie v případě, že by předkové rodu *Primula* byly homostylní. Mutace, která je zmiňovaná Lloydem a Webbem (1992), by mohla souviset právě s tímto rostlinným hormonem, a tedy samotná dominantní alela S mohla takto vzniknout mutační cestou.

## 6.2 Genetická podstata tristylie

Genetická podstata znaků u tristylních druhů byla dlouho opomíjeným a málo prozkoumaným tématem [Vuilleumier, 1967]. Dědičností znaků u tristylních druhů se zabývala Darwinova vnučka Emma Nora Barlow, která v letech 1913 a 1923 publikovala pozorování dědičnosti znaků u tristylních druhů *Lythrum salicaria* a *Oxalis valvidiensis* [Barlow, 1913, 1923]. Zde byla stejně jako v případě genetiky distylie popsána Batesonem a Gregorem (1905) ze začátku proklamována hypotéza, že by L-typ byl recesivně homozygotní a S-typ nesl ve svém

genotypu epistatický faktor určující kráskou čnělku. Záhadou, která se však vymykala poznaným zásadám jednoduché genetiky bylo vysvětlení M-typu [Fisher, 1941]. Zkřížením S-typu nebo M-typu s L-typem vzniká v následném potomstvu stejný počet L-typů a M-typů. Fisher (1941) jako první přišel na to, že může existovat hypostatický faktor pro mid typ, a tento gen označil písmenem M. Epistáze genu S spočívá v tom, že přítomnost dominantní alely S způsobí vždy S-typ, bez ohledu na ostatní geny. Gen pro mid typ je maskován a projeví se pouze, je-li přítomen ss genotyp. Na obrázku č. 5 v kapitole o tristylii jsou tyto genotypy vyznačeny na příkladu tristylní tokozelky *Eichhornia*. Všechny teoretické genotypy a jim určené genotypy včetně možností křížení gamet jsou zobrazeny v tabulce č. 2.

gamety ♀/♂:	sm	Sm	sM	SM
sm	ssmm	Ssmm	ssMm	SsMm
Sm	Ssmm	SSmm	SsMm	SSMm
sM	ssMm	SsMm	ssMM	SsMM
SM	SsMm	SSMm	SsMM	SSMM

Tabulka č. 2 - Možnosti mendelovského křížení jednotlivých gamet s barevně označenými fenotypy: zelená = L-typ, modrá = M-typ, červená = S-typ

Současné genetické poznatky uvádí S a M jako supergeny, které mají mezi sebou volnou rekombinovatelnost [Barrett a Shore, 2008; Cruzan, 2018]. V přírodě se však běžně vyskytují kombinace ssmm (L-typ), Ssmm (S-typ), ssMm (M-typ) a SsMm (S-typ).

## 7 Projekt “Honba za petrklíči”

V současné době se výzkumu heterostylie věnuje celoevropský projekt *Honba za petrklíči!*, který koordinují vědci z Univerzity v Tartu a z nevládní organizace na ochranu přírody *Estonian Fund of Nature*. Princip tohoto projektu spočívá v mapování populace volně žijících rostlin prvosenky jarní *Primulaveris* a zaznamenávání četnosti výskytu jejích květních morf. Projekt byl poprvé spuštěn v Estonsku roce 2019 a od roku 2021 běží i v České republice a dalších evropských zemích. Projekt má za cíl zjistit vliv změn v krajině, jako například úbytek tradičně obhospodařovaných luk, na populaci volně žijících petrklíčů, zda došlo ke změnám poměru obou forem v přírodě. Data posbíraná v Estonsku odhalovaly systematicky vyšší výskyt jedinců s krátkočnělečnou (S-typ) formou [Web 6; Web 7]. Tyto odchylky v populačním složení se vyskytovaly častěji v menších populacích prvosenek a také v krajině s vyšší hustotou lidského osídlení. Do projektu *Honba za petrklíči!* se může zapojit každý

dobrovolník, u něhož ani není potřeba mít velké znalosti o biologii prvosenek, stačí následovat instrukce zveřejněné na webu [honbazapetrklici.cz](http://honbazapetrklici.cz).

