

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Romana Bartošová

Rodová klasifikace v tribu *Triticeae* se zaměřením na pýry ve střední Evropě

Generic classification in the tribe *Triticeae* focused on couches (*Elymus* L.) in Central Europe

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. František Krahulec, CSc.

Praha, 2014

Poděkování:

Děkuji svému školiteli Františku Krahulcovi za trpělivost a rady, které mi dával, a rodině za podporu.

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, 6. 5. 2014

Podpis

Abstrakt

Tribus *Triticeae* je polyfyletický taxon patřící do čeledi *Poaceae*, který sjednocuje vytrvalé i jednoleté druhy, kulturní plodiny (*Triticum*, *Secale*, *Hordeum*) i plevele (*Elymus*, *Elytrigia*, *Aegilops*). Tribus byl poprvé popsán na začátku 19. století a od té doby se jeho rodové složení měnilo. Už od začátku byly problémy se zařazováním rodů do tribu a jeho hranicemi. Také je problém v pojetí rodů, protože nejsou monofyletické a kvůli tomu se špatně odhalují evoluční vztahy rodů a druhů, což se týká hlavně rodu *Elymus*. Složitě je zařazení druhů *Elymus repens* a *Elymus hispidus* do rodu kvůli morfologické podobnosti ale genomové odlišnosti. Tyto druhy byly od svého objevení řazeny do různých rodů. Ve 30. letech 20. století začalo studium genomu druhů, hlavně kvůli šlechtění pěstovaných obilovin a jejich hybridizaci s ostatními rody tribu. Nejvýznamnější a nejucelenější práce obsahující kombinace genomů publikovali Löve a Dewey a na ně navazovali ostatní, kteří se zabývají genomovým složením druhů a rodů tribu. Dosud není známo genomové složení všech allopolyploidních druhů tribu a nebyla vytvořena uspokojivá rodová klasifikace, která by co nejlépe vystihovala fylogenetické vztahy mezi rody tribu.

Klíčová slova: *Triticeae*, *Hordeae*, rodová koncepce, *Elymus*, *Elytrigia*, *Thinopyrum*

Abstract

Tribe *Triticeae* is a polyphyletic taxon in the *Poaceae* family which contains both perennial and annual species, cultivated cereal crops (*Triticum*, *Secale*, *Hordeum*) and weeds (*Elymus*, *Elytrigia*, *Aegilops*). The tribe was first recognized and described at the beginning of 19th century and its genera composition have been changed many times since. As the tribe's genera are not monophyletic, its interpretation is problematic and it is also difficult to clarify evolutionary relationships among genera and species mainly in genus *Elymus*. Historical classification of species *Elymus repens* and *Elymus hispidus* is difficult due to morphological similarities and genomic divergence. These species are classified into many genera. Species' genome analyses were first performed in the 30's of 20th century mainly within the research of plant breeding and hybridization among cultivated cereal crops and species of distinct genera. The most important and complete papers with species and genera genome combinations were published by Löve and Dewey. Other plant scientists continued in their footsteps. Genome constitutions of all allopolyploids of *Triticeae* are not yet known. There is no satisfactory classification of the tribe which would well characterize their phylogenetic relationships.

Key words: *Triticeae*, *Hordeae*, generic concept, *Elymus*, *Elytrigia*, *Thinopyrum*

Obsah

1. Úvod	1
2. O tribu <i>Triticeae</i> Dumortier	2
2.1 Zařazení <i>Triticeae</i> do systému rostlin	2
2.2 Problematika taxonomického definování tribu.....	2
2.3 <i>Triticeae</i> v historickém kontextu děl celého světa	3
2.4 <i>Triticeae</i> ve vybraných dílech světa	4
3. Historie vývoje a změn rodového složení tribu <i>Triticeae</i>	6
3.1 Rodového složení <i>Triticeae</i> ve významných dílech z celého světa.....	6
3.1.1 18. a 19. století	7
3.1.2 20. a 21. století	9
3.2 Rodové složení <i>Triticeae</i> ve vybraných dílech světa	11
3.3 Příčiny rozdílných pojetí rodů	14
3.4 Rody tribu rostoucí ve střední Evropě.....	16
3.5 Ekonomicky významné rody tribu	17
4. Rod <i>Elymus</i>	17
4.1 Problematika rodu <i>Elymus</i>	17
4.2. Druhy rodu <i>Elymus</i> rostoucí ve střední Evropě.....	18
4.3 Pýry rostoucí v České republice	19
5. Závěr.....	22
6. Použitá literatura	23

