

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí (B1601)

Studijní obor: Ochrana životního prostředí (1604R007)



Lívia Orlovská

**Antropogenní hybridizace mezi vybranými pěstovanými a volně rostoucími zástupci
z rodu *Malus* (Rosaceae)**

Anthropogenic hybridization between selected cultivated and wild relatives
from the genus *Malus* (Rosaceae)

Bakalářská práce

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

Praha, 2023

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto závěrečnou práci vypracovala samostatně a že všechny použité prameny jsou řádně uvedeny v seznamu literatury. Tištěná verze této práce je totožná s její elektronickou verzí vloženou do Studijního informačního systému. Zároveň prohlašuji, že tato práce ani její podstatná část nebyla použita k získání jiného či stejného akademického titulu.

V Praze dne 2. 1. 2023

Lívia Orlovská

Poděkování

Tímto bych ráda poděkovala Mgr. Markovi Slovákovi, Ph.D., svému vedoucímu práce, za jeho velkou pomoc během vzniku této práce. Zejména mu děkuji za obrovskou ochotu, konstruktivní kritiku a přátelský přístup. Děkuji také svým přátelům a rodině, za tvořivé prostředí a věcné poznámky.

Abstrakt

Hybridizace je důležitým hybatelem v evoluci rostlin, zároveň však může představovat hrozbu pro genetickou integritu druhů. Specifickým případem je genový tok indukovaný lidskou činností neboli antropogenní hybridizace, která představuje stále větší riziko pro genetickou diverzitu původních rostlinných druhů. V této práci je kromě teoretických poznatků o hybridizaci, introgresi a ochraně genetické diverzity, demonstrován význam a dopady antropogenní hybridizace a introgrese na příkladu modelového systému z rodu *Malus*. Rozborem dostupných studií na dané téma porovnávám a vyhodnocuji stav evropských populací divoce rostoucího druhu *Malus sylvestris*, který podléhá hybridizaci a introgresi především s pěstovaným druhem *Malus domestica*. Data vypovídají o běžně probíhající hybridizaci mezi těmito druhy v různé míře až do 37 % zastoupení hybridních jedinců v populaci. Významným je přitom lidský vliv, a to zejména prostřednictvím intenzifikace ve využívání krajiny, následkem kterého dochází k častějšímu střetu druhů a následnému genovému toku. Dostupné studie sledující hybridizaci mezi těmito druhy jsou však vesměs lokální a chybí ucelený pohled na danou problematiku. V České republice a na sousedním Slovensku dokonce podobné empirické studie s využitím genetických dat doposud úplně chybí. Z uvedeného vyplývá, že v konečném důsledku není možné jednoznačně zhodnotit míru celkového ohrožení populací *M. sylvestris* v Evropě a problematika vyžaduje další intenzivní studium.

Klíčová slova

Zemědělství, antropogenní hybridizace, domestikace, genová diverzita, introgrese, *Malus sylvestris*, Rosaceae, ochrana druhů

Abstract

Hybridization is an important driver of plant evolution, but it can also pose a threat to the genetic integrity of species. A specific case is gene flow induced by human activity, or "anthropogenic hybridization." In addition to theoretical knowledge about hybridization, introgression, and the protection of genetic diversity, this thesis presents its importance and impacts using the example of a model system from the *Malus* genus. By analyzing the available studies on the subject, I compare and evaluate the state of European populations of the wild species *Malus sylvestris*, which is subject to hybridization and introgression mainly with the cultivated species *Malus domestica*. The data indicate a common hybridization between these species to varying degrees, with up to 37 % of hybrid individuals in the population. The human effect is significant, particularly through the intensification of landscape utilization, which results in more frequent secondary contacts between species and subsequent gene flow. However, the available studies about hybridization between these species are mostly local, and a comprehensive view of the issue is lacking. Indeed, in the Czech Republic and Slovakia, there are presently no comparable empirical investigations utilizing genetic data. Overall, it implies that it is impossible to accurately assess the level of overall threat to the *M. sylvestris* population in Europe, and that the issue requires further investigation.

Key words

Agriculture, anthropogenic hybridization, domestication, genetic diversity, introgression, *Malus sylvestris*, Rosaceae, species protection

Obsah

1. Úvod.....	8
2. Hybridizace a introgrese.....	9
3. Důsledky hybridizace a introgrese – narušení reprodukční izolace	10
3.1. Genový tok jako faktor vymírání druhů	11
3.2. Role hybridizace a introgrese ve speciaci	11
4. Vliv lidské činnosti na šíření rostlin a hybridizaci	13
4.1. Antropogenní hybridizace	13
4.1.1. Vliv globální změny klimatu na hybridizaci	13
4.1.2. Vliv zavlečení nepůvodních druhů na hybridizaci	14
4.1.3. Vliv narušení biotopu a vzniku nových stanovišť na hybridizaci	14
5. Kulturní a divoce rostoucí druhy.....	15
5.1. Domestikace a vznik kulturních plodin.....	15
5.1.1. Domestikace ovocných dřevin	16
5.2. Riziko hybridizace mezi kulturními a divokými druhy.....	16
6. Hybridizace a ochrana	18
6.1. Postavení hybridů v ochraně přírody.....	18
7. Rod <i>Malus</i> jako modelový systém	19
7.1. Antropohybridizace v rodě <i>Malus</i>	21
8. Případové studie hybridizace mezi <i>M. sylvestris</i> a <i>M. domestica</i>	22
8.1. Metody detekce hybridizace.....	22
8.2. Míra hybridizace v evropských populacích <i>M. sylvestris</i>	24
8.3. Riziko introgrese mezi <i>M. sylvestris</i> a <i>M. domestica</i>	25
8.4. Vnitrodruhová genová diverzita populací <i>M. sylvestris</i> v Evropě.....	27
8.5. Antropogenní vliv na hybridizaci <i>M. sylvestris</i> a <i>M. domestica</i>	28
8.6. Ohrožení druhu <i>M. sylvestris</i> v Evropě.....	28
8.7. Ochrana druhu <i>M. sylvestris</i>	29
8.7.1. Ochrana in-situ	29
8.7.2. Ochrana ex-situ.....	30
9. Závěr.....	31
10. Použitá literatura.....	33

1. Úvod

Mezidruhov \acute{a} hybridizace, \acute{c} i křížení, hraje významnou roli v evoluci rostlin, kdy může způsobit vznik nových druhů. Hybridizace a introgrese (zpětné křížení s rodičovským druhem) však může vést také k ohrožení méně početnějšího \acute{c} i konkurenčně slabšího druhu. Hybridizace může probíhat přirozeně nebo být indukovaná lidskou činností během její, z hlediska evoluce života na planetě, ne příliš dlouhé historie. Globální změna klimatu spolu s translokací druhů a změnou vlastností krajiny se považují za hlavní způsoby, jak lidstvo svou činností ovlivňuje mezidruhový tok genů. Pro tento proces, kdy lidská činnost ovlivňuje hybridizaci druhů je užívaný termín antropogenní hybridizace.

Zvláště důležitým je zaměření se na tok genů mezi zemědělskými plodinami a volně rostoucími příbuznými druhy, \acute{c} i přímo předky pěstovaných druhů. Introgrese mezi těmito druhy může být totiž obousměrná, a docházet tak ke vzájemnému vnášení genů do vyšlechtěných plodin \acute{c} i divokých druhů. To sice může mít i pozitivní důsledky, jelikož genový tok od planě rostoucích druhů do kultivarů dokáže vrátit plodinám vlastnosti ztracené procesem šlechtění. Na druhé straně, však může vést ke snížení plodnosti \acute{c} i jiných žádaných vlastností plodin, ale především v případě genového toku z kultivarů do původních druhů může po promíchání jejich genetického materiálu docházet k ohrožení původního genofondu, a tak ke přímému ohrožení existence divokých druhů.

Tato bakalářská práce si klade za cíl přinést ucelený teoretický základ o antropogenně způsobené hybridizaci, a to zejména mezi vybranými pěstovanými a volně rostoucími zástupci rodu *Malus* (Rosaceae). Jako modelový příklad, svou pozornost zaměřuji na dvojici druhů pěstované *Malus domestica* a divoce rostoucí druh *Malus sylvestris*. Tyto druhy jsou vhodnými modely, jelikož hybridizace mezi nimi byla již nějakou dobu pozorována. *Malus sylvestris* je zároveň původním evropským druhem, a tak si získává zájem nejen šlechtitelů, ale také botaniků a ochranářů. Využití genetických metod v posledních desetiletích přinesly přesnější data a nová zjištění co umožňuje lepší vhlad do této problematiky. Zvyšující se počet vědeckých studií na téma hybridizace mezi planými a pěstovanými jabloněmi tak podněcuje k potřebné a chybějící sumarizaci poznatků v kontextu a hodnocení stavu populací *Malus sylvestris* v Evropě. V práci proto budu kromě rešerše zaměřené na různé aspekty hybridizace a introgrese, rozebírat i vědecké studie na dané téma v Evropě, se snahou o zasazení do kontextu situace v České republice.

2. Hybridizace a introgrese

Hybridizace je předmětem zájmu evolučních biologů, jelikož hrála významnou roli v evolučním vývoji spousty druhů jak rostlin tak i živočichů (Goulet et al. 2017; Arnold 1997; Bullini 1985). Hybridizaci je věnována pozornost už od dob Linného, ačkoli názory na její význam a důsledky se liší a během historie zkoumání se vyvíjeli (Arnold 1997; Taylor a Larson 2019). Pohledy botaniků a zoologů se lišily, kdy zejména botanici vnímali hybridizaci jako zdroj nové variability která může vyústit do vzniku nových druhů, a tedy její výzkum jim umožňuje náhled do evolučních procesů a historie (Harrison 1993; Soltis a Soltis 2009). Zoologové naopak zastávali názor, že hybridizace působí jako škodlivý činitel působící proti vzniku druhů z důvodu časté neplodnosti hybridních potomků (Arnold 1997). Mezidruhově hybridizace se přitom účastní nejméně 25% rostlinných a 10% živočišných taxonů (Mallet 2005).

Pojem hybridizace může být různě široce definován, ale v zásadě vyžaduje přijetí konceptu druhů, pokud hybridy podle zjednodušené definice vnímáme jako jedince vzniklé křížením mezi dvěma rozdílnými druhy (Rieseberg a Carney 1998). Dochází-li k hybridizaci mezi třemi a více taxony, používá se potom pro soubor těchto druhů pojem syngameon. Jedná se o skupinu druhů, která se mezi sebou může často či příležitostně křížit (Buck a Flores-Rentería 2022). V počátcích studia hybridizace, byla definice druhů závislá od sterility jejich potomků vzniklých křížením. Pokud je biologický druh definován jako soubor populací schopných se mezi sebou plodně křížit a současně je reprodukčně oddělen od jiných, více méně příbuzných druhů, nemělo by k mezidruhově hybridizaci docházet. Jinými slovy, morfologicky či fyziologicky odlišní jedinci či populace v rámci druhu (například pěstované odrůdy) produkují po křížení plně plodné potomstvo, zatímco potomci vzniklí křížením odlišných druhů jsou sterilní (Harrison 1993). Jsou-li tedy dva druhy dostatečně reprodukčně izolované, nevznikají plodní hybridy a nebude docházet ke slučování do jedné populace (Barton a Hewitt 1985). K hybridizaci však dochází v hybridních zónách, oblastech styku dvou geneticky odlišných populací (druhů), nazývaných také ekotony (Barton a Hewitt 1985; Harrison 1993; Taylor et al. 2015). Existence hybridních zón tak narušuje definici biologického druhu, jako reprodukčně oddělené populace (Harrison 1993). Podle Arnolda (1997) však nelze mluvit v případě přírodní hybridizace o zcela neplodném potomstvu, protože křížení mezi dvěma geneticky odlišnými populacemi vede velmi často ke vzniku alespoň několika částečně fertálních jedinců. Autor tedy používá definici nezávislou od konceptu biologického druhu kdy „přírodní hybridizace zahrnuje úspěšné křížení v přírodě mezi jedinci dvou populací nebo skupiny populací, které jsou rozlišitelné na základě jedné nebo více dědičných vlastností“ (Arnold 1997).

S pokrokem možností genetického výzkumu je zřejmé, že hybridizace je mnohem častější než se předpokládalo a že hrála významnou roli v evolučním vývoji různorodé škály druhů (Taylor a Larson 2019). Kupříkladu, mezi živočišnými druhy proběhl přenos genů mezi ledním medvědem (*Ursus maritimus* Phipps.) a severoamerickým medvědem hnědým (*Ursus arctos* L.), ke kterému došlo narušením geografických reprodukčních bariér během posledního glaciálu (Cahill et al. 2018). Hybridizace se udála dokonce také v minulosti člověka, kdy v období pleistocénu došlo ke křížení v rámci linií hominidů, mezi neandrtálci a moderními lidmi (Ackermann et al. 2019; Sankararaman et al. 2014). V rostlinné říši

je hybridizace a její role v evoluci a vzniku druhů zvláště významná vysokou frekvencí výskytu (Soltis a Soltis 2009). Relativně detailně je prostudována kupříkladu u obilovin, například ovse (Loskutov 2001) či pšenice (Peng et al. 2011). Nejpěstovanější druh pšenice (*Triticum aestivum* L.) vznikl přirozenou hybridizací mezi pšenicí dvouzrnkou (*T. diccocom*) a mnohoštětem Tauschovým (*Aegilops tauschii* Coss.) (Peng et al. 2011).

Pokud hybridizací a zpětným křížením s rodičovským druhem dochází k přenosu části genomu od rodičovského druhu do hybridního potomka, mluvíme o introgresi (Suarez-Gonzalez et al. 2018). Při zpětném křížení jedinců první generace hybridů F_1 s jedním z rodičů, vzniká generace s různými kombinacemi vlastností mezi F_1 a původními rodiči, přičemž někteří jedinci budou těmto přímo podobní. Opakovaným zpětným křížením s rodičovským druhem vznikají potomci stále více podobní rodiči a s homogennějšími vlastnostmi v rámci generace. Po několika zpětných kříženích už nemusí být možné hybridy od původní rodičovské populace rozeznat (Anderson 1949). V případě, kdy ke zpětnému křížení dochází ve větší míře a hybridní jedinci se kříží i mezi sebou, vznikají tzv. hybridní roje (Rhymer a Simberloff 1996). Výskyt hybridních rojů je charakteristický pro hybridní zóny (Harrison 1993). Při hybridizaci nemusí vždy docházet k introgresi, například pokud jsou hybridní jedinci sterilní (Rhymer a Simberloff 1996). Z možných důsledků hybridizační události je však introgrese přesto nejčastějším jevem (Anderson 1949; Ottenburghs 2021).

3. Důsledky hybridizace a introgrese – narušení reprodukční izolace

Hybridizace může mít několik evolučních důsledků, a to jak pozitivních, tak i negativních z hlediska přežití a existence druhu. Na jedné straně může udržovat a zvyšovat diverzitu křížících se druhů nebo naopak oslabit populace až do té míry, že dojde k úplnému vyhynutí daného druhu (Todesco et al. 2016; Arnold 1997). Jak již bylo řečeno, pro úspěšnou hybridizaci a sledování tak její důsledků je nutné narušení reprodukčních bariér izolujících druhy od vzájemného křížení (Barton a Hewitt 1985). Způsoby reprodukční izolace je možné rozdělit do dvou skupin podle toho, jestli působí před křížením, tedy prezygotické bariéry nebo po křížení jako postzygotické bariéry (Rieseberg a Carney 1998). Mezi prezygotické bariéry patří rozdílné ekologické nároky, geografické rozložení populací, květní struktura, fenologie u rostlin či etologie a způsob páření u zvířat (Broz a Bedinger 2021; Rieseberg a Carney 1998). Bariéry působící po vzniku zygoty jsou buď závislé od prostředí (vliv vnějších podmínek prostředí na zdatnost potomstva) nebo způsobují sterilitu hybridního potomstva na základě chromozomové přestavby, rozdílnou ploidií či jinými změnami na úrovni genu. Tyto genetické změny znemožní dalšímu rozmnožování hybridního potomstva (Broz a Bedinger 2021; Rieseberg a Carney 1998). Kupříkladu, význam jednotlivých způsobů reprodukční izolace byl zkoumán na různých druzích rajčat z rodu *Solanum* L. Pozorovali zde výsledky hybridizace v závislosti na květní struktuře, preferenci opylovačů a přítomnosti pre a postzygotických bariér (Bedinger et al. 2011).

3.1. Genový tok jako faktor vymírání druhů

Druhy jsou ohroženy extinkcí z důvodu přelovení, ničení stanovišť, introdukcí nových často invazních druhů ale také řetězovým vymíráním zejména z důvodu extinkce klíčových druhů (Rhymer a Simberloff 1996). Také tok genů může snižovat diverzitu a vést až k zániku populací a druhů, zejména z důvodu vysoké konkurenceschopnosti hybridního potomstva v porovnání s rodičovskými druhy, ale také genetickou erozí původní populace (Burgarella et al. 2019). Introdukované druhy mohou způsobovat extinkci, pokud dojde k hybridizaci a introgresi s původními druhy (Rhymer a Simberloff 1996). Podle simulačních studií je hybridizace zřejmě nejrychlejší genetickou hrozbou pro existenci druhů a dokáže vést k extinkci vzácných druhů už v průběhu pěti generací. Na pravděpodobnost vymírání způsobené hybridizací má největší vliv konkurenceschopnost, schopnost samoopylení a počáteční velikost původní domácí populace. Samoopylení totiž snižuje hrozbu hybridizace a u větších populací původního druhu je nižší riziko outbreední deprese, tedy nižší riziko deprese v důsledku vnášení cizích alel. Větší populace jsou totiž díky své početné převaze vůči cizím jedincům a hybridům schopné eliminovat většinu nevhodných alel cizího genomu (Wolf et al. 2001).