## 8 Shrnutí a závěr

Ze současných známých faktů o heterostylii, kterým se tato práce věnuje, by se na závěr daly shrnout následující body:

- 1) Heterostylie je přírodní fenomén vyskytující se roztroušeně u mnoha často nepříbuzných rodů rostlin, a během evoluce vznikala i zanikala.
- 2) Heterostylie vznikla za účelem vyhnutí se samoopylení a tento účel podporuje řada dalších pomocných vlastností, jako je například rozdílná velikost pylových zrn.
- 3) Heterostylie pravděpodobně vznikla náhodou při mutačně ovlivněném výskytu jedinců s odlišnou délkou čnělek a jejich dalším křížením s ostatními jedinci.
- 4) Dlouhočnělečný fenotyp (L-typ, pin) je podmíněn recesivně homozygotnímu (ss) genotypu, a krátkočnělečný fenotyp (S-typ, thrum) je naopak podmíněn heterozygotnímu (Ss) a ve zcela ojedinělých případech dominantně homozygotnímu (SS) genotypu.
- 5) Distylní morfy se v přírodě vyskytují často v poměru 1:1.
- 6) Pyl z heterostylních rostlin je přenášen na odlišných částech těla opylovačů, což podporuje reciproké oplodnění.
- 7) Při intra-morfním přenosu pylu často nedochází k oplození

## Reference:

- Bahadur, B. (1964). *POLLEN DIMORPHISM IN HETEROSTYLED OLDENLANDIA UMBELLATA*. *Rhodora*, 66, 56-60. <https://doi.org/10.2307/23306574>
- Bahadur, B. (1966). *Heterostyly in Oldenlandia scopulorum* bull. *Journal of Genetics*, 59(3), 267–272. <https://doi.org/10.1007/BF02984231>
- Baker, H. G. (1956). *Pollen dimorphism in the Rubiaceae*. *Evolution*, 10(1), 23–31. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1956.tb02826.x>
- Baker, H. G. (1958). *Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae*. *Journal West African Science Association*, 4, 9-24. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1570009750919434240>
- Baker, H. G. (1966). *THE EVOLUTION, FUNCTIONING AND BREAKDOWN OF HETEROMORPHIC INCOMPATIBILITY SYSTEMS. I. THE PLUMBAGINACEAE*. *Evolution*, 20(3), 349–368. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1966.tb03371.x>
- Barlow, N. (1913). *Preliminary note on heterostylism in oxalis and lythrum*. *Journal of Genetics*, 3(1), 53–65. <https://doi.org/10.1007/bf02981564>
- Barlow, N. (1923). *Inheritance of the three forms in trimorphic species*. *Journal of Genetics*, 13(2), 133–146. <https://doi.org/10.1007/bf02983049>
- Barrett SCH (1993) *The evolutionary biology of tristylly*. In: Futuyma D, Antonovics J (eds) *Oxford surveys in evolutionary biology*, vol 9. Oxford University Press, Oxford, UK, pp 283-326. <https://cir.nii.ac.jp/crid/1570291224987614208>
- Barrett, S. C. H., & Cruzan, M. B. (1994). *Incompatibility in heterostylous plants*. *Genetic Control of Self-Incompatibility and Reproductive Development in Flowering Plants*, 189–219. [https://doi.org/10.1007/978-94-017-1669-7\\_10](https://doi.org/10.1007/978-94-017-1669-7_10)
- Barrett, S. C. H., & Shore, J. S. (2008). *New Insights on Heterostyly: Comparative Biology, Ecology and Genetics*. *Self-Incompatibility in Flowering Plants*, 3–32. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-68486-2\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-540-68486-2_1)
- Bateson, W., & Gregory, R. P. (1905). *On the Inheritance of Heterostylism in Primula*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 76(513), 581–586. <https://doi.org/10.1098/rspb.1905.0049>
- Begon, Michael, Colin R. Townsend, and John L. Harper. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed. Malden, MA: Blackwell Pub., Print. ISBN: 978-1-4051-1117-1

