

Univerzita Karlova v Praze  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra botaniky

Program: Biologie  
Obor: Biologie



Bakalářská práce

**Zdroje variability v *Sorbus aria* agg.**

**Sources of variation in *Sorbus aria* agg.**

Jana Bílá

Školitel: Mgr. Tomáš Urfus, Ph.D.

Praha 2012

## **Prohlášení**

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

V Praze, 8.5.2012

Podpis

## **Poděkování**

Mé poděkování patří především mému školiteli Tomáši Urfusovi za pomoc, vstřícnost, ochotu a užitečné rady při zpracovávání této práce. Dále bych ráda poděkovala Petru Vítovi za přínosné konzultace a připomínky k mé práci. Svůj další velký dík bych pak chtěla věnovat své rodině za její neustálou podporu.

## **Abstrakt**

Jeřáby jsou velmi problematická skupina cévnatých rostlin. Pomocí mezidruhov $\acute{e}$  hybridizace často spojen $\acute{e}$  s polyploidizací vytv $\acute{a}$ řej $\acute{i}$  množství geneticky odlišných lini $\acute{i}$ , které mohou b $\acute{y}$ t fixovány pomocí apomixie. Největší variabilitu vykazují druhy ze skupiny *S. aria* agg., kde se na generování proměnlivosti podílí navíc s největší pravděpodobností introgresivní hybridizace. Existují r $\acute{u}$ zn $\acute{a}$  pojet $\acute{i}$  agreg $\acute{a}$ tu jeř $\acute{a}$ bu muku. Obecn $\acute{e}$  je založen na t $\acute{r}$ ech základních druzích, *S. aria*, *S. umbellata* a *S. graeca*, které vz $\acute{a}$ jemným k $\acute{r}$ ížením a polyploidizací vytv $\acute{a}$ řej $\acute{i}$  dalš $\acute{i}$  mikrospecie. Jednotky v rámci agreg $\acute{a}$ tu jsou hodnoceny r $\acute{u}$ znými zp $\acute{u}$ soby, neboť odlišení jednotlivých taxon $\acute{u}$  je komplikované vzhledem k plynulým p $\acute{r}$ echod $\acute{u}$ m morfologických znak $\acute{u}$ . Samotný agreg $\acute{a}$ t je někdy ch $\acute{a}$ pán i jako souhrnný taxon pro jeř $\acute{a}$ by nejist $\acute{e}$ ho p $\acute{u}$ vodu či určení. V České republice najdeme čtyři druhy ze skupiny *S. aria* agg. V z $\acute{a}$ v $\acute{e}$ ru jsou nastín $\acute{e}$ ny otázky, které budou řešeny v navazující magisterské práci.

**Klíčová slova:** *Sorbus*, apomixie, introgresivní hybridizace, polyploidizace, speciace, průtoková cytometrie.

## **Abstract**

Genus *Sorbus* is a very complex group of vascular plants. Various genetic lineages which can be fixed by apomixis are driven by interspecific hybridisation and polyploidy. Species from *S. aria* agg. have the highest variation probably due to an extra mechanism – introgressive hybridisation. There are several concepts of the aggregate which are usually based on three main species: *S. aria*, *S. umbellata* and *S. graeca*. Therefore, new microspecies are derived by genome doubling and hybridisation between the main species. Units of the aggregate are assessed differently as the distinction of taxa is very complicated due to the overlap of the morphological variability. The aggregate itself can be sometimes considered as a category for species of uncertain origin or identification. Four species from *S. aria* agg. occur in the Czech Republic. In addition, the conclusion offers questions that will be addressed in the master's thesis.

**Key words:** *Sorbus*, apomixis, introgressive hybridisation, polyploidy, speciation, flow cytometry.

## Obsah

|       |  |    |
|-------|--|----|
| 1     | Úvod.....  | 1  |
| 2     | Charakteristika rodu <i>Sorbus</i> .....                   | 1  |
| 2.1   | Zařazení v systému .....                                   | 1  |
| 2.2   | Morfologická charakteristika.....                          | 2  |
| 2.3   | Ekologie.....  | 2  |
| 2.4   | Rozšíření.....   | 3  |
| 2.5   | Ochrana.....   | 3  |
| 2.6   | Využití člověkem.....                                      | 3  |
| 3     | Vnitřní členění rodu .....                                 | 4  |
| 3.1   | Pojetí druhu v rodu <i>Sorbus</i> .....                    | 5  |
| 3.2   | Stručná charakteristika podrodů vyskytujících se v ČR..... | 5  |
| 3.3   | Hybridogenní druhy vyskytující se v ČR .....               | 7  |
| 4     | Zdroje variability .....                                   | 7  |
| 4.1   | Mezidruhov <sup>á</sup> hybridizace .....                  | 7  |
| 4.1.1 | Hybridní speciace .....                                    | 8  |
| 4.1.2 | Introgrese .....   | 9  |
| 4.1.3 | Hybridizace v rodu <i>Sorbus</i> .....                     | 10 |
| 4.2   | Polyploidizace .....                                       | 11 |
| 4.2.1 | Polyploidní speciace .....                                 | 13 |
| 4.2.2 | Polyploidizace v rodu <i>Sorbus</i> .....                  | 14 |
| 4.3   | Reprodukční způsoby - apomixie .....                       | 14 |
| 4.3.1 | Reprodukční způsoby v rodu <i>Sorbus</i> .....             | 16 |
| 5     | <i>Sorbus aria</i> agg. ....                               | 17 |
| 5.1   | Pojetí.....  | 17 |
| 5.2   | Základní druhy agregátu .....                              | 19 |
| 5.3   | Hybridizace.....   | 20 |
| 5.4   | Polyploidizace .....                                       | 21 |
| 5.5   | Reprodukční způsoby .....                                  | 21 |
| 6     | Navazující diplomová práce.....                            | 22 |
| 6.1   | Metodika.....  | 22 |
| 6.1.1 | Průtoková cytometrie .....                                 | 22 |
| 6.1.2 | Morfometrika .....   | 22 |
| 6.1.3 | Molekulární analýzy .....                                  | 23 |
| 6.2   | Vlastní výsledky .....                                     | 23 |
| 7     | Závěr .....  | 27 |
| 8     | Literatura.....  | 28 |

# 1 Úvod

*Sorbus* L. (jeřáb) je rod krytosemenných rostlin, který se vyznačuje velkou taxonomickou složitostí. Obsahuje kolem 200 druhů, které jsou svým výskytem vázány na severní polokouli. Vnitřní systematické členění rodu není jednotné, ale obvykle je uznáváno pět podrodů: *Sorbus*, *Cormus*, *Torminaria*, *Aria* a *Chamaemespilus*. Rozpory jsou i v akceptování statutu druhu u nově popsaných mikrospecií (Warburg and Kárpáti, 1968; Challice and Kovanda, 1978; Aedo and Aldasoro, 1998; Rich et al., 2010).

Taxonomická složitost u jeřábů je dána jejich schopností hybridizace kombinované s polyploidizací. Pravděpodobnost vzniku nové hybridní a/nebo polyploidní linie a její fixace je určena mimo jiné reprodukčním mechanismem rostliny. Mikrospecie v rodu *Sorbus* jsou tak většinou apomiktické. Variabilita jeřábů je také zvyšována mnohočetným vznikem hybridogenních druhů z různých populací rodičů, vznikem a zafixováním mutací u apomiktických linií a schopností apomiktů se částečně rozmnožovat i pohlavně (fakultativní apomixie; Liljefors, 1953, 1955; Rich et al., 2010; Kovanda, 1961a).

Největší variabilitu mezi jeřáby najdeme v *Sorbus aria* agg. Tato skupina jeřábu muku je výjimečná tím, že druhy z ní jsou v mezidruhových hybridizacích v rámci rodu vždy jedním z rodičů (Warburg and Kárpáti, 1968; Challice and Kovanda, 1978; Májovský, 1992). Agregát je navíc ovlivněn introgresí, která probíhá většinou ve směru druhů z okruhu muku (Aas et al., 1994; Oddou-Muratorio et al., 2001; Price and Rich, 2007). V rámci *S. aria* agg. jsou popsány druhy diploidní i polyploidní. Reprodukční způsoby zde hrají důležitou roli.

V této práci bych ráda shrnula dosavadní poznatky o mikroevolučních procesech v rámci rodu *Sorbus* se zvláštním zaměřením na skupinu *S. aria* agg.

## 2 Charakteristika rodu *Sorbus*

### 2.1 Zařazení v systému

Oddělení: Magnoliophyta

Třída: Rosopsida

Řád: Rosales

Čeleď: Rosaceae

Podčeleď: Maloideae

Rod: *Sorbus*

## 2.2 Morfologická charakteristika

Jeřáby (*Sorbus* L.) jsou keře nebo stromy bez trnů (oproti většině ostatních zástupců podčeledi Maloideae), s jednoduchými nebo lichozpeřenými listy a opadavými palisty. Pupy jeřábů jsou kuželovitého až vejčitého tvaru s tupým nebo špičatým vrcholem. Květenství je chocholičnatá lata. Květy jsou pravidelné, cyklické, oboupohlavné a různobalné. Původně jsou ve všech částech pětičetné. V květech se tvoří nálevkovitá češule – charakteristický útvar čeledi Rosaceae. Kališní cípy jsou většinou vytrvalé, buď zasychají nebo dužnatí, méně často jsou pak opadavé. Korunní lístky jsou okrouhlé až široce eliptické a mají bílou nebo nažloutlou barvu, vzácně i růžovou. Volné tyčinky jsou poskládány ve třech kruzích v počtu 15 až 25. Prašníky se otevírají podélně. Gynoceum může být 5 čtné nebo redukované až na 2 čtné, počet plodolistů je variabilní jak mezi druhy tak i v rámci jednoho druhu či dokonce jedné rostliny. Čnělky jsou terminální a volné nebo srostlé ve spodní části. Semeník je u jeřábů spodní nebo polospodní. V každém pouzdře jsou dvě anatropická vajíčka, ale do semene se vyvine většinou jen jedno. Plodem jeřábů je malvice, která se mezi druhy liší tvarem, velikostí i barvou. Endokarp malvice je blanitý, kožovitý, chrupavčitý nebo peckovitý, mesokarp je vždy dužnatý a exokarp blanitý. Zralý plod je většinou lysý. Charakteristickým druhovým znakem jeřábů je přítomnost a počet lenticel na povrchu malvice (Kovanda, 1961a, 1992; Warburg and Kárpáti, 1968; Májovský, 1992; Rich et al., 2010).

Jeřáby jsou opylovány hmyzem, který vábí vůní a nektarem. Můžou být alogamní, autogamní i apomiktické. Plody jsou rozšiřovány endozoochorií (Kovanda, 1992; Rich et al., 2010).

## 2.3 Ekologie

Jeřáby jsou dlouhověké dřeviny, které mají na území České republiky těžiště rozšíření v termofytiku a mezofytiku, ale zasahují i do oreofytika (Kutzelnigg, 1994; Kovanda, 1999; Rich et al., 2010). Většina druhů jeřábů je světlomilných – výjimku tvoří typicky lesní *S. torminalis* (L.) Crantz (jeřáb břek) a někteří jeho kříženci. Další z druhů jsou ke stínu tolerantní, při zastínění však nerostou a nekvetou plně (Rich et al., 2010). Ve střední Evropě se jeřáby vyskytují v dubových lesích, křovinách, na skalních výchozech a strmých stráních ve společnosti teplomilných rostlin. Všechny druhy rodu tvoří ektotrofní mykorhizu (Kutzelnigg, 1994).

## 2.4 Rozšíření

Jeřáby se vyskytují v mírném pásu severní polokoule, hlavně v Eurasii. V Evropě jsou jeřáby rozšířené od severní Afriky po sever Skandinávského poloostrova. Největší počet sexuálních druhů se nachází v Asii. V Evropě probíhá mikroevoluce odlišným způsobem, je zde popsáno největší množství apomiktických druhů. V severní Americe se vyskytuje jen podrod *Sorbus* (Meusel et al., 1965; Warburg and Kárpáti, 1968; Kovanda, 1992; Kutzelnigg, 1994).

## 2.5 Ochrana

U taxonomicky složitých jednotek, jako je rod *Sorbus*, je plán ochrany druhů komplikovaný. Ukazuje se, že je lepší chránit procesy, které dávají vzniknout velké druhové diverzitě, než jednotlivé malé a těžko definovatelné taxony (Ennos et al., 2005). Evoluce v rodu *Sorbus* stále probíhá (Challice and Kovanda, 1978; Robertson et al., 2004a, 2010), je tedy důležité, aby se zachovaly všechny jednotky, které se účastní evolučních procesů, i když se přímo nejedná o ohrožený druh. Pro takovýto způsob ochrany biodiverzity je ale nejprve nezbytné dobře porozumět biologickým procesům v dané skupině (Ennos et al., 2005).