Existují dvě hlavní cesty, jak genetický tok vede k extinkci druhů a to demografickým či genetickým zaplavováním (Todesco et al. 2016). Křížili se populace dvou druhů s vysokou frekvencí a zároveň je vzniklé hybridní potomstvo neschopné se dále rozmnožovat, dochází k vyčerpání energie a k postupnému úhynu méně frekventovaného druhu. Tento jev se nazývá demografické zaplavování. U genetického zaplavování je hybridní populace alespoň částečně fertillní a v případě, že k hybridizaci dochází častěji nebo hybridní populace je životaschopnější, může dojít až k nahrazení původních rodičovských druhů novými hybridními jedinci (Todesco et al. 2016; Wolf et al. 2001). Demografické zaplavení tedy vede k úplnému odstranění vzácnějšího druhu (Todesco et al. 2016). Kupříkladu u australského původního druhu starčečka *Senecio pinnatifolius* A.Rich. je předpokládáno ohrožení demografickým zaplavením křížením se zavlečeným druhem *S. madagascariensis* Poir. (Prentis et al. 2007). Při genetickém zaplavování dochází ke ztrátě čistých rodičovských genotypů, které však částečně zůstávají zachovány v hybridní populaci potomků (Todesco et al. 2016), jak tomu bylo mezi původním druhem *Etheostoma osburni* Hubbs & Trautman a nepůvodním *E. variatum* Kirtland v západní Virginii. Pro tyto dva druhy představovaly vodopády reprodukční bariéru. Rybaření a užívání nepůvodních druhů jako návnad byl však pravděpodobně důvod střetu a hybridizace těchto druhů. Hybridní populace se již dál šířila bez pomoci člověka a způsobila ohrožení původního druhu genetickým zaplavením (Gibson et al. 2019). Ze studie literatury zabývající se těmito typům genetického ohrožení je u přírodní hybridizace pozorován častější výskyt genetického než demografického zaplavování (Todesco et al. 2016).

3.2. Role hybridizace a introgrese ve speciaci

Hybridizace je často stavěna jako protiklad speciace jakožto vzniku nových druhů (Goulet et al. 2017). Pokud však přijmeme hybridizaci jako speciální případ genetické rekombinace, lze na ni nahlížet jako na jeden z pěti procesů speciace společně s mutací, změnami vnějšího prostředí, izolací a náhodnými variacemi v malých populacích (Stebbins 1959; Soltis a Soltis 2009). Hybridizace může vést jednak

k adaptivní introgresi, tak přímo k hybridní speciaci (Wong et al. 2022). Adaptivní introgrese je pojem používaný v případech, kdy introgrese cizích alel vede ke zlepšení zdatnosti populace. Tyto alely jsou v populaci udržovány selekcí a může dojít i k jejich fixaci v genomu (Burgarella et al. 2019).

Během hybridizace může docházet u hybridních populací k přeskupení genomu. To může mít za důsledek potenciálně lepší adaptaci hybridů na podmínky, ale také reprodukční izolaci od původních rodičovských druhů (Wong et al. 2022). K adaptivní introgresi dochází, když jsou rodičovské populace málo reprodukčně izolované a může tak docházet k rychlé ekologické adaptaci (Anderson a Stebbins 1954). Genetická rozmanitost je zvláště důležitá k adaptaci na rychle měnící se podmínky prostředí, například způsobené globální změnou klimatu. Introgresí mohou nové varianty genů být vnášeny do populace a způsobit změnu ekologických vlastností (Burgarella et al. 2019). Význam adaptivní introgrese byl empiricky testován na rodě *Helianthus*, cíleným křížením dvou druhů slunečnic *Helianthus annuus* L. a *H. debilis* Nutt. Za vzniku hybridu *H. annuus texanus*. Shinners. Zpětnou hybridizací hybridu s *H. annuus* získala hybridní populace větší schopnost rezistence k herbivorním škůdcům než rodičovská populace (Whitney et al. 2006). Adaptivní introgrese tak může vést k lepší adaptaci na nové či měnící se podmínky a napomáhat rychlejší evoluci a diverzifikaci druhů (Burgarella et al. 2019). Speciace tedy může být podpořena adaptivní introgesí nebo přímo vznikem nových hybridních druhů a tvorbou reprodukčních bariér (Abbott et al. 2013; Nei a Nozawa 2011). Na druhou stranu adaptivní introgrese může být také spouštěčem invazivního chování. Křížením může jedinec získat lepší vlastnosti pro přežití v dané lokalitě a začít se chovat invazivně v porovnání s rodičovskými druhy (Ellstrand a Schierenbeck 2000; Anderson a Stebbins 1954).

Při hybridní speciaci dochází k vytvoření reprodukční bariéry, která chrání hybridní populaci před introgesí či dalším křížením s jinými druhy. Pro vznik nových druhů je však důležitá také ekologická divergence přímo spojená s (ne)přítomností vhodných ekologických nik (Rieseberg et al. 2003). S tím souvisí fakt, že ke vzniku nových druhů docházelo právě na častěji narušovaných stanovištích, kterých podmínky vytvářely a rozrůžňovaly ekologické niky (Anderson 1949; Arnold 1997). Hybridní první generace F_1 většinou nacházejí příznivé stanovištní podmínky na pomezí rodičovských druhů. Zatímco hybridní roje a druhá hybridní generace F_2 mohou mít široce diferencované nároky na prostředí a mohou tedy obývat širší spektrum nik než jejich rodiče (Anderson 1949; Grabenstein a Taylor 2018). Na druhé straně jedinci po opakované introgresivní hybridizaci budou ekologickými nároky více podobní jedním z rodičů (Wolf et al. 2001). V málo heterogenním prostředí proto lze očekávat větší výskyt segregace hybridů vzniklých introgesí a hybridů podobných rodičovským druhům. Nestabilní prostředí bude naopak vytvářet prostor pro ekologické oddělení nových druhů (Anderson 1949; Grabenstein a Taylor 2018).

Vznik druhů může dále probíhat bez nebo s procesem polyploidizace (De Storme a Geelen 2013; Soltis a Soltis 2009). Polyploidizace je dramatická chromozomální mutace zasahující celý genom, u které dochází ke zmnožení chromozomových sad na tři a více po hybridní události, a zejména u krytosemenných rostlin hraje důležitou roli v jejich evoluční historii (Nei a Nozawa 2011). Během hybridizace tedy může docházet ke zmnožení chromozomových sad, jak tomu bylo pozorováno u rodu *Helianthus* (Burke et al. 2004), který slouží často jako model pro studium polyploidizace (Rieseberg et al. 1999; Burke et al. 2004).

4. Vliv lidské činnosti na šíření rostlin a hybridizaci

4.1. Antropogenní hybridizace

Všechny činnosti, které vedou k pohybu populací či jedinců mohou potenciálně vést ke genetickému toku (Todesco et al. 2016). Aby došlo ke genetické výměně, je zapotřebí, aby se areály rozšíření druhů překrývaly. Globální klimatická změna, translokace druhů a změna či vznik nových stanovišť jsou způsoby, jakými člověk může ovlivnit frekvenci a důsledky hybridizačních událostí (Crispo et al. 2011).

Střet dříve izolovaných blízkých populací se slabou reprodukční bariérou indukovaný lidskou činností vede často k hybridizaci a následně může způsobovat změny v druhové diverzitě a životaschopnosti druhů (Crispo et al. 2011; Ottenburghs 2021). Antropogenně zapříčiněná hybridizace vede až z 80% k introgresi (Ottenburghs 2021). Podle Todesca se u 72% studií hybridních událostí s vlivem člověka uvádí hrozba vyhynutí, zatímco u přirozené hybridizace se jedná o 46% hrozbu (Todesco et al. 2016). Lidská činnost tak výše zmíněnými faktory může působit proti speciaci a snižovat přirozenou druhovou diverzitu (Olden et al. 2004). Rozeznat antropogenní hybridizaci od přirozené nemusí být jednoduchý úkol. V každém případě je to důležitá informace pro rozhodování o potenciální ochraně hybridů (Allendorf et al. 2001).

4.1.1. Vliv globální změny klimatu na hybridizaci

Prvním ze zmíněných způsobů lidského vlivu na hybridizaci a introgresi je globální klimatická změna. Geologické epochy jsou nazývány podle významných změn Země, proto se z důvodu globálního dosahu lidské činnosti pro současnou epochu zavedl termín antropocén (Lewis a Maslin 2015). Jedním z hlavních důvodů globálních změn klimatu jsou geomorfologické změny zemského povrchu a chemického složení atmosféry (Karl a Trenberth 2003). Zvyšování oxidu uhličitého v atmosféře a změny teploty na globální úrovni tedy podle některých autorů indikují počátek současné doby antropocénu (Lewis a Maslin 2015).

Změny teplot působí na veškerou biotu. Zvyšováním teploty dochází k posunu ekologických nik směrem k pólům a do vyšších nadmořských výšek (Thomas 2010). Následně změny klimatu determinují areál rozšíření druhů, interakci mezi druhy a mohou narušovat reprodukční bariéry druhů, čímž dochází k hybridizaci dříve ekologicky a geograficky reprodukčně oddělených druhů (Ottenburghs 2021; Thomas 2010). Důležitý je však rozdíl mezi živočichy a rostlinami, čímž je jejich schopnost pohybu (Inouye 2022). Rychlost migrace druhů, zejména přisedlých organismů jako jsou rostliny, je tak omezená a některé výzkumy naznačují, že by mohla být nedostačující pro současný trend globálního oteplování (Pearson 2006; McLachlan et al. 2005). Samozřejmě to neznamena, že k migraci rostlin nedochází, jenom tempo migrace je u rostlin pomalejší v porovnání se živočichy. Specifický problém představují nepůvodní druhy které mohou být více přizpůsobené na zvyšující se teploty a vyšší konkurenceschopností měnit složení původního společenstva po úspěšné invazi (Sujetovienė a Šveikauskaitė 2014). Oteplování tak může vést například k šíření introdukovaných a invazních druhů do horských oblastí z center zavlečení, jako jsou přístavy a města (Liedtke et al. 2020). Dalším z hlavních dopadů klimatické změny na biotu jsou změny v jejich fenologii, tedy posuny ve vegetačním období, čase kvetení či rozmnožování (Inouye 2022). Teplota

a fotoperioda je jedním ze základních faktorů určujících fenologii rostlin. Prolomení reprodukčních bariér spočívající v rozdílné fenologii tak logicky znovu vede k hybridizaci dříve oddělených druhů (Lamont et al. 2003).

4.1.2. Vliv zavlečení nepůvodních druhů na hybridizaci

Z hlediska původnosti můžeme druhy dělit podle relativně omezující definice na původní a nepůvodní. Původní taxony vznikly evolucí na daném místě, zatímco nepůvodní druhy byly člověkem nebo jiným vektorem vědomě či nevědomě translokovány ze svých původních stanovišť na nová místa. Toto rozdělení však v současné situaci klimatických změn přestává být dostačující. Globální oteplování způsobuje rozšiřování druhů mimo svoje původní areály a jakožto člověkem zapříčiněný stav by se podle zmíněné klasifikace tyto druhy měly považovat za nepůvodní. Přesná definice nepůvodních druhů je přitom důležitá z hlediska managementu a právní ochrany druhů (Essl et al. 2019).

V historii lidstva můžeme pozorovat několik významných milníků v šíření nepůvodních druhů do nových areálů rozšíření. Ke zlomovým obdobím došlo koncem středověku s objevením Ameriky a začátkem průmyslové revoluce. V obou těchto dobách došlo k nárůstu obchodu a transportu druhů. V současné éře globalizace se nacházíme v období největších biologických invazí v historii naší planety (Hulme 2009). Proto je možné translokaci a zavlečení nepůvodních druhů považovat za další významný mechanismus kterým lidská činnost ovlivňuje hybridizaci (Crispo et al. 2011).

Nekontrolovatelné rozšiřování nepůvodních druhů, neboli invaze (Lockwood et al. 2013), může mít za následek nahrazování původních druhů těmi rozšiřujícími se a nepůvodními taxony. Dochází tak ke stírání regionálních rozdílů a k homogenizaci taxonomického, genetického a funkčního složení rostlinných společenstev. Zavlečení nepůvodních druhů je v současnosti jedním z hlavních důvodů ochuzování druhové diverzity a podle modelů bude počet zavlečených druhů nadále stoupat (Seebens et al. 2021).

4.1.3. Vliv narušení biotopu a vzniku nových stanovišť na hybridizaci

Tok genů závisí na rozptylu populací v krajině (Holderegger a Di Giulio 2010). Z toho důvodu je antropogenní změna vlastností biotopu třetím významným mechanismem, který může vést ke změně frekvence toku genů mezi populacemi (Crispo et al. 2011). Reakce populací na dané změny jsou druhově specifické a mohou vést jak k zvýšení, tak i snížení genetického toku. Kupříkladu silniční komunikace může být pro druhy neprostupnou bariérou či zvyšovat jejich úmrtnost (Holderegger a Di Giulio 2010), čímž jsou populace izolované a tok genů mezi nimi je lidskou činností omezen. Naproti tomu může silnice představovat koridor pro šíření invazních i původních druhů (Brown et al. 2006; Holderegger a Di Giulio 2010). Všeobecně se však předpokládá, že ke zvýšení genového toku dochází zejména u synantropních druhů, kdy jejich rozšíření koreluje s lidskou činností (Leu et al. 2008). Výskyt hybridních rojů a introgrese je v současnosti pozorován zejména v oblastech významně narušených lidskou činností. Z toho lze předpokládat, že také přirozená disturbance vede k introgresi, což by podporovalo její roli v evoluci. Hybridizace a introgrese tak má význam zejména v nestabilním prostředí, které vytváří dočasné podmínky pro hybridní populaci (Anderson 1949; Grabenstein a Taylor 2018). Hybridní potomci mají jiné

behaviorální a genetické vlastnosti a také ekologické požadavky než jejich rodičovské populace. Tyto změny umožňují expanzi hybridní populace na nová stanoviště, kde může docházet k evolučním změnám a případně i speciaci (Arnold 1997; Grabenstein a Taylor 2018; Seifert et al. 2010). V narušeném prostředí a nových stanovištních podmínkách mají hybridní selektivní výhodu a předpokládá se tak, že introgrese napomáhala také při domestikaci druhů (Anderson a Stebbins 1954). I v minulosti člověk přímo či nepřímo při běžných činnostech, vytvářel nová stanoviště. Příkladem je produkce odpadků a hnoje, které poskytovaly zdroj dusíku plevelům. Člověk svým přesunem tak nevědomě rozšiřoval plevelní druhy a umožňoval jejich křížení. Z některých plevelů se následně vyvinuly pěstované druhy jako konopí, tykve či amarant (Anderson 1949).

Vliv typu krajiny na četnost hybridizace je ku příkladu zřejmý z výzkumu prováděném na dvou druzích ořešáků, původním *Juglans cinerea* L. a zavlečeným *J. ailantifolia* Carr. V odlesněné krajině byla hybridizace mezi těmito druhy běžná, zatímco i menší zalesněné území představovalo bariéru toku genů a chránilo původní druh před introgresí (Hoban et al. 2012). Disturbance může také vést k prolomení fenologických bariér. Dva druhy *Banksia hookeriana* Meisn. a *B. prionotes* Lindl. jsou spolu schopny se křížit a vytvářet hybridní roje. Bylo však pozorováno, že k hybridizaci dochází pouze na antropogenně disturbovaných stanovištích, jako jsou kraje silnic, ne však v přirozených nenarušených podmínkách, kde se vyskytují oba druhy současně. Důvodem byl posun období kvetení u jedinců na narušených stanovištích a tím prolomení fenologické bariéry (Lamont et al. 2003). Změnou hospodaření s krajinou měníme podmínky také pro opylovače. Opylující hmyz je pro velké množství druhů klíčový pro tok genů. Narušením krajiny a tím i jejich biotopu tak člověk nepřímo zasahuje do toku genů (Cornille et al. 2015).

5. Kulturní a divoce rostoucí druhy

5.1. Domestikace a vznik kulturních plodin

Lidská moc nad změnami přírody spočívá podle Darwina ve schopnosti přenášet druhy z jejich původních stanovišť na nová místa. Druh se tak ocitá v novém prostředí, které ho formuje svými specifickými podmínkami a člověk dále zasahuje svým výběrem ze vzniklých vlastností (Darwin 1868). V rámci zdomácnění (domestikace) tak probíhala evoluce pod selektivním tlakem člověka, který svým přímým či nepřímým výběrem formoval mnohé druhy (Anderson a Stebbins 1954). Plané druhy se tedy měnily především vlivem změny životních podmínek. Změnou zdrojů živin v okolí lidských sídel a skladbou druhového společenstva, podobně tak lidskou péčí. Člověk tak závlahou, hnojením či odplevelováním omezoval škodlivý vliv prostředí (Němec 1955).

Pro studium domestikace a původu druhů je však důležité definovat kdy je druh domestikován. Cornille (2014) definuje domestikované druhy jako „segmenty evolučních linií, které se liší od svých divokých předků v reakci na tlaky umělé selekce a lidskou kontrolu nad reprodukcí“. Domestikované plodiny tak vykazují nové specifické vlastnosti, kterými se odlišují od svých divokých předků. Dochází tak ke změnám v proporcích orgánů a způsobů rozmnožování. Kulturní rostliny v porovnání s původními volně rostoucími příbuznými mají vyšší produkční schopnost plodů a semen, na druhé straně ale mohou ztrácet

nebo oslabovat vlastnosti důležité pro šíření druhu jako je například schopnost šíření semen (pukání šešul, struků, vypadavost zrna). Další evoluční nevýhodou je, že se u kulturních rostlin vlivem člověkem indukované selekce oslabují nebo úplně ztrácí mechanické a chemické systémy obrany. To následně snižuje jejich životnost a schopnost bránit se vůči patogenům či herbivorům (Rod 1982). Soubor těchto změn je nazýván syndromem domestikace (Milla et al. 2015). Domestikace jednoletých plodin byla dobře prostudována, zatímco u víceletých vytrvalých druhů, jako je kupříkladu většina ovocných dřevin mírného pásu, jsou data často omezená (Gaut et al. 2015). Všeobecně však došlo ke změnám vlastností plodů směrem k pěstitelským požadavkům na velikost, chuť či barvu (Miller a Gross 2011). Jedním z významných aspektů při studiu vývoje domestikovaných plodin je nutné bádání po původu jejich divokých předků (Vavilov et al. 1992). Vavilov (1992) ve svém pojednání o původu kulturních rostlin vyslovuje teorii, která vychází z předpokladu, že v oblastech s největší diverzitou v rámci rodu se nachází místo původu domestikovaného druhu.