1. Úvod

Bakalářská práce se zabývá rodovým složením tribu *Triticeae* Dumortier, jak se toto složení měnilo během staletí a důvody těchto změn. Složení tribu se výrazně měnilo od počátku 19. století, kdy byl popsán, až dodnes. Tyto změny jsou z důvodu nových poznatků, hlavně genomového složení druhů, a odlišných názorů botaniků zabývajících se tribem.

O vytvoření rodové klasifikace tribu, která by co nejvíce odpovídala fylogenezi rodů a druhů tribu, se snaží vědci po celém světě desítky let a jejich výsledky jsou různé (například Stebbins & Pun 1953; Baum et al. 1987; Kellogg 1989).

Velká část druhů tohoto tribu je allopolyploidní, může spolu snadno hybridizovat a části genomů si předávat mezi sebou. Genomové složení, schopnost mezidruhově a mezirodové hybridizace, životaschopnost, fertilita a vlastnosti hybridů jsou zkoumány rostlinnými šlechtiteli, kteří se snaží zlepšovat vlastnosti a odolnost pěstovaných obilovin tribu – pšenice, žita a ječmene.

Tyto jednoleté obiloviny mohou být kříženy s vytrvalými druhy z jiných rodů tribu a takto do nich mohou být vneseny geny například pro větší odolnost vůči biotickému stresu (Fedak & Han 2005). Proto jsou studovány i ty druhy tribu, které mají potenciální využití pro hybridizaci s pěstovanými obilovinami tribu.

Ve své práci se dále zabývám změnami v pojetí rodu *Elymus*, zda je pojat široce nebo úzce, a které druhy jsou do něj v novějších dílech zabývajících se květenou střední Evropy zařazeny. Zabývám se též změnami v zařazení 2 druhů pýru – p. prostředního a p. plazivého do rodu a důvody, které toto řazení ovlivňovaly a ovlivňují. Tyto 2 druhy pýrů jsou v dnešní době řazené do rodu *Elymus* (Danihelka et al. 2012).

Cíle práce:

- 1) Shrnutí změn v rodovém složení tribu *Triticeae* v průběhu staletí.
- 2) Přiblížení problematiky se zařazením rodů do tribu.
- 3) Vysvětlení problematiky s řazením druhů do rodu *Elymus*.

2. O tribu *Triticeae* Dumortier

Tribus je druhotná taxonomická jednotka ležící mezi základními taxonomickými jednotkami botanického systému – čeledí a rodem. Tribus spojuje rostlinné druhy příbuzné více než druhy sdružované do čeledí a méně než druhy sdružované v rodech (McNeill et al. 2012).

Tribus je jednotka druhotná, a proto ji neuvádí každé odborné dílo zabývající se květenou. Platí pro ni stejná nomenklatorická pravidla jako pro jiné taxony (McNeill et al. 2012). Typem tribu *Triticeae* je *Triticum*.

V práci jsou použita rodová a druhová jména podle internetové databáze jmen The International Plant Names Index (<http://www.ipni.org/>, 6. 4. 2014) Rodová jména jsou uvedena i s autorskými zkratkami v tabulce (tabulka 2) na straně 13. Jména rodů a druhů jsou v textu uváděna bez autorských zkratk, aby nerušila plynulost textu.