- Charlesworth, D., & Charlesworth, B. (1979, a). *A Model for the Evolution of Distyly*. *The American Naturalist*, 114(4), 467–498. <https://doi.org/10.1086/283496>
- Charlesworth, B., & Charlesworth, D. (1979, b). *The Maintenance and Breakdown of Distyly*. *The American Naturalist*, 114(4), 499–513. <https://doi.org/10.1086/283497>
- Cruzan, M. B. (2018). *Evolutionary biology: a plant perspective*. New York, New York: Oxford University Press. ISBN 978-0-19-088267-9
- Curtis, William. (1777). *Flora Londinensis, or, Plates and descriptions of such plants as grow wild in the environs of London : with their places of growth, and times of flowering, their several names according to Linnæus and other authors : with a particular description of each plant in Latin and English : to which are added, their several uses in medicine, agriculture, rural œconomy and other arts*. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.62570>
- Darwin, C. (1862). *On the Two Forms, or Dimorphic Condition, in the Species of Primula, and on their remarkable Sexual Relations*. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Botany*, 6(22), 77–96. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1862.tb01218.x>
- Darwin, C. R. (1877). *The different forms of flowers on plants of the same species*. London: John Murray. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511731419>
- De Vos, J. M., Hughes, C. E., Schneeweiss, G. M., Moore, B. R., & Conti, E. (2014). *Heterostyly accelerates diversification via reduced extinction in primroses*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1784), 20140075–20140075. <https://doi.org/10.1098/rspb.2014.0075>
- van Dijk W. (1943). *La découverte de l'hétérostylie chez Primula par Ch. de l'Écluse et P. Reneaulme*. *Nedlandsch Kruidkundig Archief* 53: 81– 85.
- Dulberger, R. (1992). *Floral Polymorphisms and Their Functional Significance in the Heterostylous Syndrome*. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics*, 41–84. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2\\_3](https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_3)
- Dvořáková M. (1997): *Lythrum L. – kyprej*. – In: Slavík B., Chrtek J. jun. & Tomšovic P. (eds), *Květena České republiky 5*, p. 53–60, Academia, Praha. [Lythrum salicaria – kyprej vrbice • Pladias: Databáze české flóry a vegetace](#)
- Ernst, A. (1936). *Heterostylie-Forschung*. *Zeitschrift Für Induktive Abstammungs- Und Vererbungslehre*, 71(1), 156–230. <https://doi.org/10.1007/BF01848862>
- Ernst, A. (1955). *Self-fertility in monomorphic Primulas*. *Genetica*, 27(1), 391–448. <https://doi.org/10.1007/bf01664170>

- Fisher, R. A. (1941). *The theoretical consequences of polyploid inheritance for the mid style form of *Lythrum salicaria**. *Annals of Eugenics*, 11(1), 31–38.  
<https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1941.tb02268.x>
- Ganders, F. R. (1979). *The biology of heterostyly*. *New Zealand Journal of Botany*, 17(4), 607–635. <https://doi.org/10.1080/0028825x.1979.1043257>
- Gilmartin, P. M. (2015). *On the origins of observations of heterostyly in *Primula**. *New Phytologist*, 208(1), 39–51. <https://doi.org/10.1111/nph.13558>
- Gomez, B., Daviero-Gomez, V., Coiffard, C., Martin-Closas, C., & Dilcher, D. L. (2015). *Montsechia*, an ancient aquatic angiosperm. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(35), 10985–10988.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.1509241112>
- Hildebrand, F. (1867). *Die Geschlechter-Vertheilung bei den Pflanzen*. Engelmann, Leipzig. <https://doi.org/10.5962/BHL.TITLE.50760>
- Huu, Cuong Nguyen, & Christian Kappel, Barbara Keller, Adrien Sicard, Yumiko Takebayashi, Holger Breuninger, Michael D Nowak, Isabel Bäurle, Axel Himmelbach, Michael Burkart, Thomas Ebbing-Lohaus, Hitoshi Sakakibara, Lothar Altschmied, Elena Conti, Michael Lenhard (2016) *Presence versus absence of CYP734A50 underlies the style-length dimorphism in primroses*. *eLife* 5:e17956  
<https://doi.org/10.7554/eLife.17956>
- Kalina, Tomáš, & Váňa, Jiří. (2005) *Sinice, řasy, houby, mechorošty a podobné organismy v současné biologii*. Praha: Karolinum. ISBN:80-246-1036-1
- Kappel, C., Huu, C. N., & Lenhard, M. (2017). *A short story gets longer: recent insights into the molecular basis of heterostyly*. *Journal of Experimental Botany*, 68(21-22), 5719–5730. doi:10.1093/jxb/erx387 <https://doi.org/10.1093/jxb/erx387>
- Keller, B., Thomson, J. D., & Conti, E. (2014). *Heterostyly promotes disassortative pollination and reduces sexual interference in Darwin's primroses: evidence from experimental studies*. *Functional Ecology*, 28(6), <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12274>
- Köhler, E. (1973). *Über Einen Bemerkenswerten Pollendimorphismus in der Gattung *Waltheria* L. Grana*, 13(1), 57–64. <https://doi.org/10.1080/00173137309428844>
- Levin, D. A. (1968). *The Breeding System of *Lithospermum caroliniense*: Adaptation and Counteradaptation*. *The American Naturalist*, 102(927), 427–441.  
<https://doi.org/10.1086/282556>

