

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky



Bakalářská práce

**Rozsah a dynamika hybridizace orobinců *Typha latifolia*
a *T. angustifolia* - rozdíly mezi Evropou a Severní
Amerikou**

**Hybridisation dynamics of *Typha latifolia* and *T. angustifolia* - differences
between Europe and North America**

Helena Mašterová

Školitel: Mgr. Tomáš Fér, Ph.D.

Praha 2010

Obsah

1	Abstrakt	3
2	Úvod	4
3	Hybridizace.....	5
4	Hybridizace a invaznost	6
4.1	Mechanismy vzniku invaznosti	6
4.1.1	Vznik evolučních novinek.....	7
4.1.2	Zvyšování genetické variability	7
4.1.3	Redukce mutační zátěže	7
4.1.4	Fixace heterozygosity	7
4.2	Stabilizace hybridních populací.....	8
5	Charakteristika rodu <i>Typha</i>	10
5.1	Zařazení rodu <i>Typha</i> v systému cévnatých rostlin.....	10
5.2	Morfologie	11
5.2.1	Rod <i>Typha</i>	11
5.2.2	<i>Typha latifolia</i>	12
5.2.3	<i>Typha angustifolia</i>	12
5.3	Rozšíření a ekologie rodu <i>Typha</i>	13
5.4	Rozmnožování rodu <i>Typha</i>	13
5.4.1	Generativní rozmnožování	13
5.4.2	Šíření plodů a semen	14
5.4.3	Vegetativní rozmnožování.....	15
6	Význam a využití orobinců.....	15
7	Problematika v Evropě	16
7.1	Rozšíření <i>T. latifolia</i> a <i>T. angustifolia</i>	16
7.2	Ekologie <i>T. latifolia</i> a <i>T. angustifolia</i>	16
7.3	Hybridizace <i>T. latifolia</i> a <i>T. angustifolia</i>	16
8	Problematika v Severní Americe.....	17
8.1	Rozšíření <i>T. latifolia</i>	17
8.2	Rozšíření <i>T. angustifolia</i>	17
8.3	Původ <i>T. angustifolia</i> v Severní Americe	18
8.4	Ekologie	19
8.4.1	Ekologie <i>T. latifolia</i>	19
8.4.2	Ekologie <i>T. angustifolia</i>	19
8.4.3	Smišená stanoviště <i>T. latifolia</i> a <i>T. angustifolia</i>	19
8.5	<i>Typha × glauca</i> GODRON	20
8.5.1	Hybridizace <i>T. latifolia</i> a <i>T. angustifolia</i> v Severní Americe.....	20
8.5.2	Fenologie kvetení <i>T. latifolia</i> a <i>T. angustifolia</i>	20
8.5.3	Status <i>Typha × glauca</i>	21
8.5.3.1	Status <i>Typha × glauca</i> na základě morfologických znaků.....	21
8.5.3.2	Status <i>Typha × glauca</i> na základě biochemických a molekulárních metod	22
8.5.4	Morfologie <i>Typha × glauca</i>	23
8.5.5	Rozšíření <i>Typha × glauca</i>	24
8.5.6	Ekologie <i>Typha × glauca</i>	24
8.5.7	Rozmnožování <i>Typha × glauca</i>	24
8.5.8	Populace hybridů	25
8.6	Invaznost rodu <i>Typha</i>	25
8.6.1	Invaznost <i>T. latifolia</i> a <i>T. angustifolia</i>	25
8.6.2	Invaznost <i>Typha × glauca</i>	26
9	Diplomová práce	27
10	Závěr	29
11	Seznam použité literatury.....	30
12	Přílohy	34

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala svému školiteli Tomášovi Férovi za ochotu a trpělivost při vedení celé práce. Dále bych také chtěla poděkovat Radce Wildové, která mi poskytla mnoho cenných rad a informací. Dík také patří mé rodině a přátelům, kteří mi byli při psaní práce velkou oporou.

1 Abstrakt

Mezidruhová hybridizace je u rostlin velmi rozšířený jev, který hraje důležitou roli v evoluci. Může vést ke vzniku nových druhů a je považována za jeden z procesů, který se podílí na vzniku invaznosti.

V Severní Americe se vyskytují dva druhy orobinců, původní a široce rozšířený druh *Typha latifolia* (orobinec širokolistý) a pravděpodobně nepůvodní a méně rozšířený druh *T. angustifolia* (orobinec úzkolistý). Předpokládá se, že *T. angustifolia* byl neúmyslně zavlečen prvními Evropany na východní pobřeží kontinentu a odtud se šířil dále na západ. Šíření bylo doprovázeno rozsáhlou hybridizací s *T. latifolia* za vzniku silně invazního hybridu *T. ×glauca*, který se skrze vegetativní růst rychle šíří a vytváří husté monotypické porosty, které vytlačují rodičovské druhy i druhy původní.

Oba druhy se vyskytují i v Evropě, ale nikdy nebylo prozkoumáno, zda k tak rozsáhlé hybridizaci dochází i na území Evropy.

Klíčová slova: *Typha*, mezidruhová hybridizace, vznik invaznosti, *T. ×glauca*, mikrosatelity.

Abstract

Interspecific hybridization is a widespread phenomenon in plants that plays an important role in evolution. It can lead to the origin of new species and is considered to be the one of the processes involved in the creation of invasiveness.

In North America there are two species of cattails, original and widely distributed species *Typha latifolia* (Common Cattail) and probably non-native and less distributed species *T. angustifolia* (Narrow-leaved Cattail). It is assumed that *T. angustifolia* was inadvertently introduced by the first Europeans on the east coast of the continent and then spread further west. The spreading was followed by extensive hybridization with *T. latifolia*, which resulted in production highly invasive hybrid *T. ×glauca*, which rapidly spread through the vegetative growth and creates a dense monotypic stands that displace the parental and original species.

Both species occur in Europe, but it was never investigated, whether the extensive hybridization occurs in Europe.

Key words: *Typha*, interspecific hybridization, evolution of invasiveness, *T. ×glauca*, mikrosatelites.

2 Úvod

Mezidruhová hybridizace se stala u rostlin velmi rozšířeným jevem a je považována za důležitý evoluční proces (Wissemann 2007). Velkou roli v tomto směru sehrál člověk, který začal, ať už úmyslně či neúmyslně, přemísťovat rostlinné druhy po celém světě a umožnil tak genový tok mezi dříve izolovanými druhy (Briggs & Walters 2001).

Hybridi jsou často neživotaschopní nebo méně zdatní než rodičovské druhy a nedokáží se v prostředí uchytit. Řada hybridů ale nese zcela nové znaky (Rieseberg & Ellstrand 1993), které nejsou vystavené selekci a které jim umožní adaptovat se na nové prostředí (Wissemann 2007). Hybridizace tak může vést až ke vzniku nového druhu (Briggs & Walters 2001). U některých hybridů se mohou objevit takové genetické výhody, které způsobí, že hybridi jsou zdatnější než rodičovské druhy a dokáží je překonat. V některých případech může dojít až k jejich rychlému šíření a vzniku invaznosti. Právě hybridizace je jedním z mechanismů, který může vést ke vzniku invaznosti (Ellstrand & Schierenbeck 2000, Schierenbeck & Ellstrand 2009).

Příkladem vzniku invaznosti hybridizací může být právě křížení dvou druhů orobinců v Severní Americe, kterým se zabývá tato bakalářská práce. V Severní Americe se vyskytují dva druhy orobinců, *Typha latifolia* L. (orobinec širokolistý) a *T. angustifolia* L. (orobinec úzkolistý) (Hotchkiss & Dozier 1949, Smith 1967, Smith 2000, Selbo & Snow 2004). *T. latifolia* je druhem původním, který je široce rozšířený po celých Spojených státech amerických. *T. angustifolia* je pravděpodobně druh nepůvodní a předpokládá se, že byl neúmyslně zavlečen prvními Evropany na východní pobřeží (Stuckey & Salamon 1987). Odtud se začal šířit dál směrem na západ a jeho šíření bylo doprovázeno rozsáhlou hybridizací s *T. latifolia* za vzniku hybridu *T. ×glauca* Godr. (Hotchkiss & Dozier 1949, Fassett & Calhoun 1952, Smith 1967, Lee 1975, Galatowitsch et al. 1999, Kuehn et al. 1999, Travis et al. 2009). Hybrid je považován za vysoce invazní rostlinu, protože se skrze vegetativní růst rychle šíří a vytváří husté monotypické porosty, které vytlačují rodičovské druhy i druhy původní, a má tak negativní dopad na diverzitu mokřadních společenstev (Galatowitsch et al. 1999, Woo & Zedler 2002, Tuchman et al. 2009).

Oba druhy se vyskytují i v Evropě, ale situace se zdá úplně odlišná. *T. latifolia* a *T. angustifolia* koexistují v Evropě celý Holocén a nikdy nebylo studováno, zda k tak rozsáhlé hybridizaci dochází i na území Evropy. Tato problematika si jistě zasluhuje větší pozornost, a proto bych se jí chtěla věnovat i ve své diplomové práci.

3 Hybridizace

Vznik nových rostlinných druhů probíhá dvěma základními procesy, tzv. speciací pozvolnou a speciací saltační (náhlou, skokovou). K pozvolné speciaci dochází oddělením subpopulací z jedné mateřské populace, což vede k tzv. allopatrickému výskytu, kdy jsou jednotlivé subpopulace od sebe geograficky nebo geneticky izolovány. V jednotlivých subpopulacích pak dochází k malým změnám, které se postupem času hromadí, a subpopulace se tak postupně mění (např. změny morfologických znaků). V důsledku toho dochází ke genetické diferenciaci těchto subpopulací a následnému vývoji reprodukčních izolačních mechanismů, což může vést až ke vzniku nového druhu (Briggs & Walters 2001).

Opakem pozvolné speciace je speciace saltační, kdy nový druh vzniká náhle vlivem skokových změn v průběhu evoluce uvnitř sympatricky se vyskytujících rodičovských populací. Tyto skokové změny zahrnují především mechanismus polyploidizace (zmmožnění počtu chromozómových sad v genomu), dále také změny v uspořádání a v počtu chromozómů, změny v reprodukčním chování či stabilizaci hybridních derivátů (Briggs & Walters 2001).

Mezidruhov^á hybridizace je u rostlin považována za jeden z procesů saltační speciace (Hegarty & Hiscock 2005) a je stěžejním mechanismem generujícím biologickou diverzitu na Zemi (Wissemann 2007). Jedná se o významný evoluční proces, který je v biosystematice rostlin intenzivně studován (Rieseberg 1997, Briggs & Walters 2001, Wissemann 2007).

Dříve se předpokládalo, že mezidruhov^é křížení je poměrně vzácný a nezvyklý jev a že hybridy jsou méně zdatní než rodičovské druhy. Tento předpoklad se ale ukázal jako mylný, hybridizace je u rostlin spíše pravidlem než výjimkou (Wissemann 2007). Hybridy mohou mít reprodukční zdatnost stejnou jako rodičovské druhy, nebo dokonce i vyšší (Arnold & Hodges 1995), a na některých stanovištích mohou dokonce rodičovské druhy překonat (Bleeker 2007).

Hybridy se vyznačují kombinací rodičovských a intermediárních morfologických znaků a často nesou také znaky zcela nové nebo extrémní (Rieseberg & Ellstrand 1993). Kombinace nových znaků pak může umožnit radiaci a adaptaci na nová prostředí, protože tyto nové genetické kombinace nejsou v rodičovském prostředí vystaveny selekčnímu tlaku (Wisseman 2007).

Projevem hybridizace je tzv. introgrese. Při tomto jevu dochází ke spontánnímu křížení dvou druhů a následnému zpětnému křížení vzniklých hybridů s jedním z rodičů. Tím dochází k vnesení genů jednoho druhu do druhého (Anderson 1949) a stírají se tak rozdíly mezi dříve izolovanými rodičovskými populacemi (Briggs & Walters 2001).

Ačkoliv v přírodě existuje řada geografických a ekologických izolačních mechanismů (např. allopatrický výskyt, rozdílné ekologické nároky či odlišná fenologie kvetení), které brání spontánní hybridizaci a genovému toku mezi druhy, často dochází k jejich narušení. Toto narušení, ať už přirozenou (např. kontinentální drift, dálkové migrace) nebo nepřirozenou cestou (lidská činnost), může vést k mezidruhovému křížení. Velký vliv je v současnosti připisován hlavně

člověku, který svými zásahy do přirozených ekosystémů úspěšně narušuje ekologické izolační mechanismy a úmyslným nebo neúmyslným transportem druhů do nových oblastí stírá geografické izolační mechanismy. V novém prostředí pak nemusí být izolační mechanismy dostatečně účinné (Briggs & Walters 2001).

Typickým příkladem porušení ekologických izolačních mechanismů může být například hybridizace mezi druhy *Geum rivale* (kuklík potoční) a *G. urbanum* (k. městský). Tyto druhy se na území Evropy vyskytují sympatricky a jsou izolovány ekologickými nároky. V důsledku působení člověka na vegetaci ale došlo na některých místech ke zhroucení přirozených ekologických izolačních mechanismů a druhy se začaly křížit za vzniku *G. intermedium* (Briggs & Walters 2001).

Právě křížení mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* v Severní Americe může být příkladem porušení geografických izolačních mechanismů. Předpokládá se, že *T. angustifolia* je v Severní Americe nepůvodním druhem a že byl neúmyslně zavlečen s příchodem prvních Evropanů na východní pobřeží. Odtud se pak začal šířit dále na západ a jeho šíření bylo doprovázeno rozsáhlou hybridizací s *T. latifolia* za vzniku hybridu *T. ×glauca*.

4 Hybridizace a invaznost

Druh zavlečený do nového prostředí se nemusí ihned stát invazním. U řady druhů bylo pozorováno, že se začínají šířit až po dlouhé době od zavlečení a často po opakovaných introdukcích. To naznačuje, že v období, kdy se druh nešíří, ale přetrvává na novém území, pravděpodobně dochází k nějakým evolučním změnám (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Právě hybridizace mezi druhy nebo různými populacemi může být příčinou těchto změn a může tak vést ke vzniku invaznosti (Ellstrand & Schierenbeck 2000, Rieseberg 2007). Hybridizace nepředstavuje jedinou evoluční cestu ke vzniku invaznosti, ale může vysvětlit, proč se invaznost vyskytuje často po dlouhém období od introdukce a/nebo po opakovaných introdukcích (Schierenbeck & Ellstrand 2009).

Při hybridizaci dochází k míchání rozdílných genotypů. Vznikající populace hybridů tak mohou mít oproti rodičovským druhům genetické výhody, jako je například zvýšená genetická diverzita, a mohou tak být invaznější než rodičovské druhy (Ellstrand & Schierenbeck 2000, Schierenbeck & Ellstrand 2009).