2.1 Zařazení *Triticeae* do systému rostlin

Tribus *Triticeae* Dumortier patří do podčeledi *Poöideae* Bentham, čeledi *Poaceae* Barnhart (lipnicovitě), řádu *Poales* Small (lipnicotvaré), podtřídy *Commelinidae* Takht., třídy *Liliopsida* Batsch (jednoděložné rostliny), oddělení *Magnoliophyta* Cronquist, Takht. & W. Zimm. ex Reveal (krytosemenné rostliny), oddělení *Spermatophyta* (semenné rostliny), *Euphylophyta*, *Tracheophyta*, *Embryophyta*, *Streptophyta*, *Viridiplantae* (zelené rostliny), říše *Plantae* (= *Archaeplastida*, rostliny) a nadříše *Eukaryota* (přednáška botanika cévnatých rostlin, PřF UK, rok 2012, vyučující J. Suda).

2.2 Problematika taxonomického definování tribu

Triticeae není jednoduchá taxonomická skupina kvůli své retikulární evoluční historii a malé bariéře bránící křížení mezi rody tribu (Barkworth 1992). Kvůli křížení druhů mezi jednotlivými rody tribu a novým poznatkům v genomovém složení daných rodů byl a je problém s definováním jednotlivých rodů. Allopolyploidní původ u množství druhů různých rodů tribu a částečné sdílení stejných genomů je další problém pro definování rodů tribu. Retikulární evoluce (tj. opakované křížení rodičovských druhů hybrida) se promítá do většiny znaků a je dalším zdrojem problémů (Mahelka et al. 2005).

Další problém je se zařazením rodů do tohoto tribu, který spočívá také v tom, že botaničtí taxonomové nemají jednotnou představu o kritériích, podle kterých mají rody do *Triticeae* řadit. Tato kritéria jsou morfologické znaky, anatomické znaky nebo genomové

složení. Nejlepší přístup bere v potaz všechny vyjmenované znaky a nedává jim různou váhu. Problém je také v tom, že různé taxonomické přístupy (umělý, přirozený – fenetický a fylogenetický) autorů vedou k jinému složení tohoto tribu. V ideálním případě by měl být výsledek všech taxonomických přístupů stejný (Barkworth 1992).

Některé genomy, u druhů s genomy od několika diploidů, se chovají dominantně a ovlivňují jejich morfologii. Toto se děje například u některých druhů rodu *Triticum*, které mají část svého genomu od rodu *Aegilops*, jehož morfologický projev je potlačen (Stebbins 1953). Polyploidní druhy rodu *Triticum* (například *T. macha*, *T. spelta* a *T. aestivum*), které obsahují genomy od rodu *Aegilops* jsou stále řazeny do rodu *Triticum* (Goncharov & Golovnina 2009).

2.3 *Triticeae* v historickém kontextu děl celého světa

Tribus *Triticeae* poprvé popsal belgický botanik Dumortier (1823) a pojmenoval ho *Triticeae*. Německý botanik Spenner (1825) použil pro tribus jméno *Hordeaceae* Kunth a připojil k němu popis, takže jméno bylo platné. Toto pojmenování se vžilo v 19. století více než *Triticeae*, používali ho například botanici jako Bentham (1882) a Hackel (1887). Dříve než Spenner použili jméno *Hordeae* Kunth (1815) a Berchtold s Preslem (1820). Jejich pojmenování nebylo uznáno, protože nebylo publikováno se všemi náležitostmi, které má správné pojmenování mít (Yen & Yang 2009).

Ruský botanik I. I. Martynov (uváděn také jako Martinov) popsal, s největší pravděpodobností platně, tribus jako *Hordeae* již v roce 1820 v díle Tekhno-Bot. Slovar.: 314 (Mason-Gamer 2013). Martynova práce byla objevena nedávno, a tak ještě není znám její dopad na nomenklaturu. Ve své době byla nejspíš jeho práce ignorována, jako se to stalo Dumortierovu pojmenování tribu, a tak zapadla a nikdo jí nevěnoval pozornost.