- Lewis, D. (1954). *Comparative Incompatibility in Angiosperms and Fungi*. *Advances in Genetics*, 235–285. [https://doi.org/10.1016/s0065-2660\(08\)60131-5](https://doi.org/10.1016/s0065-2660(08)60131-5)
- Lewis, D. (1982). *Incompatibility, Stamen Movement and Pollen Economy in a Heterostyled Tropical Forest Tree, Cratoxylum formosum (Guttiferae)*. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 214(1195), 273–283. <https://doi.org/10.1098/rspb.1982.0010>
- Lewis, D.; Jones, D. A. (1992). *The Genetics of Heterostyly. Evolution and Function of Heterostyly*. Springer Berlin Heidelberg, pp. 129–150. ISBN: 978-3-642-86658-6 [https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_5)
- Li, J., Cocker, J. M., Wright, J., Webster, M. A., McMullan, M., Dyer, S., ... Gilmartin, P. M. (2016). *Genetic architecture and evolution of the S locus supergene in Primula vulgaris*. *Nature Plants*, 2(12). <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.188>
- Lloyd, D. G., & Webb, C. J. (1992). *The Evolution of Heterostyly*. *Monographs on Theoretical and Applied Genetics*, 151–178. [https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-642-86656-2_6)
- Mather, K., & De Winton, D. (1941). *Adaptation and Counter-Adaptation of the Breeding System in Primula: THE NATURE OF BREEDING SYSTEMS*. *Annals of Botany*, 5(2), 297–311. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087394>
- Mauseth, James D. (2014). *Botany: An Introduction to Plant Biology (5th ed.)*. Sudbury, MA: Jones and Bartlett Learning. ISBN:978-1-4496-6580-7.
- Mariotti, R., Pandolfi, S., De Cauwer, I., Saumitou-Laprade, P., Vernet, P., Rossi, M., ... Mousavi, S. (2021). *Diallelic self-incompatibility is the main determinant of fertilization patterns in olive orchards*. *Evolutionary Applications*, 14(4), 983–995. <https://doi.org/10.1111/eva.13175>
- McClure, B. (2016). *Reproduction: The genetic basis of heterostyly*. *Nature Plants*, 2(12). <https://doi.org/10.1038/nplants.2016.184>
- Mulcahy, D. L. (1965). *Heterostyly Within Nivenia (Iridaceae)*. *Brittonia*, 17(4), 349. <https://doi.org/10.2307/2805027>
- Mulcahy, D. L. (1975). *The Reproductive Biology of Eichhornia crassipes (Pontederiaceae)*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 102(1), 18. <https://doi.org/10.2307/2484592>
- Naiki, A. (2012). *Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization*. *Plant Species Biology*, 27(1), 3–29. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>

- Olesen, J. M. (1979). *Floral Morphology and Pollen Flow in the Heterostylous Species Pulmonaria obscura Dumort (Boraginaceae)*. *The New Phytologist*, 82(3), 757–767. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1979.tb01670.x>
- Ornduff, R. (1970). *Incompatibility and the Pollen Economy of Jepsonia parryi*. *American Journal of Botany*, 57(9), 1036–1041. <https://doi.org/10.2307/2441268>
- Ornduff, R. (1972). *THE BREAKDOWN OF TRIMORPHIC INCOMPATIBILITY IN OXALIS SECTION CORNICULATAE*. *Evolution*, 26(1), 52–65. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1972.tb00173.x>
- Ornduff, R. (1977). *An unusual homostyle in Hedyotis caerulea (Rubiaceae)*. *Pl Syst Evol* 127, 293–297. <https://doi.org/10.1007/BF00985992>
- Ornduff, R. (1978). *Features of Pollen Flow in Dimorphic Species of Lythrum Section Euhyssopifolia*. *American Journal of Botany*, 65(10), 1077–1083. <https://doi.org/10.2307/2442324>
- Ornduff, R. (1979). *Pollen flow in a population of Primula vulgaris Huds*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 78(1), 1–10. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1979.tb02181.x>
- Ornduff, R. (1988). *Distyly and incompatibility in Villarsia congestiflora (Menyanthaceae), with comparative remarks on V. capitata*. *Plant Systematics and Evolution*, 159(1-2), 81–83. <https://doi.org/10.1007/BF00937426>
- Pamela, V., & Dowrick, J. (1956). *Heterostyly and homostyly in Primula obconica*. *Heredity*, 10(2), 219–236. doi:10.1038/hdy.1956.19 <https://doi.org/10.1038/hdy.1956.19>
- Pandey, K. K., & Troughton, J. H. (1974). *Scanning electron microscopic observations of pollen grains and stigma in the self-incompatible heteromorphic species Primula malacoides Franch. and Forsythia x intermedia Zab., and genetics of sporopollenin deposition*. *Euphytica*, 23(2), 337–344. <https://doi.org/10.1007/BF00035876>
- Schill, R., Baumm, A., & Wolter, M. (1985). *Vergleichende Mikromorphologie der Narbenoberflächen bei den Angiospermen; Zusammenhängemit Pollen oberflächen bei heterostylen Sippen*. *Plant Systematics and Evolution*, 148(3-4), 185–214. <https://doi.org/10.1007/BF00985924>
- Schou, O. (1983). *The distyly in Primula elatior (L.) Hill (Primulaceae), with a study of flowering phenology and pollen flow*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 86(3), 261–274. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1983.tb00973.x>