4.1 Mechanizmy vzniku invaznosti

Ellstrand & Schierenbeck (2000) navrhli čtyři možné mechanismy, kterými hybridizace může zapříčinit vznik invaznosti. Jedná se o vznik evolučních novinek (*evolutionary novelty*), zvyšování genetické variability (*increase of genetic variation*), redukci mutační zátěže (*dumping genetic load*) a o fixaci heterozygosity (*fixed heterosis*).

4.1.1 Vznik evolučních novinek

Při hybridizaci vznikají evoluční novinky (Ellstrand & Schierenbeck 2000, Rieseberg 2007). Ty mohou vznikat fixací intermediárních znaků, rekombinací znaků od obou rodičů nebo ze znaků, které překračují fenotyp obou rodičů (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Při následném křížení hybridního potomstva pak dochází ke zvětšování genového poolu. Většina vzniklých genotypů sice nemá žádné adaptace na prostředí, ale u menšiny se naopak objevují lepší adaptace na určité prostředí než mají rodičovské druhy (Stebbins 1969).

4.1.2 Zvyšování genetické variability

Hybridizací dochází také ke zvyšování genetické variability (Ellstrand & Schierenbeck 2000, Rieseberg 2007). Hybridní populace mají větší genetickou variabilitu než populace rodičovské a její nárůst v hybridní linii může být sám o sobě odpovědný za evoluční úspěch této linie (Stebbins 1969).

4.1.3 Redukce mutační zátěže

Hybridizace také umožňuje malým a izolovaným populacím uniknout z mutační zátěže. U takových populací dochází k hromadění škodlivých mutací a tím ke snižování zdatnosti. Hybridizací mezi takovými populacemi dochází k redukci škodlivých alel a hybridi tak mají větší zdatnost než rodičovské druhy (Ellstrand & Schierenbeck 2000).

4.1.4 Fixace heterozygosity

Poslední možnou příčinou úspěšnosti hybridů je zvyšování genetické variability fixací heterozygosity (Stebbins 1985, Ellstrand & Schierenbeck 2000, Reed & Frankham 2003). Zvýšení zdatnosti oproti rodičovským druhům tak může být samo o sobě příčinou invaznosti hybridů (Ellstrand & Schierenbeck 2000).

Výše uvedené mechanismy se vzájemně nevylučují a často nemusí být zcela jasné, který se na vzniku invaznosti skutečně podílí. Typickým případem může být druh *Spartina anglica* z Velké Británie. Jedná se o allopolyploidního hybrida, který vznikl zkřížením domácího druhu *S. maritima* s druhem *S. alterniflora* zavlečeným ze Severní Ameriky s následným zdvojením chromozómové sádky. Hybrid se stal rychlým kolonizátorem slaných mokřin, kde vytváří husté monotypické porosty, které vytlačují rodičovské druhy i druhy původní a které mění sukcesní vývoj zadržováním sedimentů (Thompson 1991). Není zcela jasné, zda se na vzniku invaznosti u tohoto hybrida podílí spíše vznik evolučních novinek nebo zvýšená

zdatnost fixací heterozigosity, nebo zda se tyto dva mechanismy podílí současně (Ellstrand & Schierenbeck 2000).

4.2 Stabilizace hybridních populací

Rychlost a úspěšnost invaze je dále ovlivněna stabilizačními mechanismy, kterými jsou hybridní populace v novém prostředí udržovány. Nejvíce se na stabilizaci hybridních populací podílí klonální šíření, vytváření koalescentních komplexů a vznik allopolyploidie (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Klonální šíření a allopolyploidie se obecně uplatňují u hybridů, jejichž rodičovské taxony jsou dobře diferencované a mají vyvinuté silné reprodukčně izolační bariéry. To může způsobit, že vzniklí hybridy jsou často sterilní a další jejich šíření je umožněno klonálním rozmnožováním nebo v důsledku nějaké genetické změny, například polyploidizace. Koalescentní komplexy vytváří hybridy, jejichž rodičovské taxony jsou blízce příbuzné a reprodukční izolační bariéry mezi nimi jsou slabé nebo neexistují (Schierenbeck & Ellstrand 2009).

V menší míře se na stabilizaci hybridních populací uplatňuje také agamospermie a permanentní heterozygosity (Holsinger & Ellstrand 1984, Ellstrand & Schierenbeck 2000).

Dále uvádím několik příkladů rostlin, které se po hybridizaci staly invazními.

a) *Spartina anglica*

Již dříve zmíněný hybrid *Spartina anglica* je příkladem rychlé a úspěšné invaze vznikem allopolyploidie. Začátkem 19. století byl na jižní pobřeží Velké Británie zavlečen druh *S. alterniflora* (hexaploid, $2n = 62$), který se začal křížit s domácím druhem *S. maritima* (diploid, $2n = 60$). Výsledkem byl sterilní diploidní F1 hybrid *S. ×townsendii* ($2n = 62$), který se rozrůstal pouze vegetativně a nepříliš dramaticky. Zdvojením chromozómové sádky vznikl statný fertilitní allotetraploid zvaný *S. anglica* ($2n = 120, 122, 124$), který se začal pomocí semen a oddenků rychle šířit a vytvářet husté monotypické porosty (Thompson 1991). Dnes je druh rozšířen po celém světě a podle IUCN (2000) je na seznamu „nejhorších invazních druhů světa“. Vysoká invazní schopnost je dána biologickými znaky, které se pravděpodobně vyvinuly při allopolyploidizaci (Ainouche et al. 2009).

b) *Tragopogon mirus* a *T. miscellus*

Dalším příkladem rychlé a úspěšné invaze po vzniku polyploidie jsou dva hybridní druhy rodu *Tragopogon*, *T. mirus* a *T. miscellus*. Jedná se o allotetraploidy, kteří vznikli na severozápadě Spojených států amerických zkřížením nepůvodních druhů, které byly na kontinent zavlečeny

začátkem 20. století z Evropy. Jde o tyto tři diploidní druhy: *T. dubius* (kozí brada pochybná), *T. porrifolius* (k. b. pórolistá) a *T. pratensis* (k. b. luční). *T. dubius* a *T. porrifolius* jsou rodičovskými druhy *T. mirus*, *T. dubius* a *T. porrifolius* jsou rodičovskými druhy *T. miscellus* (Ownbey 1950). Po polyploidizaci došlo u obou hybridů k nárůstu jejich počtu v populacích a k jejich rychlému šíření, u *T. miscellus* byla rychlost šíření o něco vyšší než u *T. mirus*. Příčinou toho byl pravděpodobně opakovaný vznik kříženců mezi *T. dubius* a *T. porrifolius* a opakovaná polyploidizace (Novak et al. 1991). Je zajímavé, že ke křížení mezi výše zmíněnými druhy dochází i v Evropě, ale vznik polyploidie nebyl nikdy zaznamenán (Soltis et al. 2004).

c) *Tamarix chinensis* × *T. ramosissima*

Hybridní populace nemusí být v přírodě udržovány jen jedním mechanismem, ale na jejich stabilizaci a šíření se může podílet i více mechanismů současně. Takovým příkladem jsou hybridy *Tamarix chinensis* × *T. ramosissima*, jejichž rozsáhlé šíření je podpořené tvorbou koalescentních komplexů s oběma rodiči a zároveň klonálním rozmnožováním (Schierenbeck & Ellstrand 2009). *Tamarix chinensis* (tamaryšek čínský) a *T. ramosissima* (t. kaspický) jsou opadavé keře nebo malé stromy s místem původu v Asii, kde jsou tyto druhy geneticky vzdálené a nebyla u nich zaznamenána mezidruhovná hybridizace (Gaskin & Schaal 2002). Kolem roku 1800 byly oba druhy zavlečeny do Severní Ameriky, kde se staly invazními rostlinami pobřežních biotopů. Následně se začaly vzájemně křížit za vzniku F1 hybridů (Gaskin & Schaal 2002), kteří dále tvoří pokročilé generace hybridů a zpětně se kříží s oběma rodičovskými druhy (Gaskin & Kazmer 2009). F1 hybridy, pokročilí hybridy a zpětní kříženci, stejně jako rodičovské druhy, jsou silně invazní a mají negativní dopad na přirozené ekosystémy (Gaskin & Kazmer 2009). Kontrola invaze je velmi obtížná, protože rostliny jsou velmi odolné vůči požárům, herbicidům i kácení (Gaskin & Schaal 2003).

d) *Fallopia ×bohemica*

Klonálním růstem se v Evropě rychle šíří například hybridní druh *Fallopia ×bohemica* (křídlatka česká). Do severozápadní Evropy byly zavlečeny dva příbuzné druhy, *F. japonica* var. *japonica* (k. japonská, syn. *Reynoutria japonica*, *Polygonum cuspidatum*) a *F. sachalinensis* (k. sachalinská, syn. *Polygonum sachalinense*, *Reynoutria sachalinensis*). U druhu *F. japonica* var. *japonica* jsou fertilitní pouze samičí rostliny, samčí jsou sterilní a šíří se jen vegetativně. Samičí rostlina *F. japonica* var. *japonica* se začala křížit se samčí rostlinou *F. sachalinensis* za vzniku invazního hybridu *F. ×bohemica*, který se zpětně kříží s oběma rodičovskými druhy. Protože produkce semen je nízká, šíří se hybridy především vegetativně (Baiely et al. 2009). Hybridy (i rodičovské rostliny)

vykazují silný klonální růst, který jim umožňuje vytlačit okolní druhy a rychle kolonizovat nová stanoviště (Adachi et al. 1996). Rostliny také umí regenerovat z fragmentů oddenků a rychle vytvářet nové výhonky, což zvyšuje jejich potenciál se šířit (Baiely et al. 2009).

Klonální růst bude pravděpodobně mechanismem, který se podílí, podobně jako u *Fallopia ×bohemica*, i na udržování a šíření invazního hybridu *Typha ×glauca* v Severní Americe. *T. ×glauca* je ve Spojených státech amerických považován za vysoce invazní druh, protože se rozsáhlým oddenkovým růstem rychle šíří a vytváří tak husté monotypické porosty, které vytlačují původní druhy.

Schierenbeck & Ellstrand v roce 2009 provedli revizi svého soupisu dosud známých invazních hybridů z roku 2000 (Ellstrand & Schierenbeck 2000). Odstranili chybné případy a přidali nově objevené invazní hybridy. Tento nový soupis druhů je vidět v tabulce č. 1, která je součástí příloh. U každého hybridu je uvedený název (pokud hybrid dostal platné jméno), rodičovské druhy, čeleď, růstová forma, místo vzniku hybridu, data, na základě kterých byl potvrzen hybridní status, mechanismus stabilizace hybridů v populacích a míra invaznosti. V tabulce č. 2 jsou uvedeni invazní hybridi, kteří vznikli vnitrodruhovou hybridizací s kultivary, které byly introdukovány pro zemědělské nebo zahradnické účely. Protože k vývoji invaznosti po hybridizaci nemusí docházet jen u rostlin, v tabulce č. 3 je také vidět soupis invazních hybridních živočichů.

Hybridizace je velmi důležitým mechanismem, který v řadě případů může vést až ke vzniku invaznosti, a proto je nutné tomuto fenoménu věnovat větší pozornost.

5 Charakteristika rodu *Typha*

5.1 Zařazení rodu *Typha* v systému cévnatých rostlin

Čeleď *Typhaceae* (orobincovité) patří mezi jednoděložné rostliny a je řazena do skupiny *Commelinidae* (Judd et al. 1999, Judd et al. 2002, Simpson 2006, APG III 2008). Podle Judd et al. (1999) je čeleď řazena do řádu *Typhales* (orobincotvaré) a zahrnuje dva rody, rod *Sparganium* (zevar) a rod *Typha* (orobinec). V novějším systému z roku 2002 (Judd et al. 2002) je pak čeleď řazena do řádu *Poales* (lipnicotvaré). Simpson (2006) pak zahrnuje do čeledi pouze jediný rod *Typha*. Podle nejaktuálnějšího systému APG III (2008) je čeleď *Typhaceae* řazena do řádu *Poales* a zahrnuje rod *Typha* i rod *Sparganium*.

Protože v současné době neexistuje žádná kvalitní celosvětová taxonomická revize rodu, není jasné, kolik druhů rod přesně zahrnuje. Nevyjasněné druhové pojetí a popis řady druhů, poddruhů a variet velkým množstvím jmen tak vnáší do taxonomie a nomenklatury velký zmatek.

V Severní Americe se vyskytují tyto čtyři druhy: *Typha latifolia* (orobinec širokolistý), *T. angustifolia* (o. úzkolistý), *T. domingensis* a hybridní druh *Typha ×glauca* (o. sivý) (Hotchkiss & Dozier 1949, Smith, 1967, Smith 2000, Selbo & Snow 2004). Z Evropy je udáván výskyt těchto pěti druhů: *T. latifolia*, *T. angustifolia*, *T. minima* (orobinec nejmenší), *T. laxmani* (o. sítinovitý) a *T. shuttleworthii* (o. stříbrošedý) (Hegi 1980, Walters 1980, Dostál 1989). Podle Červeného a černého seznamu cévnatých rostlin České republiky (stav v roce 2000) jsou *T. minima* a *T. shuttleworthii* považovány za vyhynulé druhy a *T. laxmani* za druh kriticky ohrožený a v České republice není jejich výskyt udáván (Procházka 2001).

5.2 Morfologie

5.2.1 Rod *Typha*

Morfologické znaky jsou v rodě velmi variabilní, což způsobuje obtížnou determinaci (Smith 1967). Ta je také znesnadněna podobností druhů. V Severní Americe je správná determinace dále ztížena výskytem mezitaxonové hybridizace a malou znalostí frekvence výskytu hybridů. Protože jsou morfologické znaky velmi variabilní, jsou ke spolehlivější identifikaci jednotlivých druhů, hybridů a zpětných kříženců vhodné molekulární DNA markery (Selbo & Snow 2004). Porovnání morfologických znaků a molekulárních markerů pak může pomoci při determinaci druhů (Selbo 2004).

Rod zahrnuje vodní nebo poloterestrické vytrvalé byliny, s přímými lodyhami a tlustými plazivými oddenky (Dostál 1950, Walters 1980, Dostál 1989). Listy jsou vzpřímené, čárkovité, na líci ploché, dvouřadé (Dostál 1950, Walters 1980, Dostál 1989), na konci zašpičatělé, s vrstvou vzduchem naplněných dutin (Walters 1980). Stonek obklopuje listová pochva, která je nahoře zúžená nebo ouškatá (Walters 1980).

Květy jsou jednopohlavné, uskupené v koncová květenství, která jsou složená ze dvou válcovitých palic (lidově zvané „doutníky“) – dolní palice je samičí, horní je samčí, záhy opadávající. Květy jsou nejčastěji bez okvětí. V samčích květech jsou nejčastěji 3 tyčinky (zřídka 1 až 7) a na bázi se nachází dlouhé chlupy. Samičí květy jsou v úžlabí drobného listenu a na jejich bázi jsou dlouhé chlupy. Semeník je svrchní a jednopouzdrý. Plodem je nažka na dlouhé stopce (gynofor), která je porostlá dlouhými chlupy (Dostál 1950, Dostál 1989).