5.1.1. Domestikace ovocných dřevin

Jedním z učebnicových příkladů domestikace kulturních plodin jsou ovocné dřeviny. Ty byly pro člověka živícího se lovem a sběrem zajímavým předmětem sběru už i v jejich planých formách kvůli relativně velkým a chutným plodům. Ovoce bylo pro lidi významným zdrojem potravy dávno před tím, než jej začali pěstovat (Němec 1955). Plané formy ovocných dřevin vykazovaly velkou variabilitu díky své snadné křížitelnosti s příbuznými druhy a hybridizace byla zřejmě významným hybatelem v evoluci ovocných dřevin (Miller a Gross 2011; Němec 1955). Kříženci byly zdrojem rozmanité skladby vlastností, ze kterých si člověk vybíral ty nejvíce vyhovující. S nástupem zemědělského způsobu života počátkem neolitu 10 000 let př. n. l. začíná pěstování ovocných dřevin (Gaut et al. 2015; Němec 1955). Důležitým milníkem v pěstování některých ovocných dřevin je praxe roubování, tedy specifického způsobu vegetativního rozmnožování. Znalost roubování sahá pravděpodobně až do období Mezopotámie, kdy tento typ množení umožnil zachování kvalitních vlastností odrůd (Harris et al. 2002; Cornille et al. 2014). Jelikož se s nástupem zemědělství stal výnos zásadním kritériem, proto právě typ odrůdy představuje hlavní faktor zodpovědný za intenzifikaci produkce potravin. Jinými slovy, k intenzifikaci zemědělství by bez vysoce produkčních a rezistentních odrůd dojít nemohlo (Evans 1996).

Na druhou stranu, pěstování plodin má významný vliv na organismy v okolních biotopech. Jednou ze vzájemných interakcí mezi kulturní plodinou a okolními, zejména příbuznými druhy, může být zmiňovaná hybridizace a introgrese. Mezi domestikovanými druhy a jejich planě rostoucími příbuznými tak může docházet ke genetickému transferu a způsobit evoluční změny druhů (Ellstrand et al. 2002).

5.2. Riziko hybridizace mezi kulturními a divokými druhy

Množství domestikovaných druhů má svoje divoké předky a jejich areály rozšíření se často překrývají (Desplanque et al. 1999). Únik nebo vypouštění domestikovaných druhů do volné přírody ale představuje hrozbu pro místní divoké populace. Vedle predace, konkurence a zavlečení nemocí, tak představují vysoké riziko pro původní druhy také introgrese s domestikovanými jedinci a populacemi (Kidd et al. 2009). Jelikož se domestikací snižuje kondice plodin pro přežití v přirozených podmínkách, může introgrese

domestikovaných plodin do divoce rostoucích druhů způsobit snížení životaschopnosti divokých populací (Warschefsky et al. 2014). Domestikované populace mají také nízkou genetickou rozmanitost a šlechtitelský proces způsobil jednosměrné zaměření jejich vlastností, či kumulaci a fixaci škodlivých alel (Kidd et al. 2009; Desplanque et al. 1999). Křížením a introgresí do populací původních druhů mohou tak snižovat jejich genetickou diverzitu, není to však pravidlem (Kidd et al. 2009; Bartsch et al. 1999).

Hrozbu také představuje demografické zaplavování, kdy hybridy mají menší plodnost než divoká populace, čímž způsobí její vyčerpání a zánik (Haygood et al. 2003). K hybridizaci může docházet také mezi geneticky modifikovanými plodinami a jejich divokými příbuznými. Obava z úniku transgenů do původních populací přitom tkví zejména v možné invazivitě hybrida, který by získal odolnost vůči škůdcům (Chapman a Burke 2006).

Výzkumy na populacích vlka obecného (*Canis lupus* L.) v Evropě odhalily probíhající introgresivní hybridizaci s populacemi psů. Hybridní jedinci byli nalezeni zejména na okrajových oblastech areálu rozšíření, ale přes pozorovanou hybridizaci se populace udržují geneticky odlišené (Randi 2008). Výzkum proveden na kočkách divokých (*Felis sylvestris* Schreber.) a kočkách domácích (*Felis catus* L.) odhalil četnou hybridizaci a introgresi u populací v Maďarsku, zatímco populace v jiných zemích Evropy se kříží pouze příležitostně. Vysvětlením tohoto jevu může být krajinná struktura, kdy zemědělská krajina v Maďarsku byla obdělávaná spíše extenzivním způsobem. Menší políčka se střídala s obydleními a lesem, čímž vznikala větší plocha střetu mezi divokými a domácími kočkami (Randi 2008; Pierpaoli et al. 2003). Lze najít množství dalších příkladů v živočišné říši. Kupříkladu únik norka amerického (*Neovison vison* Schreber.) z kožešinových farem způsobil úbytek divoké populace norka a dalších lasicovitých šelem v důsledku zvýšené konkurence o zdroje (Kidd et al. 2009). Podobně, volně žijící losos americký (*Salmo salar* L.) je ohrožen hybridizací s lososy, kteří unikli z rybních farem při běžné manipulaci či větších nehodách. K únikům dochází v takové míře, že jedna třetina lososů táhnoucích do Evropských řek je uniklá z chovů a v některých řekách mohou dokonce převažovat nad původní divokou populací (McGinnity et al. 2003).

Podobně spontánní hybridizace domestikovaných plodin s divokou místní flórou není nijak výjimečná. U dvanácti ze třinácti nejdůležitějších zemědělských plodin byla pozorována hybridizace a introgrese s jejich divokými příbuznými. Jedním s důvodů je jejich pouze nedávné oddělení od divoké linie (Ellstrand et al. 1999). Tok genů z domestikovaných plodin do jejich divokých příbuzných ovlivňuje vlastnosti hybridní populace. Geneticky promíchané populace vzniklé křížením zemědělské plodiny a divoké populace jsou zpravidla odlišné od planého rodičovského druhu ve fenologii, plodnosti, množství biomasy a odolnosti vůči škodlivým vlivům prostředí (Mercer et al. 2006). Ve studiu hybridizace mezi pěstovanými a planě rostoucími slunečnicemi sledovali klíčivost a dormanci hybridů, vůči jejich rodičovským druhům. Tyto fenologické projevy totiž určují schopnost přežít v měnících se podmínkách prostředí. Jejich změna u hybridní populace proto znamená změnu fitness vůči rodičům. V případě studia na slunečnici roční (*Helianthus annuus*) byla klíčivost hybridní populace ve většině případů vyšší klíčivost u původního druhu (Mercer et al. 2006). Existuje další seznam druhů rostlinné říše, které podléhají introgresi z kulturních

plodin do divokých populací (Jarvis a Hodgkin 1999). Tok genů však může představovat problém i pro produkci kulturní plodiny. Pěstování cukrové řepy ztěžuje boj s plevelnou řepou, které původ je pravděpodobně hybridní. Předpokládá se, že plevelní řepa vznikla křížením mezi pěstovanou řepou a plevelní formou druhu (*Beta vulgaris* L.), čímž hybridní populace získala invazivní charakter (Desplanque et al. 1999). Opačný směr introgrese z divokých do domestikovaných populací je ale možné využít pro navrácení genetické diverzity pěstovaným plodinám, zejména k získání odolnosti vůči škodlivým vlivům prostředí. To může představovat pro zemědělce potenciál k adaptaci plodin na klimatickou změnu (Warschefsky et al. 2014).

6. Hybridizace a ochrana

Ochrana hybridů je kontroverzním tématem z důvodu možných přínosů i rizik pro původní společenstva druhů (Jackiw et al. 2015). Ochrana hybridních populací, pokud je zjištěna, může být prospěšná v situaci, kdy původní čistá populace je příliš malá a izolovaná. Hybridní jedinci tak mohou plnit ekologickou funkci nehybridního druhu nebo zvýšit genetickou variabilitu původní populace zasáhnoutou inbreední depresi (Geise 2004; Frankham 2015). Cílené křížení za účelem posílení inbreední populace však může také vést k outbreední depresi, tedy snížit zdatnost původní adaptované populace vnesením cizích genů (Edmands 2007). Podle metaanalýzy studií přitom obohacování inbreedních populací vedlo u 93% případů k příznivým účinkům, pakliže u nich bylo určeno nízké riziko outbreední deprese (Frankham 2015). Konzervační hodnota hybridů přitom závisí od kontextu, v jakém je posuzován. Jackiw (2015) ve své studii identifikoval ekologické a etické úvahy, které se nejčastěji uváděly ve člancích o ochraně hybridů. Genetika a evoluce, funkční role v ekosystému a zdatnost druhů byly ekologickými aspekty. Etickými úvahy byly pak sociální, společenská zodpovědnost za ochranu přírody a ekonomické, tedy nakládání s omezenými zdroji. Tyto důvody pro ochranu mohou přitom v různém kontextu mít pro zachování druhu příznivý nebo nepříznivý dopad. Je proto podle něj chybné považovat hybridy za jednoznačnou hrozbu (Jackiw et al. 2015).

6.1. Postavení hybridů v ochraně přírody

V právní ochraně přírody je dominantní ochrana druhové diverzity, přestože mezinárodní politika určuje chránit jak diverzitu druhovou, tak genetickou a ekologickou (Coates et al. 2018). Z 81 zkoumaných politik ochrany přírody USA a Kanady 16 % zmiňovalo management hybridů. K tomu pouze polovina z těchto politik umožňovala nějakou formu ochrany hybridních populací (Jackiw et al. 2015). Takzvaná „hybridní politika“ USFWS (United States Fish and Wildlife Service) vnímala jakoukoliv hybridizaci za škodlivou a nehodnou ochrany (Ellstrand et al. 2010). Tento názor však narážel na fakt, že velké množství druhů má ve své evoluční historii hybridní událost (Goulet et al. 2017; Arnold 1997). Kupříkladu vlk obecný (*Canis lupus*) je již od roku 1874 chráněným druhem ve Spojených státech amerických, za tuto dobu se podařilo jeho populaci zotavit. Molekulární data však odhalila hybridní původ jedinců na severovýchodě země. Genetickými analýzami byla zjištěna příměs genů kojota, což podpořilo zastánce pro zrušení ochrany vlka obecného v této oblasti a vedlo k petici za jeho odstranění ze seznamu ohrožených druhů (Geise 2004). Podobný problém nastal při snaze o reintrodukcii vlka v Yellowsonském národním parku. Striktní odmítavé

stanovisko přitom může vést až k vyhynutí původního čistého druhu, jak tomu bylo u druhu vrabce *Ammodramus maritimus nigrescens* Ridgway na východním pobřeží Floridy (O'Brien a Mayr 1991).

Hybridní politiky jsou často jednotně řešeny pro rostliny i živočichy, přestože je mezi těmito skupinami důležitý rozdíl. Zatímco vyšší živočichové se rozmnožují skoro výhradně pohlavně, u rostlin dochází často k nepohlavnímu klonálnímu rozmnožování (Maschinski a Whitham 1996). Management ochrany hybridních druhů je také proto nutno posuzovat pro jednotlivé situace zvlášť (Jackiw et al. 2015). Maschinski a Whitham (1996) navrhují v politikách o hybridech rozlišovat mezi přirozenými a tzv. exotickými hybridy, tedy hybridními jedinci, co vznikly křížením s nepůvodními druhy či antropogenní hybridizací. Jackiw (2015) vytvořil ve své studii zjednodušený rozhodovací model, který má napomáhat k rozhodování o ochraně hybridů. Vychází přitom z odlišné společenské hodnoty přirozených hybridů, antropogenních hybridů a hybridů neznámého původu a zdůrazňuje důležitost kontextu ve kterém je hybrid posuzován.

7. Rod *Malus* jako modelový systém

Rod *Malus* Mill. (*jabloň*) je vhodným kandidátem pro studium antropogenní hybridizace, jelikož zahrnuje hospodářsky významné druhy a hybridy, a to především nejčastěji pěstovaný druh *Malus domestica* Borkh. Na druhé straně do rodu také patří i původní evropský druh *Malus sylvestris* Mill., jehož populace se jeví být ohroženy různými faktory, hybridizací nevyjímajíc. Velkými a početnými ovocnými sady v krajině totiž vystavujeme divoký druh evropské jabloně *M. sylvestris* střetu s domestikovaným druhem. Nejedná se tedy o ojedinělé případy střetu, ale spíše o běžnou situaci v Evropě. Tuto domněnku potvrzují i četné studie z posledních let, které jsou níže rozebrány.

Rod *Malus* patří do čeledi Rosaceae (Růžovité). Čeleď je kosmopolitně rozšířená a zahrnuje v závislosti od taxonomického konceptu do 100 rodů a 2200-3000 druhů z čehož je velké množství hospodářsky významných pro okrasné či produkční účely (Folta et al. 2009; Liu et al. 2020; Li et al. 2021; Slavík et al. 1995). Fylogeneze v čeledi Rosaceae je kvůli časté apomixii, polyploidii a hybridizaci složitá a dochází v jejím taxonomickém uspořádání ke změnám (Zhang et al. 2017). Vývoj v technologiích sekvenování genomu však vedl k současnému členění čeledi (Xiang et al. 2017). Podle Angiosperm Phylogeny Group je čeleď Rosaceae monofyletická se třemi podčeleděmi Rosoideae, Amygdaloideae a Dryadoideae (Li et al. 2021; Stevens 2017). Podčeleď Amygdaloideae kam patří také jabloň, zahrnuje dřeviny s jednoduchými listy, gyneceum s méně než pěti plodolisty a vždy se dvěma vajíčky na plodolist (Stevens 2017). Podčeleď je bohatá na velkou diverzitu plodů jako souplodí měchýřků (*Aruncus*, *Spirea*), souplodí nažek, malvice (*Malus*, *Pyrus*, *Crataegus*, *Sorbus*) či peckovice (*Prunus*). Během evoluce došlo u některých rodů v čeledi Rosaceae k několika duplikacím celého genomu. To zřejmě způsobilo vznik charakteristického zdužnatělého hypanthia (češule) malvic rodů *Malus* a *Pyrus* či stromový vzrůst rodů v celé podčeledi Amygdaloideae (Xiang et al. 2017). Základní chromozomové číslo čeledi Rosaceae je $x = 7$ a 9 avšak s několika změnami a to například u rodu *Prunus* ($x = 8$) či *Malus* a *Pyrus* ($x = 17$) (Stevens 2017).

Rod *Malus* zahrnuje dřeviny křovitých i stromových forem s šupinovitě odlupčivou borkou šedočerné barvy. Pupy jsou špičaté až mírně zaoblené, kryté šupinami. Listy vyrůstající střídavě jsou jednoduché celistvé nebo až peřenolaločné se zpeřenou žilnatinou. Květy vyrůstají v řídkých chocholících. Kalich je pětičetný, srůstá s tyčinkami, a tak vytváří češuli (hypanthium). Korunních lístků je pět, jsou bílé až růžovočervené. Tyčinek je mnoho (10 a víc), gyneceum je synkarpní se 4-5 plodolisty. Semena bez endospermu s hnědým osemením se nacházejí po dvou v plodolistu. Plodem je malvice vznikající dužnatěním češule, její velikost a barva varíruje v závislosti od druhu nebo kultivaru (Slavík a Hejný 2003).

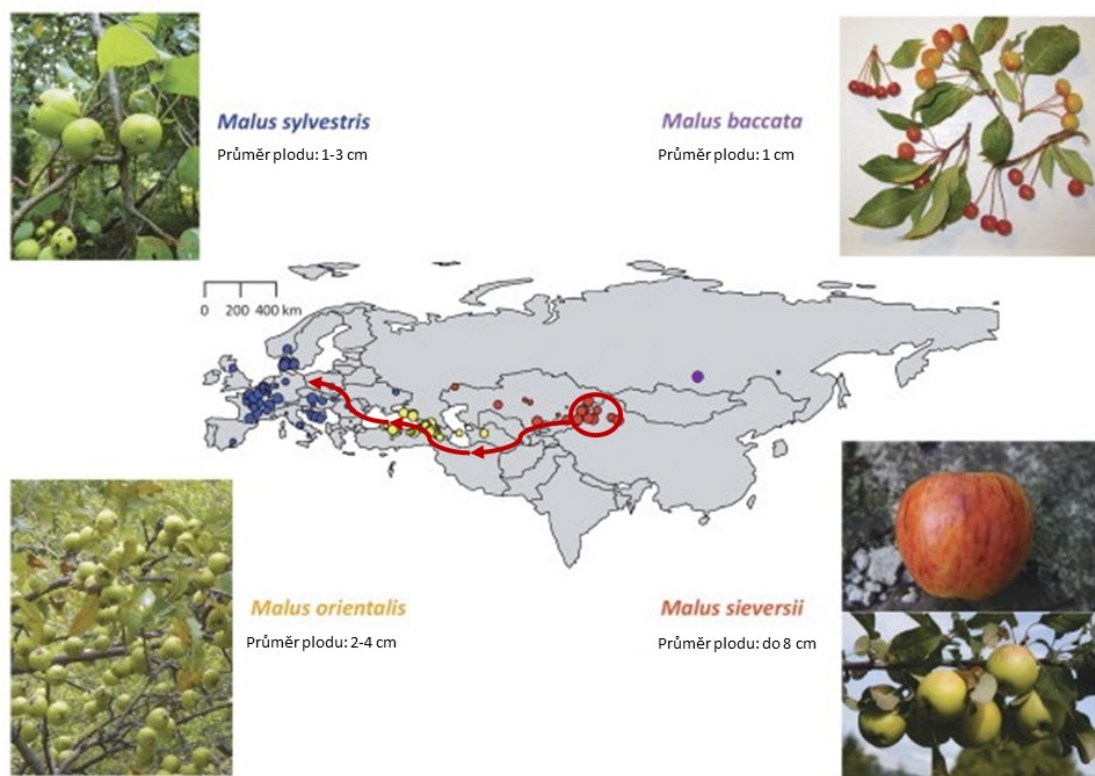
Rod zahrnuje asi 35 druhů v Eurasii a Severní Americe (Slavík a Hejný 2003). Zástupci rodu jsou především cizosprašní, některé druhy jsou ale také apomiktické (Kron a Husband 2009; Cornille et al. 2014; Volk et al. 2021). Z karyologického hlediska se nejčastěji vyskytují diploidní druhy s chromozomovým číslem $2n = 2x = 34$. Vzácněji pak triploidní druhy $2n = 3x = 51$ a tetraploidní $2n = 4x = 68$. U některých druhů, např. *M. coronaria* (L.) Mill. byly nalezeni jedinci s tetraploidním i triploidním genomem či u *M. domestica* s diploidním a triploidním genomem. Důvodem je zřejmě častý výskyt mezidruhově hybridizace a hybridní charakter druhů (Schuster a Büttner 1995).