V České republice je většina druhů jeřábů vzácných. Hojně se vyskytuje pouze *S. aucuparia* L. (jeřáb ptačí) a *S. torminalis* (Kovanda, 1999). Většina hybridogenních endemických druhů je hodnocena jako kriticky ohrožený nebo silně ohrožený taxon (Procházka, 2001). Vzácnější jeřáby se na našem území vyskytují převážně v chráněných oblastech (Kovanda, 1999).

## 2.6 Využití člověkem

Lidé dříve využívali jeřáby různorodými způsoby. Jejich dřevo je velice tvrdé a pevné, takže se z něj vyráběly měřicí nástroje, různé rukojetě či kuželky. Dřevo jeřábu muku a oskeruše se používalo na výrobu luxusního nábytku a z břeku se vyráběly hudební nástroje. V obdobích strádání se z usušených plodů jeřábu muku nebo ptačího dělala mouka. Dodnes se pěstuje jeřáb oskeruše pro chutné plody, ze kterých se dělají marmelády či zavařeniny a které se používají jako příměs do jablečného vína. Pro plody je dále pěstován kultivar jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia* var. *moravica*). V současnosti se sází jeřáb ptačí do stromořadí a městských parků, neboť rychle roste a je odolný proti znečištění (Červenka and Cigánová, 1980; Hecker, 2009; Rich et al., 2010).



### 3 Vnitřní členění rodu

Kromě dříve popsaných tradičně uznávaných sexuálních druhů bylo v rodu *Sorbus* během dvacátého století popsáno mnoho nových hybridogenních druhů (mikrospecií). Pro ilustraci v Květeně České republiky z roku 1992 je popsáno 9 druhů jeřábů. V roce 1999 doplňuje Kovanda seznam druhů jeřábů v České republice o 8 mezitím nově popsaných druhů. Od té doby byly popsány ještě další 4 druhy: *S. milensis* M. Lepší, K. Boublík, P. Lepší et P. Vít, *S. portae-bohemicae* M. Lepší, P. Lepší, P. Vít et K. Boublík, *S. albensis* M. Lepší, K. Boublík, P. Lepší et P. Vít a *S. barrandienica* P. Vít, M. Lepší et P. Lepší (Lepší et al., 2008, 2009; Vít et al., 2012). Nové druhy jsou popisovány v celé Evropě (Bernátová and Májovský, 2003; Mikoláš, 2003; Robertson and Sydes, 2006; Houston et al., 2009; Rich and Proctor, 2009; Rich et al., 2009a,b), která je považována za jedno z center diverzity rodu *Sorbus* (Challice and Kovanda, 1978).

V rodu *Sorbus* je tradičně uznáváno pět podrodů: *Sorbus*, *Cormus*, *Torminaria*, *Aria* a *Chamaespilus* (Kovanda, 1961a; Májovský, 1992; Kutzelnigg, 1994; Rich et al., 2010). V České republice jsou zastoupeny čtyři z nich – nenajdeme zde monotypický podrod *Chamaespilus* (*S. chamaespilus* (L.) Crantz, jeřáb mišpulka). Nejbliže se jeřáb mišpulka vyskytuje v Alpách a Karpatech (Warburg and Kárpáti, 1968; Májovský, 1992).

Někteří autoři považují rod *Sorbus* za polyfyletický a dělí ho tedy na 5 menších rodů (*Sorbus*, *Cormus*, *Torminaria*, *Aria* a *Chamaespilus*; Robertson et al., 1991; Campbell et al., 1995). V dalším pojetí dělí Gabrielian (1978; podle Aldasoro et al., 2004) jeřáby do šesti sekcí *Sorbus*, *Cormus*, *Torminaria*, *Aria*, *Chamaespilus* a *Micromeles*, která obsahuje výhradně asijské druhy.

Základních podrody jsou jasně definované (s výjimkou podrodu *Aria*) a mezi sebou snadno odlišitelné a obsahují primární sexuální druhy. Kromě nich rozlišujeme hybridogenní taxony. Jednotlivé hybridogenní druhy jsou řazeny do tří agregátů podle rodičovské kombinace, která jim dala vzniknout. Rozlišujeme tedy *S. latifolia* agg., který pojímá druhy vzniklé křížením *S. aria* agg. a *S. torminalis*, *S. hybrida* agg. (nebo-li *S. anglica* agg. podle Nelson-Jones et al., 2002), obsahující potomky křížení *S. aria* agg. a *S. aucuparia*, a *S. sudetica* agg., kam jsou řazeny druhy s rodičovskou kombinací *S. aria* agg. a *S. chamaespilus* (Kovanda, 1999).

Jiný pohled na hybridogenní druhy mají Májovský a Bernátová (2001), kteří vytvořili 4 nové hybridogenní podrody: *Soraria*, *Tormaria*, *Chamaespilaria* a *Chamsoraria*. Do těchto podrodů ale nelze zařadit všechny hybridní kombinace. *S. intermedia*, trojnásobný hybrid

mezi *S. aucuparia*, *S. aria* agg. a *S. torminalis* (Nelson-Jones et al., 2002), stojí stále mimo veškeré kategorie.

### 3.1 Pojetí druhu v rodu *Sorbus*

V apomiktických rodech, kde probíhá mezidruhovú hybridizace, je nesnadné stanovit, co je to druh. Například v rodu *Rubus* L. (ostružiník), který patří mezi nejkritičtější taxonomické skupiny střední Evropy, jsou zavedena pravidla, která musí být splněna pro udělení druhového statusu. Kvůli velké morfologické variabilitě dané reakcí na prostředí, je v podmínkách kromě specifické kombinace znaků také vazba na území alespoň určité velikosti. Pokud je areál morfologické linie alespoň v jednom směru větší než 350 km, může být takový typ popsán jako nový druh. Je-li velikost areálu od 20 do 350 km, můžeme ho označit jako regionální druh, ale z taxonomického hlediska má stále plnohodnotný status druhu. Jestliže je areál rozšíření menší, jedná se jen o lokální typy (Holub, 1995).

V rodu *Sorbus* jsou zavedeny do praxe trochu odlišná pravidla. Jako druh (mikrospecie) se popisují jednotlivé skupiny hybridních linií vznikající z různých populací variabilních rodičů. Mezi hybridogenními druhy jsou malé, ale vždy zřetelné rozdíly ve znacích bez přechodných rysů. Tyto mikrospecie mají jasné areály rozšíření, jsou od sebe navzájem reprodukčně izolovány a tvoří geneticky identické potomstvo. U jeřábů není rozsah rozšíření rozhodujícím znakem k odlišení druhu jako u výše zmíněných ostružiníků. Tímto konceptem se jako druh popisují i lokální stenoendemy. K jejich odlišení se v posledních letech používá více znaků, především znaky karyologické a molekulární markery (Campbell and Dickinson, 1990; Kovanda, 1999; Bernátová and Májovský, 2003; Lepší et al., 2008).

### 3.2 Stručná charakteristika podrodů vyskytujících se v ČR

(Challice and Kovanda, 1978; Májovský, 1992; Rich et al., 2010)

#### *Torminaria*

Typový druh: *S. torminalis* (L.) Crantz. (jeřáb břek)

Tento podrod je monotypický.

Jedná se o stromy, vzácně keře s jednoduchými listy, které jsou laločnaté. Květy jsou proterogynické s opadavým kalichem, bílými korunními lístky a spodním semeníkem s 2 plodolisty. Plody jsou hnědé, hustě tečkované a obsahují sklereidy.

### *Sorbus*

Typový druh: *S. aucuparia* L. (jeřáb ptačí)

Tento podrod je polymorfní.

Druhy tohoto podrodu jsou stromy či keře se složenými listy. Květy jsou proterogynické s přetrvávajícím kalichem. Korunní lístky mohou být bílé, případně vzácně růžové. Semeník je polospodní s nejčastěji 3 (vzácně 2 nebo 4) plodolisty. Plody jsou červené, vzácně žluté a obsahují sklereidy.

### *Cormus*

Typový druh: *S. domestica* L. (jeřáb oskeruše)

Tento podrod je monotypický.

Stromy se složenými listy. Květy jsou proterogynické s vytrvávajícím kalichem, bílými nebo narůžovělými korunními lístky a spodním semeníkem s 5 plodolisty. Plody jsou žluté nebo načervenalé, tečkované a obsahují sklereidy.

### *Aria*

Typový druh: *S. aria* (L.) Crantz. (jeřáb muk)

Tento podrod je polymorfní.

Stromy či keře s jednoduchými listy. Květy jsou proterogynické s vytrvávajícím kalichem. Koruna je bílá nebo trochu nažloutlá. Polospodní semeník je složen ze 2 plodolistů. Plody jsou červené (zřídka oranžové nebo nahnědlé), tečkované a chybí jim sklereidy.

### 3.3 Hybridogenní druhy vyskytující se v ČR

**Tab. 1:** Přehled hybridogenních druhů vyskytujících se v České republice (Kovanda, 1992, 1999; Lepší et al., 2008, 2009; Vít et al., 2012).

| Agregát              | <i>S. latifolia</i> agg.                      | <i>S. hybrida</i> agg.                       | <i>S. sudetica</i> agg.                           |  |
|----------------------|---|--|---|--|
| Druhy                | <i>S. eximia</i>                              | <i>S. querneae</i>                           | <i>S. sudetica</i>                                | <i>S. intermedia</i>   |
|                      | <i>S. hardeggensis</i>                        | <i>S. austriaca</i>                          |   |  |
|                      | <i>S. bohémica</i>                            | <i>S. carpatica</i>                          |   |  |
|                      | <i>S. rhodanthera</i>                         |  |   |  |
|                      | <i>S. gemella</i>                             |  |   |  |
|                      | <i>S. alnifrons</i>                           |  |   |  |
|                      | <i>S. portae-bohémicae</i>                    |  |   |  |
|                      | <i>S. albensis</i>                            |  |   |  |
|                      | <i>S. milensis</i>                            |  |   |  |
|                      | <i>S. barrandienica</i>                       |  |   |  |
| Rodičovská kombinace | <i>S. torminalis</i> ×<br><i>S. aria</i> agg. | <i>S. aucuparia</i> ×<br><i>S. aria</i> agg. | <i>S. chamaemespilus</i> ×<br><i>S. aria</i> agg. | <i>S. torminalis</i> ×<br><i>S. aucuparia</i> ×<br><i>S. aria</i> agg. |

## 4 Zdroje variability

Rod *Sorbus* je díky své složitosti řazen mezi „TCGs“ (taxonomically complex groups, Ennos et al., 2005). Za složitost v tomto taxonu může hybridizace kombinovaná s polyploidizací a apomixií (Liljefors, 1955; Kovanda, 1961a, b).

### 4.1 Mezidruhá hybridizace

Existuje mnoho úrovní hybridizace. Nejčastějším pojetím je hybridizace mezidruhá, při které dochází ke splynutí gamet od dvou různých druhů (Wissemann, 2007). Toto pojetí vyžaduje definici druhu. Definice druhu je v botanice značně komplikovaná.

Hybridizace<sup>1</sup> u rostlin je fenomén, který je soustředěný do relativně malého počtu čeledí (16-34%) a rodů (6-16%). Skupiny, kde se hybridizace vyskytuje, se většinou vyznačují cizosprašností, vytrvalou životní formou a schopností rozmnožovat se nepohlavně. Tyto vlastnosti jsou důležité pro následnou stabilizaci hybridů (Ellstrand et al., 1996).

Ke stabilizaci hybridní linie dojde, vznikne-li reprodukčně izolační bariéra mezi linií a mateřským druhem. Bariéry mohou být dvojího typu – prezygotické a postzygotické. Do první kategorie spadají ekologické, fenologické a etologické bariéry a gametická kompetice a inkompatibilita. Tyto mechanismy mají zabránit oplodnění. Postzygotické bariéry jsou mechanismy, které snižují viabilitu a fertilitu hybridních zygot nebo dalších generací hybridních potomků (Rieseberg and Carney, 1998). K celkové izolaci přispívají více časné bariéry – prezygotické, které jsou také prokazatelně silnější (Ramsey et al., 2003; Lowry et al., 2008).

Tradiční pohled založený na Mendelových zákonech o uniformitě potomků hybridizace a jejich intermediárním charakteru již není u kříženců studovaných v posledních letech dostačující. Situace je daleko komplikovanější. Hybridi jsou spíše mozaikou znaků obou rodičů a znaků přechodných. Dále byla u obsahu sekundárních metabolitů pozorována spíše aditivní dědičnost (Rieseberg and Ellstrand, 1993; Rieseberg and Carney, 1998; Wissemann, 2007). Aditivní dědičnost může fungovat i u kvantitativních znaků, které jsou dány více geny. Kříženci mohou obývat intermediární nebo extrémní prostředí. Vlastnosti vhodné do extrémního prostředí získají kombinací genů ovlivňujících kvantitativní znak ve stejném směru od obou rodičů (Rieseberg and Willis, 2007).