Následující popis druhů odpovídá spíše popisu evropských rostlin, rostliny ze Severní Ameriky se mohou v některých znacích odlišovat. Například rostliny *T. angustifolia* ze Střední Evropy jsou oproti severoamerickým rostlinám velmi robustní, s širokými listy i palicemi (Wildová, ústní sdělení).

5.2.2 *Typha latifolia*

Typha latifolia je poměrně robustní rostlina, vysoká 1 až 2,5m (Walters (1980) udává 2m a více), s výběžkatými oddenky (Dostál 1950, Dostál 1989) (obr. č. 1). Lodyha je oblá, přímá a silná. Listy mají šedozelenou nebo bledě zelenou barvu, jsou široce čárkovité a nahoře se zužují. Jsou široké 0,8 až 2cm a stejně dlouhé nebo delší než lodyha s květenstvím (Dostál 1950, Walters 1980, Dostál 1989). Listové pochvy jsou v ústí otevřené a kraje jsou volné (Walters 1980, Dostál 1989).

Samčí i samičí palice se téměř dotýkají nebo mezi nimi může být mezera až 2,5cm (Dostál 1950, Walters 1980, Dostál 1989). Samčí palice je dlouhá 3 až 20cm, na příčném řezu široká 15 až 25mm (Dostál 1989). Samičí palice je dlouhá 5 až 20cm, na příčném řezu široká 18 až 30mm (Walters 1980, Dostál 1989). Má tmavohnědou barvu, později se objevují bílé skvrny (Walters 1980, Dostál 1989). Samčí květy mají na bázi jednoduché chlupy (Walters 1980, Dostál 1989). Pyl je tvořen tetradami (Walters 1980). Samičí květy jsou bez šupinkovitých listenů, s černohnědými elipticky ztlustlými bliznami, které jsou stejně dlouhé nebo delší než chlupy na stopkách plodů (Dostál 1950, Walters 1980, Dostál 1989). Plodní stopka má na bázi v prstenci širokém 0,7 až 3,5mm 30 až 50 chlupů. Semena jsou velká 0,9 až 1,6mm (Walters 1980, Dostál 1989). Počet chromozómů je udáván $2n = 2x = 30$ (Dostál 1989). Orobinec širokolistý kvete od července až do srpna (Dostál 1950, Dostál 1989).

5.2.3 *Typha angustifolia*

Typha angustifolia je přímá a štíhlá rostlina, vysoká 1 až 3m (Walters (1980) udává do 2m) (Dostál 1950, Dostál 1989) (obr. č. 2). Listy jsou úzce čárkovité, tmavozelené, na rubu ploché nebo polooblé, 3 až 10mm široké. Většinou jsou stejně dlouhé jako kvetoucí lodyha nebo ji přesahují (Dostál 1950, Walters 1980, Dostál 1989). Pochvy listů jsou v ústí uzavřené, kraje jsou volné a rovnoběžné, nahoře ouškaté (Walters 1980, Dostál 1989).

Mezi samčí a samičí palicí je mezera, která je velká 1 až 9cm (Dostál 1950, Dostál 1989; Walters (1980) udává 0,5 až 12cm). Samičí palice je dlouhá 8 až 20cm a na příčném řezu široká až 25mm (Walters 1980, Dostál 1989; Dostál 1950 udává délku 10 až 35cm). Má tmavohnědou nebo červenohnědou barvu, později se objevují skvrny (Walters 1980, Dostál 1989). Samčí květy mají na bázi chlupy, často vidličnaté, nebo čárkovité šupiny, které jsou nedělené nebo na špičce rozeklané (Walters 1980, Dostál 1989). Pyl je tvořen monádami (Walters 1980). Samičí květy mají na bázi zřetelné šupinkovité listeny (Dostál 1950, Walters 1980, Dostál 1989). Blizny jsou široké a zploštělé (Walters 1980, Dostál 1989). Plodní stopka je dlouhá 3 až 5mm a nachází se na ní dlouhé husté chlupy (až 50), které přesahují blizny a jsou na špičce hnědé a ztlouštělé (Dostál 1950, Dostál 1989). Semena jsou velká 1 až 1,3mm (Walters 1980). Počet chromozómů

je udáván $2n = 2x = 30$ (Dostál 1989). Orobinec úzkolistý kvete zpravidla od června do srpna (Dostál 1950).

5.3 Rozšíření a ekologie rodu *Typha*

Rod *Typha* se vyskytuje prakticky po celém světě, kromě chladnějších oblastí (Smith 1967) (obr. č. 4). Tvoří dominanty mokřadní vegetace (Smith 1967) a vytváří husté monotypické porosty (Dykyjová & Květ 1978, Grace & Wetzel 1981a). Roste na nejrůznějších substrátech - v bahně, na hlinitých či jílovitých půdách - a nachází se jak v sladkých, tak v brakických vodách, podél širokého gradientu zeměpisné šířky (Suda et al. 1977). Kolonizuje nově vzniklé mokřady a nejrůznější zamokřená stanoviště jako jsou například okraje rybníků a jezer, mokřiny, škarpy podél cest (Sharitz et al. 1980). Rychle také kolonizuje narušené mokřady (Sharitz et al. 1980, Shih & Finkelstein 2008). Dokáže růst na stanovištích se zvýšeným obsahem živin (Galatowitsch et al. 1999, Tuchman et al. 2009) a na stanovištích kontaminovaných těžkými kovy, například Cd^{2+} , Pb^{2+} , Zn^{2+} (Manios et al. 2003). Rod silně reaguje na různé ekologické podmínky, a to jak morfologicky, tak i fyziologicky (Suda et al. 1977).

5.4 Rozmnožování rodu *Typha*

Rod *Typha* se rozmnožuje pohlavně cizosprášením (allogamicky) i samosprášením (autogamicky) pomocí větru a velmi hojně je i nepohlavní vegetativní rozmnožování (Smith 1967).

5.4.1 Generativní rozmnožování

Květy jsou jednopohlavné, velmi drobné a jsou hustě uspořádané do dvou oddělených válcovitých květenství – samčí se nachází nahoře, pod ním je květenství samičí (Krattinger 1975). Květenství je označováno jako protogynní, protože samičí květy dozrávají dřív než samčí, blizny bývají receptivní 1 až 2 dny před tím, než prašníky na stejné rostlině začnou uvolňovat pyl. Bylo prokázáno, že samičí část květenství je receptivní pro pyl asi 4 týdny, ale největší množství receptivních květů je během prvních 2 týdnů kvetení, poté většina blizen odumírá (Smith 1967, Krattinger 1975).

Rostliny produkují velké množství pylu. Udává se, že *T. latifolia* produkuje 70 až 105 miliónů tetrad (tomu odpovídá asi 280 až 420 miliónů jednotlivých pylových zrn) a *T. angustifolia* 174 miliónů monád, což je přibližně poloviční množství produkované *T. latifolia*. Za normálních podmínek je pyl funkční nejméně 4 týdny, ale je velmi citlivý na vysokou vlhkost a příliš vysoké a nízké teploty. Pyl je přenášen větrem (anemogamie) (Krattinger 1975).

Po odstranění samčího květenství byla u obou druhů prokázána nižší produkce semen než bez odstranění, což ukazuje na vysokou schopnost druhů rozmnožovat se samosprášením

(Krattinger 1975). Nicméně v různé míře se uplatňuje i cizosprášení (Smith 1967). U *T. latifolia* byla zjištěna větší míra samosprášení, zřejmě v důsledku větší hmotnosti tetrad a menší mezeře mezi samčím a samičím květenstvím, což způsobuje, že při bezvětří nebo za slabého větru většina pylu padá přímo na samičí květenství. Většina semen pak vzniká na vrcholu samičí části květenství. Cizosprášení je pak možné jen za silného větru. U *T. angustifolia* se ve větší míře uplatňuje cizosprášení. To je pravděpodobně dáno menší hmotností pylových zrn, která se tak udrží ve vzduchu déle (pokud není silný vítr), a výše umístěnému samčímu květenství. Jedinci, kteří rostou izolovaně, jsou závislí na vlastním pylu, a proto u nich převažuje samosprášení (Krattinger 1975).

Díky rozsáhlému vegetativnímu rozmnožování nefunguje samosprášení jenom v rámci jednotlivých lodyh, ale i mezi lodyhami stejné genety, tzn. mezi stejnými klony (Krattinger 1975). To je pak příčinou nízké genetické variability v hustých porostech orobinců (Lamote et al. 2005, Tsyusko et al. 2005).

Smith (1967) uvádí, že apomoxie (agamospermie) se u rodu *Typha* nevyskytuje - pokusně kastrovaná květenství neprodukovala žádná semena. Krattinger (1975) ve svých pokusech ale minimální produkci semen zaznamenal (méně jak 1,6 % plodolistů produkovalo semena).

5.4.2 Šíření plodů a semen

Plodem je nažka na dlouhé stopce (Dostál 1950). Plody jsou velmi malé, jednosemenné a jsou produkovány v ohromném množství (Smith 1967), udává se až 222 000 na každém květenství (Yeo 1964). Semena mají protáhlý oválný tvar a na jednom konci se zužují (Krattinger 1975).

K uvolňování plodů dochází pouze když je květenství suché. V květenství se kromě fertálních květů nachází i květy sterilní, které se za sucha na vrcholu stáhnou a okrajové napětí tak povolí. Tím začne do květenství pronikat suchý vzduch a chlupy na plodních stopkách se začnou roztahovat. Roztahování chlupů způsobí prasknutí palice a uvolnění plodů (Krattinger 1975).

Plody jsou rozšiřovány větrem (anemochorie). Napomáhají tomu chlupy na plodních stopkách, které roztažené fungují jako padák a plody jsou tak nesený na dlouhé vzdálenosti. Za vlhkého počasí se ale chlupy mohou slepit a většina plodů pak dopadne blízko rodičovských rostlin (Smith 1967, Krattinger 1975). Podle některých autorů jsou semena schopná šířit se i vodou (hydrochorie) (Vogt et al., 2004, Neff & Baldwin 2005, Boedeltje et al. 2008). Po dopadnutí plodu na hladinu chlupy naběrou vodu a uzavřou se. Perikarp se tak dostane do kontaktu s vodou, rychle se otevře a uvolní semeno do vody. Tento mechanismus otevírání plodolistů a uvolnění semen je kontrolován hygroscopickými pohyby perikarpu – když je suchý plod umístěn do vody, perikarp se svine a uvolní semeno. Tento proces trvá jen několik sekund (Krattinger 1975).

Semena jsou životaschopná zhruba 3 až 4 roky (Smith 1967) a klíčí jen při dostatečné vlhkosti. Aby se zabránilo klíčení semen uvnitř květenství, vyvinul se u rodu *Typha* zvláštní mechanismus, který tomu brání: přítomné sterilní květy při zvýšené vlhkosti nabobtnají a zvětší svůj průměr. Tím se přitisknou k sobě, utěsní prostor květenství a zamezí přístupu vlhkosti k semenům (Krattinger 1975).

Produkce semen slouží především ke kolonizaci volných stanovišť dosud neobsazených jedinci rodu *Typha* (McNaughton 1968). Na stanovištích s dalšími rostlinami je klíčení semen a růst semenáčků málo frekventované (Smith 1967, McNaughton 1968), protože dospělé rostliny limitují uchycení a růst semenáčků a jejich opad obsahuje silné inhibitory klíčení semen (jedná se o různé fenolické látky) (McNaughton 1968). V hustých porostech pak dominuje vegetativní rozmnožování (Grace & Wetzel 1981a).

5.4.3 Vegetativní rozmnožování

Vegetativní rozmnožování je velmi efektivní a rozsáhlé (Smith 1967) a slouží k lokální kolonizaci stanovišť (McNaughton 1975). Rod se rozmnožuje vegetativně pomocí masivního oddenkového růstu. Občas může docházet i k rozšiřování částmi celých kolonií, které jsou odděleny a uvolněny. Tyto části pak mohou být nesený vodními proudy, větrem nebo zvířaty na velké vzdálenosti, kde mohou založit nové kolonie stejného klonu (Smith 1967). Jednotlivé klony jsou spojeny oddenky po 2 až 3 roky (Kuehn et al. 1999).

Klonální rozmnožování umožňuje dlouhodobé přežívání a šíření sterilních klonů, čímž se zvyšuje pravděpodobnost, že částečně nebo úplně sterilní hybridy se stanou důležitou součástí vegetace. Zároveň ale může působit problém při studování variability v přírodních populacích, protože klony jsou si velmi podobné a je proto velmi obtížné nebo nemožné je od sebe rozlišit (Smith 1967).

6 Význam a využití orobinců

Husté porosty orobinců jsou důležitou součástí ekosystémů. Tvoří úkryty pro divokou zvěř a hrají velmi důležitou roli ve stabilizaci břehů jezer a řek (Krattinger 1975).

V minulosti i dnes mají rostliny uplatnění i v lidské společnosti (Krattinger 1975). Celé rostliny byly využívány jako stavební materiál, převážně na stavbu střech (Krattinger 1975). Pyl, mladá samčí květenství a oddenky bohaté na škrob sloužily jako potrava a krmivo pro hospodářská zvířata (Krattinger 1975, Judd et al. 2002, Simpson 2006). Z listů se vyráběly rohože, papír (Simpson 2006), sedadla židlí a listové pochvy se používaly k těsnění sudů (Hotchkiss & Dozier 1949). Protože orobince mají schopnost čistit a obnovovat kontaminované vody a půdy, jsou využívány při obnovování mokřadů (Boyd 1970, Mbuligwe 2004). Orobince také slouží jako okrasné rostliny (Judd et al. 2002, Simpson 2006).

7 Problematika v Evropě

Situace v Evropě je poněkud odlišná od situace v Severní Americe. Tyto rozdíly se týkají především rozšíření obou druhů, jejich ekologie a hybridizace.

7.1 Rozšíření *T. latifolia* a *T. angustifolia*

T. latifolia a *T. angustifolia* jsou v Evropě běžné v temperátní zóně a vyskytují se poměrně hojně, nicméně *T. angustifolia* je méně častým druhem (Smith 1967). Oba druhy v Evropě pravděpodobně koexistují celý Holocén, na rozdíl od Severní Ameriky, kde se předpokládá, že *T. angustifolia* byl přivezen na kontinent prvními Evropany a tudíž koexistence s *T. latifolia* je poměrně krátkodobou záležitostí (Stuceky & Salamon 1987).