Nejčastěji se setkáváme s pěstovaným zástupcem rodu *M. domestica*, která se dožívá 80-150 let. Druh je světlomilný, ale vyžaduje více humóznější a výživnější půdy než divoká *M. sylvestris*. Tento divoký druh roste na křovinatých výslunných stráních a dubinách, ale i v lužních lesích a suťoviskách. Druh je rozšířen v celé Evropě vyjma nejsevernějších oblastí a u Kavkazu je nahrazen druhem *Malus orientalis* Uglitzk. *M. sylvestris* se dožívá věku do 200 let (Slavík a Hejný 2003).

Plody jabloní patří v současnosti mezi nejdůležitější pěstované ovoce v mírném klimatickém pásmě (Cornille et al. 2014). Jablka jsou zdrojem cenných látek pro organismus, zpracovávají se na mošty, cidry, kompoty, sušené či jako stolové ovoce (Volk et al. 2015). Konzumace jablek pomáhá při prevenci vzniku onkologických a kardiovaskulárních onemocnění. Obsah příznivých látek však silně závisí na odrůdě (Kalinowska et al. 2014). Druh zaujímal několik tisíc kultivarů jabloní (Duralija et al. 2021; Slavík a Hejný 2003), v současnosti však přes velkou rozmanitost regionálně místních kultivarů, jsou pro světovou produkci plodů využívány pouze desítky vyšlechtěných kultivarů (Cornille et al. 2014; Duralija et al. 2021). V České republice je asi 1500 odrůd, z čehož je povolených pouze 27. Kvalitní odrůdy se množí vegetativně - štěpením na podnože vhodných kultivarů *M. domestica* nebo *M. sylvestris* (Slavík a Hejný 2003).

Divoké druhy jabloní jsou potravou pro lesní zvěř a plní ekologickou a krajinnou funkci (Cornille et al. 2014). Jsou také důležitým genetickým zdrojem pro tvorbu nových odolných odrůd k pěstování v šlechtitelství (Forte et al. 2002). Dochází však také k častému křížení mezi divoce rostoucími a pěstovanými druhy z důvodu jejich pěstování v oblastech přirozeného výskytu původních divokých druhů (Cornille et al. 2014).

Velký lidský zájem o studium jabloní je vidět také na skutečnosti, že celý genom *M. domestica*, konkrétně odrůda Golden delicious, byl v roce 2010 sekvenován jako desátý taxon v pořadí mezi rostlinnými druhy (Peace et al. 2019; Velasco et al. 2010). Rozklíčování genomu umožňuje urychlit šlechtění a odhalit geny



Obrázek 1. Schématické znázornění vyniku a migrace druhu *Malus domestica* ze Střední Asie do Evropy. Barevné symboly označují rozšíření vybraných původních druhů rodu *Malus*: *M. sieversii* (oranžová), *M. baccata* (fialová), *M. orientalis* (žlutá), *M. sylvestris* (modrá). *Malus sieversii* původně z pohoří Ťan-Šan se šířením semen za pomoci lidí a zvířat posouvala směrem na západ a během přesunu docházelo k toku genů mezi místními druhy, čímž postupně vznikl současný druh *M. domestica*. (Převzato z Cornille et al. 2014, upraveno)

8. Případové studie hybridizace mezi *M. sylvestris* a *M. domestica*

Zájem o studium hybridizace právě mezi druhy *M. domestica* a *M. sylvestris* je zřejmý z četných menších (46 jedinců) (Bitz et al. 2019) i rozsáhlých studií čítajících až 1889 jedinců (Cornille et al. 2015). Genetický tok mezi druhy *M. sylvestris* a *M. domestica* je přitom zřejmě obousměrný (Coart et al. 2006). K toku genu mezi těmito druhy dochází už od dob zavlečení *M. domestica* do Evropy asi před 1500 lety (Cornille et al. 2015).

Pro posouzení stavu populací druhu *M. sylvestris* z hlediska ohrožení hybridizací a introgresí jsem pro účely této bakalářské práce studovala patnáct vědeckých studií na toto téma. Studie jsou z let 2003 až 2021 pokrývající zejména západní (Německo, Belgie, Francie, Nizozemsko) a severní (Finsko, Dánsko, Británie) Evropu.

8.1. Metody detekce hybridizace

Ve sledovaných studiích zaměřených na výzkum hybridizace u jabloní byly využívány především dva typy metod, a to morfologické a genetické analýzy. Pro morfologické rozlišení *M. sylvestris* od domestikované jabloně či jejich hybridů se doporučuje používat morfologické znaky jak na vegetativních (délka výhonů a ochlupení listů) tak i generativních orgánech (rozdílný průměr plodu) (Larsen et al. 2006; Reim et al.

2012; 2013). Právě ochlupení možno považovat za jeden z nejvýznamnějších diskriminačních znaků pro morfologické rozlišování těchto druhů. Na druhé straně jeho posuzování (skorování) není bezproblémové, jelikož množství a umístění chlupů varíruje také na úrovni jedince či ontogenetického stádia orgánů (Wagner et al. 2014). Plody či květy v lesních porostech nejsou vždy přítomny a také nenesou jednoznačně odlišující znaky mezi druhy (Coart et al. 2003). Wagner (2014) totiž vypořoval, že hybridní jedinci měli pouze nepatrně větší plody od *M. sylvestris*, zatímco *M. domestica* se ve velikosti plodů výrazně odlišovala od divokého druhu i hybridů. Také rozptyl velikostí plodu se zvyšoval se zvyšujícím se zastoupením genomu *M. domestica* (Wagner et al. 2014). Morfologické znaky se proto považují jako nedostačující pro vymezení čistého druhu *M. sylvestris* (Larsen et al. 2006). Mnohem spolehlivější jsou genetické analýzy, tyto byly potom provedeny nejčastěji pomocí jáderných mikrosatelitů s využitím 10 – 26 lokusů (Cornille et al. 2013b), AFLP (Coart et al. 2003; 2006), nebo izozymů (Wagner et al. 2014).

Larsen (2006) však konstatoval, že nelze spoléhat samostatně na morfologické ani molekulární znaky, ale pro přiblížení se větší přesnosti detekce hybridizace je potřeba tyto markery kombinovat. Tuto problematiku lze pozorovat i ve studii, kterou provedl Kišek (2021). Při použití pouze morfologických znaků detekoval 58,75 % jedinců *M. sylvestris* a 37,11 % hybridů, zatímco genetickou analýzou identifikoval 70,1 % *M. sylvestris* a 21,64 % hybridů. Při kombinaci genetických i morfologických determinačních znaků pouze 40,2 % sledovaných jedinců z přirozených populací identifikoval jako *M. sylvestris*. Z jedinců morfologicky určených jako *M. sylvestris* bylo 6,18 % geneticky identifikovaných jako *M. domestica*. Jednalo se tak o zplanělé jedince kultivarů, které zkreslují morfometrické výsledky (Kišek et al. 2021). Kultivary s významnou příměsí *M. sylvestris* mohou být problematické, jelikož často nesou morfologické znaky divoké jabloně. Genetická data však mohou být také nespolehlivá, pokud analyzujeme kultivar s příliš velkým podílem genomu *M. sylvestris*. Kultivar se tak může jevit jako čistý druh divoké jabloně, přestože může nést morfologické znaky pěstovaného druhu. (Ruhsam et al. 2019).

Ruhsam (2019) tedy po porovnání výsledků dat po morfologické a genetické identifikaci, sledoval, že pouze 68 % jedinců *M. sylvestris* bylo předem morfologicky správně identifikováno. V podobném porovnání, které provedl Wagner (2014) byla shoda mezi morfologickou a genetickou analýzou u čisté *M. sylvestris* 90 %, zatímco u hybridů 64 % (Wagner et al. 2014). Reim (2013) pozoroval, že výsledky morfologické analýzy v porovnání s genetickou analýzou se lišily zhruba o 20 %. Výsledky morfometrie se tedy s genetickou analýzou shodují jenom do jisté míry. Jako vysvětlení se nabízí i to, že fenotypové projevy *M. sylvestris* jsou různorodější, než se dosud předpokládalo. Významným zdrojem této nesrovnalosti je také přítomnost introgrese, kdy zpětným křížením hybridní jedinci se mohou fenotypově i genotypově nedetekovatelně přibližovat rodičovskému druhu (Larsen et al. 2006). Morfologická analýza se ukázala být užitečná jako první odhad druhu, ne však jako jeho jasné vymezení (Coart et al. 2003). K jasnému rozlišení je proto potřeba užití molekulárně genetických metod.

8.2. Míra hybridizace v evropských populacích *M. sylvestris*

Hybridní jedinci byli s výjimkou Coart (2003) a zřejmě i Bitz (2019) identifikováni ve všech sledovaných studiích. Zastoupení hybridů představovalo 2 – 36,7 % původně domnělé populace *M. sylvestris*. Bitz (2019) přitom provedla studii na populaci *M. sylvestris* ve Finsku na nejmenším vzorku jen 46 jedinců. Při vyhodnocování rizika hybridizace se ukázal daný vzorek jako čistá *M. sylvestris*. Nejistota či možnost hybrida sejevila pouze u jednoho vzorku, u kterého také nebylo možné vyloučit technickou chybu. Finské ostrovy na jihu přitom představují severní hranici rozšíření druhu *M. sylvestris* (Bitz et al. 2019). Ruhsam (2019) ve své studii zkoumal populace na dalším severně položeném území ve Skotsku a Severní Anglii. Sledoval genotypové složení vzorku 332 jedinců domnělé populace *M. sylvestris*. Z naměřených dat získaných genetickou analýzou mikrosatelitů vyplývá, že 70 % jedinců ze sledovaného vzorku tvoří *M. sylvestris*, 3 % *M. domestica* a dalších 27 % tvoří hybridní jedinci (Ruhsam et al. 2019).

Dále se několik studií zaměřilo na území Belgie a Německa. Coart (2003) provedl studii na menším vzorku 76 domnělých jedinců *M. sylvestris*, 6 hybridů a 39 kultivarů *M. domestica* z populací v Belgii a Německu. Výsledkem sledoval, že všichni domnělí hybridní jedinci patřili k *M. domestica* a mezi *M. sylvestris* nebyl nalezen hybridní jedinec (Coart et al. 2003). Coart (2006) potom dále navazuje na svou předchozí studii (Coart et al. 2003) a analyzuje soubor již 634 jedinců dříve identifikovaných jako *M. sylvestris*, které pocházejí převážně z území Belgie (496 jedinců), dále z Dánska, Francie, Německa a střední Asie. Z původně domnělého souboru *M. sylvestris* bylo identifikováno 71 hybridů (11,2 %) a 21 jedinců zplanělých kultivarů (Coart et al. 2006). Jacques (2009) vyhodnocoval větší vzorek 977 jedinců populace *M. sylvestris* v celé Belgii. K mapování však využil pouze morfologických znaků, geografické polohy a ekologických nároků. Pro rozlišení hybridních jedinců od divokého druhu použil dva morfologické znaky, chlupatost listů a velikost plodů. Tyto znaky však byly společně aplikovatelné pouze u 285 jedinců, ze kterých tak bylo 35 % identifikováno jako hybridní nebo zplanělé kultivary (Jacques et al. 2009).

Populacím v Německu se dále věnovali Reim (2013), Wagner (2014) a Gross (2012). Gross (2012) však studovala pouze genofondové sbírky několika druhů *Malus* Amerického ministerstva zemědělství a nevěnovala se přirozeným populacím. Sledovaný soubor 406 vzorků představovali jedince přiřazené k druhům 181 *M. domestica*, 118 *M. sieversii*, 46 *M. orientalis* a 61 *M. sylvestris*. 19,7 % sledovaných domnělých jedinců *M. sylvestris* bylo chybně přiřazeno. Tito jedinci představovali jiné druhy nebo hybridy s *M. domestica*. Zatímco jedinci *M. domestica* byli přiřazeni správně, u *M. sieversii* a *M. orientalis* byla chybovost větší než 10 % (Gross et al. 2012). Přirozené populace potom sledovala Reim (2013), která zkoumala 284 domnělých jedinců *M. sylvestris* z oblasti východních Krušných hor na území Německa. Tato oblast byla vybrána pro výzkum z důvodu početné populace a očekávané nízké hybridizace v minulosti. Na základě genové analýzy tak bylo identifikováno až 35 % hybridů a 6 % zplanělých kultivarů v souboru domnělých *M. sylvestris* (Reim et al. 2013). Wagner (2014) potom studoval genotypy 477 domnělých *M. sylvestris* a 406 kultivarů na vzorcích získaných v Německu a Lucembursku. Vzorky *M. sylvestris* byly odebrány z různých oblastí, také z Biosférické rezervace v Sasko-Anhaltsku, oblasti s její největší populací v Německu. Na základě isozymové analýzy a morfometrie identifikoval z celého

vzorku domnělých *M. sylvestris* 13,8 % hybridů a 3,4 % planých kultivarů. V Biosférické rezervaci bylo hybridů a planých kultivarů identifikováno 12,1 % (Wagner et al. 2014). V sousedních krajinách v Dánsku identifikovali 11,2% hybridů ze 178 odebraných vzorků z populací *M. sylvestris* (Larsen et al. 2006), a Nizozemsku identifikovali 17 % hybridních jedinců ze vzorku 159 *M. sylvestris* (Koopman et al. 2007).

Populace ve Francii (ale i dalšího zbytku Evropy) byly podrobně prozkoumány zejména díky Cornille, která se druhem *M. sylvestris* vědecky zabývá hned v několika svých studiích (Cornille et al. 2012; 2013a; 2013b; 2014; 2015). Cornille (2013b) zkoumala soubor 1181 vzorků druhů *M. sylvestris*, *M. orientalis*, *M. sieversii*, který pocházel z oblasti Evropy a střední Asie. Pro sledování introgrese použila až 26 mikrosatelitních markerů v kombinaci s ekologickými a environmentálními daty. Ze vzorku 796 dospělých jedinců *M. sylvestris* sesbíraných v celé Evropě bylo 36,7 % hybridů a 4,6 % zplanělých kultivarů. Pro ostatní sledované druhy byla míra hybridizace nižší (*M. orientalis* 3,2 %, *M. sieversii* 14,8 %) (Cornille et al. 2013b). Cornille (2015) potom navazuje výzkumem zatím největšího souboru vzorků 1889 jedinců *M. sylvestris* převážně z Francie ale i zbytku Evropy. U 23,1 % jedinců *M. sylvestris* byla odhalena introgrese z *M. domestica* a 4,1 % bylo zplanělých kultivarů. Pozorovala však i opačný tok genů z divoké do domestikované jabloně (Cornille et al. 2015). Feurtey (2016) provádí podobnou studii na populaci *M. sylvestris* ve Francii a přichází ke stejným výsledkům jako Cornille (2015). Vzorky zde byly odebrány z lesních populací a sadů, která se využívají na sběr semen pro agrolesnické programy a reintrodukcii této dřeviny do původních lesních systémů. Až 70 % dospělých jedinců populace patřilo k *M. sylvestris*, 7 % k *M. domestica* a 23 % tvořili hybridi. Dále také Schnitzler (2014) provedl studii na vzorku 255 dospělých jedinců *M. sylvestris* z Francouzských populací v údolí horního Rýna. Toto území je specifické záplavovým charakterem a tvorbou lužního lesa poskytuje divoké jabloni, která má nízkou konkurenceschopnost, podmínky pro uchycení. Populace v okolí Rýna ohrožuje kromě možné introgrese a hospodaření s lesem a říčním tokem také nevyrovnaná věková struktura. Většina nalezených jedinců totiž byla starší sto let. Výsledky odhalily pouze 5 % hybridů ve sledovaném vzorku. To, že zde nebyla pozorována introgrese je možné vysvětlit nevhodnými podmínkami pro růst *M. domestica* (Schnitzler et al. 2014).

Kišek (2021) se pak věnoval území Slovinska na vzorku 107 jedinců studoval přirozené i nepřirozené populace *M. sylvestris*. Genetickou analýzou identifikoval 70,1 % *M. sylvestris* a 21,64 % hybridů. Při kombinaci genetických i morfologických determinačních znaků pouze 40,2 % sledovaných jedinců z přirozených populací identifikoval jako *M. sylvestris* (Kišek et al. 2021).

8.3. Riziko introgrese mezi *M. sylvestris* a *M. domestica*

Studovala jsem patnáct výzkumných článků zaměřených na genetický tok mezi *M. sylvestris* a *M. domestica* v Evropě. Riziko ohrožení rozsáhlou introgresí do *M. sylvestris* bylo přímo uvedeno v pěti sledovaných studiích (Cornille et al. 2015; 2013b; Jacques et al. 2009; Reim et al. 2013; Ruhsam et al. 2019). Naproti tomu šest studií hodnotilo sledované populace *M. sylvestris* bez ohrožení hybridizací a introgresí (Bitz et al. 2019; Coart et al. 2003; 2006; Larsen et al. 2006; Schnitzler et al. 2014; Wagner et al. 2014), nevylučovalo

však jiné způsoby ohrožení druhu. Další čtyři studie to ve výsledcích slovně nezhodnotili (Gross et al. 2012; Feurtey et al. 2016; Kišek et al. 2021; Koopman et al. 2007). Toto rozdělení sledovalo vztah zastoupení hybridů v sledovaných populacích. Hodnocení míry probíhající introgrese tedy souviselo s mírou hybridizace v populaci (Tabulka 1).

Tabulka 1. Přehled doposud publikovaných výsledků studií, zaměřených na hybridizaci a introgresi mezi *M. sylvestris* a *M. domestica*. Procentuální zastoupení hybridů ve sledované populaci *M. sylvestris* o velikosti vzorku *N*. Sloupec Introgrese vypovídá o autory zhodnoceném riziku probíhající introgrese *M. domestica* do *M. sylvestris*.