Ke křížení dvou druhů dochází v tzv. hybridní zóně. Tato zóna je většinou velmi úzká a asymetrická (alely jednoho druhu pronikají do druhého druhu různě hluboko). Asymetrie vzniká různou kompatibilitou alel s alelami sousedního druhu, odlišnou migrační aktivitou a rozdílem v reprodukčních bariérách (např. mateřským rodičem může být jen jeden z druhů; Flegr, 2009).

#### **4.1.1 Hybridní speciace**

Hybridizace může představovat důležitý mechanismus saltační speciace, kdy nový druh vzniká náhle a sympatricky (v kontaktu s mateřskými druhy; Briggs and Walters, 2001). Hybridizace jako stimulus pro speciaci může hrát důležitou roli v malých nebo okrajových

---

<sup>1</sup> Nadále v textu ve smyslu hybridizace mezidruhové

populacích (Rieseberg, 1997). Hybridní speciace může mít dvě podoby – homoploidní a polyploidní.

Při homoploidní hybridní speciaci má vzniklý hybrid (kříženec) stejnou ploidii jako jeho rodičovské druhy (Rieseberg and Willis, 2007). Takovýto hybrid je ovšem většinou neplodný, protože jeho chromozomy, pocházející ze dvou genomů, se nemohou při meióze správně spárovat (Briggs and Walters, 2001). Pokud ale je alespoň z části fertilní a vytvoří si reprodukční bariéru (např. rychlou karyotypickou evolucí, ekologickou divergencí či prostorovou izolací) proti křížení s rodičem, hybridní linie se oddělí a vznikne nový druh (Rieseberg and Willis, 2007). Jak je tento mechanismus vzácný dokumentuje jen 8 dostatečně molekulárně potvrzených homoploidních hybridních druhů z rostlinné říše (Rieseberg, 1997). Častějším řešením nevyváženého genomu homoploidního hybrida je polyploidizace – znásobení chromozomů – čímž vznikne allopolyploidní jedinec (Hegarty and Hiscock, 2005).

Allopolyploidní hybrid vzniká také allopolyploidní hybridní speciací. Nově vzniklý kříženec může být okamžitě reprodukčně izolován od svých rodičů díky rozdílné ploidii. Při sexuálním rozmnožování mezi polyploidem (např. nejjednodušším případem – tetraploidem), a diploidním mateřským druhem se vytvoří zygota z diploidní a haploidní gamety. Vzniklý triploidní zpětný kříženec je neschopen produkce redukovaných gamet a je tedy neplodný (Hegarty and Hiscock, 2005; Rieseberg and Willis, 2007; Flegr, 2009).

Porovnáním dávných a umělých hybridů u divokých slunečnic rodu *Helianthus* L. došel Rieseberg et al. (2003) k závěru, že mezidruhová hybridizace může být mechanismem adaptivní evoluce. Hybridizací u slunečnic vznikly znaky, které byly shodně pozorovány u dávných i nově syntetizovaných hybridů a umožňují přizpůsobení různým ekologickým podmínkám.

Vznik nového druhu hybridní speciací může být velmi rychlý. Při studii hybridů v rodu *Helianthus* bylo zjištěno, že ke stabilizaci nového hybridního druhu může dojít v méně než 60 generacích (Ungerer et al., 1998).

K hybridizaci a následné speciaci může dojít opakovaně – v různém čase i na různých místech. Díky této vlastnosti hybridní speciace se můžou potomci stejných druhů velice morfologicky lišit a být tak určeni jako různé druhy (Hegarty and Hiscock, 2005).

#### **4.1.2 Introgrese**

Při introgresi dochází k vnesení genů 1 druhu do 2. druhu a to spontánním křížením a následným zpětným křížením (Briggs and Walters, 2001). Tento fenomén je podporován

disturbancemi habitatu (prostředí), které mohou být přirozené i způsobené člověkem. Hybridi tak prostřednictvím introgrese geneticky modifikují sousední populace rodičovských druhů (Anderson and Stebbins Jr, 1954).

### 4.1.3 Hybridizace v rodu *Sorbus*

Jako v celé čeledi Rosaceae je i v rodu *Sorbus* hybridizace velmi častým jevem (Ellstrand et al., 1996). V podčeledi Maloideae je známa jak vnitrorodová, tak mezirodová hybridizace. Fylogenetická rekonstrukce rodů v rámci této čeledi je tedy velice ztížena hybridizací. Navíc se ukázalo, že podčeleď Maloideae není monofyletická a pravděpodobně sama vznikla dávnou hybridizací, o čemž svědčí například její vysoké základní chromozomové číslo. Mezidruhové křížení v této podčeledi nnesvědčí o evoluční příbuznosti, ale je dáno slabými reprodukčními bariérami (Robertson et al., 1991; Campbell et al., 1995).

Ke křížení u jeřábů dochází mezi fenotypicky odlišnými, ale geneticky blízkými druhy. *Sorbus domestica* se nekříží. Z ostatních druhů má zvláštní postavení *Sorbus aria* agg., jehož zástupci jsou vždy jedním z rodičovských druhů. To znamená, že *S. torminalis*, *S. aucuparia* a *S. chamaemespilus* se kříží se *S. aria* agg., ale nikoli mezi sebou navzájem (Kovanda, 1961b, 1999; Warburg and Kárpáti, 1968).

Vzniklé hybridy můžeme rozdělit do dvou skupin: na primární hybridy (F1 generace) a hybridogenní druhy. Primární hybridy jsou vzácní, z části nebo úplně sterilní a najdeme je růst ve společnosti rodičovských druhů. Z evolučního hlediska nemají pravděpodobně velký význam, ale podstatně přispívají k fenotypové variabilitě populací (Kovanda, 1961b, 1999). V České republice se primární kříženci vyskytují jen ojediněle. Najdeme zde např. *S. ×kitaibeliana* Baksay et Kárpáti či *S. ×abscondita* Kovanda (Kovanda, 1999).

Hybridogenní druhy se vyznačují ustálenou kombinací znaků a malou variabilitou. Vyskytují se ve větším počtu a to i za nepřítomnosti rodičů. Tyto druhy bývají plně plodné (Kovanda, 1961b, 1999). Výjimku na našem území tvoří sterilní *S. hardeggensis* Kovanda. Poslední průzkumy ale ukazují, že se jedná spíše o roj primárních hybridů než ustálený hybridogenní druh (Lepší et al. unpubl.).

Molekulární analýzy mikrosatelitů ukazují na možnost mnohočetného vzniku některých hybridogenních druhů. Mnohonásobný původ druhů má za následek větší variabilitu, než by se dala očekávat v apomiktickém taxonu. Další zdroj variability u těchto druhů mohou představovat mutace a částečné sexuální rozmnožování (Nelson-Jones et al., 2002; Robertson et al., 2004a, 2010).

Mezidruhová hybridizace a zpětné křížení jsou primárním zdrojem genetických novinek v apomiktickém komplexu rodu *Sorbus*. Nové genotypy jsou zafixovány apomiktickým rozmnožováním, čímž vznikají navzájem reprodukčně izolované mikrospecie, které se ovšem příležitostně účastní další sexuální hybridizace. Tyto procesy tvoří komplexní pattern probíhající retikulární evoluce v rodu *Sorbus* (Robertson et al., 2010).

## 4.2 Polyploidizace

Při polyploidizaci dochází ke znásobení celé chromozomové sady (Stebbins, 1971). Je známa u velkého spektra eukaryotních organismů. Výskyt polyploidie je častý hlavně v rostlinné říši, ale lze se s ní setkat i mezi živočichy. Mezi skupiny živočichů, kde je polyploidizace častá, patří ryby a obojživelníci (Briggs and Walters, 2001; Chen, 2007; Suda, 2009). Překvapivý byl objev, který učinili Gallardo et al. (1999). V Argentině našli dva polyploidní hlodavce, čímž vyvrátili přesvědčení, že polyploidie je u savců neslučitelná se životem.

Nápadně vzácný je tento fenomén u hub a nahosemenných rostlin. Pozorován byl u mnohých řas a mechorostů. Ze všech druhů kaprad'orostů má asi 95 % znásobený genom a najdeme mezi nimi i rostlinu s nejvyšší ploidií. Některé populace tropické kapradiny *Ophioglossum reticulatum* L. mají genom znásobený dokonce 96 krát (Khandelwal, 1990; Briggs and Walters, 2001).

Určení frekvence výskytu polyploidizace u krytosemenných rostlin je hodně obtížné. Odhady se v minulosti různily kvůli odlišnému pojetí základního chromozomového čísla  $x$ . Pohybovaly se od 30 po 70 % polyploidních druhů krytosemenných rostlin (Briggs and Walters, 2001; Soltis et al., 2003). Poslední výzkumy pomocí molekulárních metod ale ukázaly, že za polyploidní můžeme považovat všechny krytosemenné kromě primitivního druhu *Amborella trichopoda* Baill., který je sesterský k ostatním taxonům krytosemenných. U rodu *Amborella* nebyla prokázána žádná duplikace genomu. K polyploidizaci ale došlo krátce po diverzifikaci krytosemenných (a po oddělení druhu *A. trichopoda*), takže všechny ostatní druhy jsou dávnými polyploidy (Soltis et al., 2009). Studium polyploidizace je však stále zaměřeno na mladší jasně odlišitelné neopolyploidy. Zajímavostí rozšířené polyploidie a její důležitosti pro člověka je, že většina lidské civilizace je závislá na konzumaci polyploidních rostlin. Čtyři nejrozšířenější hospodářské plodiny jsou polyploidní – pšenice, rýže, kukuřice, sója (Suda, 2009).



Tradičně se rozlišují dvě skupiny polyploidů: autopolyploidi a allopolyploidi. Autopolyploidní genom je odvozen z chromozomové sady jediného druhu. Allopolyploid vzniká mezidruhovou hybridizací a obsahuje tedy více různých chromozomových sad (Briggs and Walters, 2001; Soltis et al., 2003; Hegarty and Hiscock, 2008). V přírodě se ale setkáme i s mnoha přechodnými typy, které není možné takto jednoduše kategorizovat (Leitch and Bennett, 1997). Dále můžeme polyploidy rozdělit na neopolyploidy, jež se vyvinuly v průběhu mladších čtvrtohor, a starší paleopolyploidy (Ramsey and Schemske, 2002; Vít and Suda, 2006).

Polyploidie u rostlin (jak auto- tak allopolyploidních) může být výsledkem tří možných mechanismů. Somatická genomová duplikace je vyvolána poruchou v mitóze, například tepelným šokem nebo experimentálně působením kolchicinu. Při mitóze se chromozomy nerozejdou do dceřiných buněk, ale zůstanou v jedné. Tímto způsobem vznikají polyploidní větve na diploidních rostlinách. Dalším způsobem vzniku polyploidie je tzv. triploidní most. Nejprve spojením redukované ( $1n$ ) a neredukované ( $2n$ ) gamety vznikne triploidní jedinec, který je většinou sterilní, ale vzácně může vytvořit neredukované gamety ( $3n$ ). Ty po oplození redukovanou gametou z diploidního předka dají vzniknout stabilnímu tetraploidovi. Posledním a nejčastějším mechanismem je spojení neredukovaných gamet, které vznikají nejčastěji díky absenci prvního redukčního dělení při meióze (Ramsey and Schemske, 1998; Briggs and Walters, 2001; Rieseberg and Willis, 2007; Flegr, 2009).

Rostliny s duplikovaným genomem obvykle vykazují odlišné vlastnosti než jejich diploidní předci. Nejuniverzálnějším efektem je nárůst velikosti buňky, který ale nemusí vždy znamenat zvětšení celé rostliny. Polyploidie totiž často snižuje počet buněčných dělení. Tzv. „efekt gigas“ pozorujeme hlavně v orgánech, které mají předem jasně danou výslednou formu, např. květy či semena. Někdy můžeme pozorovat i změnu tvaru orgánů, nejčastěji listů (Stebbins, 1971; Levin, 1983).