7.2 Ekologie *T. latifolia* a *T. angustifolia*

Rozdíly v ekologických nárocích nejsou tak striktní jako v Severní Americe. Oba druhy tvoří typické dominanty eutrofních mokřadů, například kolem rybníků, na pobřeží pomalu tekoucích řek. Vyskytují se na podobných stanovištích, převážně v eutrofních vodách, na jílovitých a písčitých půdách se štěrkem. *T. angustifolia* je schopný růstu i v mezotrofních vodách. *T. latifolia* je obecně méně tolerantní k periodickému vysychání a ke kolísání vodní hladiny, proto je méně stabilním druhem. Naproti tomu *T. angustifolia* je lépe adaptován k snášení stresu, jako je například periodické vysychání a kolísání vodní hladiny, a roste převážně v hlubších vodách (Hejný & Husák 1978).

Oproti Severní Americe se ale tyto dva druhy liší v kompetiční zdatnosti. *T. angustifolia* je v eutrofních jezerech kompetičně zdatnější ve všech hloubkách (kromě velmi mělkých hloubek) a dokáže expandovat na úkor *T. latifolia* (Wiesner 1993). *T. latifolia* je považován za pionýrský druh, který osidluje nově vzniklá stanoviště a stojí tak na počátku sukcese. Vykazuje vyšší stupeň lokální kolonizace vzhledem k *T. angustifolia* (Hejný & Husák 1978).

Oba druhy mají středně hluboký kořenový systém a vytváří rozptýlenou síť oddenků, což umožňuje růst i dalším druhům (Hejný & Husák 1978).

7.3 Hybridizace *T. latifolia* a *T. angustifolia*

O hybridizaci mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* v Evropě se neví prakticky nic. Zdá se, že v Evropě k hybridizaci vůbec nedochází nebo že je velmi vzácným jevem.

Zajímavé jsou záznamy o hybridu *T. ×glaucia* v některých starých flórách. V Dostálově flóře z roku 1950 je *T. ×glaucia* popsán synonymem jako hybrid *T. angustifolia* × *T. latifolia* HAUSSKN. (orobinec sivý), s výskytem například na Třeboňsku, u Chocně a u Podivína. Podobně

Walters (1980) popsal *T. ×glauca* jako hybridní druh a jako rodičovské druhy uvedl *T. latifolia* a *T. angustifolia*. V díle se už bohužel neuvádí nic o výskytu hybridů. Hegi (1980) uvádí, že hybridi *T. ×glauca* nejsou vzácní a rozsáhlým vegetativním růstem přerůstají rodičovské druhy. Nicméně nedávná studie z Ukrajiny, zkoumající genetickou a klonální diverzitu *T. latifolia* a *T. angustifolia*, nenašla ve smíšených populacích žádné hybridy (Tsyusko et al. 2005).

Pravděpodobně první nález geneticky ověřené hybridní rostliny v Evropě pochází z přehrady Rozkoš u České Skalice ve Východních Čechách (F. Krahulec, BÚ AV ČR, ústní sdělení). Genetická analýza pomocí mikrosatelitových markerů potvrdila, že jeden vzorek je skutečně kříženec *T. latifolia* a *T. angustifolia*, protože měl alely od obou rodičů (T. Fér, PřF UK, ústní sdělení).

Problematika hybridizace v Evropě stále není vyřešená a zasluhuje si větší pozornost. Proto bych se tomuto tématu chtěla dále věnovat ve své diplomové práci.

8 Problematika v Severní Americe

8.1 Rozšíření *T. latifolia*

T. latifolia je běžným domácím druhem v Severní Americe, který se vyskytuje v temperátní zóně (Smith 1967, Galatowitsch et al. 1999, Smith 2000, Selbo & Snow 2004). Je široce rozšířený po celých Spojených státech amerických, na jihu Kanady (část Britské Kolumbie, Alberta, Saskatchewan, Manitoba, jih Ontaria, jih Quebecu, Nový Brunswick, Nové Skotsko, Ostrov Prince Edwarda a Nový Foundland) a také ve střední Aljašce kolem řeky Yucon a Tanana. Na několika lokalitách se nachází také na severní hranici Ontaria a Quebecu (Smith 2000) (obr. č. 5).

T. latifolia roste v různých klimatických podmínkách, ve vlhkém i sušším kontinentálním klimatu, v tropickém, subtropickém i mediteránním klimatickém pásu, také se nachází podél Pacifického pobřeží (Smith 1967). Vyskytuje se od nížin až do hor (Smith (1967) popsal populace v Rocky Mountains, Sierra Nevada, které se nacházely v nadmořské výšce 2125m n.m.).

8.2 Rozšíření *T. angustifolia*

T. angustifolia má obecně omezenější geografické i ekologické rozšíření než *T. latifolia*. Nachází se na východním pobřeží Severní Ameriky od Massachusetts po Jižní Karolínu, hojně na jižním pobřeží Atlantiku, v Atlantské nížině. Postupuje do vnitrozemí k Velkým jezerům, kolem řek Mississippi a Missouri a jeho výskyt zasahuje až k Velkým planinám. Dále se nachází na jihu Kanady (Manitoba, Ontario, Nový Brunswick, Nové Skotsko, Ostrov Prince Edwarda) a izolovaně

také na pár lokalitách na západním pobřeží v severní a střední Kalifornii, kolem řeky Sacramento (Smith 2000) (obr. č. 6).

T. angustifolia se vyskytuje spíše ve vlhčím kontinentálním, subtropickém i mediteránním klimatu, v nižších nadmořských výškách (Smith 1967). Výjimkou jsou horské kolonie v Plumas County v Sierra Nevadě v nadmořských výškách 1525 – 1830m n.m., které zaznamenal Smith v roce 1967.

8.3 Původ *T. angustifolia* v Severní Americe

Původ *T. angustifolia* v Severní Americe není úplně jasný. Na tuto problematiku existují dva rozdílné názory.

Jeden z předpokladů je, že *T. angustifolia* je v Severní Americe druhem nepůvodním a že v první polovině 19. století se dostal na východní pobřeží s prvními Evropany, kde byl vázaný především na slané mokřady. Z východního pobřeží se potom šířil glaciálními mokřady k Velkým jezerům a dále na západ. Podporou této domněnky je fakt, že ve flórách východních států z roku kolem 1800 nejsou žádné záznamy o *T. angustifolia*. První záznamy z několika severovýchodních lokalit spadají do 2. poloviny 19. století, kolem roku 1860. Ze severovýchodu se *T. angustifolia* šířil pravděpodobně na západ směrem k Michiganskému jezeru a až z roku 1940 pochází první záznamy o jeho výskytu na východním okraji Velkých planin (Stuckey & Salamon 1987).

Naopak palynologické studie naznačují, že *T. angustifolia* se vyskytoval na východním pobřeží Severní Ameriky už před příchodem Evropanů a pravděpodobně byl adaptován na brakické habitaty (Carmichael 1980, Pederson et al. 2005). Carmichael (1980) zaznamenala pylová zrna *T. angustifolia* i *T. latifolia* v sedimentech přílivového mokřadu na území New Jersey starých 2700 let. Podobně Pederson et al. (2005) zaznamenali v sedimentových vrstvách starých asi 1200 let pylová zrna *T. angustifolia* a jejich postupný nárůst ve vrstvách mladších, což pravděpodobně souvisí se zvyšováním eutrofizace mokřadů v důsledku zvýšené lidské činnosti v tomto období. Nález hybridního druhu *Typha ×glauca* kolem roku 800 našeho letopočtu naznačuje, že *T. angustifolia* byl v Severní Americe pravděpodobně daleko dřív (Pederson et al. 2005).

Shih & Finkelstein (2008) na základě herbářových a pylových dat zaznamenaly malý výskyt *T. angustifolia* a *Typha ×glauca* z doby před příchodem Evropanů (zaznamenaly pylová zrna z Holocénu a Pleistocénu), a proto se také domnívají, že *T. angustifolia* mohl být přítomný už před příchodem Evropanů, ale nebyl široce rozšířený.

Otázka původu *T. angustifolia* v Severní Americe není zcela vyřešená. Pro detailnější objasnění, zda se jedná o druh introdukovaný nebo o druh původní vykazující invazní tendence, budou potřebné molekulární studie.

8.4 Ekologie

V Severní Americe mají *T. latifolia* a *T. angustifolia* různé stanovištní nároky (Smith 1967). Na severovýchodě USA a jihovýchodě Kanady, kde dochází k překryvu výskytu obou druhů, ale mohou vytvářet smíšené porosty (Smith 1967, Selbo & Snow 2004). Na těchto stanovištích pak dochází mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* ke kompetici, kde si *T. latifolia* udržuje dlouhodobou kompetiční zdatnost nad *T. angustifolia* (Grace & Wetzel 1981a, Grace & Wetzel 1998).

8.4.1 Ekologie *T. latifolia*

T. latifolia preferuje spíše sladké vody, zásadité až mírně kyselé (Fassett & Calhoun 1952, McMillan 1959). Najdeme ho na relativně nenarušených stanovištích s rašelinnými půdami, jako jsou močály, bažiny, okraje rašelinných jezer, vlhké louky. Často se ale vyskytuje na stanovištích s nestabilními podmínkami, jako například uměle vytvořené mokřady, jezera s vysoce kolísavou hladinou vody, rýžová pole, pobřežní estuáry, kde roste spolu s *T. angustifolia* (Smith 1967).

8.4.2 Ekologie *T. angustifolia*

T. angustifolia má obecně omezenější ekologické rozšíření než *T. latifolia* a nachází se většinou na narušených stanovištích s relativně nestabilními podmínkami (Smith 1967). Je obecně tolerantnější ke stresovým faktorům, nachází se spíše na zásaditých a vápenitých půdách (Fassett & Calhoun 1952), toleruje nízké koncentrace solí (nachází se podél východního pobřeží) (Fassett & Calhoun 1952, McMillan 1959), nevdá mu sucho a kolísání hladiny vody (McMillan 1959, Grace & Wetzel 1981a, Grace & Wetzel 1998).

8.4.3 Smíšená stanoviště *T. latifolia* a *T. angustifolia*

Na smíšených stanovištích dochází k segregaci druhů podle vodní hloubky na základě jejich rozdílné kompetiční zdatnosti. *T. latifolia* se vyskytuje spíše v mělkých vodách, kde je na stanovištích s relativně nízkým obsahem živin kompetičně silnější než *T. angustifolia* a dokáže ho vytlačit. *T. angustifolia* je slabším kompetitorem a dominuje spíše v hlubších vodách (Grace & Wetzel 1981a, Waters & Shay 1990, Waters & Shay 1992, Grace & Wetzel 1998).

Tento rozdíl v kompetiční zdatnosti je dán rozdílnou morfologií obou druhů (Grace & Wetzel 1981a). *T. latifolia* má širší listy než *T. angustifolia* a dosahuje tak větší listové plochy. Navíc produkuje listy ve vegetační sezóně dříve než *T. angustifolia* a je tolerantnější k zastínění (Grace & Wetzel 1981b). Na začátku sezóny na silně zastíněných stanovištích tak může dosáhnout vyšší růstové rychlosti a vyprodukovat více biomasy než *T. angustifolia*. Díky této silnější

kompetiční schopnosti může vytlačit *T. angustifolia* z mělkých vod do hlubších. *T. angustifolia* je díky vysokým úzkým listům a rozsáhlé tvorbě oddenků schopný růst v hluboké vodě a může tak uniknout z kompetice (Grace & Wetzel 1981a).

8.5 *Typha ×glauca* GODRON

8.5.1 Hybridizace *T. latifolia* a *T. angustifolia* v Severní Americe

Pokud se *T. latifolia* a *T. angustifolia* vyskytují sympatricky, tak mezi nimi dochází k hybridizaci a je možné téměř všude najít populace kříženců nazývaných *Typha ×glauca* Godr. (Hotchkiss & Dozier 1949, Fassett & Calhoun 1952, Smith 1967, Lee 1975, Galatowitsch et al. 1999, Kuehn et al. 1999, Travis et al. 2009). Na základě experimentálního křížení bylo zjištěno, že mateřským druhem je vždy *T. angustifolia* a že pyl poskytuje *T. latifolia*. Jedině tímto směrem vznikala životaschopná semena, která dobře klíčila a semenáčky byly životaschopné. Jen málo semenáčků vykazovalo strukturální a fyziologické abnormality, jako například zakrnělé kořínky nebo poruchu prodlužování listů. Pokud byla použita jako mateřská rostlina *T. latifolia*, nevznikala žádná semena (Smith 1967). Podle výsledků Kuehn et al. (1999) semena tímto směrem vznikala, ale jen ve velmi malém množství.

Později se ukázalo, že vznik hybridů, kdy je mateřskou rostlinou *T. angustifolia*, zřejmě souvisí s fenologií kvetení obou rodičovských druhů (Selbo & Snow 2004).

8.5.2 Fenologie kvetení *T. latifolia* a *T. angustifolia*

Hybridizace je možná právě díky fenologii kvetení, kdy dochází k malému překrytí kvetení mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia*.

Rostliny začínají kvést v druhém roce života (Yeo 1964, Smith 1967). Samičí květy se otevírají o pár dní dříve než samčí a jsou tedy receptivní ještě před dozráním pylu. U *T. latifolia* ale není tento rozdíl tak velký a samčí i samičí květy se otevírají přibližně ve stejnou dobu (Selbo 2004). Blizny zůstávají receptivní přibližně 4 týdny, ale největší množství receptivních květů se nachází během prvních 2 týdnů kvetení, poté většina blizen odumírá (Smith 1967, Krattinger 1975, Kuehn et al. 1999, Selbo & Snow 2004).

T. angustifolia začíná kvést přibližně o 2 týdny dříve než *T. latifolia* a také kvete déle. I když *T. angustifolia* začíná kvést dříve, dochází k malému překrytí kvetení u obou druhů a mezidruhovému opylení je tedy možné (obr. č. 7). Když začne kvést *T. latifolia*, tak už jen málo rostlin *T. angustifolia* produkuje pyl a má receptivní blizny (Selbo & Snow 2004). Z toho vyplývá, že *T. latifolia* je během prvních dvou týdnů schopný přijmout pyl od *T. angustifolia*, protože jeho blizny začínají být receptivní, a proto by mohl být maternálním rodičem (Selbo 2004).

V opačném směru se opylení zdá být nepravděpodobné, protože většina samičích květů *T. angustifolia* už nemá v době kvetení *T. latifolia* receptivní blizny (Selbo & Snow 2004). Nicméně při umělých křížení vznikala životaschopná hybridní semena jen když *T. angustifolia* byl opylen pylem z *T. latifolia* (Smith 1967, Lee 1975). Pozdější molekulární studie, která použila chloroplastovou DNA, potvrdila, že maternálním rodičem je skutečně *T. angustifolia*, nikoliv *T. latifolia* (Kuehn et al. 1999).

I když opylení ve směru k *T. angustifolia* se podle fenologie kvetení zdá málo pravděpodobné, protože většina květů už není schopná přijmout pyl od *T. latifolia*, určitá část samičích květů *T. angustifolia* bude receptivní k pylu od *T. latifolia* a bude tvořit hybridní semena.