Studie	Lokalita	N	Hybridů %	Introgrese
Coart et al. 2003	Belgie, Německo	76	0,0	NE
Bitz et al. 2019	Finsko	46	2,0	NE
Schnitzler et al. 2014	Francie	255	5,0	NE
Coart et al. 2006	Belgie, Evropa	634	11,2	NE
Larsen et al. 2006	Dánsko	178	11,2	NE
Wagner et al. 2014	Německo, Lucembursko	477	13,8	NE
Koopman et al. 2007	Nizozemsko	159	17,0	
Gross et al. 2012	Německo, USA	61	19,7	
Kišek et al. 2021	Slovinsko	107	21,6	
Feurtey et al. 2016	Francie	163	23,0	
Cornille et al. 2015	Francie, Evropa	1889	23,1	ANO
Ruhsam et al. 2019	UK, Skotsko	332	27,0	ANO
Jacques et al. 2009	Belgie	285	35,0	ANO
Reim et al. 2013	Německo	284	35,0	ANO
Cornille et al. 2013b	Evropa	796	36,7	ANO

Introgrese z *M. domestica* do *M. sylvestris* byla pozorována u 80 % hybridních jedinců ze studie provedené Ruhsam (2019). Genetická příměs *M. domestica* v genomu *M. sylvestris* přitom představovala 4-17 % (Coart et al. 2006; Cornille et al. 2012). Opačný směr genového toku pozorovala Cornille (2012) u 26 % a Ruhsam (2019) u 2 % jedinců *M. domestica*, kteří podléhali introgresi z *M. sylvestris*. Ve studii, kterou provedl Ruhsam (2019) sledovaný vysoký podíl introgrese *M. domestica* do *M. sylvestris* vysvětluje tím, že se zřejmě nejedná o přirozené hybridy, nýbrž jedince pocházející ze školek. Semenařské společnosti totiž prodávají semena *M. sylvestris*, u kterých je často značná příměs genomu *M. domestica* (Feurtey et al. 2016). Naproti tomu u jedinců, u kterých byla identifikována introgrese *M. sylvestris* do *M. domestica*, byla tato skutečnost následně vysvětlena tím, že se jednalo o kultivary. Vyšlechtěné odrůdy totiž mohou obsahovat značný podíl genomu jiných druhů, také *M. sylvestris*. Komerční odrůdy s vysokým podílem genomu *M. sylvestris* tak mohou vnášet chyby do naměřených dat. Kultivary se totiž mohou jevit jako hybridy F1 generace a nadhodnocovat výsledky hybridizace (Ruhsam et al. 2019).

Míra introgrese se však regionálně liší. Například všechny vzorky *M. sylvestris* z Itálie vykazovaly introgresi z *M. domestica*. Zřejmě je to způsobeno již dávnou kolonizací římskou říší a zavedením *M. domestica* do kultury (Cornille et al. 2013a). Cornille (2013b) však identifikovala probíhající introgresi v globálním měřítku celé Evropy. Detekovaná hybridizace a introgrese byla přitom oproti jiným předchozím studiím vyšší zřejmě i pro lepší schopnost identifikace hybridů použitím většího množství molekulárních markerů (26), většího vzorku (796) či celoevropského zastoupení vzorků v této studii (Cornille et al. 2013b).

U studií, kde riziko introgrese nebylo identifikováno, byla snaha o vysvětlení stavu dobrými pre- a post zygotickými bariérami. Jabloně jsou před hybridizací však zřejmě chráněny zejména vzdáleností, což omezuje přenos pylu hmyzími opylovači a časovým nesouladem začátku a délky kvetení druhů (Wagner et al. 2014; Larsen et al. 2006). Pro populace však může zřejmě představovat problém inbreední deprese a slabé kvetení v lesních porostech, kde se druh vyskytuje. Toto riziko však naopak vyvrací Wagner (2014), kdy vysoká genetická diverzita Německých a Lucemburských populací nasvědčuje, že k inbreední depresi nedochází. Coart (2003) také konstatuje jasné genetické oddělení těchto druhů s velmi vzácnou hybridizací. Riziko však sledává v malé početnosti jedinců v populacích, kdy jedinci *M. sylvestris* byly nalezeny převážně samostatně či v menších skupinách. Dospělí jedinci tak jsou obklopeni častěji jedinci *M. domestica*. Dále nepozoroval zmlazování *M. sylvestris* a pouze menší zastoupení plodících jedinců. To vede k obavě, že ačkoliv nyní se nepozoruje vysoká míra hybridizace, u příštích generací může představovat větší hrozbu (Coart et al. 2003).

8.4. Vnitrodruhová genová diverzita populací *M. sylvestris* v Evropě

Několik studií se zaměřilo také na porovnání vnitrodruhové genetické variability druhů v rodě *Malus* (Bitz et al. 2019; Coart et al. 2006; Cornille et al. 2013a; 2013b; 2015; Kišek et al. 2021; Reim et al. 2012; Schnitzler et al. 2014; Wagner et al. 2014). S výjimkou studie Bitz (2019) a Feurtey (2016), se výsledky shodovali na tom, že genetická diverzita uvnitř druhu *M. sylvestris* je vysoká, nebo vyšší než uvnitř druhu *M. domestica*. Bitz (2019) vysvětluje nízkou diverzitu tím, že populace divokého druhu jabloně mohly v minulosti projít efektem hrdla láhve (bottleneck effect) tedy významným snížením genetické diverzity po dramatickém snížení počtu jedinců v populaci. Ostatní studie však nasvědčují tomu, že pravděpodobně právě *M. domestica* během procesu domestikace prošla efektem úzkého hrdla a nyní je její genetická diverzita chudší než u divokého druhu (Cornille et al. 2012). Studie srovnávající i ostatní druhy *Malus*, odhalila, že genová diverzita v rámci rodu byla nejnižší u *M. sieversii* a mezi *M. domestica* a *M. sylvestris* se oproti tomu významně nelišila (Coart et al. 2006)

Cornille (2013a) provedla studii historie postglaciálního rozšíření druhu *M. sylvestris* pomocí genetických analýz a ekologických modelů. Data odhalila tři hlavní genetické linie v rámci Evropy. Západní populace mezi Francií a Norskem, jihovýchodní u Balkánského poloostrova a severovýchodní Karpatskou linií. Pozorovala, že s rostoucí zeměpisnou šířkou klesá vnitrodruhová genetická variabilita. Během posledního glaciálu došlo ke stažení populace druhu do refugia v jižní Evropě. Následná rekolonizace z glaciálních refugií k severu proběhla zřejmě do západní a východní oblasti zvlášť. Data také podpořila model, kdy

tři odlišené populace se oddělily současně, přičemž mezi nimi během další expanze docházelo dál ke vzájemnému genetickému toku (Cornille et al. 2013a). Na rozdíl od předchozí studie, Cornille (2015) detekovala pět oddělených genetických linií v rámci druhu v Evropě, ale východní a jižní populace měly nejvyšší genovou diverzitu (Cornille et al. 2015).

Velké množství genetické variability tak poukazuje na to, že tento druh zřejmě není ohrožen inbreedingem (příbuzenským křížením) (Wagner et al. 2014). Cornille (2015) proto doporučuje zaměřit management pro ochranu druhu *M. sylvestris* na oblasti s největší alelickou diverzitou. Genetická centra totiž mohou představovat zdroje alel pro adaptaci druhu na klimatickou změnu (Feurtey et al. 2016).

8.5. Antropogenní vliv na hybridizaci *M. sylvestris* a *M. domestica*

Míra hybridizace je odlišná v přirozených a lidskou činností narušených podmínkách. Tento fenomén pozoroval také Jacques (2009), kdy větší zastoupení hybridních jedinců v populaci se nacházelo na zemědělských pozemcích, a naopak méně v lesích a jejich okraji. Cornille (2015) zkoumala vztah mezi intenzitou obhospodařování půdy a frekvencí návštěv opylovačů na jabloni. V intenzivně obhospodařovaných oblastech navštěvovalo jabloně pouze 26 druhů opylovačů, zatímco u extenzivněji obhospodařovaných bylo druhů 86. Dále také sledovala výraznou korelaci mezi mírou hybridizace a hustotou *M. domestica* a počtem ovocných sadů v okolí populace *M. sylvestris*. Larsen (2006) podobně pozoroval, že zastoupení hybridů v populacích úzce souvisí s mírou izolace populace. Míra introgrese je tedy ovlivněna rozmístěním a rozlohou jabloňových sadů, jelikož tok pylu mezi těmito druhy je ovlivňován lidskou činností a intenzitou obhospodařování půdy.

Ahl (2021) provedl výzkum srovnávající vlastnosti ekologických nik *M. sylvestris* a hybridních potomků *M. sylvestris* x *M. domestica* a tím vyhodnocení potenciálu ohrožení čistého druhu hybridizací. Na základě získaných dat pozoroval statisticky významný rozdíl v ekologických nikách čistého druhu a hybridů, zejména co se týče dostupnosti světla, půdních vlastností ale zvláště vlhkosti půdy. *M. sylvestris* lépe snáší zastíněné a vlhké stanoviště než hybridy. Tato zjištění poukazují na účinnou post-zygotickou bariéru. (Ahl et al. 2021). Studie (Ruhsam et al. 2019; Ahl et al. 2021) tedy sledovali, že čisté jedince *M. sylvestris* lze častěji nalézt v lesích a jejich okraji či v odlehlých členitých reliéfech, zatímco hybridy budou lépe konkurovat v okolí komunikací, zemědělských oblastí a v živých plotech. Tyto poznatky jsou důležité zejména pro účinnou ochranu druhu *M. sylvestris*.

8.6. Ohrožení druhu *M. sylvestris* v Evropě

Na původní evropský druh *Malus sylvestris* a jeho ohrožení je v zemích Evropy nahlíženo různě. Přestože již existují i rozsáhlejší studie (Cornille et al. 2015), druh je podle Mezinárodního svazu ochrany přírody (IUCN 2013) druhem s nedostatkem dostupných dat. Podle literárního průzkumu provedeného v Německu je *M. sylvestris* vedena jako druh s vysokým rizikem vyhynutí ve spolkové zemi Hamburk, přičemž v jiných zemích Německa může mít druh i nižší klasifikaci ohrožení. Populace *M. sylvestris* v Německu tak zřejmě může trpět outbreední depresí a introgresí z důvodu toku genů z *M. domestica* (Bleeker et al. 2007). Také studie provedená Reim (2013) zkoumala oblasti východních Krušných hor na území Německa,

kde identifikovala 36 % hybridů z 284 domnělých jedinců *M. sylvestris*. Jedná se přitom o oblast sousedící se severozápadními hranicemi České republiky. V České republice naproti tomu není rozšíření tohoto druhu dostatečně zmapované. Podle starších dat je podle Slavíka (2003) druh v ČR na pokraji vyhynutí právě z důvodu častého křížení s *M. domestica*. V České republice není *M. sylvestris* zákonem chráněným druhem (Ministerstvo životního prostředí 2008), přestože důvodem, jak se domnívám na základě nedostatku studií provedených v České republice, jsou nedostupná data. Významným faktem však je, že *M. sylvestris* je v České republice klasifikován jako ohrožený druh (Grulich a Chobot 2017), což není ve zbytku Evropy, vyjma Belgie, běžné (GBIF.org 2022; Schnitzler et al. 2014).

Podle červeného seznamu České republiky se jedná o C3 ohrožený taxon, avšak není zákonem chráněný. Údaje v Databáze české flóry a vegetace (Pladias 2022) nejsou revidované a obsahují dokonce údaje z roku 1882. K tomu ani novější data nenesou informaci, na základě, jakých znaků byli jedinci k danému druhu přiřazeni. Domnívám se proto, že i zde může panovat nesrovnalost v datech a klasifikace ohrožení druhu *M. sylvestris* v České republice být již neaktuální.

8.7. Ochrana druhu *M. sylvestris*

Vesmět všechny studie se shodovali na tom, že druh *M. sylvestris* je potřeba chránit, nebo alespoň hlouběji studovat. Způsoby ale i důvody ochrany se však lišily. Způsoby ochrany lze zjednodušeně rozdělit na management in-situ (tedy na místě) a ex-situ (například v podobě genofondových sbírek mimo přirozené místo). Cornille (2015) z důvodu pozorované rozsáhlé introgrese navrhuje ochranu zejména jeho pěti genetických center. Zvláště vhodné je podle ní chránit glaciální refugium s největší genetickou diverzitou v jižní Evropě a v Karpatech. Cornille (2012) zdůrazňuje důležitost ochrany *M. sieversii* a *M. sylvestris* jakožto dva hlavní přispěvatele do genomu domestikovaného druhu jabloně, zejména pro další šlechtitelské možnosti.

8.7.1. Ochrana in-situ

Mezi management in-situ pro zvyšování či udržení genetické diverzity bylo navrhováno propojování čistých populací vysazováním jedinců a vytváření tak mostů pro přenos genů (Feurtey et al. 2016). Schnitzler (2014) na základě svých dat konstatuje, že populace *M. sylvestris* v údolí horního Rýna není ohrožena hybridizací, nýbrž úpravou vodního toku a záplavového režimu, či změnou lesního hospodaření. Z důvodu těchto změn se zde nachází méně výmladků a současná populace *M. sylvestris* stárne. Pro účinný management ochrany navrhuje Schnitzler (2014) regulované záplavové zóny v nivách.

Analýzou otcovství bylo zjištěno, že k 50% případů opylení dochází ve vzdálenosti 42 m (Feurtey et al. 2016) případně 23 m (Larsen a Kjær 2008) mezi rodičovskými stromy. Pyl však může být přenášen i na vzdálenost 4 km. Vzdálenost přenosu pylu přitom závisela od hustoty jiných jedinců stejného druhu v blízkém okolí, kdy se zvyšující se hustotou vzdálenost přenosu pylu klesala (Feurtey et al. 2016). Tato zjištění jsou důležitá pro management ochrany druhů in-situ a izolaci populace od *M. domestica*. Fragmentace stanovišť *M. sylvestris* vytváří větší nutnost přenosu pylu na delší vzdálenosti, a tak i větší riziko hybridizace s *M. domestica*. Feurtey (2016) a Larsen a Kjær (2008) proto navrhují izolaci alespoň

500 m a vysazování populací čistých druhů *M. sylvestris* s vysokou hustotou. Pro posílení populací *M. sylvestris* navrhuje pro management lesů jejich prosvětlení. Více světla může podpořit tvorbu plodů, a zvětšovat tak oslabenou populaci (Feurtey et al. 2016; Larsen a Kjær 2008). Šíření semen může být potom podpořeno extenzivní pastvou krav a koní (Ruhsam et al. 2019).

Globální změna klimatu může představovat riziko pro lesní produkci. *M. sylvestris* má proto velký význam pro adaptaci a regeneraci lesů na globální klimatické změny. Divoký druh je totiž méně náchylný ke škůdcům a houbovým onemocněním běžně postihujícím pěstované jabloně. Při sledování náchylnosti k nemocem v rodě *Malus* (padlí *Podosphaera leucotricha* Salmon, rakovina *Nectria galligena* Bres., strupovitost listů *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter) pozoroval Jacques (2009) nižší náchylnost vzhledem k *M. domestica*. Hybridní byli na rakovinu náchylné mírně více a na strupovitost listů méně, než čistý druh *M. sylvestris*. Projevy klimatických změn jako jsou vichřice, požáry či šíření škůdců zas vytvoří v lesných porostech více otevřených ploch. *M. sylvestris* jakožto dřevina rostoucí na prosvětlených lesních stráních tak může prosperovat a podporovat regeneraci lesů (Kišek et al. 2021). Pro zlepšení stavu populací v lesních systémech je tedy potřebná dostatečná rozloha bez fragmentace způsobené lidskou činností (která umožňuje uchycení hybridů) avšak s přirozenými disturbancemi (Schnitzler et al. 2014).

8.7.2. Ochrana ex-situ

Kromě managementu in-situ navrhuje Cornille (2015), Gross (2012), Larsen (2006) či Ruhsam (2019) ochranu genofondu pomocí výsadby izolovaných sadů s vysokou hustotou semenáčů čistých jedinců *M. sylvestris* u kterých se pomocí kombinace morfologických a molekulárních analýz prokáže nízká míra hybridizace a introgrese. Ochrana druhu *M. sylvestris* bez jasné znalosti genomu populací však může mít na jeho populace škodlivý účinek. Kupříkladu rozpoznání introgresovaných a čistých populací *M. sylvestris* má význam také pro agrolesnickou introdukci jabloní do výsadeb. Zdroje, odkud jsou semena sbírána nejsou totiž vždy ověřována (Cornille et al. 2015). Feurtey (2016) zkoumal vzorky získané ze školek prodávané jako divoké jabloně kdy všechny identifikoval s vysokým podílem genomu *M. domestica*. Při analyzování genomu vzorků ze semenného sadu pro získávání semen k reintrodukci *M. sylvestris* byla sice sbírka poměrně čistá, avšak obsahovala pouze tři genotypy, což představuje velmi omezený genofond. Tato zjištění vyzívají k opatrnosti pro ochranu ex-situ a výsadbě genofondových sadů (Feurtey et al. 2016).

9. Závěr

Všechny druhy živých organismů v současnosti čelí četným hrozbám ze strany činností lidské populace. Kromě úbytku vhodných biotopů či přímo hubení jedinců, mohou lidské aktivity vést k zániku druhů také změnou genového toku mezi druhy a jejich populacemi. Globální změna klimatu, translokace druhů a změna charakteru krajiny se ukazují mít nejdůležitější roli v antropogenně zapříčiněné hybridizaci druhů. Tato bakalářská práce se zabývala aktuálními poznatky ohledně člověkem zapříčiněné hybridizace na modelovém systému rodu jabloň *Malus* (Rosaceae). Už samotný hybridogenní původ pěstovaného druhu *Malus domestica* nasvědčuje faktu, že hybridizace má v evoluční historii rodu a vzniku nových druhů důležitou roli. Na druhou stranu však nedávna ale i historická hybridizace a následná introgrese s pěstovanými hybridy a kultivary může představovat riziko pro planě rostoucí druh *Malus sylvestris*. Rozborem dostupných studií na danou problematiku jsem se tyto domněnky pokusila podložit současnými daty. Studie ukázaly, že k hybridizaci mezi těmito druhy běžně dochází v různé míře do téměř 37 % zastoupení hybridů v populaci. Riziko v souvislosti s introgesí pak autoři zmiňovali především ve studiích, které detekovaly nejvyšší míry hybridizace ve sledovaných populacích. Tento fakt tak jenom ukazuje, že v hybridních zónách introgrese probíhá zároveň s hybridizací a nelze ji opomínat.