- Barrett, S. C. H., & Shore, J. S. (1985). *Dimorphic Incompatibility in Turnera Hermannioides Camb. (Turneraceae)*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72(2), 259. <https://doi.org/10.2307/2399179>
- Vuilleumier, B. S. (1967). *The origin and evolutionary development of heterostyly in the angiosperms*. *Evolution*, 21(2), 210-226. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1967.tb00150.x>
- Yuan, S., Barrett, S. C. H., Duan, T., Qian, X., Shi, M., & Zhang, D. (2017). *Ecological correlates and genetic consequences of evolutionary transitions from distyly to homostyly*. *Annals of Botany*, 120(5), 775–789. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx098>
- Yuan, S., Barrett, S. C. H., Li, C., Li, X., Xie, K., & Zhang, D. (2018). *Genetics of distyly and homostyly in a self-compatible Primula*. *Heredity*. <https://doi.org/10.1038/s41437-018-0081-2>
- Web 1 – Pxhere.com.  
srcset="https://c.pxhere.com/photos/e1/f9/hibiscus\_pink\_hibiscus\_single\_bloom\_tropical\_blossom\_blooming\_pink\_bright-733709.jpg!d" alt="květ, rostlina, květ, okvětní lístek, letní, tropický, kvetoucí, růžový, flóra, keř, jasný, exotický, ibišek, Slézotvaré, single bloom, kvetoucí rostlina, porcelán růže, čínský ibišek, růžová ibišek, jednoletá rostlina, rostlina země, sléz rodina, Free fotobanka In PxHere">[https://c.pxhere.com/photos/e1/f9/hibiscus\\_pink\\_hibiscus\\_single\\_bloom\\_tropical\\_blossom\\_blooming\\_pink\\_bright-733709.jpg!d](https://c.pxhere.com/photos/e1/f9/hibiscus_pink_hibiscus_single_bloom_tropical_blossom_blooming_pink_bright-733709.jpg!d)
- Web 2 – ALPECOLe (2002-2007), *Sex at high altitudes: plant reproduction* (uzh.ch). [cit. 2023-07-27] <https://www.geo.uzh.ch/microsite/alpecole/static/course/lessons/18/18n.htm>
- Web 3 – M cruzan. 24 May 2020. *Flower morphology and genetic determination of tristily in Eichhornia paniculata*. *Creative Commons*. [cit. 2023-07-27] [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tristyly\\_in\\_Eichhornia\\_paniculata.png](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tristyly_in_Eichhornia_paniculata.png)
- Web 4 – University of East Anglia. 9 August 2015. *How 16th Century observations paved the way for Darwin's landmark study* (phys.org). [cit. 2023-07-27] <https://phys.org/news/2015-08-16th-century-paved-darwin-landmark.html>
- Web 5 – Dlouhý nebo krátký? | Ústav experimentální botaniky AV ČR, v. v. i. (cas.cz) [cit. 2023-07-27] <https://www.ueb.cas.cz/cs/content/dlouhy-nebo-kratky>
- Web 6 – Honba za petrklíči začíná - Botanický ústav AV ČR, v. v. i. (cas.cz) [cit. 2023-08-02] <https://www.ibot.cas.cz/cs/2021/04/01/honba-za-petrklici-zacina/>

- Web 7 – Honba za petrklíči! (honbazapetrklici.cz) [cit. 2023-08-02]  
<https://honbazapetrklici.cz/instrukce>
- PubChem – castasterone. <https://pubchem.ncbi.nlm.nih.gov/compound/133534>