8.5.3 Status *Typha ×glauca*

Ač je dnes na základě moderních molekulárních metod potvrzeno, že *Typha ×glauca* je opravdu hybridní taxon, jehož rodičovské druhy jsou *T. latifolia* a *T. angustifolia*, v minulosti byl jeho status poměrně sporný. Někteří botanici se domnívali, že se jedná o vzdálený druh, naopak jiní se domnívali, že by mohlo jít o hybridní taxon. Druh tak byl popsán mnoha botaniky pod různými synonymy, což vneslo zmatek do taxonomie rodu.

8.5.3.1 Status *Typha ×glauca* na základě morfologických znaků

Hybrid *Typha ×glauca* byl poprvé popsán v Evropě ve Francii botanikem Godronem (1861), který v díle *Flore de Lorraine* popsal tento druh s intermediárními znaky jako druh odlišný od *T. latifolia* a *T. angustifolia*. Někteří botanici se ale domnívali, že by mohlo jít o hybridní taxon mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia*. Kronfeld (1889) napsal, že *T. ×glauca* je synonymum pro křížence mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* a o rok později Figert (1890) popsal křížence mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia*, kteří měli intermediární mezeru mezi palicemi. Pozdější autoři ale zpochybnili hybridní status *T. ×glauca* (Ascherschön & Graebner 1896-98, Graebner 1900, Hegi 1936). Hotchkiss & Dozier (1949) udávají, že některé znaky mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* jsou sice intermediární, ale jsou jednoznačné a snadno rozlišitelné a že se tedy nejspíš o hybridní druh nejedná.

V roce 1952 Fassett & Calhoun zkoumali na základě morfologických znaků, zda dochází k mezidruhovému křížení mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* a k introgresi. Většina zkoumaných jedinců měla čisté znaky *T. latifolia* nebo *T. angustifolia*, ale našli i jedince, kteří byli intermediární v některých znacích nebo měli znaky jednoho nebo druhého druhu. To naznačovalo, že mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* může docházet k introgresi tam, kde se oba druhy vyskytují společně. Nicméně introgrese se zdála být vzácná, protože jedinců s intermediárními znaky našli velmi málo. Fassett & Calhoun (1952) se tedy domnívali, že existují nějaké vnitřní nebo vnější síly,

kteří udržují druhy jako zvláštní entity a jedinci *T. ×glauca*, kteří byli popsáni Hotchkissem & Dozierem (1949) jako zvláštní intermediární druh, se jim jeví spíše jako série jedinců v hybridním roji. Jejich studie byla ale založena pouze na subjektivním hodnocení morfologických znaků, proto určení hybridních rostlin nemuselo být správné.

Smith (1967) experimentálně křížil *T. latifolia* a *T. angustifolia*, aby zjistil, jestli mezi těmito druhy může vůbec docházet ke křížení a jestli jsou tyto druhy rodičovskými druhy *T. ×glauca*. To se mu podařilo, pokusným křížením získal experimentální hybridy, kteří měli většinu rodičovských znaků intermediárních a kteří byli velmi podobní rostlinám z přírody popisovaných jako *T. ×glauca*. Poskytl tak konečný důkaz, že mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* k hybridizaci skutečně dochází a že *T. ×glauca* je opravdu jejich hybridní potomek. Dále také pozoroval rostliny, které měly intermediární znaky mezi F1 hybridy a *T. angustifolia* a usoudil, že vzácně může docházet k introgresi směrem k *T. angustifolia*. Jeho popis *T. ×glauca* se shodoval s popisem údajných hybridních rostlin z Evropy označovaných jako *T. latifolia* × *T. angustifolia*, což naznačilo, že k hybridizaci dochází pravděpodobně i v Evropě.

8.5.3.2 Status *Typha ×glauca* na základě biochemických a molekulárních metod

Hybridi *T. latifolia* a *T. angustifolia* z přirozených porostů byli definitivně prokázáni až na základě použití moderních molekulárních metod.

První pokus o ověření existence hybridního taxonu *Typha ×glauca* provedli Lee & Fairbrothers v roce 1969 pomocí sérologické a diskové elektroforézy. Na základě svých výsledků došli k závěru, že hybridy opravdu existují a jejich data dále potvrdila, že *T. latifolia* a *T. angustifolia* jsou samostatné druhy.

Pozdější studie provedené na základě analýzy izozymů přinesly poněkud rozdílné závěry. Lee (1975) na základě svých výsledků prokázal hybridizaci i introgresi ve směru k *T. angustifolia*. Na základě rozdílů v isozymech, které silně korelovaly s diagnostickými morfologickými znaky, jasně odlišil rodičovské druhy *T. latifolia* a *T. angustifolia*. Hybridy měli tendenci být v intermediární pozici, u zpětných kříženců docházelo k překrytí morfologických znaků s *T. angustifolia*. Biochemicky se populace hybridů a zpětných kříženců daly rozlišit, ale jen podle morfologie toto rozlišení možné nebylo. I když byly populace geneticky uniformní, morfologické znaky byly značně variabilní. Jeho výsledky tak nepodporují výsledky Fassett & Calhoun (1952), kteří podali důkaz introgrese právě na základě morfologických znaků.

Jiné isozymové studie (Suda 1977, Mashburn et al. 1978, Sharitz et al. 1980) ale vyvrátily, že mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* dochází k hybridizaci. Sharitz et al. (1980) určili *T. latifolia* a *T. angustifolia* jako jasné vzdálené druhy, které si nejsou blízce příbuzné, a označili *T. ×glauca* jako intermediární formu mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia*, která je pravděpodobně stabilizovaná

hybridní taxon odvozený od rodičovských typů a která je bližší spíše *T. angustifolia*. Jejich výsledky tedy prokázaly, že k hybridizaci mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* nedochází.

Až použití molekulární metody RAPD a chloroplastové DNA definitivně potvrdilo hybridní status *T. ×glauca* (Kuehn et al. 1999). *T. ×glauca* se ukázal být F1 hybridem, který se na stanovištích vyskytuje poměrně hojně. Zároveň byl prokázán výskyt pokročilých hybridů, kteří se ale vyskytují jen velmi vzácně. Ukázalo se, že F1 hybridi jsou morfologicky velmi variabilní, což stěžuje jejich správné odlišení od rodičovských druhů. Dále bylo zjištěno, že *T. ×glauca* obsahuje chloroplastový haplotyp *T. angustifolia*, což potvrdilo dřívější domněnky (Smith 1967, Krattinger 1975), že mateřským druhem je *T. angustifolia*.

Ke spolehlivější identifikaci hybridů, zpětných kříženců a pokročilých hybridů se ukázaly být vhodnější polymorfní kodominantní mikrosatelitové DNA markery, protože v každém lokusu mají více alel, na rozdíl od dominantních (binárních) RAPD markerů, které v každém lokusu mají jen jednu alelu (Weising et al. 2005). Snow et al. (nepubl.) použili k identifikaci sedm z jedenácti popsaných mikrosatelitových lokusů (Tsyusko-Omeltchenko et al. 2003). F1 hybridi měli v každém lokusu jednu mikrosatelitovou alelu od každého rodiče. Změřením morfologických znaků a užitím diskriminační analýzy dále zjistili, že F1 hybridi mají znaky intermediární mezi rodiči a zpětní kříženci se ve znacích překrývají s hybridy a rodičovskými druhy. Kromě F1 hybridů byli pomocí těchto mikrosatelitů zjištěni i pokročilí hybridi a zpětní kříženci. Pattern zjištěných mikrosatelitových alel u některých hybridů pak naznačuje i možnost zpětného křížení s oběma rodičovskými druhy.

8.5.4 Morfologie *Typha ×glauca*

Morfologické znaky jsou poměrně variabilní a často se překrývají se znaky rodičovskými (Selbo 2004). Navíc jednotlivé genotypy jsou velmi plastické. Obojí velmi znesnadňuje správné a jednoznačné určení hybridů. To je dále znesnadněno podobností *T. ×glauca* s hybridy *Typha domingensis* × *T. latifolia*, kteří se vyskytují na jihu Severní Ameriky (Smith 1967).

F1 hybridi jsou často statní (Selbo & Snow 2004) a v mnoha znacích jsou intermediární mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* (Sharitz et al. 1980) (obr. č. 3).

Protože rozlišení *T. ×glauca* od rodičovských druhů je problematické kvůli jeho morfologické variabilitě a překrývání znaků mezi hybridy a rodičovskými druhy (Hotchkiss & Dozier 1949, Smith 1967), Kuehn & White (1999) podle geneticky identifikovaných vzorků stanovili taxonomické znaky pro morfologickou identifikaci těchto tří druhů. Jako hlavní znaky použili šířku listů, mezeru mezi samčí a samičí palicí, šířku a délku palice a šířku blizny. Ukázalo se, že k dobrému odlišení druhů se dobře hodí diskriminační analýza, i když s menší přesností pro *T. ×glauca*. Dále se ukázalo, že větší variabilita je u makroskopických znaků než u mikroskopických znaků. To je pravděpodobně způsobené menšími selekčními tlaky

na mikroskopické květní znaky a větší fenotypovou plasticitou makroskopických znaků, které umožňují rostlinám přizpůsobení na proměnlivé podmínky prostředí. Proto právě mikroskopické znaky se zdají být spolehlivější k odlišení druhů. Autorům se bohužel nepodařilo najít žádný znak, který by byl diagnostický pro všechny tři taxony, proto k přesnější identifikaci jsou vždy nutné molekulární analýzy.

8.5.5 Rozšíření *Typha ×glauca*

Typha ×glauca je široce rozšířený v temperátní zóně Severní Ameriky všude tam, kde se vyskytují rodičovské druhy sympatricky (Smith 1967, Galatowitsch et al. 1999, Shih & Finkelstein 2008, Olson et al. 2009, Travis et al. 2009) a má podobné rozšíření jako *T. angustifolia*, ale méně rozsáhlé (Galatowitsch et al. 1999). Na smíšených stanovištích může být dominantním druhem a nad oběma rodiči převládat. Často se ale vyskytuje i na stanovištích, která nejsou obývaná rodičovskými druhy (Smith 1967).

8.5.6 Ekologie *Typha ×glauca*

Typha ×glauca roste zejména na eutrofních narušených stanovištích s nestabilními podmínkami, jako jsou například škarpy podél silnic, umělé rybníky, stepní mokřady, částečně odvodněná nebo jinak narušená jezera, estuáry podél mořských pobřeží, kde často dochází ke kolísání hladiny vody (Smith 1967, Olson et al. 2009). Podobně jako *T. angustifolia* toleruje nízké koncentrace solí (Smith 1986).

T. ×glauca roste podél širokého gradientu vodní hloubky a vykazuje fenotypovou plasticitu na různou hloubku vodního sloupce. S měnící se hloubkou vody se mění jak výška lodyh, tak jejich hustota (Waters & Shay 1990, Waters & Shay 1992). Pokud se na stanovištích vyskytují jen F1 hybridy, pak se vzrůstající hloubkou dochází k vzrůstu výšky lodyh a hybridy s vyšší velikostí genet a ramet jsou pak schopní překonat ostatní rostlinné druhy, protože limitují dostupnost světla a živin (Travis et al. 2009).

Na smíšených stanovištích všech tří druhů se *T. latifolia* vyskytuje jen velmi vzácně, s malým množstvím genet. *T. latifolia* tak hrozí vyhubení z mnoha ploch, kde se teď vyskytují *T. angustifolia* i *T. ×glauca* (Travis et al. 2009). Protože se vyskytuje převážně v mělké vodě (Grace & Wetzel 1981a, 1998), tak to pravděpodobně bude jeho jediné útočiště na těchto smíšených stanovištích (Travis et al. 2009).

8.5.7 Rozmnožování *Typha ×glauca*

Dospělé rostliny jsou většinou sterilní, protože při sporogenezi dochází k nepravděpodobné meióze (Smith 1967). Ale bylo zjištěno, že i přesto dokáží tvořit malé procento funkčního pylu,

který je tvořen směsí monád, diád, triád a tetrad, s převahou monád (Smith, 1967, Finkelstein 2003, Selbo & Snow 2004). Produkce životaschopných semen je velmi vzácná a ve srovnání s rodiči velmi nízká (Smith 1967, Selbo & Snow 2004), což naznačuje, že hybridi přetrvávají v populacích hlavně díky vegetativnímu rozmnožování (Smith 1967). Hybridní semenáčky jsou schopné se uchytit a vyklíčit jen na vlhké holé půdě (Smith 2000).

Vzácně také vznikají pokročilí F2 hybridi nebo zpětní kříženci s oběma rodičovskými druhy, kteří jsou fertilní a jsou schopni produkovat víc semen než F1 hybridi. Víc semen pak produkují zpětní kříženci s *T. angustifolia*, produkce semen zpětným křížením s *T. latifolia* je podstatně menší (Smith 1967).

8.5.8 Populace hybridů

Většina hybridních populací je tvořena převážně F1 hybridy *T. ×glauca*, kteří jsou dominantní a pomocí vegetativního rozmnožování formují velká stanoviště, na kterých mírně převažují ramety nad genetami (Selbo & Snow 2004, Travis et al. 2009). Zřídka se vyskytují pokročilé generace hybridů a zpětní kříženci jak k *T. angustifolia*, tak k *T. latifolia* (Smith 1967, Kuehn et al. 1999, Selbo & Snow 2004, Travis et al. 2009). Genety zpětných kříženců jsou obvykle jedny z nejmenších a tvoří jen velmi málo ramet (Travis et al. 2009).

I když je zpětné křížení relativně vzácné, tak jsou zpětní kříženci dostatečně zdatní na to, aby se udrželi v populacích tvořených převážně F1 hybridy (Travis et al. 2009).

8.6 Invaznost rodu *Typha*

Rod *Typha* je v současné době v Severní Americe považován za invazní plevele mokřadů (Shih & Finkelstein 2008), protože se rychle šíří rozsáhlým oddenkovým růstem a hojnou produkcí semen (Smith 1967) a protože je schopen vytvářet hustá monotypická stanoviště (Grace & Wetzel 1981a), která vytlačují původní rostlinné druhy a redukují tak stanovištní diverzitu (Shih & Finkelstein 2008).

8.6.1 Invaznost *T. latifolia* a *T. angustifolia*

Oba druhy jsou považovány za invazní, ale *T. angustifolia* je považován za invaznější než *T. latifolia*, i když je jeho rozšíření v Severní Americe menší než u *T. latifolia*, protože za poslední století bylo zaznamenáno jeho rychlejší šíření do regionu Velkých jezer a na Středozápad (Hotchkiss & Dozier 1949, Galatowitsch et al. 1999, Smith 2000).

Na základě herbářového záznamu se zdá, že původní oblast výskytu *T. angustifolia* byla na východním pobřeží USA. Kolem roku 1800 začalo jeho šíření z této oblasti a od počátku 20. století do první poloviny 20. století byl rozsah nárůstu značně větší než u *T. latifolia*.