Podle pravidel mezinárodního kódu nomenklatury řas, hub a rostlin (Melbournský kód) (McNeill et al. 2012) platí, že dříve uveřejněné jméno je platné (pokud splňuje další náležitosti pro platné pojmenování – správné pojmenování, popis, stanovení a umístění typu, účinné uveřejnění, oprávněnost jména), tak by mělo být platné jméno tribu *Hordeae* a pojmenování *Triticeae* nebo *Hordeae* jsou podle Melbournského kódu synonymní (McNeill et al. 2012).

Kombinace *Hordeae* Martynov byla objevena nedávno a doposud botaniky ignorována, je tedy možné, že bude udělena výjimka a platným názvem tribu zůstane *Triticeae*, protože je připravován návrh na ochranu jména *Triticeae* (Mason-Gamer 2013).

V 2. polovině 20. století už autoři v Evropě a Asii běžně používají jméno tribu *Triticeae*, *Hordeae* či *Hordeae* uvádí pouze jako synonymum. V Americe mnoho autorů ještě upřednostňovalo jméno tribu *Hordeae* (Barkworth & Bothmer 2005). Vycházeli z pojetí tribu zpracovaného Hitchcockem (1951), který vycházel z Benthama (1882) a Hackela (1887).

2.4 *Triticeae* ve vybraných dílech světa

Pro potřeby bakalářské práce bylo vybráno 46 evropských, asijských a severoamerických děl, převážně květen, ale také botanických klíčů a checklistů. V nich jsem porovnávala rodové složení tribu a druhové složení rodů tribu (tabulka 1).

Tabulka 1: Názvy tribu ve zvolených dílech vybraných států světa v průběhu staletí.

části světa	střední Evropa																														
státy	CZ												PL	D								A	SK	CH							
tribus/díla	1	2	3	4	5	6	10	12	26	27	35	46	36	7	11	14	24	25	29	32	45	41	31	28	30	37					
<i>Triticeae</i>																				x											
<i>Hordeae</i>						x	x	x	x						x																
není	x	x	x	x	x						x	x	x	x	x		x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x		

Tabulka 1 – pokračování

části světa	stř. E		JE				ZE			SE	VE				Asie			AO	S. Am.	
státy	CH	H	RO	BG	F	I	GB			S	UA	RUS			TR	IR	PRC	NZ	USA	
tribus/díla	39	8	43	15	19	21	20	42	44	13	18	9	17	23	34	22	16	38	33	40
<i>Triticeae</i>			x				x	x	x	x	x		x	x		x	x	x		x
<i>Hordeae</i>				x								x							x	
není	x	x			x	x									x					

Vysvětlivky k tabulce 1:

Název tribu či absenci pojetí tribu značí **X**;

Státy značeny mezinárodními zkratkami;

Části světa: stř. E = střední Evropa, JE = jižní Evropa, ZE = západní Evropa, SE = severní Evropa,

VE = východní Evropa, S. Am. = Severní Amerika; AO = Austrálie a Oceánie

Číslo označuje díla:

1 – Opiz 1836; **2** – Čelakovský 1873; **3** – Čelakovský 1879; **4** – Čelakovský 1887; **5** – Čelakovský 1897; **6** – Polívka 1902; **7** – Hegi 1906; **8** – Jávorka & Csapody 1934; **9** – Komarov 1934; **10** – Domin 1935; **11** – Hegi

1936; **12** – Dostál 1950; **13** – Hylander 1953; **14** – Rothmaler 1963; **15** – Jordanov et al. 1963; **16** – Rechinger 1971; **17** – Tzvelev 1976; **18** – Prokudin et al. 1977; **19** – Guinochet & Vilmorin 1978; **20** – Tutin et al. 1980; **21** – Pignatti 1982; **22** – Davis et al. 1985; **23** – Charkevicz 1985; **24** – Mansfeld 1986; **25** – Schubert et al. 1987; **26** – Dostál 1989; **27** – Dostál & Červenka 1992; **28** – Lauber & Wagner 1996; **29** – Conert et al. 1998; **30** – Lauber & Wagner 1998; **31** – Marhold & Hindák 1998; **32** – Conert 2000; **33** – Edgar & Connor 2000, **34** – Malyshev & Peschkova 2001; **35** – Kubát et al. 2002; **36** – Mirek et al. 2002; **37** – Lauber 2004; **38** – Zhengyi et al. 2006; **39** – Lauber & Wagner 2007; **40** – Barkworth et al. 2007; **41** – Fischer et al. 2008; **42** – Cope & Gray 2009; **43** – Ciocârlan 2009; **44** – Stace 2010; **45** – Jäger 2011; **46** – Danihelka et al. 2012