Nově vzniklí autopolyploidi jsou většinou neplodní. Při meióze vznikají kromě bivalentů i univalenty a multivalenty, protože každý chromozom má možnost se spárovat se třemi dalšími. Chromozomy se do dceřiných buněk nemusí rozdělit rovnoměrně a vzniklé nevyvážené gamety jsou tak sterilní. Takové problémy s meiózou nemají allopolyploidi. Každý chromozom jejich genomu má jen jeden protějšek, vzniká tak jen dvojnásobný počet bivalentů (Stebbins, 1971; Briggs and Walters, 2001). Další výhodou allopolyploidů představuje jejich častá odlišnost v ekologických nárocích od jejich rodičů. Tím se vyhnou konkurenci od svých předků (Briggs and Walters, 2001). U mnohých polyploidů pozorujeme větší genetickou variabilitu než u jejich diploidních předků (Soltis et al., 2003). Ta může být

způsobená polytopním vznikem nebo následnou hybridizací mezi polyploidy vzniklými z různých populací rodičů (Briggs and Walters, 2001). Polyploidie má u některých druhů vliv na jejich interakci s živočichy (opylovači a herbivory). Zatím ale nebyl pozorován obecný směr ovlivnění (Thompson et al., 2004).

Po duplikaci genomu následují jeho další přestavby a reorganizace. Nejčastěji se uplatňuje umlčování genů („gene silencing“; Soltis and Soltis, 1999; Hegarty and Hiscock, 2008). Geny v nadbytečných chromozomových sadách jsou k dispozici molekulární evoluci. Mohou volně mutovat a sloužit jako substrát pro vznik nových genů. Polyploidizace tak může usnadnit vznik adaptivních vlastností (Chen, 2007; Flegr, 2009).

Nově vzniklému polyploidovi stojí v cestě ke stabilizaci spousta překážek. K jejich překonání je potřeba čas. Výhodný je dlouhý životní cyklus – polyploidy najdeme hlavně mezi víceletými bylinami. Dále je pro polyploida dobré umět se vegetativně rozmnožovat, a to buď oddenky, pacibulkami apod. nebo apomixií (Stebbins, 1971; Briggs and Walters, 2001). Polyploidní rostliny, jsou-li plodné, mají „nevýhodu malých čísel“. K opylení u nich s větší pravděpodobností dojde pylovým zrnem od rodiče. Aby tomu polyploidi zabránili, jsou ve větší míře samosprašní. To by sice u diploida vedlo k rychlé imbrední depresi a vzniku nevýhodné homozygotnosti, u polyploida je ale vznik homozygotnosti daleko pomalejší, tudíž nepředstavuje tak velký problém (Briggs and Walters, 2001). Polyploidie je tedy často spojena se změnou reprodukčního způsobu.

#### **4.2.1 Polyploidní speciace**

Při stabilizaci polyploidní linie mluvíme o polyploidní speciaci. Tato speciace patří, stejně jako speciace hybridní, do kategorie saltačních a sympatrických mechanismů (Briggs and Walters, 2001). Úplně izolovaný polyploidní druh může vzniknout i v 1 nebo 2 generacích (Rieseberg and Willis, 2007). Polyploidizace je často spojená s vnitrodruhovou či mezidruhovou hybridizací. Pro její úspěšnost je tak důležitá i stabilizace hybrida a útek z hybridní sterility (Levin, 1983; Ramsey and Schemske, 1998).

Polyploidizace je převládajícím mechanismem sympatrické speciace u rostlin. Odhaduje se, že může za 2 – 4 % speciálních událostí u krytosemenných rostlin a dokonce za 7 % u kaprad'orostů (Otto and Whitton, 2000).

U mnohých, i když ne všech, polyploidních druhů byl prokázán polytopní vznik – opakovaně na různých místech a z různých předků (tj. různých populací rodičů; (Briggs and

Walters, 2001; Soltis et al., 2003). Dále může dojít k opakování duplikace u již polyploidního jedince – sledujeme pak míru polyploidizace (Stebbins, 1971; Rieseberg and Willis, 2007).

#### 4.2.2 Polyploidizace v rodu *Sorbus*

Základní chromozomové číslo celé podčeledi Maloideae je  $x=17$ . Teorií vzniku tohoto neobvyklého čísla v rámci čeledi Rosaceae je několik. Někteří autoři ho odvozují z hybridizace mezi dávnými zástupci z podčeledí Spireoideae ( $x=9$ ) a Amygdaloideae ( $x=8$ ). Tento scénář by ale znamenal, že jsou jabloňovité monofyletickou skupinou, což některé analýzy nepotvrdily. Původ jejich základního chromozomového čísla tak stále není znám (Campbell et al., 1995).

Polyploidizace je u jeřábů velmi častá. Hybridogenní druhy jsou většinou polyploidní (patří tedy mezi allopolyploidy). Výjimku tvoří například někteří diploidní jedinci druhu *S. latifolia* (Lam.) Pers. udávaní z Velké Británie a Francie (Bailey et al., 2008). Všechny hybridogenní druhy udávané z České republiky jsou triploidní nebo tetraploidní (Vít, 2006; Lepší et al., 2008, 2009; Vít et al., 2012). Parentální druhy hybridů jsou nejčastěji diploidní. I mezi nimi se ale našly výjimky. Nejprve objevil Liljefors (1953) triploidní cytotypy u *S. chamaemespilus*. Dále jsou udáváni tetraploidi druhů *S. torminalis* a *S. aria* agg. ze Španělska (Aldasoro et al., 1998). V České republice byly publikovány tetraploidní cytotypy ve skupině *S. aria* agg. (Vít, 2006).

#### 4.3 Reprodukční způsoby - apomixie

U rostlin rozlišujeme tři základní typy rozmnožování. Cizosprašnost (allogamie), samosprašnost (autogamie) a nepohlavní rozmnožování. Hlavní odlišnost reprodukce rostlin a živočichů spočívá především ve schopnosti rostlin kombinovat různé způsoby rozmnožování. Tato vlastnost umožňuje rostlinám efektivně reagovat na změny vnějšího prostředí. Nepohlavní rozmnožování může mít dvě formy: vegetativní rozmnožování pomocí fragmentace nebo speciálních propagulí a apomixie<sup>2</sup>. Při apomixii dochází ke vzniku semene bez oplození vajíčka. Embryo může vzniknout přímo ze somatické buňky ve vajíčku, pak jde o sporofytickou apomixii (neboli polyembryonii, „adventitious embryony“). V jiném případě se ve vajíčku může vyvinout neredukovaný zárodečný vak. Tento případ je pak nazýván

---

<sup>2</sup> Apomixie zde synonymum pro agamospermii. Apomixie byla dříve označením pro jakékoli klonální rozmnožování a pro speciální případ vývinu semene bez oplození byl vyhrazen termín agamospermie. Dnes se však tento termín používá už jen zřídka.

gametofytickou apomixií. Pokud zárodečný vak vznikne z neredukované megasporu, jedná se o diplosporní apomixii. Případ, kdy vzniká ze somatické buňky vajíčka, se nazývá aposporní apomixie. Některé apomiktické rostliny vyžadují pro vývoj endospermu, potřebného pro výživu embrya, aby došlo k oplodnění polových jader zárodečného vaku (tzv. pseudogamie; Briggs and Walters, 2001; Grimanelli et al., 2001; Richards, 2003).

S ohledem na míru apomixie se dají odlišit obligátní a fakultativní apomikti. Obligátní apomixie, při které se rostlina rozmnožuje jen nepohlavně, je patrně velice vzácná. Fakultativní apomikti si ponechali částečnou schopnost sexuálního rozmnožování. Sporofytický a aposporní typ apomixie nevylučují současný vznik redukováného zárodečného vaku a i celého pohlavního rozmnožování. Rostliny s takovým typem apomixie jsou tedy především fakultativní apomikti. Naopak u diplosporní gametofytické apomixie dochází ke konkurenci mezi sexuálním a asexuálním rozmnožováním, takže se jedná většinou o obligátní apomikty (Asker and Jerling, 1992; Whitton et al., 2008).

Změna z pohlavního na nepohlavní způsob reprodukce vyžaduje tři kroky. Apomeiózu (ztrátu meiózy a její nahrazení diplosporií nebo aposporií, v případně gametofytické apomixie), partenogenezi (vývoj embrya bez oplození) a vytvoření funkčního endospermu. I když těchto změn může být dosaženo mnoha způsoby, mají apomiktické rostliny zpravidla tyto společné znaky: většina apomiktů je polyploidních (jediná potvrzená výjimka je zatím apomixie u diploidních jedinců z rodu *Boechera*; Naumova et al., 2001; Schranz et al., 2006), narušen je obvykle jen samičí reprodukční mechanismus, zatímco samčí gamety vznikají stále meiózou, a u většiny koexistuje apomixie se sexuálním rozmnožováním (Koltunow, 1993; Grimanelli et al., 2001).

Speciálním případem apomixie je haploidní partenogeneze, při které dochází k autonomnímu vývoji embrya z redukováné vaječné buňky. Tento způsob reprodukce je velice vzácný, ale byl pozorován například v rodu *Pilosella* či *Sorbus* a to vždy u polyploidních rostlin (Jankun and Kovanda, 1986; Krahulcová and Krahulec, 2000).

Mezi hlavní výhody apomixie patří schopnost udržet výhodný genotyp neměnný do dalších generací. Navíc má apomikt všechny výhody, které plynou z rozmnožování pomocí semen, jako je šíření na velkou vzdálenost a přežívání nepříznivých období. Na rozdíl od vegetativního rozmnožování jsou potomci apomiktů očištěni od většiny patogenů. Nevýhodou nepohlavního rozmnožování z dlouhodobého evolučního hlediska je snížená variabilita (oproti příbuzným sexuálním taxonům) a neschopnost spojit mutace z různých linií v jednom genomu (Briggs and Walters, 2001; Grimanelli et al., 2001). Dále dochází k hromadění mírně negativních mutací neboli Mullerově rohatce, kterou lze jinak zastavit pohlavním

rozmnožováním (Richards, 2003; Flegr, 2009). Výhody apomixie a pohlavního rozmnožování jsou spojeny ve fakultativní apomixii. Většina apomiktů má tedy tendenci být právě fakultativním apomiktem. Relativně malé rozšíření a častá fakultativnost apomixie naznačují, že možná skrývá i další nevýhody (Asker and Jerling, 1992; Richards, 2003).

Apomiktické druhy jsou často spojeny kromě polyploidizace i s hybridizací. To odstraňuje negativní vliv recesivních mutací u apomiktů (Richards, 2003). Naopak apomixie je mechanismem, kterým si polyploidní a hybridní jedinci můžou udržet jejich heterozygotnost. Apomixie také umožňuje reprodukci rostlin s lichými či nevyváženými počty chromozomů, které by jinak mohly být neplodné (Asker and Jerling, 1992; Briggs and Walters, 2001).

Genetická podstata a dědičnost apomixie jsou neustále předmětem bádání. Výsledky pokusů jsou rozmanité a mnohdy si i protiřečí. U různých druhů se objevují různorodé mechanismy a zdá se, že ještě různorodější jsou genetické změny, které jsou za to odpovědny (Nogler, 1984; Grimanelli et al., 1998; Van Dijk et al., 1999; Bicknell et al., 2000; Noyes and Rieseberg, 2000; Pupilli et al., 2001). Případné pochopení genetické podstaty apomixie by umožnilo vyvinout techniky, díky kterým by u hospodářských plodin mohly být fixovány výhodné genomy (Grimanelli et al., 2001; Douglas and Grossniklaus, 2008).

#### **4.3.1 Reprodukční způsoby v rodu *Sorbus***

U jeřábů, stejně jako u ostatních rodů podčeledi Maloideae, najdeme širokou škálu reprodukčních způsobů (Dickinson and Campbell, 1991). Sexuální druhy rodu *Sorbus* jsou především cizosprašné, ačkoli u některých (*S. aucuparia*, *S. torminalis*) byla výjimečně pozorována i samosprašnost (Pías and Guitián, 2006; Hoebee et al., 2007; Rich et al., 2010). S apomixií se setkáme hlavně u hybridogenních druhů. Ve většině případů se jedná o gametofytické aposporní apomikty, kteří jsou pseudogamní (Liljefors, 1953, 1955). U našich jeřábů byly Jankunem a Kovandou (1986, 1987) pomocí embryologických studií pozorovány i další mechanismy. Diplosporie u *S. bohemica*, haploidní partenogeneze a autonomní vývin endospermu u *S. sudetica* a polyembryonie u obou těchto českých hybridogenních druhů. Vegetativní reprodukce spontánním hřížením se vyskytuje u *S. sudetica* a vzácně i u jeho rodičů *S. chamaemespilus* a *S. aria* a je popsána i u *S. hardeggensis* (Kociánová and Štursová, 1986; Kovanda, 1999; Kociánová et al., 2005). V Británii byla studována míra apomixie jeřábů pomocí molekulárních markerů a byla tak zaznamenána jak obligátní tak fakultativní apomixie (Robertson et al., 2004b).