V pobřežních oblastech severovýchodních států pak došlo k ustálení rychlosti šíření, ale ve vnitrozemí a severnějších oblastech se rychlost invaze dále zvětšovala až do roku 1970. Tato zvýšená rychlost invaze *T. angustifolia* byla zřejmě v důsledku zvýšené lidské aktivity v tomto období, díky které vzrostl výskyt narušených mokřadů. Přibližně od roku 1980 se oba druhy šířily stejnou rychlostí (Shih & Finkelstein 2008).

Také pylový záznam potvrzuje, že hojnost obou druhů se v posledních tisíci letech mnohonásobně zvětšila (Shih & Finkelstein 2008).

Zdá se, že oba rodičovské druhy pokračují v šíření v disturbovaných mokřadech, zřejmě v důsledku zvýšené lidské aktivity, která je pravděpodobně velmi důležitým faktorem v dynamice šíření těchto druhů. Tento nárůst výskytu obou druhů vyplyne ve větší míru sympatrie, jejíž důsledkem bude pravděpodobně nárůst výskytu *T. ×glauca* (Shih & Finkelstein 2008).

8.6.2 Invaznost *Typha ×glauca*

Typha ×glauca je považován za nejagresivnější druh z těchto tří druhů. Jeho ramety dosahují velkých velikostí (až přes tři metry), které se pomocí rychlého oddenkového růstu rychle šíří a vytváří husté monotypické porosty, které jsou efektivnější ve vytlačování původních druhů a snižování diverzity než rodičovské druhy (Galatowitsch et al. 1999, Woo & Zedler 2002, Tuchman et al. 2009). Na stanovištích invadovaných *T. ×glauca* dále dochází k akumulaci velkého množství opadu, který podporuje další růst hybridu (Tuchman et al. 2009).

Plochy invadované *T. ×glauca* se liší od ploch, na kterých se nevyskytuje. Invadovaná stanoviště mají obecně nižší druhové bohatství a dochází na nich k poklesu diverzity původních druhů. To může být způsobeno jednak zvýšeným množstvím opadu pod *T. ×glauca* a také zvyšováním množství organické hmoty a koncentrace živin přítomností *T. ×glauca* (Tuchman et al. 2009). Pod opadem dochází k redukci světla (Farrer & Goldberg 2009) a mladé oddenky domácích druhů nejsou schopné zajistit dostatek zdrojů pro růst nových ramet před dosažením odpovídající úrovně osvětlení pro fotosyntézu (Tuchman et al. 2009). Přítomností *T. ×glauca* se také zvyšuje množství půdní organické hmoty a koncentrace živin (NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-}), což také může ovlivnit pokles druhové diverzity původních druhů (Angeloni et al. 2006, Tuchman et al. 2009). *T. ×glauca* je velká, rychle rostoucí rostlina, která produkuje větší množství biomasy než ostatní druhy, díky čemuž dokáže efektivněji zachycovat uhlík. Dekompozicí listů, podzemní tkáně, případně vylučováním exudátů, pak dochází ke zvětšování půdní organické hmoty a koncentrace živin (Álvarez & Bécares 2006, Angeloni et al. 2006).

Tento negativní efekt na domácí společenstva má *T. ×glauca* jak na eutrofních stanovištích, protože dokáže lépe využívat zvýšenou dostupnost živin než původní druhy (Woo & Zedler 2002, Craft et al. 2006), tak i na stanovištích chudých na živiny, která tak svou přítomností o živiny obohacuje (Tuchman et al. 2009). Negativní efekt *T. ×glauca* ale nebyl zjištěn u nově

kolonizovaných stanovišť. Tato stanoviště nevykazovala změny v koncentraci živin, v množství opadu a půdního organického materiálu, které jsou spojené s přítomností *T. ×glauca*. To pravděpodobně souviselo s tím, že na nově kolonizovaných stanovištích ještě nedošlo k akumulaci vrstvy opadu (Tuchman et al. 2009).

Vytlačování původních druhů a obohacování mokřadních půd tak zvýhodňuje *T. ×glauca* na úkor původních druhů. Pokud je *T. ×glauca* schopný zvyšovat množství dostupných živin, mohl by řídit vlastní invazi, spíše než být závislý na předchozí eutrofizaci (Tuchman et al. 2009).

Všechny tři taxony vykazují zvýšenou invaznost a kompetitivní sílu oproti ostatním mokřadním rostlinám díky zvýšené lidské aktivitě, která narušuje ekosystémovou integritu v mokřadech. Rozšiřování jejich výskytu proto vyvolává značné znepokojení kvůli jejich schopnosti redukovat diverzitu původních rostlin a negativně ovlivňovat funkci ekosystémů. Šíření by mohlo být redukováno limitováním disturbancí v mokřadech, jako je například nárůst vodní hladiny nebo přísun živin. Zvyšování teploty spojené s globálním oteplováním dále umožní šíření *T. angustifolia* na sever, čímž dále poroste jeho rozsah sympatrie s *T. latifolia*, který je tolerantnější k chladu, a tím vzroste zóna možnosti potenciální hybridizace (Shih & Finkelstein 2008).

9 Diplomová práce

Cílem navazující diplomové práce by mělo být rozkrytí problematiky, zda v Evropě vznikají a existují hybridy mezi *T. latifolia* a *T. angustifolia* a doposud jen nebyli odhaleni, nebo zda dochází k tvorbě hybridních semen, ale uchycení semenáčků není úspěšné, a nebo zda k hybridizaci vůbec nedochází.

Protože oba druhy v Evropě spolu koexistují minimálně od Holocénu, mohly se mezi nimi vytvořit reprodukční izolační mechanismy (druhy se vyskytují na odlišných stanovištích, mají odlišnou fenologii kvetení nebo je genetické oddělení tak výrazné, že je hybridizace neúspěšná), které brání vzniku hybridů. Objasnění této hypotézy by zahrnovalo sledování fenologie kvetení na různých lokalitách, aby se zjistilo, zda mezi druhy vůbec může docházet ke sprášení, a umělá křížení oběma směry (*T. angustifolia* jako mateřský rodič a *T. latifolia* jako otcovský a opačně), jak v terénu, tak v laboratorních podmínkách. Na konci sledování by se vyhodnotila produkce semen a testovala by se klíčivost a přežívání semenáčků.

Druhou hypotézou je, že v Evropě vznikají hybridní semena, ale pro hybridní rostliny nejsou vhodná stanoviště. Zodpovězení této hypotézy je možné pouze za předpokladu, že rodičovské druhy se kříží a produkují hybridní semena, která se zdárně vyvíjejí. Semenáčky by se pak pěstovaly v laboratorních podmínkách a testovala by se jejich reakce na různé podmínky (např. manipulace se světlem a vodou). Druhou možností by bylo vysazení semenáčků na několik lokalit v přírodních podmínkách, kde by se pak sledovalo jejich přežívání. Zároveň by se měřily

stanovištní faktory, aby bylo patrné, v jakém rozsahu faktorů mohou semenáčky růst. Pokud bychom našli hybridní rostliny v terénu, pak bychom mohli sledovat, na jakých stanovištích se hybridy vyskytují a jestli to vypovídá něco o jejich vzácnosti.

Poslední hypotézou je, že v Evropě hybridní rostliny existují, ale jsou výsledkem dávných hybridizací, a proto nejsou rozpoznány jako hybridní. Pro objasnění této hypotézy by se sesbíraly vzorky z populací *T. angustifolia* ve střední a východní Evropě a zkusilo by se zjistit, zda rostliny ze střední Evropy mají hybridní charakter.

K molekulárním analýzám k identifikaci hybridů budou použity mikrosatelitové DNA markery. Protože tyto markery pocházejí od obou rodičovských druhů, dovolují odhalit hybridizační procesy a spolehlivě rozlišit rodičovské druhy a hybridy (Tsyusko et al. 2005). Tsyusko-Omeltchenko et al. (2003) vyizolovali z *T. angustifolia* 11 dinukleotidových mikrosatelitových lokusů, které jsou vysoce polymorfní a obsahují velký počet alel. Tyto mikrosatelity byly úspěšně využity k identifikaci hybridních rostlin ze Severní Ameriky (Snow et al., nepubl.) a také byly použity k identifikaci hybrida z přehrady Rozkoš (Fér, PřF UK, ústní sdělení). V rámci diplomové práce budou výsledky srovnávány s výsledky ze Severní Ameriky, kde je problematika hybridizace *T. latifolia* a *T. angustifolia* hojně studována, protože hybrid *T. ×glauca* je vysoce invazní rostlina, která svým rychlým šířením představuje riziko pro diverzitu mokřadních společenstev.

10 Závěr

Tato bakalářská práce shrnuje problematiku hybridizace dvou druhů orobinců, *Typha latifolia* a *T. angustifolia*. Oba druhy se vyskytují v Severní Americe i v Evropě, ale jen ze Severní Ameriky je zaznamenána rozsáhlá hybridizace těchto dvou druhů za vzniku hybridu *T. ×glauca*. V Evropě jsou oba druhy původní a koexistují spolu celý Holocén, ale v Severní Americe je původním druhem jen *T. latifolia*. Předpokládá se, že *T. angustifolia* byl na kontinent neúmyslně zavlečen na začátku 19. století a poté začalo jeho šíření dále na západ. Zavlečením nepůvodního druhu pravděpodobně došlo k narušení přirozených reprodukčně izolačních mechanismů, čímž byla umožněna mezidruhová hybridizace. Hybrid *T. ×glauca* je vysoce invazní rostlina, která narušuje rostlinná společenstva mokřadů a představuje tak riziko pro diverzitu mokřadních druhů. Právě hybridizace mohla být mechanismem, který u hybridu zapříčinil vznik invaznosti.

Protože v Evropě problematika mezidruhové hybridizace *T. latifolia* a *T. angustifolia* nebyla nikdy podrobněji zkoumána, chtěla bych se tomuto tématu dále věnovat ve své diplomové práci a pokusit se odhalit, zda hybridy vznikají a nacházejí se i na území Evropy.

11 Seznam použité literatury

- Adachi N., Terashima I. & Takahashi M.** (1996): Central die-back of monoclonal stands of *Reynoutria japonica* in an early stage of primary succession on Mount Fuji. *Annals of Botany* 77: 477-486.
- Ainouche M. L., Fortune C. P., Salmon A., Parisod C., Grandbastien M. A., Fukunaga K., Ricou M. & Missot M. T.** (2009): Hybridization, polyploidy and invasion: lessons from *Spartina* (*Poaceae*). *Biological Invasions* 11:1159-1173.
- Álvarez J. A. & Bécares E.** (2006): Seasonal decomposition of *Typha latifolia* in a free-water surface constructed wetland. *Ecological Engineering* 28: 99-105.
- Anderson E.** (1949): *Introgressive hybridization* [online]. John Wiley Sons, New York, Chapman & Hall, London. [cit.19.6.2010] Dostupné z <http://books.google.cz/books?id=SAj9G3NWv7UC&printsec=frontcover&dq=Introgressive+hybridization+anderson&hl=cs&ei=vwodTICmL5GB_Qa87pmlDQ&sa=X&oi=book_result&ct=result&resnum=4&ved=0CDYQ6AEwAw#v=onepage&q=Introgressive%20hybridization%20anderson&f=false>
- Angeloni N. L., Jankowski K. J., Tuchman N. C. & Kelly J. J.** (2006): Effects of an invasive cattail species (*Typha xglauca*) on sediment nitrogen and microbial community composition in a freshwater wetland. *FEMS Microbiol Letters* 263: 86-92.
- Angiosperm Phylogeny Website (APWeb)** [online]. Version 9, červen 2008 [cit.27.6.2010] Dostupné z <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APWeb/>>
- Arnold M. L. & Hodges S. A.** (1995): Are natural hybrids fit or unfit relative to their parents?. *TREE* 10: 67-71.
- Ascherson P. & Graebner P.** (1896-1898): *Synopsis der Mitteleuropäischen Flora, Erster Band*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
- Bailey J. P., Bímová K. & Mandák B.** (2009): Asexual spread versus sexual reproduction and evolution in Japanese Knotweed s.l. sets the stage for the “Battle of the Clones”. *Biological Invasions* 11:1189-1203.
- Bleeker W.** (2007): Interspecific hybridization in *Rorippa* (*Brassicaceae*): patterns and processes. *Systematics and Biodiversity* 5: 311-319.
- Boedeltje G., Ozinga W. A. & Prinzing A.** (2008): The trade-off between vegetative and generative reproduction among angiosperms influences regional hydrochorous propagule pressure. *Global Ecology and Biogeography* 17: 50-58.
- Boyd E.** (1970): Vascular aquatic plants for mineral nutrient removal from polluted waters. *Economic Botany* 24: 95-103.
- Briggs D. & Walters S. M.** (2001): *Proměnlivost a evoluce rostlin*. Olomouc.
- Carmichael D. P.** (1980): A record of environmental change during recent millennia in the Hackensack tidal marsh, New Jersey. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107: 514-524.
- Craft C., Krull K. & Graham S.** (2006): Ecological indicators of nutrient enrichment, freshwater wetlands, Midwestern United States (U.S.). *Ecological Indicators* 7: 733-750.
- Dostál J.** (1950): *Květena ČSR II. Přírodovědecké nakladatelství, Praha.*
- Dostál J.** (1989): *Nová Květena ČSSR II. Academia, Praha.*
- Dykyjová D. & Květ J.** (1978): *Pond littoral ecosystems*. Springer Verlag, New York.
- Ellstrand N. C. & Schierenbeck K. A.** (2000): Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants?. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 97: 7043-7050.
- Farrer E. C. & Goldberg D. E.** (2009): Litter drives ecosystem and plant community changes in cattail invasion. *Ecological Applications* 19: 398-412.
- Fassett N. C. & Calhoun B.** (1952): Introgression between *Typha latifolia* and *T. angustifolia*. *Evolution* 6: 367-379.
- Figert E.** (1890): *Deutsche botanische Monatsschrift* 8: 55-57.
- Finkelstein S. A.** (2003): Identifying pollen grains of *Typha latifolia*, *Typha angustifolia*, and *Typha xglauca*. *Canadian Journal of Botany* 81: 985-990.
- Galatowitsch S. M., Anderson N. O. & Ascher P. D.** (1999): Invasiveness in wetland plants in temperate North America. *WETLANDS* 19: 733-755.