Jako první ve středoevropském díle uvádí tribus Polívka (1902), avšak jako čeled' *Hordeae* patřící do řádu *Gramineae*, a bez jakékoliv autorské zkratky za názvem či typového rodu. Dalších 5 flór uvádí tribus jako *Hordeae* bez autorské zkratky – Plantarum Čechoslovakiae enumeratio (Domin 1935), Illustrierte Flora von Mittel-Europa (Hegi 1936), Květena ČSR a ilustrovaný klíč k určení všech cévnatých rostlin, na území Československa planě rostoucích nebo běžně pěstovaných (Dostál 1950), Nová květena ČSSR (Dostál 1989) a Flora of New Zealand (Edgar & Connor 2000), ve které je tribus uváděn jako *Hordeae*.

Ve Flora Reipublicae Popularis Bulgaricae (Jordanov et al. 1963) je tribus uváděn jako *Hordeae* Benth. Citují Benthama (1882), který pojmenoval tribus *Hordeae* a rozdělil ho do 3 subtribů – *Triticeae*, *Leptureae* a *Elymeae*. Toto další rozdělení od něj ale autoři bulharské flóry nepřebírají. Tribus je pojmenován *Hordeae* Benth. ve Flora URSS (Komarov 1934), kde rodové složení zpracoval Nevski a další členění do subtribů od Benthama (1882) též nepřevzal.

Z vybraných flór je tribus uváděn pod názvem *Triticeae* v norské flóře (Hylander 1953), autorskou zkratku ani jiné bližší informace k tribu neuvádí. Bez autorské zkratky uvádí tribus jako *Triticeae* ještě Stace (2010) v New flora of the British Isles a Cope & Gray (2009) v Grasses of the British Isles.

Absence řazení rodů a druhů do tribu vyplývá i z charakteru děl. Některá díla zabývající se územím dnešní České republiky toto řazení nemají. To je kvůli tomu, že jsou z doby, kdy teprve popis tribu vznikl a k autorům se pojmenování před dokončením díla nedostalo (Opiz 1836), mají charakter seznamu rodů a druhů – Analytické květeny (Čelakovský 1873, 1879, 1887 a 1897), určovací klíče (Dostál & Červenka 1992; Kubát et al. 2002) nebo checklisty (Danihelka et al. 2012). Dále není tribus uváděn v polském a slovenském checklistu (Mirek et al. 2002; Marhold & Hindák 1998).

Německé flóry (Rothmaler 1963; Schubert et al. 1987; Jäger 2011), rakouská Exkursionsflora (Fischer et al. 2008), francouzská Flore de France (Guinochet & Vilmorin 1978), italská Flora D'Italia (Pignatti 1982) a ruská Flora of Siberia (Malyshev & Peschkova 2001) jsou spíše klíče k určování rostlin, tak v nich také chybí pojetí tribu.

Švýcarská Flora Helvetica (Lauber & Wagner 1996, 1998 a 2007) a Flora Alpina (Lauber 2004) jsou spíše obrazovými atlasy, kde je uvedeno jméno latinsky, ovšem bez synonymiky, národním jazykem, čeleď, krátký popis druhu, ploidie a chromozomové číslo, výskyt a fotografie. Ve Flora Alpina (Lauber 2004) jsou uvedeny citace k jimi použitému latinskému jménu, synonyma, jméno ve 3 – 4 jazycích, čeleď, popis pomocí znaků, mapa rozšíření a fotografie.