## 5 *Sorbus aria* agg.

### 5.1 Pojetí

Do sběrné skupiny *Sorbus aria* agg. jsou nejčastěji řazeny tři druhy z podrodu *Aria*, které se mezi sebou kříží a vytváří řadu polyploidních apomiktických linií či mikrospecií (nejsou myšleny hybridogenní mikrospecie vzniklé křížením s druhy z jiných podrodů). Základními třemi druhy jsou *S. aria* s. str.<sup>3</sup>, *S. graeca* (Spach) Schauer a *S. umbellata* (Desf.) Fritsch (Bresinsky, 1978; Nelson-Jones et al., 2002; Aldasoro et al., 2004; Meyer et al., 2005; Šefl, 2007; Vít et al. unpubl.).

Jednotliví autoři chápou agregát odlišnými způsoby. Vzhledem ke komplexnosti této skupiny řadí většina autorů do agregátu druhy, které se vyskytují na území jím studovaném, a k ostatním druhům se nevyjadřuje. Koncept skupiny okolo jeřábu muku může být také různě široký. Například Nelson-Jones et al., 2002 chápou agregát jako synonymum k *S. aria* s.l. a podrodu *Aria*. Do této skupiny pak ale jmenovitě řadí jen druhy, které se vyskytují v Británii, a navíc *S. graeca*, který je udáván z jedné lokality v Anglii (Proctor and Groenhof, 1992), ale jeho určení jako *S. graeca* bylo zpochybněno (Chester et al., 2007). O ostatních druzích z podrodu se již Nelson-Jones et al. nezmiňují.

V Británii je agregát nejčastěji chápán jako skupina druhů odvozená od *S. aria* s. str. polyploidizací a dále vzájemnou hybridizací mezi taxony ve skupině. Na Britských ostrovech je v současnosti do agregátu řazeno okolo 20 druhů (Proctor et al., 1989; Chester et al., 2007; Houston et al., 2009; Rich and Proctor, 2009; Rich et al., 2009a,b). Rich et al., 2010 navíc doporučují zařadit stromy nejasného určení do *S. aria*, dokud se neprokáže, že se jedná o hybridogenní druh.

Německé pojetí je založeno na dvou základních druzích, *S. aria* a *S. graeca*, a dvou hybridogenních druzích (odvozených od těchto dvou a *S. umbellata*) *S. danubialis* (Jávorka) Kárpáti a *S. panonica* Kárpáti, které se v Německu vyskytují (Bresinsky, 1978; Meyer et al., 2005).

Májovský (1992) udává ze Slovenska šest druhů ze skupiny *S. aria* agg. Jedná se o *S. aria* s. str., *S. graeca* a hybridogenní druhy vzniklé křížením mezi *S. graeca* a *S. aria*, respektive *S. umbellata*: *S. panonica*, *S. thaiszii* (Soó) Kárpáti, *S. danubialis* a *S. subdanubialis*.

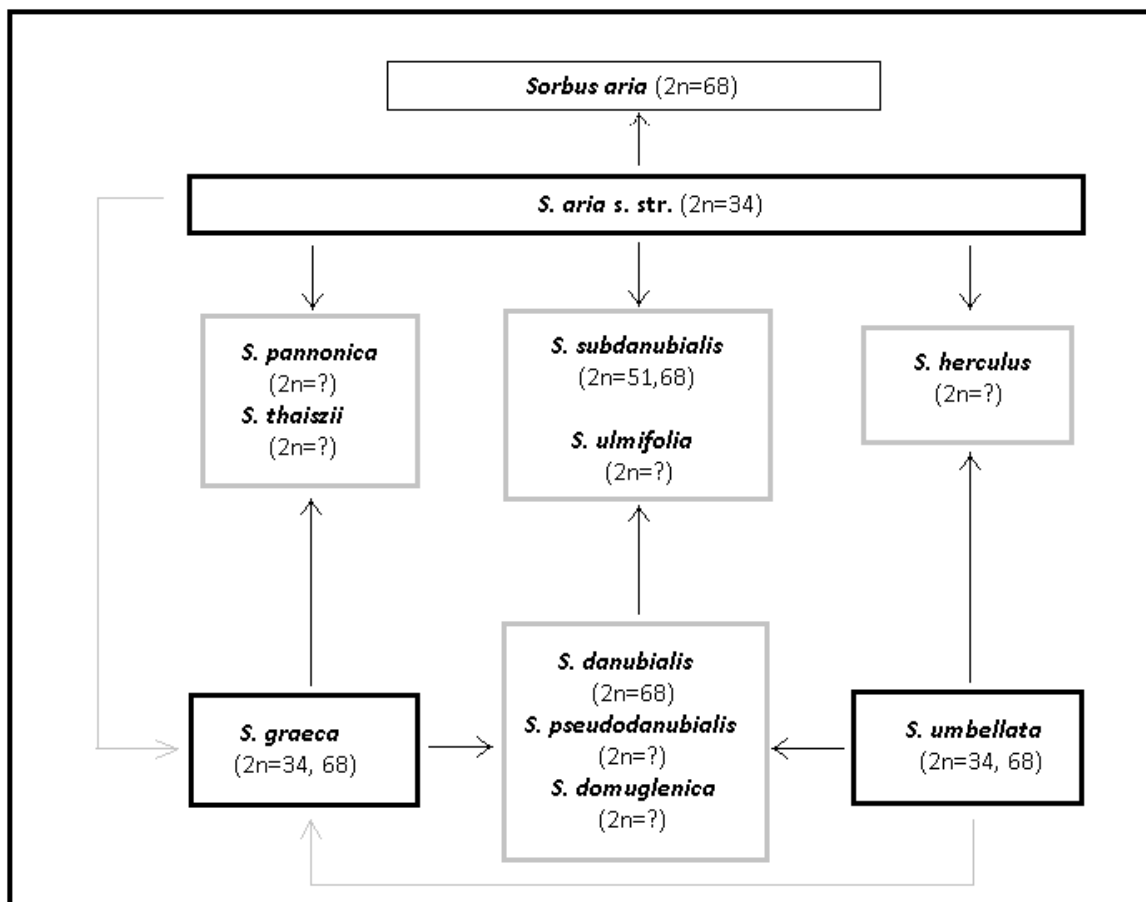
---

<sup>3</sup> *S. aria* s. str. je obvykle označení pro diploidní cytotyp. *S. aria* s.l. může být označení pro tetraploidní cytotyp nebo bývá použito jako synonymum k *S. aria* agg.

Širší pojetí agregátu používá český autor Šefl (2007). Ten do něj řadí druhy ne podle příbuznosti, ale podle vzhledu – tedy druhy podobné muku. Z jeřábů, vyskytujících se v Národním parku Podyjí, tak podle něj patří do agregátu i *S. austriaca* (Beck) Prain et al. (taxon vzniklý hybridizací mezi *S. aria* a *S. torminalis*) a *S. carpatica* Borbás (hybridogenní druh vzniklý zpětným křížením *S. austriaca* se *S. aria*).

Odlišný koncept od doposud uvedených mají Španěl. Aldasoro et al. (2004) totiž nerozlišují mikrospecie odvozené od jeřábu muku, všechny podle nich spadají do jeho variability. Dále nerozeznávají *S. graeca*, který řadí pod *S. umbellata*. Jako agregát chápou apomiktický komplex tří taxonů z podrodu *Aria*: *S. umbellata*, *S. aria* a *S. subfusca* (Ledebour) Boissier. Tento komplex je charakteristický velkou variabilitou a jde jen těžko analyzovat, což je důvod, proč nedoporučují rozlišovat mikrospecie.

V České republice se setkáme se čtyřmi druhy ze skupiny *S. aria*. Jedná se o *S. aria*, *S. graeca*, *S. danubialis* a *S. subdanubialis* (Kovanda, 2002; Šefl, 2003). Pro nástin možných vztahů mezi našimi druhy v rámci celého agregátu viz Obr. 1 (Vít et al. unpubl.).



Obr. 1: Schéma *Sorbus aria* agg. (dle Vít et al. unpubl.).

## 5.2 Základní druhy agregátu

Základní druhy *S. aria* agg. jsou velmi variabilní. Jejich odlišení je tak velmi obtížné. Pomocí některých znaků to ale možné je. Následující popis je zaměřen právě na rozlišující znaky.

### ***S. aria* s. str.**

Pupeny jeřábu muku jsou 6-9 mm dlouhé, vejčité až kuželovité a řídce chlupaté. Listy jsou dlouhé většinou 5-12 cm, někdy však až 14 cm. Listová čepel je měkká a velmi variabilní. Může být vejčitá, eliptická, obvejčitá i okrouhlá. Okraj listu je jednoduše nebo dvojitě pilovitý, většinou nelaločnatý, ale variabilita jeřábu muku obsahuje i mírně laločnaté typy. Abaxiální strana listu je rovnoměrně bíle chlupatá. Žilek je 9-14 párů. Kališní lístky jsou trojúhelníkovitého tvaru, vytrvávající, za plodu překroucené nebo rozprostřené, délky kratší nebo stejné jako češule. Plody velikosti 8-15 mm jsou rozličného tvaru, většinou však delší než širší a obvykle jsou posety mnoha malými lenticelami. *S. aria* je velmi variabilní druh, v rámci něhož je popsáno několik variet, které ale rozsahem morfologických znaků tvoří téměř kontinuum (Kovanda, 1961b, 1992; Warburg and Kárpáti, 1968; Aldasoro et al., 2004; Rich et al., 2010).

*S. aria* se vyskytuje ve střední a jižní Evropě a roztroušeně v severní Africe. Rozsah rozšíření sahá od Španělska po Balkán a od severní Afriky po Británii. V České republice najdeme jeřáb muk v severozápadních Čechách a na jižní Moravě (Meusel et al., 1965; Warburg and Kárpáti, 1968; Slavík, 1998).

### ***S. graeca***

Jeřáb řecký má pupeny menší než j. muk, jen 5-7 mm dlouhé. Pupeny jsou vejčité a téměř lysé. Listy jsou dlouhé 4-5 cm, obvejčité či okrouhlé, dvojitě pilovité, nelaločnaté a kožovité. Spodní strana listu je zeleno-bíle chlupatá. Na listu najdeme 9-11 párů vystupujících žilek. Kališní lístky jsou úzce trojúhelníkovité, vždy delší než češule a vzpřímené za plodu. Malvice jsou více méně kulovitého tvaru, menší než 12 mm a jsou řídce pokryté velkými lenticelami (Kovanda, 1961b, 1997; Warburg and Kárpáti, 1968; Májovský, 1992).

*Sorbus graeca* je velmi rozporuplný taxon. Často není vůbec odlišován, bývá řazen pod *S. umbellata* či pod *S. aria*. Jeho rozšíření tudíž není zcela jasné vzhledem k odlišným pojetím autorů z různých zemí (Gabrielian, 1972; Kovanda, 1997; Aedo and Aldasoro, 1998;



Aldasoro et al., 2004). Z potvrzených výskytů se jeřáb řecký vyskytuje ve střední a jižní Evropě a jihozápadní Asii. V České republice byl udáván Kovandou (1997) z Národního parku Podyjí a Moravského krasu. Novější studie jeřábů na jižní Moravě však naznačují, že jedinci pokládání za *S. graeca* spadají do variability *S. danubialis* (Šefl, 2007; Lepší et al. unpubl.).

### ***S. umbellata***

Pupeny jsou velké 4-6 mm, vejcovité a chlupaté. Listy jsou dlouhé 4-11 cm, obvejčité až okrouhlé, dvojitě pilovité až mělce laločnaté, kožovité a ze spodu bíle plstnaté. Postranních žilek je na listu 5-7 párů. Kališní lístky jsou vytrvávající. Plody jsou 9-16 mm dlouhé malvice kulovitého tvaru s výraznými i nevýraznými lenticelami. *S. umbellata* je velice polymorfní druh, některé typy jsou popsány jako variety.

*S. umbellata* se vyskytuje ve východním mediteránu. Na sever dosahuje na Balkánský poloostrov a do jihozápadního Rumunska (Gabrielian, 1972; Aldasoro et al., 2004).

## **5.3 Hybridizace**

*Sorbus aria* agg. má v rámci celého rodu velmi významné postavení. Hybridizace mezi jeřáby se vždy účastní jako jeden z rodičů. Dále se může křížit se vzniklými hybridy a vytvářet tak další nové linie. Právě tato schopnost zpětné hybridizace umožňuje genový tok od ostatních sexuálních druhů směrem k *S. aria* agg (Liljefors, 1955; Kovanda, 1961b; Warburg and Kárpáti, 1968). Introgresivní hybridizace byla studována na morfologické úrovni (prostým srovnáváním nebo přímo morfometricky), zjištěním fertility či analýzou chloroplastové DNA, která je dědičná po mateřské linii. Jednosměrná introgrese byla pozorována ve střední Evropě a Velké Británii od *S. torminalis* do *S. aria* (Aas et al., 1994; Price and Rich, 2007). Ve Francii zjistili Oddou-Muratorio et al. (2001), že introgrese probíhá i ze *S. aria* do *S. torminalis*, ale jen v minimální míře. Převládajícím směrem introgresivní hybridizace je i tam k *S. aria*.