Domnívám se ale, že pro sledovaný druh *M. sylvestris* je nejvýznamnějším činitelem ohrožení právě změna krajiny. Tento druh jabloň preferuje prosvětlené lesy či jejich okraje a výslunné stráně. Nevhodným lesním hospodařením a monokulturní výsadbou dřevin tak druh přichází o vhodné biotopy a snižuje se jeho početnost. Početně oslabený druh potom nachází útočiště například v živých plotech a v okolí lidských obydlí, kde se dostává do kontaktu s pěstovanou jabloň, která pro něj představuje další riziko. Intenzifikací zemědělské výroby, zaváděním rozsáhlých monokultur polí v krajině, se také vytrácí vhodný prostor pro život hmyzu a dochází tak k ovlivnění složení a početnosti hmyzích společenstev. To má nemalý dopad na tok genů v rámci ale i mezi populacemi druhu, jelikož druhy v rodě *Malus* jsou opylovány zejména hmyzem. Intenzivní produkcí jablek a výsadbou rozlehlých sadů *M. domestica* zas vystavujeme sledované druhy častějšímu kontaktu. Míra hybridizace přitom přímo souvisí s rozlohou ovocných sadů a jejich hustotou v okolí divokého druhu. Jelikož k opylení docházelo u poloviny případů na krátké vzdálenosti, je druh *M. sylvestris* pro pravděpodobnost jeho opylení jiným druhem tolik závislý od struktury okolní krajiny.

Ačkoliv v Evropě byli provedeny již početné studie pokoušející se identifikovat míru hybridizace a vyhodnotit aktuální stav populací *M. sylvestris*, neshledávám situaci jako dostatečně prozkoumanou. Dostupné studie poskytovaly data pokrývající zejména západní a severní Evropu, areál rozšíření druhu *M. sylvestris* přitom dosahuje východní hranice až po Kavkaz. Také studie, pokrývající velké území Evropy a části Asie, detekovaly nejvyšší genovou diverzitu u jižní a východní linie, kterým paradoxně není zatím věnována pozornost. Další nedostatek bránící pochopení situace stavu druhu shledávám v tom, že studie ve většině případů identifikovaly pouze míru hybridizace jako také. Považuji však za důležité zaměřit výzkum na odhalení důvodů probíhající hybridizace a pochopení jevu v širších souvislostech prostředí a historie krajiny. Chápání hybridizace sledovaných druhů v kontextu historie využívání krajiny, lidské

kultury ale i ekologických nároků a vlastností prostředí může pomoci opravdu porozumět příčinám, které k hybridizaci vedou. Pochopením celkového kontextu příčiny je možné predikovat důsledky, které je z důvodu dlouhého života vytrvalých rostlin těžké pozorovat. Odhalením příčin je potom možné nastavit efektivní management ochrany.

Pohled na druh *M. sylvestris* v Evropských zemích se nyní značně liší. U pěti studií sledujících populace (včetně dvou největších souborů vzorků pokrývajících velkou část Evropy) bylo odhaleno vysoké riziko introgrese. Přesto, podle IUCN, se jedná o druh s nedostatkem dostupných dat, a ačkoliv v některých zemích je druh považován za ohrožený, není zákonem chráněn. Podobně je tomu i v České republice, kde je stav o to nepřehlednější, jelikož zcela chybí genetické studie zkoumající hybridizaci na těchto populacích. Dostupná data o jedincích *M. sylvestris* v současných databázích přitom nenesou informaci o způsobu sběru a identifikace daných vzorků. Podle starších dat sběru soudím, že se jedná o použití morfologických metod, která, jak uvádí množství studií, jsou samotná nedostačující pro exaktní určení druhu. Domnívám se proto, že současný pohled na *M. sylvestris* v České republice nezrcadlí reálný stav populací druhu. Abychom dokázali posoudit stav populací, soudím, že je potřeba provedení rozsáhlé studie s využitím genetických metod a zasazení výsledků do kontextu historie české krajiny.

Aby bylo možné posuzovat stav ohrožení druhu, je nejprve potřebné znát zcela základní data o populační struktuře druhu. V současnosti neexistuje studie, databáze či mapa s dostatečně důvěryhodnými datami o rozšíření druhu pokrývající její celkový areál. Jednotlivé studie zaměřující se na menší lokality, jak tomu bylo u rozebíraných studií v této práci, nedokážou zastoupit deficienci komplexního souboru dat. Existence základních dat o početnosti a rozložení populací je přitom stěžejní pro rozhodovací procesy v možné ochraně druhu a dalších studiích.

Zajímavým tématem k diskusi je také samotná identita hybridních jedinců a jejich postavení v ochraně druhů. Tato otázka je v České republice a vůbec v Evropě z právního hlediska přehlížena, zatímco botanici vedou diskuse, jestli hybridní jedinci představují pouze hrozbu, nebo i potenciál k adaptaci druhů. Přestože se tímto tématem v práci zabývám pouze okrajově, soudím z nedostatku dostupných studií, že by na otázku právní ochrany hybridů mělo být zaměřeno více pozornosti.

10. Použitá literatura

ABBOTT, R., D. ALBACH, S. ANSELL, J. W. ARNTZEN, S. J. E. BAIRD, N. BIERNE, J. BOUGHMAN, A. BRELSFORD, C. A. BUERKLE, R. BUGGS, R. K. BUTLIN a U. DIECKMANN, 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **26**(2), 229–246 [vid. 2022-06-27]. ISSN 1420-9101. Dostupné z: doi:10.1111/j.1420-9101.2012.02599.x

ACKERMANN, Rebecca R., Michael L. ARNOLD, Marcella D. BAIZ, James A. CAHILL, Liliana CORTÉS-ORTIZ, Ben J. EVANS, B. Rosemary GRANT, Peter R. GRANT, Benedikt HALLGRIMSSON, Robyn A. HUMPHREYS, Clifford J. JOLLY, Joanna MALUKIEWICZ, Christopher J. PERCIVAL, Terrence B. RITZMAN, Christian ROOS, Charles C. ROSEMAN, Lauren SCHROEDER, Fred H. SMITH, Kerryn A. WARREN, Robert K. WAYNE a Dietmar ZINNER, 2019. Hybridization in human evolution: Insights from other organisms. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* [online]. **28**(4), 189–209 [vid. 2022-08-03]. ISSN 1520-6505. Dostupné z: doi:10.1002/evan.21787

AHL, Lisa, Gregor AAS, Helge WALENTOWSKI, Aki Michael HÖLTKEN a Martin FEULNER, 2021. Niche differentiation between *Malus sylvestris* and its hybrid with *Malus domestica* indicated by plant community, soil and light. *Journal of Vegetation Science* [online]. **32**(5) [vid. 2022-11-07]. ISSN 1654-1103. Dostupné z: doi:10.1111/jvs.13078

ALLENDORF, Fred W., Robb F. LEARY, Paul SPRUELL a John K. WENBURG, 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **16**(11), 613–622 [vid. 2022-08-18]. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/S0169-5347(01)02290-X

ANDERSON, E., 1949. Introgressive hybridization. *Introgressive hybridization*. [online]. [vid. 2022-06-27]. Dostupné z: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19491603365>

ANDERSON, E. a G. L. STEBBINS, 1954. Hybridization as an Evolutionary Stimulus. *Evolution* [online]. **8**(4), 378–388 [vid. 2022-06-28]. ISSN 0014-3820. Dostupné z: doi:10.2307/2405784

ARNOLD, Michael L., *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford: Oxford University Press, 1997. 230 s. ISBN 978-0-19-509975-1.

BARTON, N. H. a G. M. HEWITT, 1985. Analysis of Hybrid Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. **16**, 113–148 [vid. 2022-07-01]. ISSN 0066-4162. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2097045>

BARTSCH, Detlef, Marc LEHNEN, Janet CLEGG, Matthias POHL-ORF, Ingolf SCHUPHAN a Norman C. ELLSTRAND, 1999. Impact of gene flow from cultivated beet on genetic diversity of wild sea beet populations. *Molecular Ecology* [online]. **8**(10), 1733–1741 [vid. 2022-08-24]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-294x.1999.00769.x

BEDINGER, Patricia A., Roger T. CHETELAT, Bruce MCCLURE, Leonie C. MOYLE, Jocelyn K. C. ROSE, Stephen M. STACK, Esther VAN DER KNAAP, You Soon BAEK, Gloria LOPEZ-CASADO, Paul A. COVEY, Aruna KUMAR, Wentao LI, Reynaldo NUNEZ, Felipe CRUZ-GARCIA a Suzanne ROYER, 2011. Interspecific reproductive barriers in the tomato clade: opportunities to decipher mechanisms of reproductive isolation. *Sexual Plant Reproduction* [online]. **24**(3), 171–187 [vid. 2022-08-17]. ISSN 1432-2145. Dostupné z: doi:10.1007/s00497-010-0155-7

BITZ, Lidija, Maarit HEINONEN, Sirpa MOISANDER, Pirjo TANHUANPÄÄ a Jukka SARVARINNE, 2019. Differential Allelic Richness between *Malus sylvestris* L. and *Malus × domestica* Borkh. from Finland as a Measure of Genetic Loss. *Sustainability* [online]. **11**(24), 6949 [vid. 2022-11-07]. ISSN 2071-1050. Dostupné z: doi:10.3390/sul11246949

- BLEEKER, Walter, Ulf SCHMITZ a Michael RISTOW, 2007. Interspecific hybridisation between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. *Biological Conservation* [online]. **137**(2), 248–253 [vid. 2022-09-06]. ISSN 0006-3207. Dostupné z: doi:10.1016/j.biocon.2007.02.004
- BROWN, Gregory P., Benjamin L. PHILLIPS, Jonathan K. WEBB a Richard SHINE, 2006. Toad on the road: Use of roads as dispersal corridors by cane toads (*Bufo marinus*) at an invasion front in tropical Australia. *Biological Conservation* [online]. **133**(1), 88–94 [vid. 2022-08-04]. ISSN 0006-3207. Dostupné z: doi:10.1016/j.biocon.2006.05.020
- BROZ, Amanda K. a Patricia A. BEDINGER, 2021. Pollen-Pistil Interactions as Reproductive Barriers. *Annual Review of Plant Biology* [online]. **72**(1), 615–639 [vid. 2022-08-17]. Dostupné z: doi:10.1146/annurev-arplant-080620-102159
- BUCK, Ryan a Lluvia FLORES-RENTERÍA, 2022. The Syngameon Enigma. *Plants* [online]. **11**(7), 895 [vid. 2022-07-29]. ISSN 2223-7747. Dostupné z: doi:10.3390/plants11070895
- BULLINI, Luciano, 1985. Speciation by hybridization in animals. *Bolletino di zoologia* [online]. **52**(1–2), 121–137 [vid. 2022-07-30]. ISSN 0373-4137. Dostupné z: doi:10.1080/11250008509440346
- BURGARELLA, Concetta, Adeline BARNAUD, Ndjido Ardo KANE, Frederique JANKOWSKI, Nora SCARCELLI, Claire BILLOT, Yves VIGOUROUX a Cecile BERTHOULY-SALAZAR, 2019. Adaptive Introgression: An Untapped Evolutionary Mechanism for Crop Adaptation. *Frontiers in Plant Science* [online]. **10**, 4 [vid. 2022-07-28]. ISSN 1664-462X. Dostupné z: doi:10.3389/fpls.2019.00004
- BURKE, John M, Zhao LAI, Marzia SALMASO, Takuya NAKAZATO, Shunxue TANG, Adam HEESACKER, Steven J KNAPP a Loren H RIESEBERG, 2004. Comparative Mapping and Rapid Karyotypic Evolution in the Genus *Helianthus*. *Genetics* [online]. **167**(1), 449–457 [vid. 2022-08-16]. ISSN 1943-2631. Dostupné z: doi:10.1534/genetics.167.1.449
- CAHILL, James A, Peter D HEINTZMAN, Kelley HARRIS, Matthew D TEASDALE, Joshua KAPP, Andre E R SOARES, Ian STIRLING, Daniel BRADLEY, Ceiridwen J EDWARDS, Kiley GRAIM, Aliaksandr A KISLEIKA, Alexander V MALEV, Nigel MONAGHAN, Richard E GREEN a Beth SHAPIRO, 2018. Genomic Evidence of Widespread Admixture from Polar Bears into Brown Bears during the Last Ice Age. *Molecular Biology and Evolution* [online]. **35**(5), 1120–1129 [vid. 2022-08-03]. ISSN 0737-4038. Dostupné z: doi:10.1093/molbev/msy018
- COART, E., S. VAN GLABEKE, M. DE LOOSE, A. S. LARSEN a I. ROLDÁN-RUIZ, 2006. Chloroplast diversity in the genus *Malus*: new insights into the relationship between the European wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) and the domesticated apple (*Malus domestica* Borkh.). *Molecular Ecology* [online]. **15**(8), 2171–2182 [vid. 2022-09-02]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2006.02924.x
- COART, Els, Xavier VEKEMANS, Marinus J. M. SMULDERS, Iris WAGNER, Johan VAN HUYLENBROECK, Erik VAN BOCKSTAELE a Isabel ROLDÁN-RUIZ, 2003. Genetic variation in the endangered wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) in Belgium as revealed by amplified fragment length polymorphism and microsatellite markers. *Molecular Ecology* [online]. **12**(4), 845–857 [vid. 2022-09-05]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-294X.2003.01778.x
- COATES, David J., Margaret BYRNE a Craig MORITZ, 2018. Genetic Diversity and Conservation Units: Dealing With the Species-Population Continuum in the Age of Genomics. *Frontiers in Ecology and Evolution* [online]. **6** [vid. 2022-08-22]. ISSN 2296-701X. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fevo.2018.00165>

CORNILLE, A., T. GIRAUD, C. BELLARD, A. TELLIER, B. LE CAM, M. J. M. SMULDERS, J. KLEINSCHMIT, I. ROLDAN-RUIZ a P. GLADIEUX, 2013a. Postglacial recolonization history of the European crabapple (*Malus sylvestris* Mill.), a wild contributor to the domesticated apple. *Molecular Ecology* [online]. **22**(8), 2249–2263 [vid. 2022-11-14]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1111/mec.12231

CORNILLE, Amandine, Alice FEURTEY, Uriel GÉLIN, Jeanne ROPARS, Kristine MISVANDERBRUGGE, Pierre GLADIEUX a Tatiana GIRAUD, 2015. Anthropogenic and natural drivers of gene flow in a temperate wild fruit tree: a basis for conservation and breeding programs in apples. *Evolutionary Applications* [online]. **8**(4), 373–384 [vid. 2022-09-05]. ISSN 1752-4571. Dostupné z: doi:10.1111/eva.12250

CORNILLE, Amandine, Tatiana GIRAUD, Marinus J. M. SMULDERS, Isabel ROLDÁN-RUIZ a Pierre GLADIEUX, 2014. The domestication and evolutionary ecology of apples. *Trends in Genetics* [online]. **30**(2), 57–65 [vid. 2022-07-08]. ISSN 0168-9525. Dostupné z: doi:10.1016/j.tig.2013.10.002

CORNILLE, Amandine, Pierre GLADIEUX a Tatiana GIRAUD, 2013b. Crop-to-wild gene flow and spatial genetic structure in the closest wild relatives of the cultivated apple. *Evolutionary Applications* [online]. **6**(5), 737–748 [vid. 2022-09-06]. ISSN 1752-4571. Dostupné z: doi:10.1111/eva.12059

CORNILLE, Amandine, Pierre GLADIEUX, Marinus J. M. SMULDERS, Isabel ROLDÁN-RUIZ, François LAURENS, Bruno Le CAM, Anush NERSESYAN, Joanne CLAVEL, Marina OLONOVA, Laurence FEUGEY, Ivan GABRIELIAN, Xiu-Guo ZHANG, Maud I. TENAILLON a Tatiana GIRAUD, 2012. New Insight into the History of Domesticated Apple: Secondary Contribution of the European Wild Apple to the Genome of Cultivated Varieties. *PLOS Genetics* [online]. **8**(5), e1002703 [vid. 2022-09-01]. ISSN 1553-7404. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pgen.1002703

CRISPO, Erika, Jean-Sébastien MOORE, Julie A. LEE-YAW, Suzanne M. GRAY a Benjamin C. HALLER, 2011. Broken barriers: Human-induced changes to gene flow and introgression in animals. *BioEssays* [online]. **33**(7), 508–518 [vid. 2022-06-27]. ISSN 1521-1878. Dostupné z: doi:10.1002/bies.201000154

DARWIN, Charles. *The Variation of Animals and Plants Under Domestication*. London: John Murray, Albemarle street, 1868. Dostupné online: <https://books.google.sk>

DE STORME, Nico a Danny GEELLEN, 2013. Sexual polyploidization in plants – cytological mechanisms and molecular regulation. *New Phytologist* [online]. **198**(3), 670–684 [vid. 2022-08-16]. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.12184

DESPLANQUE, B., P. BOUDRY, K. BROOMBERG, P. SAUMITOU-LAPRADE, J. CUGUEN a H. VAN DIJK, 1999. Genetic diversity and gene flow between wild, cultivated and weedy forms of *Beta vulgaris* L. (Chenopodiaceae), assessed by RFLP and microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics* [online]. **98**(8), 1194–1201 [vid. 2022-08-24]. ISSN 1432-2242. Dostupné z: doi:10.1007/s001220051184

DURALIJA, Boris, Predrag PUTNIK, Dora BRDAR, Anica BEBEK MARKOVINOVIĆ, Sandra ZAVADLAV, Mirian PATEIRO, Rubén DOMÍNGUEZ, José M. LORENZO a Danijela BURSAC KOVAČEVIĆ, 2021. The Perspective of Croatian Old Apple Cultivars in Extensive Farming for the Production of Functional Foods. *Foods* [online]. **10**(4), 708 [vid. 2022-12-09]. ISSN 2304-8158. Dostupné z: doi:10.3390/foods10040708