- Gaskin J. F. & Schaal B. A.** (2002): Hybrid *Tamarix* widespread in U.S. invasion and undetected in native Asian range. *Proceedings of the National Academy of Sciences of USA* 99: 11256-11259.
- Gaskin J. F. & Schaal B. A.** (2003): Molecular phylogenetic investigation of U.S. invasive *Tamarix*. *Systematic Botany* 28: 86-95.
- Gaskin J. F. & Kazmer D. J.** (2009): Introgression between invasive saltcedars (*Tamarix chinensis* and *T. ramosissima*) in the USA. *Biological Invasions* 11: 1121-1130.
- Godron D. A.** (1861): *Flore de Lorraine, Tome second* [online]. Bailliére J. B. et fils, Paris. [cit.28.6.2010] Dostupné z <http://books.google.cz/books?id=ITZEAAAAYAAJ&pg=PA557&dq=flora+de+lorraine&hl=cs&ei=epInTPPrpGYK6OIf7iKoC&sa=X&oi=book_result&ct=result&resnum=3&ved=0CDcQ6AEwAg#v=onepage&q&f=false>
- Grace J. B. & Wetzel R. G.** (1981a): Habitat partitioning and competitive displacement in Cattails (*Typha*): experimental field studies. *The American Naturalist* 118: 463-474.
- Grace J. B. & Wetzel R. G.** (1981b): Phenotypic and genotypic components of growth and reproduction in *Typha latifolia*: experimental studies in marshes of differing successional maturity. *Ecology* 62: 789-801.
- Grace J. B. & Wetzel R. G.** (1998): Long-term dynamics of *Typha* populations. *Aquatic Botany* 61: 137-146.
- Graebner P.** (1900): *Typhaceae*. In: Engler A. [ed.] (1900): *Das Pflanzenreich, IV.8*. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig und Berlin.
- Hegarty M. J. & Hiscock S. J.** (2005): Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New Phytologist* 165: 411-423.
- Hegi G.** (1936): *Illustrierte Flora von Mittel-Europa, Volume 1*. J. F. Lehmanns Verlag, München.
- Hegi G.** (1980): *Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Volume 2 (1)*. Verlag Paul Parey, Berlin, Hamburg.
- Hejný S. & Husák Š.** (1978): Higher plant communities. In: Dykyjová D. & Květ J. [eds.] (1978): *Pond littoral ecosystems*. Springer Verlag, Berlin.
- Holsinger K. E. & Ellstrand N. C.** (1984): The evolution and ecology of permanent translocation heterozygotes. *The American Naturalist* 124: 48-71.
- Hotchkiss N. & Dozier H. L.** (1949): Taxonomy and distribution of N. American Cat-tails. *American Midland Naturalist* 41: 237-254.
- IUCN** (2000): World's worst invasive alien species [online]. In: IUCN The world Conservation Union. [cit. 28.6.2010] Dostupné z <<http://iucn.org/>>
- Judd W. S., Campbell Ch. S., Kellog E. A. & Stevens P. F.** (1999): *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc., USA.
- Judd W. S., Campbell Ch. S., Kellog E. A., Stevens P. F. & Donoghue M. J.** (2002): *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Inc., USA.
- Krattinger K.** (1975): Genetic mobility in *Typha*. *Aquatic Botany* 1: 57-70.
- Kronfeld M.** (1889): *Monographie der Gattung Typha Tourn. (Typhinae Agdh., Typhaceae Schul-Engl.)*. In: Fritsch C. [ed.] (1889): *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien*. Gesellschaft, Wien.
- Kuehn M. M. & White B. N.** (1999): Morphological analysis of genetically identified cattails *Typha latifolia*, *Typha angustifolia*, and *Typha xglauca*. *Canadian Journal of Botany* 77: 906-912.
- Kuehn M. M., Minor J. E. & White B. N.** (1999): An examination of hybridization between the cattail species *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* using random amplified polymorphic DNA and chloroplast DNA markers. *Molecular Ecology* 8: 1981-1990.
- Lamote V., Loose M. D., Bockstaele E. V. & Roldán-Ruiz I.** (2005): Evaluation of AFLP markers to reveal genetic diversity in *Typha*. *Aquatic Botany* 83: 296-309.
- Lee D. W. & Fairbrothers D. E.** (1969): A serological and disc electrophoretic study of North American *Typha*. *Brittonia* 21: 227-243.
- Lee D. W.** (1975): Population variation and introgression in North American *Typha*. *Taxon* 24: 633-641.
- Manios T., Stentiford E. I. & Miller P. A.** (2003): The effect of heavy metals accumulation on the chlorophyll concentration of *Typha latifolia* plants, growing in a substrate containing sewage sludge compost and watered with metaliferous water. *Ecological Engineering* 20: 65-74.

- Mashburn S. J., Sharitz R. R. & Smith M. H.** (1978): Genetic variation among *Typha* populations of the Southeastern United States. *Evolution* 32: 681-685.
- Mbuligwe S. E.** (2004): Comparative effectiveness of engineered wetland systems in the treatment of anaerobically pre-treated domestic wastewater. *Ecological Engineering* 23: 269-284.
- McMillan C.** (1959): Salt tolerance within a *Typha* population. *American Journal of Botany* 46: 521-526.
- McNaughton S. J.** (1968): Autotoxic feedback in relation to germination and seedling growth in *Typha latifolia*. *Ecology* 49: 367-369.
- McNaughton S. J.** (1975): r- and K-selection in *Typha*. *The American Naturalist* 109: 251-261.
- Meusel H., Jäger E. & Weinert E.** (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Neff K. P. & Baldwin A. H.** (2005): Seed dispersal into wetlands: techniques and results for a restored tidal freshwater marsh. *WETLANDS* 25: 392-404.
- Novak S. J., Soltis D. E. & Soltis P. S.** (1991): Ownbey's *Tragopogons*: 40 Years later. *American Journal of Botany* 78: 1586-1600.
- Olson A., Paul J. & Freeland J. R.** (2009): Habitat preferences of cattail species and hybrids (*Typha* spp.) in eastern Canada. *Aquatic Botany* 91: 67-70.
- Ownbey M.** (1950): Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. *American Journal of Botany* 37: 487-499.
- Pederson D. C., Peteet D. M., Kurdyla D. & Guilderson T.** (2005): Medieval Warming, Little Ice Age, and European impact on the environment during the last millennium in the lower Hudson Valley, New York, USA. *Quaternary Research* 63: 238-249.
- Procházka F.** [ed.] (2001): Černý a červený seznam cévnatých rostlin České republiky (stav v roce 2000). Studio REFOS, Praha.
- Reed D. H. & Frankham R.** (2003): Correlation between fitness and genetic diversity. *Conservation Biology* 17: 230-237.
- Rieseberg L. H. & Ellstrand N. C.** (1993): What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization?. *Critical Reviews in Plant Science* 12: 213-241.
- Rieseberg L. H.** (1997): Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:359-89.
- Rieseberg L. H., Kim S. CH., Randell R. A., Whitney K. D., Gross B. L., Lexer C. & Clay K.** (2007): Hybridization and the colonization of novel habitats by annual sunflowers. *Genetica* 129: 149-165.
- Schierenbeck K. A. & Ellstrand N. C.** (2009): Hybridization and the evolution of invasiveness in plants and other organisms. *Biological Invasions* 11:1093-1105.
- Selbo S. M.** (2004): Cattail phenology and hybrid incidence at the Olentangy River Wetland Research Park. Annual report, Olentangy River Wetland Research Park.
- Selbo S. M. & Snow A. A.** (2004): The potential for hybridization between *Typha angustifolia* and *Typha latifolia* in a constructed wetland. *Aquatic Botany* 78: 361-369.
- Sharitz R. R., Wineriter S. A., Smith M. H. & Liu E. H.** (1980): Comparison of isozymes among *Typha* species in the eastern United States. *American Journal of Botany* 67: 1297-1303.
- Shih J. G. & Finkelstein S. A.** (2008): Range dynamics and invasive tendencies in *Typha latifolia* and *Typha angustifolia* in eastern North America derived from herbarium and pollen records. *WETLANDS* 28: 1-16.
- Simpson M. G.** (2006): Plant systematics. Elsevier academic press, Amsterdam.
- Smith S. G.** (1967): Experimental and natural hybrids in North American *Typha* (*Typhaceae*). *American Midland Naturalist* 78: 257-287.
- Smith S.G.** (2000): *Typhaceae* [online]. In: Flora of North America, Volume 22. Oxford, New York. [cit. 28.6.2010] Dostupné z <http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=10926>
- Soltis D. E., Soltis P. S., Pires J. C., Kovařík A., Tate J. A. & Mavrodiev E.** (2004): Recent and recurrent polyploidy in *Tragopogon* (*Asteraceae*): cytogenetic, genomic and genetic comparisons. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: 485-501.
- Stebbins G. L.** (1969): The significance of hybridization for plant taxonomy and evolution. *Taxon* 18: 26-35.

- Stebbins G. L.** (1985): Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 824-832.
- Stuckey R. L. & Salamon D. P.** (1987): *Typha angustifolia* in North America: a foreigner masquerading as a native. Department of Botany, The Ohio State University, Columbus, Ohio.
- Suda J. R., Sharitz R. R. & Straney D. O.** (1977): Morphological aberrations in *Typha* populations in a post-thermal aquatic habitat. *American Journal of Botany* 64: 570-575.
- Thompson J. D.** (1991): The Biology of an invasive plant: what makes *Spartina anglica* so successful?. *BioScience* 41: 393-401.
- Travis S. E., Marburger J. E., Windels S. & Kubátová B.** (2009): Hybridization dynamics of invasive cattail (*Typhaceae*) stands in the Western Great Lakes Region of North America: a molecular analysis. *Journal of Ecology* 98: 7-16.
- Tsyusko O. V., Smith M. H., Sharitz R. R. & Glenn T. C.** (2005): Genetic and clonal diversity of two cattail species, *Typha latifolia* and *T. angustifolia* (*Typhaceae*), from Ukraine. *American Journal of Botany* 92: 1161-1169.
- Tsyusko-Omelchenko O. V., Schable N. A., Smith M. H. & Glenn T. C.** (2003): Microsatellite loci isolated from narrow-leaved cattail *Typha angustifolia*. *Molecular Ecology Notes* 3: 535-538.
- Tuchman N. C., Larkin D. J., Geddes P., Wildova R., Jankowski K. J. & Goldberg D. E.** (2009): Patterns of environmental change associated with *Typha x glauca* invasion in Great Lakes coastal wetland. *WETLANDS* 29: 964-975.
- Vogt K., Rasran L. & Jensen K.** (2004): Water-borne seed transport and seed deposition during flooding in a small river-valley in Northern Germany. *Flora* 199: 377-388.
- Walters S. M.** (1980): *Typha* L. In: Tutin T. G., Heywood V. H., Burges N. A., Moore D. M., Valentine D. H., Walters S. M. & Webb D. A. [eds.] (1980): *Flora Europaea*, Volume 5. Cambridge University Press, Cambridge.
- Walters I. & Shay J.M.** (1990): A field study of the morphometric response of *Typha glauca* shoots to a water depth gradient. *Canadian Journal of Botany* 68: 2339-2343.
- Walters I. & Shay J.M.** (1992): Effect of water depth on population parameters of a *Typha glauca* stand. *Canadian Journal of Botany* 70: 349-351.
- Weising K. et al.** (2005): DNA fingerprinting in plants. Principles, methods, and applications. CRC Press Taylor & Francis Group, USA.
- Weisner S. E. B.** (1993): Long-term competitive displacement of *Typha latifolia* by *Typha angustifolia* in a eutrophic lake. *Oecologia* 94: 451-45.
- Wissemann V.** (2007): Plant evolution by means of hybridization. *Systematics and Biodiversity* 5: 243-253.
- Woo I. & Zedler J. B.** (2002): Can nutrients alone shift a sedge meadow towards dominance by the invasive *Typha x glauca*? *WETLANDS* 22: 509-521.
- Yeo R. R.** (1964): Life history of common cattail. *Weeds* 12: 284-288.

12 Přílohy

1. Obr. č. 1: *Typha latifolia*



<http://www.honeysomeaquaticnursery.co.uk/shop/images/Typha%20Latifolia.jpg>

2. Obr. č. 2: *Typha angustifolia*



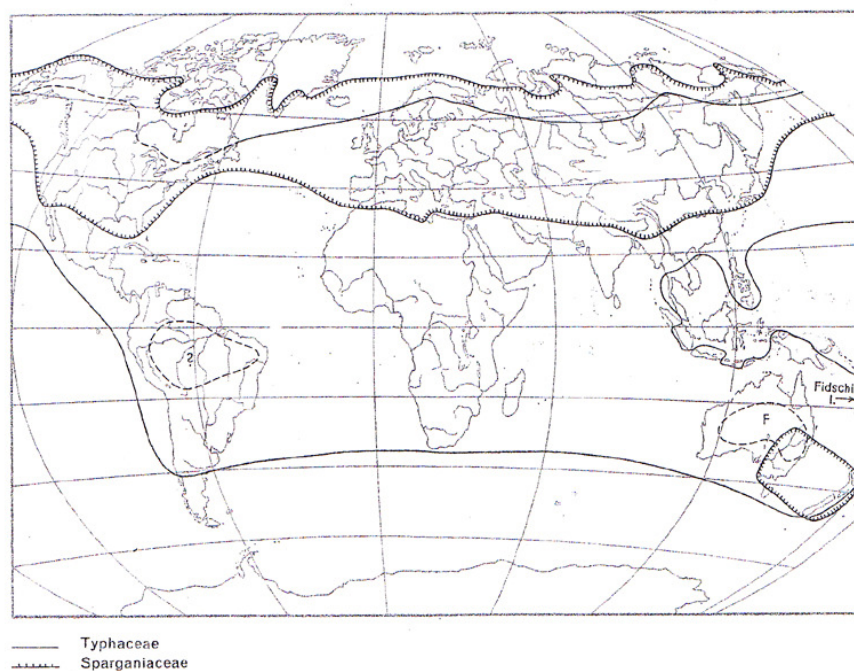
<http://www.aphotoflora.com/DevonandCornwall/Typha%20angustifolia-M-29-06-07.jpg>

3. Obr. č. 3: *Typha xglauca*



http://dnr.wi.gov/invasives/photos/images/medium/CattailsC_xglauca.jpg

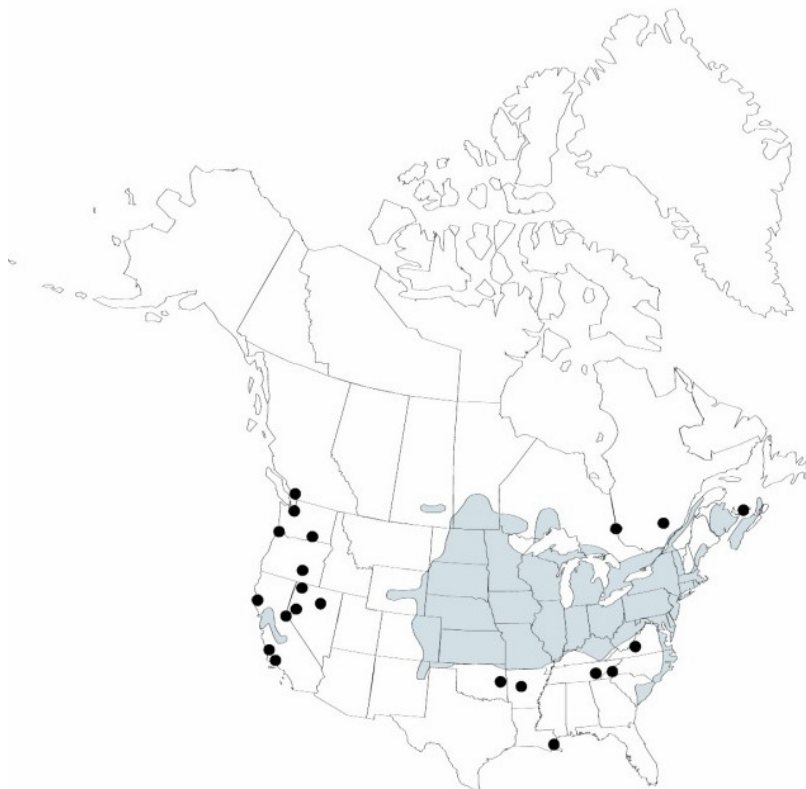
4. Obr. č. 4: Celkový areál rozšíření čeledi *Typhaceae* (Meusel et al. 1965).