Analýzou plastidové DNA lze zjistit, který z rodičů je mateřský taxon a který otcovský. Podle výzkumu Chester et al. (2007) je u všech hybridů ze skupiny *S. anglica* (*hybrida*) agg. i *S. latifolia* agg. vyskytujících se v Británii mateřským druhem *S. aucuparia*, respektive *S. torminalis* a otcovským vždy *S. aria*. Využití molekulárních metod vedlo také k potvrzení opakovaného vzniku hybridogenních taxonů v rámci skupiny *S. aria* agg. (Nelson-Jones et al., 2002).

## 5.4 Polyploidizace

V rámci *Sorbus aria* agg. jsou udáváni jak autopolyploidi tak allopolyploidi. Ve skupině najdeme diploidní, triploidní a tetraploidní druhy a cytotypy (Liljefors, 1955; Nelson-Jones et al., 2002; Vít, 2006; Bailey et al., 2008). Přehled udávaných ploidií vybraných zástupců je uveden v Tab. 2. Karyologický průzkum byl zatím proveden jen u části taxonů ze skupiny muku a některé uváděné počty je potřeba ještě potvrdit.

**Tab. 2:** Počty chromosomů u vybraných zástupců ze skupiny *S. aria* agg.

| Druh                    | Počet  | Zdroj   | Počet  | Doplnění  |
|-------------------------|--------|---|--------|-----------|
| <i>S. aria</i>          | 34     | Kutzelnigg, 1994  | 34, 68 | Vít, 2006 |
|                         | 68     | Aldasoro et al. 1998  |        |           |
| <i>S. graeca</i>        | 34     | Warburg and Kárpáti, 1968   |        |           |
| <i>S. danubialis</i>    | 34     | Warburg and Kárpáti, 1968; Jankun and Kovanda, 1987; Kutzelnigg, 1994 | 68     | Vít, 2006 |
| <i>S. subdanubialis</i> | 51, 68 | Šefl, 2003; Lepší et al. unpubl.                                      |        |           |
| <i>S. umbellata</i>     | 34, 68 | Aldasoro et al., 2004   |        |           |
| <i>S. panonica</i>      | 34     | Májovský and Uhríková 1990  |        |           |

## 5.5 Reprodukční způsoby

Diploidní *S. aria* je udáván jako sexuální a cizosprašný druh. Jankun a Kovanda (1988) u jeřábu muku z Českého krasu pozorovali tendenci k apospornímu vývoji zárodečného vaku. Apomixie byla popsána pomocí karyologických a embryologických studií u tetraploidních druhů odvozených pravděpodobně autopolyploidizací *S. aria* (Liljefors, 1955). Využitím molekulárních metod byla apomixie potvrzena u allopolyploidních druhů z agregátu například ve Velké Británii. Popsáni jsou jak fakultativní, tak obligátní apomikti ze skupiny jeřábu muku. Populace, kde je zachováno částečné pohlavní rozmnožování, mohou být velmi variabilní ve srovnání s obligátními apomikty (Robertson et al., 2004a, 2010).

## 6 Navazující diplomová práce

Navazující diplomová práce bude zaměřena na zhodnocení variability ve skupině *S. aria* agg. Důraz nebude kladen na taxonomii skupiny, která je stále velmi nejasná, ale práce se zaměří na variabilitu vztaženou k ploidním úrovním. Řešeny budou následující otázky:

- Jaké jsou ploidie ve skupině a kde se vyskytují?
- Liší se jednotlivé ploidie fenotypově?
- Jaké jsou reprodukční způsoby u jednotlivých ploidií?
- Jaké taxony jsou rodičovské a jakým směrem jde tok genů?

Výzkum bude probíhat na dvou úrovních. Nejprve budou provedeny plošné analýzy - cytogeografický průzkum, morfometrické analýzy a určení reprodukčních způsobů. Na základě tohoto celkového průzkumu budou navíc vytipovány oblasti s vysokou mikroevoluční aktivitou, kde bude proveden podrobnější výzkum výše uvedených problematik.

### 6.1 Metodika

K řešení výše uvedených otázek budou použity následující metody.

#### 6.1.1 Průtoková cytometrie

Metoda průtokové cytometrie (Flow cytometry, FCM) umožňuje měření a analýzu optických vlastností biologických částic (např. buněk či jader), které se pohybují v úzkém proudu a prochází silným paprskem excitačního záření (nejčastěji laserovým paprskem; Shapiro, 2004). V botanice se průtoková cytometrie používá zejména ke stanovení velikosti genomu, a to buď absolutní (vyjádřeno v pg či párech bazí) nebo relativní (stupeň DNA ploidie; Loureiro et al., 2010).

Pomocí této metody bude u jeřábů ze skupiny *S. aria* agg. stanovena relativní velikost genomu (ploidie) z listu zkoumaných jedinců. Dále bude použita k určení reprodukčního mechanismu a to analýzou semen. Změřením semen na průtokovém cytometru získáme informaci o ploidii embrya a endospermu. Na základě poměru těchto ploidií se dá usuzovat, jakým reprodukčním mechanismem semeno vzniklo (Matzk et al., 2000).

#### 6.1.2 Morfometrika

Tato technika se používá k objektivnímu zhodnocení fenotypové variability organismů. Vlastní morfometrické měření je vyhodnoceno pomocí mnohorozměrných

statistických metod, čímž dochází k odstranění subjektivního pohledu pozorovatele. Prostřednictvím morfometrie se hledá charakteristická podoba morfologických znaků druhů a umožňuje objasnit i vývoj těchto znaků (Marhold and Suda, 2002; Neustupa, 2006).

Při výzkumu bude použito jak klasické morfometrie, zaměřené na měření vzdáleností a úhlů, tak geometrické morfometrie, která zkoumá tvar.

### 6.1.3 Molekulární analýzy

Hodnocení variability uvnitř i mezi populacemi a hodnocení reprodukčních způsobů je možné pomocí molekulárních markerů, především mikrosatelitů (Single sequence repeat, SSR). Mikrosatelity jsou repetitivní úseky DNA, ve kterých se opakuje krátká sekvence o délce 1-6 nukleotidů. Jednotlivé alely se liší počtem opakování. Podle variability v lokusech se dá usuzovat, jedná-li se o fakultativní či obligátní apomixii nebo pohlavní rozmnožování (Robertson et al., 2004a). Analýzou mikrosatelitů z plastidové DNA lze určit mateřský taxon (Chester et al., 2007).

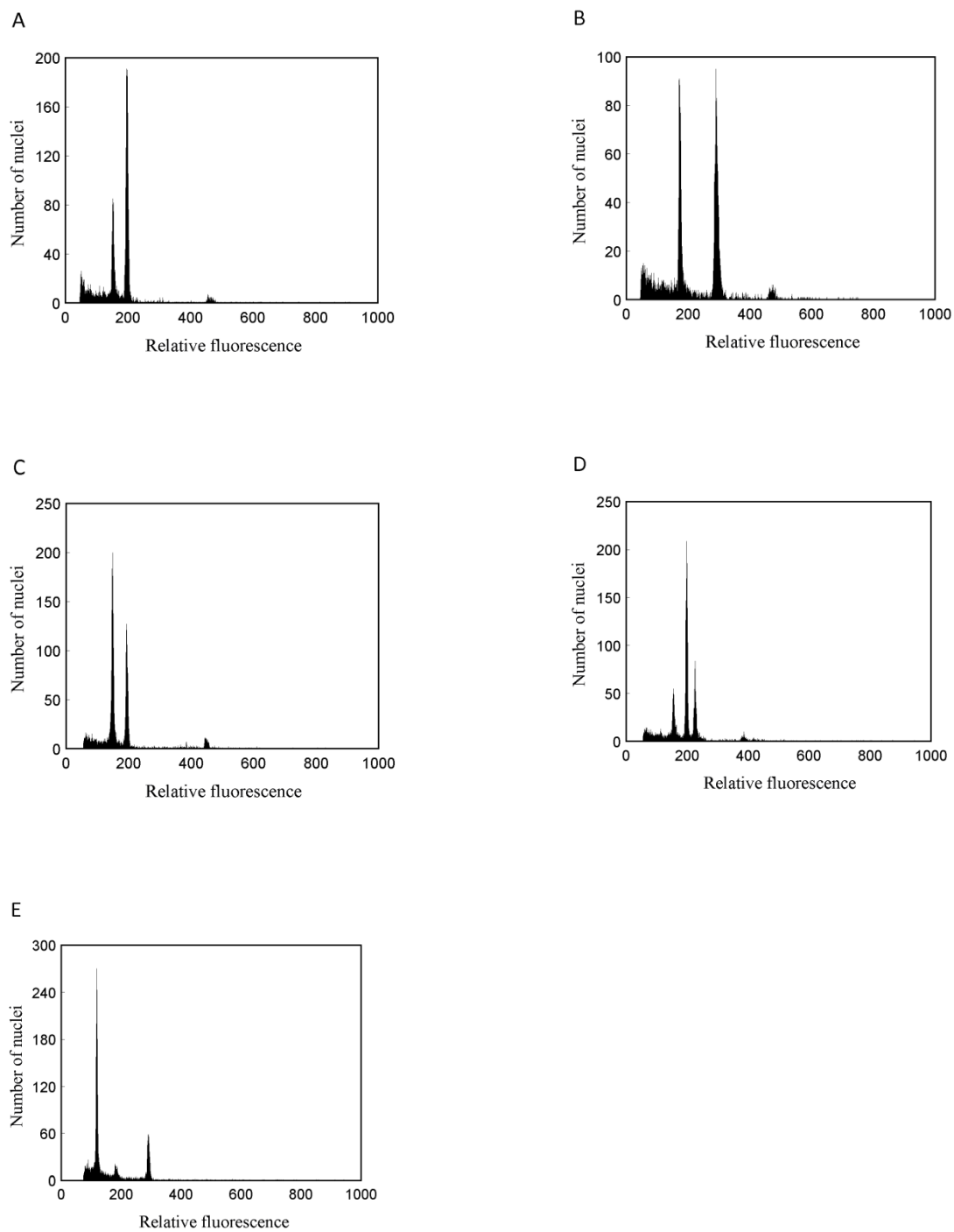
## 6.2 Vlastní výsledky

V září 2011 byl proveden pilotní průzkum na zjištění reprodukčních způsobů jeřábů ze semen pomocí průtokové cytometrie. Byl proveden sběr malvic u čtyř jedinců *S. aria* agg. a dvou dalších druhů jeřábů, *S. torminalis* a *S. bohemica*, ze tří lokalit v Českém středohoří – Knobložka, Boreč a Ostrý.

ANALÝZA. Pomocí průtokové cytometrie bylo analyzováno 56 semen. Analýza byla provedena dle standardní metodiky využívané v laboratoři průtokové cytometrie PřF UK (dle Doležel et al., 2007) s fluorescenčním barvivem DAPI na průtokovém cytometru CyFlow ML. Jako standard byla použita sedmikráska chudobka (*Bellis perennis*,  $2C = 3,38$  pg), která má blízkou velikost genomu k analyzovaným rostlinám.

VÝSLEDKY. Pomocí průtokové cytometrie byly zjištěny DNA ploidie embryí a endospermů. Endosperm nebyl detekován u všech semen, což mohlo být způsobeno stářím semen. U *S. aria* byla zjištěna pseudogamie s účastí neredukovaného pylu. U jednoho jedince *S. danubialis* byly detekovány dokonce tři typy reprodukčních mechanismů: sexuální rozmnožování, pseudogamie s účastí redukovaného pylu a pseudogamie s účastí neredukovaného pylu. Výsledky analýzy semen druhu *S. torminalis* odpovídaly očekávanému

pohlavnímu rozmnožování, kdy je embryo diploidní a endosperm triploidní. U všech semen *S. bohemica* byly zaznamenány triploidní embryo a oktoploidní endosperm. Reprodukčním mechanismem u zkoumaného *S. bohemica* byla pravděpodobně pseudogamie s účastí diploidního pylu.



**Obr. 2:** Příklady histogramů analýz průtokového cytometru.

**A.** *S. aria* – 2 semena, lokalita Ostrý. **B.** *S. bohémica* – 2 semena, lokalita Boreč. **C a D.** *S. danubialis* – 2 semena, lokalita Boreč. **E.** *S. torminalis* – 1 semeno, lokalita Knobložka.

ZÁVĚR. Byla optimalizována metoda měření DNA ploidie embrya a endospermu pomocí drobných změn standardní metodiky (například délka stání či dvojitě filtrování) dle Doležel et al., 2007.