EDMANDS, Suzanne, 2007. Between a rock and a hard place: evaluating the relative risks of inbreeding and outbreeding for conservation and management. *Molecular Ecology* [online]. **16**(3), 463–475 [vid. 2022-08-21]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03148.x

ELLSTRAND, Norman C., David BIGGS, Andrea KAUS, Pesach LUBINSKY, Lucinda A. MCDADE, Kristine PRESTON, Linda M. PRINCE, Helen M. REGAN, Veronique RORIVE, Oliver A. RYDER a Kristina A. SCHIERENBECK, 2010. Got Hybridization? A Multidisciplinary Approach for Informing Science Policy. *BioScience* [online]. **60**(5), 384–388 [vid. 2022-08-21]. ISSN 0006-3568. Dostupné z: doi:10.1525/bio.2010.60.5.8

ELLSTRAND, Norman C., Honor C. PRENTICE a James F. HANCOCK, 1999. Gene Flow and Introgression from Domesticated Plants into their Wild Relatives. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. **30**(1), 539–563 [vid. 2022-08-24]. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.ecolsys.30.1.539

ELLSTRAND, Norman C., Honor C. PRENTICE a James F. HANCOCK, 2002. Gene Flow and Introgression from Domesticated Plants into their Wild Relatives. In: Michael SYVANEN a Clarence I. KADO, ed. *Horizontal Gene Transfer (Second Edition)* [online]. London: Academic Press, 2002. s. 217–236 [vid. 2022-07-03]. ISBN 978-0-12-680126-2. Dostupné z: doi:10.1016/B978-012680126-2/50025-6

ELLSTRAND, Norman C. a Kristina A. SCHIERENBECK, 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? *Proceedings of the National Academy of Sciences* [online]. **97**(13), 7043–7050 [vid. 2022-08-04]. Dostupné z: doi:10.1073/pnas.97.13.7043

ESSL, Franz, Stefan DULLINGER, Piero GENOVESI, Philip E HULME, Jonathan M JESCHKE, Stelios KATSANEVAKIS, Ingolf KÜHN, Bernd LENZNER, Aníbal PAUCHARD, Petr PYŠEK, Wolfgang RABITSCH, David M RICHARDSON, Hanno SEEBENS, Mark VAN KLEUNEN, Wim H VAN DER PUTTEN, Montserrat VILÀ a Sven BACHER, 2019. A Conceptual Framework for Range-Expanding Species that Track Human-Induced Environmental Change. *BioScience* [online]. **69**(11), 908–919 [vid. 2022-08-18]. ISSN 0006-3568. Dostupné z: doi:10.1093/biosci/biz101

EVANS, L. T. *Crop Evolution, Adaptation and Yield*. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. ISBN 978-0-521-29558-1. Dostupné online: <https://books.google.sk>

FEURTEY, Alice, Amandine CORNILLE, Jacqui A. SHYKOFF, Alodie SNIRC a Tatiana GIRAUD, 2016. Crop-to-wild gene flow and its fitness consequences for a wild fruit tree: Towards a comprehensive conservation strategy of the wild apple in Europe. *Evolutionary Applications* [online]. **10**(2), 180–188 [vid. 2022-09-05]. ISSN 1752-4571. Dostupné z: doi:10.1111/eva.12441

FOLTA, Kevin M., Susan E. GARDINER, Kim E. HUMMER a Jules JANICK, 2009. Rosaceae: Taxonomy, Economic Importance, Genomics. In: *Genetics and Genomics of Rosaceae*. New York: Springer Science & Business Media, 2009. ISBN 978-0-387-77491-6.

FORTE, A. V., A. N. IGNATOV, V. V. PONOMARENKO, D. B. DOROKHOV a N. I. SAVELYEV, 2002. Phylogeny of the Malus (Apple Tree) Species, Inferred from the Morphological Traits and Molecular DNA Analysis. *Russian Journal of Genetics* [online]. **38**(10), 1150–1161 [vid. 2022-09-03]. ISSN 1608-3369. Dostupné z: doi:10.1023/A:1020648720175

FRANKHAM, Richard, 2015. Genetic rescue of small inbred populations: meta-analysis reveals large and consistent benefits of gene flow. *Molecular Ecology* [online]. **24**(11), 2610–2618 [vid. 2022-08-21]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1111/mec.13139

GAUT, Brandon S., Concepción M. DÍEZ a Peter L. MORRELL, 2015. Genomics and the Contrasting Dynamics of Annual and Perennial Domestication. *Trends in Genetics* [online]. **31**(12), 709–719 [vid. 2022-08-16]. ISSN 0168-9525. Dostupné z: doi:10.1016/j.tig.2015.10.002

GBIF.ORG, 2022. Malus sylvestris Mill. *Global Biodiversity Information Facility* [online] [vid. 2022-12-09]. Dostupné z: <https://www.gbif.org/species/3001509>

GEISE, Collette L. Adkins, 2004. The Big Bad Wolf Hybrid: How Molecular Genetics Research May Undermine Protection for Gray Wolves under the Endangered Species Act. *Minnesota Journal of Law, Science & Technology* [online]. **6**, 869. Dostupné z: <https://heinonline.org/HOL/Page?handle=hein.journals/mipr6&id=889&div=&collection=>

GIBSON, Isaac, Amy B. WELSH, Stuart A. WELSH a Daniel A. CINCOTTA, 2019. Genetic swamping and possible species collapse: tracking introgression between the native Candy Darter and introduced Variegated Darter. *Conservation Genetics* [online]. **20**(2), 287–298 [vid. 2022-08-31]. ISSN 1572-9737. Dostupné z: [doi:10.1007/s10592-018-1131-2](https://doi.org/10.1007/s10592-018-1131-2)

GOULET, Benjamin E., Federico RODA a Robin HOPKINS, 2017. Hybridization in Plants: Old Ideas, New Techniques. *Plant Physiology* [online]. **173**(1), 65–78 [vid. 2022-06-07]. ISSN 0032-0889. Dostupné z: [doi:10.1104/pp.16.01340](https://doi.org/10.1104/pp.16.01340)

GRABENSTEIN, Kathryn C. a Scott A. TAYLOR, 2018. Breaking Barriers: Causes, Consequences, and Experimental Utility of Human-Mediated Hybridization. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **33**(3), 198–212 [vid. 2022-06-26]. ISSN 0169-5347. Dostupné z: [doi:10.1016/j.tree.2017.12.008](https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.12.008)

GROSS, Briana L., Adam D. HENK, Philip L. FORSLINE, Christopher M. RICHARDS a Gayle M. VOLK, 2012. Identification of interspecific hybrids among domesticated apple and its wild relatives. *Tree Genetics & Genomes* [online]. **8**(6), 1223–1235 [vid. 2022-11-14]. ISSN 1614-2950. Dostupné z: [doi:10.1007/s11295-012-0509-4](https://doi.org/10.1007/s11295-012-0509-4)

GRULICH, Vít a Karel CHOBOT. Červený seznam ohrožených druhů České republiky [online]. (35). Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 2017. ISSN 1211-3603. Dostupné z: https://portal.nature.cz/publik_syst/files/rl_cevnate2017.pdf

HARRIS, Stephen A., Julian P. ROBINSON a Barrie E. JUNIPER, 2002. Genetic clues to the origin of the apple. *Trends in Genetics* [online]. **18**(8), 426–430 [vid. 2022-07-06]. ISSN 0168-9525. Dostupné z: [doi:10.1016/S0168-9525\(02\)02689-6](https://doi.org/10.1016/S0168-9525(02)02689-6)

HARRISON, Richard Gerald. *Hybrid Zones and the Evolutionary Process*. New York: Oxford University Press, 1993. ISBN 978-0-19-506917-4.

HAYGOOD, Ralph, Anthony R. IVES a David A. ANDOW, 2003. Consequences of recurrent gene flow from crops to wild relatives. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. **270**(1527), 1879–1886 [vid. 2022-08-25]. Dostupné z: [doi:10.1098/rspb.2003.2426](https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2426)

HOBAN, Sean M., Tim S. MCCLEARY, Scott E. SCHLARBAUM, Sandra L. ANAGNOSTAKIS a Jeanne ROMERO-SEVERSON, 2012. Human-impacted landscapes facilitate hybridization between a native and an introduced tree. *Evolutionary Applications* [online]. **5**(7), 720–731 [vid. 2022-08-17]. ISSN 1752-4571. Dostupné z: [doi:10.1111/j.1752-4571.2012.00250.x](https://doi.org/10.1111/j.1752-4571.2012.00250.x)

HOLDEREGGER, Rolf a Manuela DI GIULIO, 2010. The genetic effects of roads: A review of empirical evidence. *Basic and Applied Ecology* [online]. **11**(6), 522–531 [vid. 2022-08-04]. ISSN 1439-1791. Dostupné z: [doi:10.1016/j.baae.2010.06.006](https://doi.org/10.1016/j.baae.2010.06.006)

HULME, Philip E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology* [online]. **46**(1), 10–18 [vid. 2022-08-19]. ISSN 1365-2664. Dostupné z: [doi:10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01600.x)

CHAPMAN, Mark A. a John M. BURKE, 2006. Letting the gene out of the bottle: the population genetics of genetically modified crops. *New Phytologist* [online]. **170**(3), 429–443 [vid. 2022-08-23]. ISSN 1469-8137. Dostupné z: [doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01710.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2006.01710.x)

INOUYE, David W., 2022. Climate change and phenology. *WIREs Climate Change* [online]. **13**(3), [vid. 2022-08-18]. ISSN 1757-7799. Dostupné z: [doi:10.1002/wcc.764](https://doi.org/10.1002/wcc.764)

- IUCN, 2013. Red List of Threatened Species: *Malus sylvestris*. *IUCN Red List of Threatened Species* [online] [vid. 2022-12-09]. Dostupné z: <https://www.iucnredlist.org/fr>
- JACKIW, Raeya N., Ghada MANDIL a Heather A. HAGER, 2015. A framework to guide the conservation of species hybrids based on ethical and ecological considerations. *Conservation Biology* [online]. **29**(4), 1040–1051 [vid. 2022-08-21]. ISSN 1523-1739. Dostupné z: doi:10.1111/cobi.12526
- JACQUES, Dominique, Kristine VANDERMIJNSBRUGGE, Sébastien LEMAIRE, Adriana ANTOFIE a Marc LATEUR, 2009. Natural distribution and variability of wild apple (*Malus sylvestris*) in Belgium. *Belgian Journal of Botany* [online]. **142**(1), 39–49 [vid. 2022-09-01]. ISSN 0778-4031. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/20794670>
- JARVIS, Devra I. a Toby HODGKIN, 1999. Wild relatives and crop cultivars: detecting natural introgression and farmer selection of new genetic combinations in agroecosystems. *Molecular Ecology* [online]. **8**(s1), S159–S173 [vid. 2022-08-16]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-294X.1999.00799.x
- KALINOWSKA, Monika, Aleksandra BIELAWSKA, Hanna LEWANDOWSKA-SIWKIEWICZ, Waldemar PRIEBE a Włodzimierz LEWANDOWSKI, 2014. Apples: Content of phenolic compounds vs. variety, part of apple and cultivation model, extraction of phenolic compounds, biological properties. *Plant Physiology and Biochemistry* [online]. **84**, 169–188 [vid. 2022-11-07]. ISSN 0981-9428. Dostupné z: doi:10.1016/j.plaphy.2014.09.006
- KARL, Thomas R. a Kevin E. TRENBERTH, 2003. Modern Global Climate Change. *Science* [online]. **302**(5651), 1719–1723 [vid. 2022-08-17]. Dostupné z: doi:10.1126/science.1090228
- KIDD, A. G., J. BOWMAN, D. LESBARRÈRES a A. I. SCHULTE-HOSTEDDE, 2009. Hybridization between escaped domestic and wild American mink (*Neovison vison*). *Molecular Ecology* [online]. **18**(6), 1175–1186 [vid. 2022-08-24]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2009.04100.x
- KIŠEK, Mateja, Kristjan JARNI a Robert BRUS, 2021. Hybridisation of *Malus sylvestris* (L.) Mill. with *Malus × domestica* Borkh. and Implications for the Production of Forest Reproductive Material. *Forests* [online]. **12**(3), 367 [vid. 2022-11-07]. ISSN 1999-4907. Dostupné z: doi:10.3390/f12030367
- KOOPMAN, Wim J. M., Yinghui LI, Els COART, W. Eric VAN DE WEG, Ben VOSMAN, Isabel ROLDÁN-RUIZ a Marinus J. M. SMULDERS, 2007. Linked vs. unlinked markers: multilocus microsatellite haplotype-sharing as a tool to estimate gene flow and introgression. *Molecular Ecology* [online]. **16**(2), 243–256 [vid. 2022-11-24]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2006.03137.x
- KRON, Paul a Brian C. HUSBAND, 2009. Hybridization and the reproductive pathways mediating gene flow between native *Malus coronaria* and domestic apple, *M. domestica*. *Botany* [online]. **87**(9), 864–874 [vid. 2022-08-24]. ISSN 1916-2790. Dostupné z: doi:10.1139/B09-045
- LAMONT, B. B., T. HE, N. J. ENRIGHT, S. L. KRAUSS a B. P. MILLER, 2003. Anthropogenic disturbance promotes hybridization between *Banksia* species by altering their biology. *Journal of Evolutionary Biology* [online]. **16**(4), 551–557 [vid. 2022-08-17]. ISSN 1420-9101. Dostupné z: doi:10.1046/j.1420-9101.2003.00548.x
- LARSEN, Anders S., Conny B. ASMUSSEN, Els COART, Ditte C. OLRİK a Erik D. KJÆR, 2006. Hybridization and genetic variation in Danish populations of European crab apple (*Malus sylvestris*). *Tree Genetics & Genomes* [online]. **2**(2), 86–97 [vid. 2022-09-06]. ISSN 1614-2950. Dostupné z: doi:10.1007/s11295-005-0030-0

- LARSEN, Anders Søndergaard a Erik Dahl KJÆR, 2008. Pollen mediated gene flow in a native population of *Malus sylvestris* and its implications for contemporary gene conservation management. *Conservation Genetics* [online]. **10**(6), 1637 [vid. 2022-11-24]. ISSN 1572-9737. Dostupné z: doi:10.1007/s10592-008-9713-z
- LEU, Matthias, Steven E. HANSER a Steven T. KNICK, 2008. The Human Footprint in the West: A Large-Scale Analysis of Anthropogenic Impacts. *Ecological Applications* [online]. **18**(5), 1119–1139 [vid. 2022-08-04]. ISSN 1939-5582. Dostupné z: doi:10.1890/07-0480.1
- LEWIS, Simon L. a Mark A. MASLIN, 2015. Defining the Anthropocene. *Nature* [online]. **519**(7542), 171–180 [vid. 2022-08-03]. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/nature14258
- LI, Muzi, Yuwei XIAO, Steve MOUNT a Zhongchi LIU, 2021. An Atlas of Genomic Resources for Studying Rosaceae Fruits and Ornamentals. *Frontiers in Plant Science* [online]. **12** [vid. 2022-08-25]. ISSN 1664-462X. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2021.644881>
- LIEDTKE, Rebecca, Agustina BARROS, Franz ESSL, Jonas J. LEMBRECHTS, Ronja E. M. WEDEGÄRTNER, Aníbal PAUCHARD a Stefan DULLINGER, 2020. Hiking trails as conduits for the spread of non-native species in mountain areas. *Biological Invasions* [online]. **22**(3), 1121–1134 [vid. 2022-08-04]. ISSN 1573-1464. Dostupné z: doi:10.1007/s10530-019-02165-9
- LIU, Zhongchi, Hong MA, Sook JUNG, Dorrie MAIN a Lei GUO, 2020. Developmental Mechanisms of Fleshy Fruit Diversity in Rosaceae. *Annual Review of Plant Biology* [online]. **71**(1), 547–573 [vid. 2022-08-25]. Dostupné z: doi:10.1146/annurev-arplant-111119-021700
- LOCKWOOD, Julie L., Martha F. HOOPES a Michael P. MARCHETTI. *Invasion Ecology*. B.m.: John Wiley & Sons, 2013. ISBN 978-1-118-57082-1.
- LOSKUTOV, I. G., 2001. Interspecific Crosses in the Genus *Avena* L. *Russian Journal of Genetics* [online]. **37**(5), 467–475 [vid. 2022-08-16]. ISSN 1608-3369. Dostupné z: doi:10.1023/A:1016697812009
- MALLET, James, 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **20**(5), 229–237 [vid. 2022-07-29]. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2005.02.010
- MASCHINSKI, Joyce a Thomas G. WHITHAM. *Current hybrid policy and the importance of hybrid plants in conservation* in: MASCHINSKI, Joyce. *Southwestern Rare and Endangered Plants: Proceedings of the second Conference*. Arizona.: Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, U.S. Department of Agriculture, 1996. Dostupné online: <https://books.google.sk/books>
- MCGINNITY, Philip, Paulo PRODHL, Andy FERGUSON, Rosaleen HYNES, Niall MAOILIDIGH, Natalie BAKER, Deirdre COTTER, Brendan O'HEA, Declan COOKE, Ger ROGAN, John TAGGART a Tom CROSS, 2003. Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* [online]. [vid. 2022-08-24]. Dostupné z: doi:10.1098/rspb.2003.2520
- MCLACHLAN, Jason S., James S. CLARK a Paul S. MANOS, 2005. Molecular Indicators of Tree Migration Capacity Under Rapid Climate Change. *Ecology* [online]. **86**(8), 2088–2098 [vid. 2022-08-17]. ISSN 1939-9170. Dostupné z: doi:10.1890/04-1036
- MERCER, Kristin L., Ruth G. SHAW a Donald L. WYSE, 2006. Increased Germination Of Diverse Crop–Wild Hybrid Sunflower Seeds. *Ecological Applications* [online]. **16**(3), 845–854 [vid. 2022-08-24]. ISSN 1939-5582. Dostupné z: doi:10.1890/1051-0761(2006)016[0845:IGODCH]2.0.CO;2
- MILLA, Rubén, Colin P. OSBORNE, Martin M. TURCOTTE a Cyrille VIOLLE, 2015. Plant domestication through an ecological lens. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **30**(8), 463–469 [vid. 2022-07-06]. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2015.06.006