V dílech týkajících se Velké Británie (Tutin et al. 1980), Ukrajiny (Prokudin et al. 1977), celého Sovětského svazu (Tzvelev 1976; Charkevicz 1985), Turecka (Davis et al. 1985), Íránu (Rechinger 1971), Číny (Zhengyi et al. 2006) a Severní Ameriky (Barkworth et al. 2007) je tribus uváděn jako *Triticeae* Dumort. Jsou to rozsáhlé květeny, ve kterých nechybí popisy rodů a druhů, popis výskytu, ploidie a chromozomová čísla. Ruská květena Dálného východu *Plantae vasculares orientis extremi sovietici* obsahuje navíc ilustrace k rodům (Charkevicz 1985).

3. Historie vývoje a změn rodového složení tribu *Triticeae*

Do tribu jsou řazené rostliny jednoleté i vytrvalé, kulturní plodiny i plevely. Mezi zemědělsky využívané rody patří *Triticum* (pšenice), *Hordeum* (ječmen) a *Secale* (žito). Ostatní rody tribu mohou být použity ke šlechtění těchto ekonomicky významných jednoletých, např. ke vkládání genů na rezistenci vůči suchu, salinitě, chladu (Asay 1992).

3.1 Rodového složení *Triticeae* ve významných dílech z celého světa

Hranice tribu jsou jasně vymezeny až na zařazení rodu *Brachypodium* (Conert et al. 1998). Někteří autoři, například Holmberg (1926), Nevski (1934) a Clayton & Renvoize (1986), řadí *Brachypodium* do tribu *Triticeae*. Holmbergovo pojetí hranic tribu převzali evropští taxonomové, ale mnoho taxonomů ze Severní Ameriky uznává Hitchcockovo (1951) pojetí hranic tribu, který vychází z Benthama a Hackela a *Brachypodium* do tribu *Triticeae* neřadí.

S pojetím jednotlivých rodů tohoto tribu je to složitější. Binomickou nomenklaturu, jak ji známe dnes (rodové a druhové jméno), zavedl až v roce 1753 Linné. Před ním autoři

používali názvy druhů rostlin/živočichů popisné, víceslovné. Dále, jak byly popisovány nové druhy a objevovány příbuznosti mezi novými a stávajícími druhy, tak byly vyčleňovány nové rody z rodů stávajících, druhy byly přesouvány mezi rody nebo byly tvořeny rody nové.

3.1.1 18. a 19. století

Linné (1753) popsal 5 rodů dnes patřících do tribu *Triticeae* a to *Secale*, *Triticum*, *Hordeum*, *Aegilops* a *Elymus*. Linné oddělil *Aegilops* od ostatních, protože jeho dělení do tříd záviselo na počtu a rozmístění rozmnožovacích/pohlavních částí rostlin. *Aegilops* umístil do třídy 23: Polygamia – Monoecia, protože má jednopohlavné i oboupohlavné květy, kdežto ostatní 4 rody umístil do třídy 3: Triandria - Digynia, protože podle jeho poznatků mají jen oboupohlavné květy.

Další rody byly popsány záhy. Gaertner (1770) popsal rod *Agropyron*, do něž zařadil *Bromus cristatus* a nový druh *A. triticeum*, dnes známý jako *Eremopyrum triticeum* (Löve 1984). Humboldt (1790) rozlišil rod *Asperella* (dnes *Hystrix*), do kterého přesunul druh *Elymus hystrix* L., kvůli odlišnosti od ostatních druhů rodu *Elymus*. Koeler (1802) popsal rod *Cuviera* (dnešní *Hordelymus*) a přesunul do něj druh *Elymus europaeus*. Změnu provedl ze stejného důvodu jako Humboldt. Desvaux roku 1810 rozlišil další rod – *Elytrigia*, který je dnes buď uznáván jako rod samostatný nebo je součástí, například jako sekce, rodu *Elymus* (Barkworth 1992).