## 7 Závěr

Bakalářská práce shrnuje dosavadní poznatky o mechanismech, které generují vysokou variabilitu v rodu *Sorbus*. Popsané jsou mikroevoluční mechanismy hybridizace, polyploidizace a přechod k nepohlavnímu rozmnožování – apomixii. Výsledky molekulárních analýz ukazují, že evoluce u evropských jeřábů stále probíhá. V posledních letech je zde popisováno mnoho neo- a stenoendemitních druhů. Velká část pozornosti je zaměřena hlavně na výzkum hybridogenních druhů vznikajících mezidruhovým křížením *S. aria* agg. se *S. torminalis*, *S. chamaemespilus* či *S. aucuparia*. Zhodnocení samotné skupiny *S. aria* agg. je díky její ohromné variabilitě a velkých nejasnostech v taxonomii obtížné a bylo provedeno zatím jen na několika místech. Poznatky o skupině jeřábu muku jsou jen útržkovité a navíc často pochybné. Nové studie nezdědka vyvrací závěry těch starých, což bývá způsobeno omezeným množstvím zkoumaných jedinců, omezeným studovaným územím nebo zaměřením se jen na jeden znak či mechanismus.

Chceme-li pochopit vztahy a procesy v rodu *Sorbus*, je znalost *S. aria* agg. klíčová. Dnes nejvíce zkoumané hybridogenní druhy jsou jen výsledkem evolučních procesů, jejichž základ tvoří právě agregát. K objasnění vztahů ve skupině je vhodné kombinovat morfologické, karyologické a molekulární analýzy. Zhodnocení variability v *S. aria* agg. v České republice bude předmětem navazující diplomové práce, jejíž cíle jsou uvedeny v závěru této práce spolu s metodami, které k řešení budou použity. Dále jsou uvedeny výsledky pilotní studie, při které byla optimalizována metoda hodnocení reprodukčních mechanismů jeřábů pomocí průtokové cytometrie.



## 8 Literatura

- AAS, G., J. MAIER, M. BALTISBERGER, AND S. METZGER. 1994. Morphology, isozyme variation, cytology, and reproduction of hybrids between *Sorbus aria* (L.) Crantz and *S. torminalis* (L.) Crantz. *Botanica Helvetica* 104: p.195-214.
- AEDO, C., AND J.J. ALDASORO. 1998. *Sorbus* L. In F. M. Garmendia, and C. Navarro [eds.], Flora Iberica vol. VI Rosaceae, 414-429. Real jardín botánico, SCIC, Madrid.
- ALDASORO, J.J., C. AEDO, F.M. GARMENDIA, F.P. DE LA HOZ, AND C. NAVARRO. 2004. Revision of *Sorbus* subgenera *Aria* and *Torminaria* (Rosaceae-Maloideae). *Systematic Botany Monographs* 69: p.1-148.
- ALDASORO, J.J., C. AEDO, C. NAVARRO, AND F.M. GARMENDIA. 1998. The genus *Sorbus* (Maloideae, Rosaceae) in Europe and in North Africa: Morphological analysis and systematics. *Systematic Botany* 23: p.189-212.
- ANDERSON, E., AND G.L. STEBBINS JR. 1954. Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* 8: p.378-388.
- ASKER, S.E., AND L. JERLING. 1992. Apomixis in plants. CRC press, Boca Raton.
- BAILEY, J., Q. KAY, H. MCALLISTER, AND T. RICH. 2008. Chromosome numbers in *Sorbus* L. (Rosaceae) in the British Isles. *Watsonia* 27: p.69-72.
- BERNÁTOVÁ, D., AND J. MÁJOVSKÝ. 2003. New endemic hybridogenous species of the genus *Sorbus* in the Western carpathians. *Biologia* 58: p.781-790.
- BICKNELL, R.A., N.K. BORST, AND A.M. KOLTUNOW. 2000. Monogenic inheritance of apomixis in two *Hieracium* species with distinct developmental mechanisms. *Heredity* 84: p.228-237.
- BRESINSKY, A. 1978. Ziele, Probleme und Ergebnisse der floristischen Kartierung Bayerns, dargestellt am Beispiel von *Sorbus aria* agg. *Hoppea*, *Denkschriften der Regensburgischen Botanischen Gesellschaft* 37: p.241-272.
- BRIGGS, D., AND S.M. WALTERS. 2001. Proměnlivost a evoluce rostlin. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- CAMPBELL, C.S., AND T.A. DICKINSON. 1990. Apomixis, Patterns of Morphological Variation, and Species Concepts in subfam. Maloideae (Rosaceae). *Systematic Botany* 15: p.124-135.
- CAMPBELL, C.S., M.J. DONOGHUE, B.G. BALDWIN, AND M.F. WOJCIECHOWSKI. 1995. Phylogenetic relationships in Maloideae (Rosaceae): evidence from sequences of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA and its congruence with morphology. *American Journal of Botany* 82: p.903-918.
- ČERVENKA, M., AND K. CIGÁNOVÁ. 1980. Klíč k určování dřevin podle pupenů a větviček. Státní pedagogické nakladatelství, Praha.
- DICKINSON, T.A., AND C.S. CAMPBELL. 1991. Population structure and reproductive ecology in the Maloideae (Rosaceae). *Systematic Botany* 16: p.350-362.
- VAN DIJK, P.J., I.C. TAS, M. FALQUE, AND T. BAKX-SCHOTMAN. 1999. Crosses between sexual and apomictic dandelions (*Taraxacum*). II. The breakdown of apomixis. *Heredity* 83: p.715-721.
- DOLEŽEL, J., J. GREILHUBER, AND J. SUDA. 2007. Flow Cytometry with plant cells. Analysis of genes, chromosomes and genomes. Wiley, Weinheim.
- DOUGLAS, C.M., AND U. GROSSNIKLAUS. 2008. Molecular control of autonomous embryo and endosperm development. *Sexual Plant Reproduction* 21: p.79-88.
- ELLSTRAND, N.C., R. WHITKUS, AND L.H. RIESEBERG. 1996. Distribution of spontaneous plant hybrids. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93: p.5090-5093.

- ENNOS, R. A., G.C. FRENCH, AND P.M. HOLLINGSWORTH. 2005. Conserving taxonomic complexity. *Trends in ecology & evolution* 20: p.164-168.
- FLEGR, J. 2009. Evoluční biologie. Academia, Praha.
- GABRIELIAN, E.T. 1972. *Sorbus* L. In P. H. Davis [ed.], Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 147-156. Edinburg University press, Edinburg.
- GABRIELIAN, E.T. 1978. The genus *Sorbus* L. in Eastern Asia and the Himalayas. Armenian Academy of Sciences, Yerevan. (\* cit. dle Aldasoro et al., 2004)
- GALLARDO, M.H., J.W. BICKHAM, R.L. HONEYCUTT, R.A. OJEDA, AND N. KÖHLER. 1999. Discovery of tetraploidy in a mammal. *Nature* 401: p.341.
- GRIMANELLI, D., O. LEBLANC, E. ESPINOSA, E. PEROTTI, D. GONZÁLEZ DE LEÓN, AND Y. SAVIDAN. 1998. Mapping diplosporous apomixis in tetraploid *Tripsacum*: one gene or several genes? *Heredity* 80: p.33-39.
- GRIMANELLI, D., O. LEBLANC, E. PEROTTI, AND U. GROSSNIKLAUS. 2001. Developmental genetics of gametophytic apomixis. *Trends in genetics* 17: p.597-604.
- HECKER, U. 2009. Stromy a keře. 2. vydání. Rebo Productions CZ, Dobřejuvce.
- HEGARTY, M.J., AND S.J. HISCOCK. 2005. Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *The New phytologist* 165: p.411-423.
- HEGARTY, M.J., AND S.J. HISCOCK. 2008. Genomic clues to the evolutionary success of polyploid plants. *Current biology* 18: p.435-444.
- HOEBEE, S.E., U. ARNOLD, C. DÜGGELIN, F. GUGERLI, S. BRODBECK, P. ROTACH, AND R. HOLDEREGGER. 2007. Mating patterns and contemporary gene flow by pollen in a large continuous and a small isolated population of the scattered forest tree *Sorbus torminalis*. *Heredity* 99: p.47-55.
- HOLUB, J. 1995. *Rubus* L. In B. Slavík [ed.], Květena České republiky 4, Academia, Praha.
- HOUSTON, L., A. ROBERTSON, K. JONES, S.C.C. SMITH, S.J. HISCOCK, AND T.C.G. RICH. 2009. An account of the Whitebeams (*Sorbus* L., Rosaceae) of Cheddar Gorge, England, with description of three new species. *Watsonia* 27: p.283-300.
- CHALLICE, J., AND M. KOVANDA. 1978. Flavonoids as markers of taxonomic relationships in the genus *Sorbus* in Europe. *Preslia* 50: p.305-320.
- CHEN, Z.J. 2007. Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids. *Annual review of plant biology* 58: p.377-406.
- CHESTER, M., R.S. COWAN, M.F. FAY FLS, AND T.C.G. RICH. 2007. Parentage of endemic *Sorbus* L. (Rosaceae) species in the British Isles: evidence from plastid DNA. *Botanical Journal of the Linnean Society* 154: p.291-304.
- JANKUN, A., AND M. KOVANDA. 1986. Apomixis in *Sorbus sudetica* (Embryological studies in *Sorbus* 1). *Preslia* 58: p.7-19.
- JANKUN, A., AND M. KOVANDA. 1987. Apomixis and origin of *Sorbus bohemica* (Embryological studies in *Sorbus* 2). *Preslia* 59: p.97-116.
- JANKUN, A., AND M. KOVANDA. 1988. Apomixis at the diploid level in *Sorbus eximia* (Embryological studies in *Sorbus* 3). *Preslia* 60: p.193-213.
- KHANDELWAL, S. 1990. Chromosome evolution in the genus *Ophioglossum* L. *Botanical Journal of the Linnean Society* 102: p.205-217.
- KOCIÁNOVÁ, M., AND H. ŠTURSOVÁ. 1986. Revize rozšíření a ekologie jeřábu krkonošského (*Sorbus sudetica*). *Opera Corcontica* 23: p.77-110.
- KOCIÁNOVÁ, M., H. ŠTURSOVÁ, AND J. ZAHRADNÍKOVÁ. 2005. Klonální růst endemického jeřábu *Sorbus sudetica* v Krkonoších. *Opera Corcontica* 42: p.99-105.
- KOLTUNOW, A.M. 1993. Apomixis: embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. *The Plant cell* 5: p.1425-1437.
- KOVANDA, M. 1961a. Flower and fruit morphology of *Sorbus* in correlation to the taxonomy of the genus. *Preslia* 33: p.1-16.