- MILLER, Allison J. a Briana L. GROSS, 2011. From forest to field: Perennial fruit crop domestication. *American Journal of Botany* [online]. **98**(9), 1389–1414 [vid. 2022-07-08]. ISSN 1537-2197. Dostupné z: doi:10.3732/ajb.1000522
- MINISTERSTVO ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ, 2008. Zvláště chráněné druhy. www.mzp.cz [online] [vid. 2022-12-09]. Dostupné z: https://www.mzp.cz/zvlaste_chranene_druhy
- NEI, Masatoshi a Masafumi NOZAWA, 2011. Roles of Mutation and Selection in Speciation: From Hugo de Vries to the Modern Genomic Era. *Genome Biology and Evolution* [online]. **3**, 812–829 [vid. 2022-08-16]. ISSN 1759-6653. Dostupné z: doi:10.1093/gbe/evr028
- NĚMEC, Bohumil. *Dějiny ovocnictví*. Praha: Nakladatelství Československé akademie věd, 1955.
- O'BRIEN, Stephen J. a Ernst MAYR, 1991. Bureaucratic Mischief: Recognizing Endangered Species and Subspecies. *Science* [online]. [vid. 2022-08-20]. Dostupné z: doi:10.1126/science.251.4998.1187
- OLDEN, Julian D., N. LEROY POFF, Marlis R. DOUGLAS, Michael E. DOUGLAS a Kurt D. FAUSCH, 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **19**(1), 18–24 [vid. 2022-08-04]. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2003.09.010
- OTTENBURGH, Jente, 2021. The genic view of hybridization in the Anthropocene. *Evolutionary Applications* [online]. **14**(10), 2342–2360 [vid. 2022-06-27]. ISSN 1752-4571. Dostupné z: doi:10.1111/eva.13223
- PEACE, Cameron P, Luca BIANCO, Michela TROGGIO, Eric VAN DE WEG, Nicholas P HOWARD, Amandine CORNILLE, Charles-Eric DUREL, Sean MYLES, Zoë MIGICOVSKY, Robert J SCHAFFER, Evelyne COSTES, Gennaro FAZIO, Hisayo YAMANE, Steve VAN NOCKER, Chris GOTTSCHALK, Fabrizio COSTA, David CHAGNÉ, Xinzhong ZHANG, Andrea PATOCCHI, Susan E GARDINER, Craig HARDNER, Satish KUMAR, Francois LAURENS, Etienne BUCHER, Dorrie MAIN, Sook JUNG a Stijn VANDERZANDE, 2019. Apple whole genome sequences: recent advances and new prospects. *Horticulture Research* [online]. **6**, 59 [vid. 2022-09-05]. ISSN 2052-7276. Dostupné z: doi:10.1038/s41438-019-0141-7
- PEARSON, Richard G., 2006. Climate change and the migration capacity of species. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **21**(3), 111–113 [vid. 2022-08-04]. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2005.11.022
- PENG, Junhua H., Dongfa SUN a Eviatar NEVO, 2011. Domestication evolution, genetics and genomics in wheat. *Molecular Breeding* [online]. **28**(3), 281–301 [vid. 2022-08-16]. ISSN 1572-9788. Dostupné z: doi:10.1007/s11032-011-9608-4
- PIERPAOLI, M., Z. S. BIRÒ, M. HERRMANN, K. HUPE, M. FERNANDES, B. RAGNI, L. SZEMETHY a E. RANDI, 2003. Genetic distinction of wildcat (*Felis silvestris*) populations in Europe, and hybridization with domestic cats in Hungary. *Molecular Ecology* [online]. **12**(10), 2585–2598 [vid. 2022-08-24]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1046/j.1365-294X.2003.01939.x
- PLADIAS, 2022. *Malus sylvestris*. *Pladias – databáze české flóry a vegetace* [online] [vid. 2022-09-12]. Dostupné z: <https://pladias.cz/taxon/overview/Malus%20sylvestris>
- PRENTIS, P. J., E. M. WHITE, I. J. RADFORD, A. J. LOWE a A. R. CLARKE, 2007. Can hybridization cause local extinction: a case for demographic swamping of the Australian native *Senecio pinnatifolius* by the invasive *Senecio madagascariensis*? *New Phytologist* [online]. **176**(4), 902–912 [vid. 2022-08-31]. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02217.x
- RANDI, Ettore, 2008. Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Molecular Ecology* [online]. **17**(1), 285–293 [vid. 2022-08-23]. ISSN 1365-294X. Dostupné z: doi:10.1111/j.1365-294X.2007.03417.x

REIM, Stefanie, Aki HÖLTKEN a Monika HÖFER, 2013. Diversity of the European indigenous wild apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) in the East Ore Mountains (Osterzgebirge), Germany: II. Genetic characterization. *Genetic Resources and Crop Evolution* [online]. **60**(3), 879–892 [vid. 2022-11-14]. ISSN 1573-5109. Dostupné z: doi:10.1007/s10722-012-9885-8

REIM, Stefanie, Anke PROFT, Simone HEINZ a Monika HÖFER, 2012. Diversity of the European indigenous wild apple *Malus sylvestris* (L.) Mill. in the East Ore Mountains (Osterzgebirge), Germany: I. Morphological characterization. *Genetic Resources and Crop Evolution* [online]. **59**(6), 1101–1114 [vid. 2022-11-21]. ISSN 1573-5109. Dostupné z: doi:10.1007/s10722-011-9746-x

RHYMER, Judith M. a Daniel SIMBERLOFF, 1996. Extinction by Hybridization and Introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* [online]. **27**, 83–109 [vid. 2022-06-27]. ISSN 0066-4162. Dostupné z: <https://www.jstor.org/stable/2097230>

RIESEBERG, Loren H. a Shanna E. CARNEY, 1998. Plant hybridization. *New Phytologist* [online]. **140**(4), 599–624 [vid. 2022-07-28]. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1046/j.1469-8137.1998.00315.x

RIESEBERG, Loren H., Olivier RAYMOND, David M. ROSENTHAL, Zhao LAI, Kevin LIVINGSTONE, Takuya NAKAZATO, Jennifer L. DURPHY, Andrea E. SCHWARZBACH, Lisa A. DONOVAN a Christian LEXER, 2003. Major Ecological Transitions in Wild Sunflowers Facilitated by Hybridization. *Science* [online]. **301**(5637), 1211–1216 [vid. 2022-08-16]. Dostupné z: doi:10.1126/science.1086949

RIESEBERG, Loren H, Jeannette WHITTON a Keith GARDNER, 1999. Hybrid Zones and the Genetic Architecture of a Barrier to Gene Flow Between Two Sunflower Species. *Genetics* [online]. **152**(2), 713–727 [vid. 2022-08-16]. ISSN 1943-2631. Dostupné z: doi:10.1093/genetics/152.2.713

RICHARDS, Christopher M., Gayle M. VOLK, Ann A. REILLEY, Adam D. HENK, Dale R. LOCKWOOD, Patrick A. REEVES a Philip L. FORSLINE, 2009. Genetic diversity and population structure in *Malus sieversii*, a wild progenitor species of domesticated apple. *Tree Genetics & Genomes* [online]. **5**(2), 339–347 [vid. 2022-09-01]. ISSN 1614-2950. Dostupné z: doi:10.1007/s11295-008-0190-9

ROD, Jan. *Šlechtění rostlin*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství, 1982.

RUHSAM, Markus, Will JESSOP, Amandine CORNILLE, James RENNY a Rick WORRELL, 2019. Crop-to-wild introgression in the European wild apple *Malus sylvestris* in Northern Britain. *Forestry: An International Journal of Forest Research* [online]. **92**(1), 85–96 [vid. 2022-11-07]. ISSN 0015-752X. Dostupné z: doi:10.1093/forestry/cpy033

SANKARARAMAN, Sriram, Swapan MALLICK, Michael DANNEMANN, Kay PRÜFER, Janet KELSO, Svante PÄÄBO, Nick PATTERSON a David REICH, 2014. The genomic landscape of Neanderthal ancestry in present-day humans. *Nature* [online]. **507**(7492), 354–357 [vid. 2022-08-03]. ISSN 1476-4687. Dostupné z: doi:10.1038/nature12961

SEEBENS, Hanno, Sven BACHER, Tim M. BLACKBURN, César CAPINHA, Wayne DAWSON, Stefan DULLINGER, Piero GENOVESI, Philip E. HULME, Mark VAN KLEUNEN, Ingolf KÜHN, Jonathan M. JESCHKE, Bernd LENZNER, Andrew M. LIEBHOLD, Zarah PATTISON, Jan PERGL, Petr PYŠEK, Marten WINTER a Franz ESSL, 2021. Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050. *Global Change Biology* [online]. **27**(5), 970–982 [vid. 2022-08-19]. ISSN 1365-2486. Dostupné z: doi:10.1111/gcb.15333

SEIFERT, Bernhard, Jonna KULMUNI a Pekka PAMILO, 2010. Independent hybrid populations of *Formica polyctena* Xrufa wood ants (Hymenoptera: Formicidae) abound under conditions of forest fragmentation. *Evolutionary Ecology* [online]. **24**(5), 1219–1237 [vid. 2022-11-01]. ISSN 1573-8477. Dostupné z: doi:10.1007/s10682-010-9371-8

- SCHNITZLER, Annik, Claire ARNOLD, Amandine CORNILLE, Olivier BACHMANN a Christophe SCHNITZLER, 2014. Wild European Apple (*Malus sylvestris* (L.) Mill.) Population Dynamics: Insight from Genetics and Ecology in the Rhine Valley. Priorities for a Future Conservation Programme. *PLOS ONE* [online]. **9**(5) [vid. 2022-09-14]. ISSN 1932-6203. Dostupné z: doi:10.1371/journal.pone.0096596
- SCHUSTER, Mirko a Rolf BÜTTNER, 1995. Chromosome numbers in the *Malus* wild species collection of the genebank Dresden-Pillnitz. *Genetic Resources and Crop Evolution - Genet resour crop evolution* [online]. **42**, 353–361. Dostupné z: doi:10.1007/BF02432139
- SLAVÍK, Bohumil, Radmila BĚLOHLÁVKOVÁ, Jana HAŠKOVÁ, Josef HOLUB, Anna CHRTKOVÁ, Jan KIRSCHNER a Jaroslav KOBLÍŽEK. *Květena České republiky 4*. 1. Praha: Academia, 1995. ISBN 80-200-0384-3.
- SLAVÍK, Bohumil a Slavomír HEJNÝ. *Květena České republiky 3*. 2. nezměněné vydání. Praha: Academia, 2003. ISBN 80-200-1090-4.
- SOLTIS, Pamela S. a Douglas E. SOLTIS, 2009. The Role of Hybridization in Plant Speciation. *Annual Review of Plant Biology* [online]. **60**(1), 561–588 [vid. 2022-08-03]. ISSN 1543-5008, 1545-2123. Dostupné z: doi:10.1146/annurev.arplant.043008.092039
- STEBBINS, G. Ledyard, 1959. The Role of Hybridization in Evolution. *Proceedings of the American Philosophical Society* [online]. **103**(2), 231–251 [vid. 2022-06-27]. ISSN 0003-049X. Dostupné z: https://www.jstor.org/stable/985151
- STEVENS, P.F., 2017. Angiosperm phylogeny website, version 14. *Angiosperm Phylogeny Website* [online] [vid. 2022-09-03]. Dostupné z: http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/
- SUAREZ-GONZALEZ, Adriana, Christian LEXER a Quentin C. B. CRONK, 2018. Adaptive introgression: a plant perspective. *Biology Letters* [online]. **14**(3), 20170688 [vid. 2022-07-28]. Dostupné z: doi:10.1098/rsbl.2017.0688
- SUJETOVIENĚ, Gintarė a Irma ŠVEIKAUSKAITĚ, 2014. Effects of Climate Warming on Timing of Native and Non-Native Tree Species Phenology. In: *The 9th International Conference „Environmental Engineering 2014”: The 9th International Conference „Environmental Engineering 2014”* [online]. Vilnius, Lithuania: Vilnius Gediminas Technical University Press “Technika” 2014 [vid. 2022-08-18]. ISBN 978-609-457-640-9. Dostupné z: doi:10.3846/enviro.2014.059
- TAYLOR, Scott A. a Erica L. LARSON, 2019. Insights from genomes into the evolutionary importance and prevalence of hybridization in nature. *Nature Ecology & Evolution* [online]. **3**(2), 170–177 [vid. 2022-08-03]. ISSN 2397-334X. Dostupné z: doi:10.1038/s41559-018-0777-y
- TAYLOR, Scott A., Erica L. LARSON a Richard G. HARRISON, 2015. Hybrid zones: windows on climate change. *Trends in Ecology & Evolution* [online]. **30**(7), 398–406 [vid. 2022-07-01]. ISSN 0169-5347. Dostupné z: doi:10.1016/j.tree.2015.04.010
- THOMAS, Chris D., 2010. Climate, climate change and range boundaries. *Diversity and Distributions* [online]. **16**(3), 488–495 [vid. 2022-08-11]. ISSN 1472-4642. Dostupné z: doi:10.1111/j.1472-4642.2010.00642.x
- TODESCO, Marco, Mariana A. PASCUAL, Gregory L. OWENS, Katherine L. OSTEVIK, Brook T. MOYERS, Sarel HÜBNER, Sylvia M. HEREDIA, Min A. HAHN, Celine CASEYS, Dan G. BOCK a Loren H. RIESEBERG, 2016. Hybridization and extinction. *Evolutionary Applications* [online]. **9**(7), 892–908 [vid. 2022-06-27]. ISSN 1752-4571. Dostupné z: doi:10.1111/eva.12367
- VAVILOV, N. I., Vladimir Filimonovich DOROFEEV. *Origin and Geography of Cultivated Plants*. Cambridge: Cambridge University Press, 1992. ISBN 978-0-521-40427-3.

VELASCO, Riccardo, Andrey ZHARKIKH, Jason AFFOURTIT, Amit DHINGRA, Alessandro CESTARO, Ananth KALYANARAMAN, Paolo FONTANA, Satish K. BHATNAGAR, Michela TROGGIO, Dmitry PRUSS, Silvio SALVI, Massimo PINDO a Paolo BALDI, 2010. The genome of the domesticated apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Nature Genetics* [online]. **42**(10), 833–839 [vid. 2022-09-01]. ISSN 1546-1718. Dostupné z: doi:10.1038/ng.654

VOLK, Gayle M., Amandine CORNILLE, Charles-Eric DUREL a Ben GUTIERREZ, 2021. Botany, Taxonomy, and Origins of the Apple. In: Schuyler S. KORBAN, ed. *The Apple Genome* [online]. Cham: Springer International Publishing. s. 19–32 [vid. 2022-09-14]. ISBN 978-3-030-74682-7. Dostupné z: doi:10.1007/978-3-030-74682-7_2

VOLK, Gayle M., C. Thomas CHAO, Jay NORELLI, Susan K. BROWN, Gennaro FAZIO, Cameron PEACE, Jim MCFERSON, Gan-Yuan ZHONG a Peter BRETTING, 2015. The vulnerability of US apple (*Malus*) genetic resources. *Genetic Resources and Crop Evolution* [online]. **62**(5), 765–794 [vid. 2022-09-03]. ISSN 1573-5109. Dostupné z: doi:10.1007/s10722-014-0194-2

WAGNER, Iris, W. D. MAURER, P. LEMMEN, H. P. SCHMITT, M. WAGNER, M. BINDER a P. PATZAK, 2014. Hybridization and Genetic Diversity in Wild Apple (*Malus sylvestris* (L.) MILL.) from Various Regions in Germany and from Luxembourg. *Silvae Genetica* [online]. **63**(1–6), 81–93 [vid. 2022-11-07]. Dostupné z: doi:10.1515/sg-2014-0012

WARSCHEFSKY, Emily, R. Varma PENMETSA, Douglas R. COOK a Eric J. B. VON WETTBERG, 2014. Back to the wilds: Tapping evolutionary adaptations for resilient crops through systematic hybridization with crop wild relatives. *American Journal of Botany* [online]. **101**(10), 1791–1800 [vid. 2022-08-24]. ISSN 1537-2197. Dostupné z: doi:10.3732/ajb.1400116

WHITNEY, Kenneth D., Rebecca A. RANDELL a Loren H. RIESEBERG, 2006. Adaptive Introgression of Herbivore Resistance Traits in the Weedy Sunflower *Helianthus annuus*. *The American Naturalist* [online]. **167**(6), 794–807 [vid. 2022-08-16]. ISSN 0003-0147. Dostupné z: doi:10.1086/504606

WOLF, Diana E., Naoki TAKEBAYASHI a Loren H. RIESEBERG, 2001. Predicting the Risk of Extinction through Hybridization. *Conservation Biology* [online]. **15**(4), 1039–1053 [vid. 2022-07-03]. ISSN 1523-1739. Dostupné z: doi:10.1046/j.1523-1739.2001.0150041039.x

WONG, Edgar L. Y., Simon J. HISCOCK a Dmitry A. FILATOV, 2022. The Role of Interspecific Hybridisation in Adaptation and Speciation: Insights From Studies in *Senecio*. *Frontiers in Plant Science* [online]. **13** [vid. 2022-08-16]. ISSN 1664-462X. Dostupné z: <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fpls.2022.907363>

XIANG, Yezi, Chien-Hsun HUANG, Yi HU, Jun WEN, Shisheng LI, Tingshuang YI, Hongyi CHEN, Jun XIANG a Hong MA, 2017. Evolution of Rosaceae Fruit Types Based on Nuclear Phylogeny in the Context of Geological Times and Genome Duplication. *Molecular Biology and Evolution* [online]. **34**(2), 262–281 [vid. 2022-09-03]. ISSN 0737-4038. Dostupné z: doi:10.1093/molbev/msw242

ZHANG, Shu-Dong, Jian-Jun JIN, Si-Yun CHEN, Mark W. CHASE, Douglas E. SOLTIS, Hong-Tao LI, Jun-Bo YANG, De-Zhu LI a Ting-Shuang YI, 2017. Diversification of Rosaceae since the Late Cretaceous based on plastid phylogenomics. *New Phytologist* [online]. **214**(3), 1355–1367 [vid. 2022-09-16]. ISSN 1469-8137. Dostupné z: doi:10.1111/nph.14461