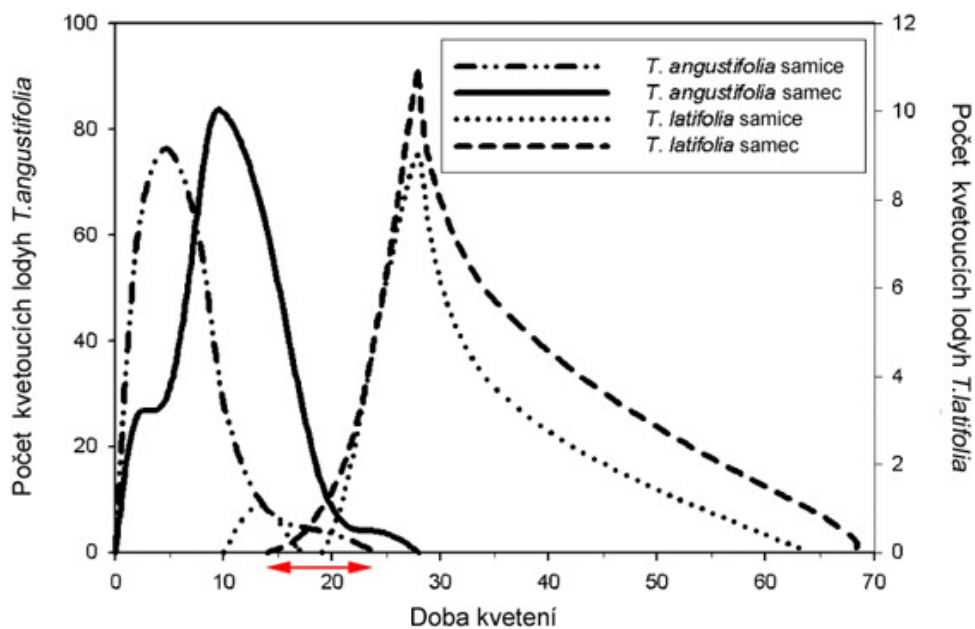
5. Obr. č. 5: Areál rozšíření *T. latifolia* v Severní Americe (Smith 2000).



6. Obr. č. 6: Areál rozšíření *T. angustifolia* v Severní Americe (Smith 2000).



7. Obr. č. 7: Graf zobrazující fenologii kvetení *T. latifolia* a *T. angustifolia*. Převzato ze Selbo & Snow (2004), upraveno. Šipka znázorňuje překrytí kvetení těchto dvou druhů, kdy je pravděpodobně umožněna mezidruhová hybridizace.



8. Tab. č. 1: Invazní rostlinní hybridi, kteří vznikli mezitaxonovou hybridizací. Převzato z Schierenbeck & Ellstrand (2009), upraveno.

Odvozený taxon	Rodičovské taxony	Čeleď	Habitus hybridní linie	Místo vzniku hybridní linie	Data	Stabilizace	Invaznost
<i>Amelanchier erecta</i>	<i>A. humulis</i> × <i>A. "clade B"</i>	<i>Rosaceae</i>	keř	Sev. Amerika	N	agamospermie	vysoce invazní oproti rodičovským druhům
<i>Bromus hordeaceus</i>	<i>B. arvensis</i> × <i>B. scoparius</i>	<i>Poaceae</i>	jednoletá tráva	Evropa	C, I, N	allopolyploidie	agresivní plevel
<i>Cardamine insueta</i>	<i>C. rivularis</i> × <i>C. amara</i>	<i>Brassicaceae</i>	víceletá bylina	Evropa	C, N, O	allopolyploidie	úspěšný kolonizátor narušených stanovišť
<i>Cardamine flexuosa</i>	<i>C. fallax</i> × <i>C. scutata</i>	<i>Brassicaceae</i>	víceletá bylina	Asie	C, O, N	allopolyploidie	plevel narušených stanovišť
<i>Cardamine schulzii</i>	<i>C. rivularis</i> × <i>C. amara</i>	<i>Brassicaceae</i>	víceletá bylina	Evropa	C, N, O	allopolyploidie	úspěšný kolonizátor narušených stanovišť
<i>Circaea</i> × <i>intermedia</i>	<i>C. alpina</i> × <i>C. lutetiana</i>	<i>Onagraceae</i>	víceletá bylina	Evropa	AS, S	klonální růst	někdy plevel, často se vyskytuje bez přítomnosti rodičovských druhů
<i>Fallopia</i> × <i>bohemica</i>	<i>F. japonica</i> × <i>F. sachalinensis</i>	<i>Polygonaceae</i>	keř	Evropa	C, N, S	klonální růst	škodlivý plevel
<i>Glyceria</i> × <i>pedicillata</i>	<i>G. fluitans</i> × <i>G. notata</i>	<i>Poaceae</i>	víceletá tráva	Evropa	S	klonální růst	úspěšný sterilní hybrid
<i>Helianthus annuus</i> spp. <i>texanus</i>	<i>H. annuus</i> × <i>H. debilis</i> spp. <i>cucumerifolius</i>	<i>Asteraceae</i>	jednoletá bylina	Sev. Amerika	C, N, O	rekombinant	plevel narušených stanovišť
<i>Mentha</i> × <i>verticillata</i>	<i>M. aquatica</i> × <i>M. arvensis</i>	<i>Lamiaceae</i>	víceletá bylina	Evropa	S	klonální růst	často se vyskytuje bez přítomnosti rodičovských druhů
<i>Nasturtium sterile</i>	<i>N. microphyllum</i> × <i>N. officinale</i>	<i>Brassicaceae</i>	víceletá bylina	Evropa	C	rekombinant	plevel narušených stanovišť
<i>Oenothera glazioviana</i> (<i>O. erythrosepala</i> , <i>O. lamarckiana</i>)	<i>O. hookeri</i> × <i>O. biennis</i>	<i>Onagraceae</i>	dvouletá bylina	Evropa	AS, C	permanentní heterozygot	plevel
<i>Pennisetum sieberanum</i>	<i>P. glaucum</i> × <i>P. violaceum</i>	<i>Poaceae</i>	jednoletá tráva	Afrika	I	koalescentní komplex?	zemědělský plevel
<i>Rorippa</i> × <i>armoracioides</i>	<i>R. austriaca</i> × <i>R. sylvestris</i>	<i>Brassicaceae</i>	víceletá bylina	Evropa	C, N, S	klonální růst	v současné době se rychle šíří, tvoří velké populace bez přítomnosti rodičovských druhů
<i>Salsola</i> sp.	<i>S. tragus</i> × <i>S. kali</i> ssp. <i>austroafricanus</i>	<i>Chenopodiaceae</i>	jednoletá bylina	Sev. Amerika	C, N	allopolyploidie	neznámá, doposud nebyl určen jako nový druh
<i>Senecio squalidus</i>	<i>S. aethensia</i> × <i>S. chrysanthemumifolius</i>	<i>Asteraceae</i>	víceletá bylina	Evropa	I, O	koalescentní komplex	rychle se šíří
<i>Senecio vulgaris</i> var. <i>hibernicus</i>	<i>S. v. var. vulgaris</i> × <i>S. squalidus</i>	<i>Asteraceae</i>	jednoletá bylina	Evropa	AS, C, I	rekombinant	rychle se šíří a stává se tak běžným

<i>Sorghum almum</i>	<i>S. propinquum</i> × <i>S. bicolor</i>	<i>Poaceae</i>	víceletá tráva	Sev. Amerika	C, N	allopolyploidie	plevel
<i>Solanum ×edinese</i> <i>ssp. salamani</i>	<i>S. tuberosum</i> ssp. <i>andigena</i> × <i>S. demissum</i>	<i>Solanaceae</i>	víceletá bylina	Sev. Amerika	C	klonální růst	zemědělský plevel
<i>Spartina anglica</i>	<i>S. alterniflora</i> × <i>S. maritima</i>	<i>Poaceae</i>	víceletá tráva	Evropa	C, I	allopolyploidie	mění ekosystémy
<i>Stachys ×ambigua</i>	<i>S. palustris</i> × <i>S. sylvatica</i>	<i>Lamiaceae</i>	víceletá bylina	Evropa	C, S	klonální růst	plevel
<i>Tragopogon mirus</i>	<i>T. dubius</i> × <i>T. porifolius</i>	<i>Asteraceae</i>	dvouletá bylina	Sev. Amerika	C, I, N, O	allopolyploidie	značný nárůst rozšíření a počtu jedinců
<i>Tragopogon miscellus</i>	<i>T. dubius</i> × <i>T. pratensis</i>	<i>Asteraceae</i>	dvouletá bylina	Sev. Amerika	C, I, N, O	allopolyploidie	značný nárůst rozšíření a počtu jedinců
<i>Typha ×glauca</i>	<i>T. latifolia</i> × <i>T. angustifolia</i>	<i>Typhaceae</i>	víceletá bylina	Sev. Amerika	C, I, N, O, S	klonální růst	vytláčuje rodičovské a další mokřadní druhy
	<i>Beta vulgaris</i> ssp. <i>vulgarisa</i> × <i>B. v. ssp. maritima</i>	<i>Chenopodiaceae</i>	jednoletá bylina	Evropa	C, I, N, O	koalescentní komplex	neslavná evropská plevelná řepa
	<i>Carpobrotus edulis</i> × <i>C. chilensis</i>	<i>Aizoaceae</i>	víceletá bylina	Sev. Amerika	AS, I, O	klonální růst	vytláčuje jednoho z rodičů
	<i>Myriophyllum heterophyllum</i> × <i>M. pinnatum</i>	<i>Haloragaceae</i>	víceletá bylina	Sev. Amerika	N, O	klonální růst	vodní plevel
	<i>Onopordum acanthium</i> × <i>O. illyricum</i>	<i>Asteraceae</i>	víceletá bylina	Austrálie	N	koalescentní komplex	plevel
	<i>Oryza sativa</i> ssp. <i>sativa</i> × <i>O. s. ssp. spontanea</i>	<i>Poaceae</i>	jednoletá tráva	Asie	I, M	koalescentní komplex	jeden z nejhorších zemědělských plevelů
	<i>Raphanus raphanistrum</i> × <i>R. sativus</i>	<i>Brassicaceae</i>	jednoletá bylina	Sev. Amerika	AS, C, I, S	koalescentní komplex	plevel, vytláčuje oba rodiče
	<i>Rhododendron ponticum</i> × <i>R. catawbiense</i>	<i>Ericaceae</i>	víceletá bylina	Evropa	N, O	koalescentní komplex	škodlivá bylina
	<i>Sarcocornia perennis</i> × <i>S. fruticosa</i>	<i>Chenopodiaceae</i>	víceletá dřevnatá bylina	Evropa	N	klonální růst	zarůstá slané mokřady
	<i>Spartina alterniflora</i> × <i>S. foliosa</i>	<i>Poaceae</i>	víceletá tráva	Sev. Amerika	AS, C, M, N, O	klonální růst, koalescentní komplex	vytláčuje oba rodičovské druhy
	<i>Tamarix ramosissima</i> × <i>T. chinensis</i>	<i>Tamaricaceae</i>	strom	Sev. Amerika	N	klonální růst, koalescentní komplex	nejběžnější genotyp v Severní Americe
	<i>Viola riviniana</i> × <i>V. reichenbachiana</i>	<i>Violaceae</i>	víceletá bylina	Evropa	C, N	koalescentní komplex	invaduje znečištěné lesy

9. Tab. č. 2: Invazní rostlinní hybridy, kteří vznikli vnitrotaxonovou hybridizací s kultivary. Převzato z Schierenbeck & Ellstrand (2009), upraveno.

Odvozená invazní linie	Čeleď	Habitus hybridní linie	Místo vzniku hybridní linie	Data	Stabilizace	Invaznost
<i>Phalaris arundinacea</i>	Poaceae	víceletá tráva	Sev. Amerika	I	koalescentní komplex	tvoří husté porosty
<i>Pyrus calleryana</i>	Rosaceae	strom	Sev. Amerika	N	koalescentní komplex	rychle se šíří
<i>Schinus terebinthifolius</i>	Anacardiaceae	strom	Florida	N, O	koalescentní komplex	tvoří husté monospecifické porosty

10. Tab. č. 3. Invazní živočišní hybridy, kteří vznikli mezi- nebo vnitrotaxonovou hybridizací. Převzato z Schierenbeck & Ellstrand (2009), upraveno.

Odvozená linie	Rodičovské taxony	Oddělení/Kmen	Data	Stabilizace	Invaznost
<i>Anolis sagrei</i>	vnitrotaxonová hybridizace	Chordata	N	koalescentní komplex	vysoce invazní
<i>Apis mellifera</i>	vnitrotaxonová hybridizace	Arthropoda	N	koalescentní komplex	neslavná africká včela
"invazní varieta" <i>Caulerpa racemosa</i>	vnitrotaxonová hybridizace	Chlorophyta	N	klonální růst	neslavná mediteránní chaluha
<i>Melanoides tuberculata</i>	vnitrotaxonová hybridizace	Mollusca	N, O	partenogeneze	pantropický invazní hybrid, v přirozeném prostředí překonává rodiče
klon <i>Haemophilus influenzae</i> skupiny Aegyptius způsobující brazilskou purpurovou horečku	<i>Haemophilus influenzae</i> × jiný rod	Bacteria	N	hlavně klonálně	nový původce nemoci, který se nedávno vyvinul z relativně nezhoubného organismu
<i>Phytophthora</i> nový sp.	“ <i>P. cambivora</i> -like species” × “neznámý taxon podobný <i>P. fragariae</i> ”	Oomycota	N	heteroploidie	nový evropský agresivní patogen olší

AS = umělé shrnutí

C = cytologie

I = isozymy

M = geneticky založené morfologické markery

N = jaderná DNA

O = organelová DNA

S = úplná nebo částečná sterilita