- KOVANDA, M. 1961b. Taxonomical studies in *Sorbus* subg. *Aria*. *Acta Dendrologica Českoslovacica* 3: p.23-70.
- KOVANDA, M. 1992. *Sorbus* L. In S. Hejný, and B. Slavík [eds.], Květena České republiky 3, 474-484. Academia, Praha.
- KOVANDA, M. 1997. Observations on *Sorbus* in Southwest Moravia (Czech Republic) and adjacent Austria II. *Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Österreich* 134: p.305-316.
- KOVANDA, M. 1999. Jeřáby (*Sorbus*) České republiky a jejich ochrana. *Příroda* 15: p.31-47.
- KOVANDA, M. 2002. *Sorbus* L. In K. Kubát, L. Hroudá, J. Chrtek Jr, Z. Kaplan, J. Kirschner, and J. Štěpánek [eds.], Klíč ke květeně České republiky, 383-386. Academia, Praha.
- KRAHULCOVÁ, A., AND F. KRAHULEC. 2000. Offspring diversity in *Hieracium* subgen. *Pilosella* (Asteraceae): new cytotypes from hybridization experiments and from open pollination. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 45: p.239-255.
- KUTZELNIGG, H. 1994. *Sorbus* L. In H. J. Conert, U. Hamann, W. Schultze-Motel, and G. Wagenitz [eds.], Illustrierte Flora von Mitteleuropa, Band IV, Teil 2B, 249-448. Parey, Hamburg.
- LEITCH, I.J., AND M.D. BENNETT. 1997. Polyploidy in angiosperms. *Trends in Plant Science* 2: p.470-476.
- LEPŠÍ, M., P. LEPŠÍ, P. VÍT, AND P. KOUTECKÝ. 2009. *Sorbus portae-bohemicae* and *Sorbus albensis*, two new endemic apomictic species recognized based on a revision of *Sorbus bohemica*. *Preslia* 81: p.63-89.
- LEPŠÍ, M., P. VÍT, P. LEPŠÍ, K. BOUBLÍK, AND J. SUDA. 2008. *Sorbus milensis*, a new hybridogenous species from northwestern Bohemia. *Preslia* 80: p.229-244.
- LEVIN, D.A. 1983. Polyploidy and novelty in flowering plants. *The American Naturalist* 122: p.1-25.
- LILJEFORS, A. 1953. Studies on propagation, embryology, and pollination in *Sorbus*. *Acta Horti Bergiani* 16: p.277-329.
- LILJEFORS, A. 1955. Cytological studies in *Sorbus*. *Acta Horti Bergiani* 17: p.47-113.
- LOUREIRO, J., P. TRÁVNÍČEK, J. RAUCHOVÁ, T. URFUS, P. VÍT, M. ŠTECH, S. CASTRO, AND J. SUDA. 2010. The use of flow cytometry in the biosystematics, ecology and population biology of homoploid plants. *Preslia* 82: p.3-21.
- LOWRY, D.B., J.L. MODLISZEWSKI, K.M. WRIGHT, C. A WU, AND J.H. WILLIS. 2008. The strength and genetic basis of reproductive isolating barriers in flowering plants. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 363: p.3009-3021.
- MÁJOVSKÝ, J. 1992. *Sorbus* L. emend. Crantz. In L. Bertová [ed.], Flora Slovenska IV/3, 401-446. Veda, Bratislava.
- MÁJOVSKÝ, J., AND D. BERNÁTOVÁ. 2001. New hybridogeneous subgenera of the genus *Sorbus* L. Emend. Crantz. *Acta horticultrae et regioteclurae* 4: p.20-21.
- MÁJOVSKÝ, J., AND A. UHRÍKOVÁ. 1990. Karyosystematisches studium der gattung *Sorbus* L. emend. Cr. in der Slowakei I. *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comeniana, Botanica* 37: p.5-15.
- MARHOLD, K., AND J. SUDA. 2002. Statistické zpracování mnohorozměrných dat v taxonomii (Fenetické metody). Karolinum, Praha.
- MATZK, F., A. MEISTER, AND I. SCHUBERT. 2000. An efficient screen for reproductive pathways using mature seeds of monocots and dicots. *The Plant journal: for cell and molecular biology* 21: p.97-108.
- MEUSEL, H., E. JÄGER, AND E. WEINERT. 1965. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora. Fischer Verlag, Jena.

- MEYER, N., L. MEIEROTT, H. SCHUWERK, AND O. ANGERER. 2005. Beiträge zur Gattung *Sorbus* in Bayern. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* Sonderband: p.5-216.
- MIKOLÁŠ, V. 2003. *Sorbus amici-petri* M IKOLÁŠ, a new hybridogenous species of the genus *Sorbus* s.l. from eastern Slovakia. *Thaiszia - Journal of Botany* 12: p.127-133.
- NAUMOVA, T.N., J. VAN DER LAAK, J. OSADTCHIY, F. MATZK, A. KRAVTCHEKOV, J. BERGERVOET, K.S. RAMULU, AND K. BOUTILIER. 2001. Reproductive development in apomictic populations of *Arabis holboellii* (Brassicaceae). *Sexual Plant Reproduction* 14: p.195-200.
- NELSON-JONES, B., D. BRIGGS, AND G. SMITH. 2002. The origin of intermediate species of the genus *Sorbus*. *Theoretical and applied genetics* 105: p.953-963.
- NEUSTUPA, J. 2006. Co to je geometrická morfometrika aneb morfologie znovu na scéně. *Živa* 2: p.54-58.
- NOGLER, A. 1984. Genetics of apospory in apomictic *Ranunculus auricomus*. V, Conclusion. *Botanica Helvetica* 94: p.411-422.
- NOYES, R.D., AND L.H. RIESEBERG. 2000. Two independent loci control agamospermy (apomixis) in the triploid flowering plant *Erigon annuus*. *Genetics* 155: p.379-390.
- ODDOU-MURATORIO, S., R.J. PETIT, B. LE GUERROUE, D. GUESNET, AND B. DEMESURE. 2001. Pollen- versus seed-mediated gene flow in a scattered forest tree species. *Evolution* 55: p.1123-1135.
- OTTO, S., AND J. WHITTON. 2000. Polyploid incidence and evolution. *Annual review of genetics* 34: p.401-437.
- PÍAS, B., AND P. GUTIÁN. 2006. Breeding system and pollen limitation in the masting tree *Sorbus aucuparia* L. (Rosaceae) in the NW Iberian Peninsula. *Acta Oecologica* 29: p.97-103.
- PRICE, D.T., AND T.C.G. RICH. 2007. One-way introgressive hybridisation between *Sorbus aria* and *S. torminalis* (Rosaceae) in southern Britain. *Watsonia* 26: p.419-432.
- PROCTOR, M.C., AND A.C. GROENHOF. 1992. Peroxidase isoenzyme and morphological variation in *Sorbus* L. in South Wales and adjacent areas, with particular reference to *S. porrigentiformis* E. F. Warb. *Watsonia* 19: p.21-37.
- PROCTOR, M.C.F., M.E. PROCTOR, AND A.C. GROENHOF. 1989. Evidence from peroxidase polymorphism on the taxonomy and reproduction of some *Sorbus* populations in south-west England. *New Phytologist* 112: p.569-575.
- PROCHÁZKA, F. 2001. Černý a červený seznam cévnatých rostlin ČR. *Příroda* 18: p.1-166.
- PUPILLI, F., P. LABOMBARDA, M.E. CACERES, C.L. QUARÍN, AND S. ARCIONI. 2001. The chromosome segment related to apomixis in *Paspalum simplex* is homoeologous to the telomeric region of the long arm of rice chromosome. *Molecular Breeding* 8: p.53-61.
- RAMSEY, J., H.D. BRADSHAW JR., AND D.W. SCHEMSKE. 2003. Components of reproductive isolation between the monkeyflowers *Mimulus lewisii* and *M. cardinalis* (Phrymaceae). *Evolution* 57: p.1520-1534.
- RAMSEY, J., AND D.W. SCHEMSKE. 2002. Neopolyploidy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: p.589-639.
- RAMSEY, J., AND D.W. SCHEMSKE. 1998. Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual review of Ecology and Systematics* 29: p.467-501.
- RICH, T.C.G., S.A. HARRIS, AND S.J. HISCOCK. 2009a. Five new *Sorbus* (Rosaceae) taxa from the Avon Gorge, England. *Watsonia* 27: p.217-228.
- RICH, T.C.G., L. HOUSTON, C.A. CHARLES, AND A.C. TILLOTSON. 2009b. The diversity of *Sorbus* L. (Rosaceae) in the Lower Wye Valley. *Watsonia* 27: p.301-313.

- RICH, T.C.G., L. HOUSTON, A. ROBERTSON, AND M.C.F. PROCTOR. 2010. Whitebeams, Rowans and Service Trees of Britain and Ireland. A monograph of British and Irish *Sorbus* L. B.S.B.I. Handbook No. 14. Botanical Society of the British Isles, London.
- RICH, T.C.G., AND M.C.F. PROCTOR. 2009. Some new British and Irish *Sorbus* L. taxa (Rosaceae). *Watsonia* 27: p.207-216.
- RICHARDS, A.J. 2003. Apomixis in flowering plants: an overview. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences* 358: p.1085-1093.
- RIESEBERG, L.H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual review of Ecology and Systematics* 28: p.359-389.
- RIESEBERG, L.H., AND S.E. CARNEY. 1998. Plant hybridization. *New Phytologist* 140: p.599-624.
- RIESEBERG, L.H., AND N.C. ELLSTRAND. 1993. What can morphological and molecular markers tell us about plant hybridization? *Critical Reviews in Plant Sciences* 12: p.213-241.
- RIESEBERG, L.H., O. RAYMOND, D.M. ROSENTHAL, Z. LAI, K. LIVINGSTONE, T. NAKAZATO, J.L. DURPHY, A.E. SCHWARZBACH, L.A. DONOVAN, AND C. LEXTER. 2003. Major ecological transitions in wild sunflowers facilitated by hybridization. *Science* 301: p.1211-1216.
- RIESEBERG, L.H., AND J.H. WILLIS. 2007. Plant Speciation. *Science* 317: p.910-914.
- ROBERTSON, A., A.C. NEWTON, AND R.A. ENNOS. 2004a. Breeding systems and continuing evolution in the endemic *Sorbus* taxa on Arran. *Heredity* 93: p.487-495.
- ROBERTSON, A., A.C. NEWTON, AND R.A. ENNOS. 2004b. Multiple hybrid origins, genetic diversity and population genetic structure of two endemic *Sorbus* taxa on the Isle of Arran, Scotland. *Molecular Ecology* 13: p.123-134.
- ROBERTSON, A., T.C.G. RICH, A.M. ALLEN, L. HOUSTON, C. ROBERTS, J.R. BRIDLE, S.A. HARRIS, AND S.J. HISCOCK. 2010. Hybridization and polyploidy as drivers of continuing evolution and speciation in *Sorbus*. *Molecular ecology* 19: p.1675-1690.
- ROBERTSON, A., AND C. SYDES. 2006. *Sorbus pseudomeinichii*, a new endemic *Sorbus* (Rosaceae) microspecies from Arran, Scotland. *Watsonia* 26: p.9-14.
- ROBERTSON, K.R., J.B. PHIPPS, J.R. ROHRER, AND P.G. SMITH. 1991. A synopsis of genera in Maloideae (Rosaceae). *Systematic Botany* 16: p.376-394.
- SHAPIRO, H. 2004. Practical flow cytometry. Wiley-Liss, New York.
- SCHRANZ, M.E., L. KANTAMA, H. DE JONG, AND T. MITCHELL-OLDS. 2006. Asexual reproduction in a close relative of *Arabidopsis*: a genetic investigation of apomixis in *Boechera* (Brassicaceae). *The New phytologist* 171: p.425-438.
- SLAVÍK, B. 1998. Phytocartografical syntheses of the Czech Republic, Vol 3. Academia, Praha.
- SOLTIS, D.E., V.A. ALBERT, J. LEEBENS-MACK, C.D. BELL, A.H. PATERSON, C. ZHENG, D. SANKOFF, C.W. DEPAMPHILIS, P.K. WALL, AND P. SOLTIS. 2009. Polyploidy and angiosperm diversification. *American journal of botany* 96: p.336-48.
- SOLTIS, D., AND P. SOLTIS. 1999. Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Trends in ecology and evolution* 14: p.348-352.
- SOLTIS, D.E., P.S. SOLTIS, AND J. A. TATE. 2003. Advances in the study of polyploidy since Plant speciation. *New Phytologist* 161: p.173-191.
- STEBBINS, G.L. 1971. Chromosomal evolution in higher plants. Edward Arnold (Publishers), London.
- SUDA, J. 2009. Darwinova "odporná záhada" po 130 letech aneb souvisí polyploidie s rozmanitostí krytosemenných rostlin? *Živa* 5: p.204-208.

- ŠEFL, J. 2003. Taxony rodu *Sorbus* L. v NP Podyjí. Dendrologicko-ekologická charakteristika na vybraných lokalitách. Ms., 182 p. [Disertační práce, depon. In: Knihovna Ústavu Lesnické dendrologie a typologie LF MZLU, Brno].
- ŠEFL, J. 2007. Jeřáby na Podyjí. *Thayensia* 7: p.121-151.
- THOMPSON, J.N., S.L. NUISMER, AND K. MERG. 2004. Plant polyploidy and the evolutionary ecology of plant/animal interactions. *Biological Journal of the Linnean Society* 82: p.511-519.
- UNGERER, M.C., S.J. BAIRD, J. PAN, AND L.H. RIESEBERG. 1998. Rapid hybrid speciation in wild sunflowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: p.11757-11762.
- VÍT, P. 2006. Variabilita endemických zástupců rodu *Sorbus* L. v ČR: morfometrické, karyologické a molekulární zhodnocení. Ms., 106p. [Diplomová práce, depon. In: Knihovna botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze].
- VÍT, P., M. LEPŠÍ, AND P. LEPŠÍ. 2012. There is no diploid apomict among Czech *Sorbus* species: a biosystematic revision of *S. eximia* and discovery of *S. barrandienica*. *Preslia* 84: p.71–96.
- VÍT, P., AND J. SUDA. 2006. Endemické jeřáby - perly mezi českými dřevinami. *Živa* 6: p.251-255.
- WARBURG, E.F., AND Z.E. KÁRPÁTI. 1968. *Sorbus* L. In T. G. Tutin et al. [eds.], *Flora Europaea*, Vol.2, Rosaceae to Umbelliferae, 67-70. Cambridge University Press, Cambridge.
- WHITTON, J., C.J. SEARS, E.J. BAACK, AND S.P. OTTO. 2008. The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* 169: p.169-182.
- WISSEMANN, V. 2007. Plant evolution by means of hybridization. *Systematics and Biodiversity* 5: p.243-253.