První revizi rodů, tehdy ještě nepopsaného tribu, provedl Beauvois (1812). Jeho cílem bylo vytvořit rody, které budou přirozenější než ty vytvořené jeho předchůdci. I když jeho rozlišení rodů bylo založené na znacích elementárních pro rozmnožování rostlin, stále bylo částečně umělé, protože věřil tomu, že určité části rostliny by měly být použity k rozlišení taxonů na konkrétní úrovni hierarchie. Beauvois oddělil *Hordeum* a *Zeocriton* (část rodu *Hordeum*) od zbytku tribu, protože jejich klas se skládá z jednokvětých klásků spíše než z klásků dvou- a vícekvětých. Na rozdíl od Linného zařadil *Aegilops* k ostatním rodům tribu, avšak blíže k *Secale* než k *Triticum*. To je z dnešního pohledu nesmyslné, protože některé druhy, které jsou dnes řazeny do rodu *Triticum*, obsahují genomy původem od rodu *Aegilops* a tím pádem má *Aegilops* blíž k *Triticum* než k *Secale*.

Beauvois kladl důraz na počet klásků rostoucích z nodu a rozšířil rod *Agropyron* o většinu druhů tribu s 1 kláskem na nodu, s výjimkou rodů *Aegilops* a *Triticum*, a vrátil rody *Hystrix* a *Hordelymus* zpátky do rodu *Elymus*, odkud je osamostatnil Humboldt (1790)

a Koeler (1802). Beauvois (1812) popsal poprvé rod *Brachypodium*, který je některými autory také zařazován do tribu *Triticeae*.

Americký botanik francouzského původu Rafinesque popsal roku 1819 další 2 nové rody – *Sitanion* a *Critesion*. *Sitanion* založil na druhu *Elymus elymoides*, který se podle něj od zbytku rodu liší plevami, pluchami a tím, že nese obou- i jednopohlavné květy (polygamie). Rod *Critesion* založil na druhu *Hordeum jubatum*, který se od zbytku rodu liší počtem plev na každém nodu, pluchami a tím, že je polygamní. Jako Linné dává větší váhu rozmístění rozmnožovacích orgánů (květů) než ostatním znakům (Barkworth 1992).

Koch (1848) poprvé popsal rod *Roegneria*, který je některými taxonomy také zařazován do tribu. Podle IPNI (<http://www.ipni.org>, 12. 4. 2014) popsal Hochstetter roku 1848 rod *Leymus* a roku 1850 rod *Heterantherium*. Podle Löveho (1984) Hochstetter popsal *Heterantherium* již v roce 1843. Jaubert & Spach (1850 – 1853) popsali rod *Eremopyrum*.

Steudel (1855) popsal rod *Anthosachne*, který se stal základem pro Tzvelevem vytvořenou sekci rodu *Elymus*, *Elymus* sect. *Anthosachne* (IPNI, <http://www.ipni.org>, 12. 4. 2014). Cosson a Durieu popsali roku 1855 sekci rodu *Triticum*, *Triticum* sect. *Dasypyrum* (IPNI, <http://www.ipni.org>, 12. 4. 2014), která dala základ rodu *Dasypyrum*, jež popsal Durand (1888).

Druhou významnou revizi rodů, tehdy již existujícího tribu, provedl Bentham (1882). Byl kritický ke svým předchůdcům, protože podle něj měli omezené znalosti čeledi *Poaceae* a nebyli schopni provádět vlastní originální pozorování. Bentham popsal *Triticeae* (uváděl ho jako *Hordeae*) jako jeden z nejlépe definovaných tribů a rody tribu jako rody vzájemně velmi odlišné.

Bentham (1882) zařadil do subtribu *Triticeae* rody *Lolium*, *Agropyrum*, který rozdělil na 2 skupiny: 1. *Agropyrum*, včetně *Roegneria* a *Anthosachne*, a 2. *Eremopyrum*, včetně *Heterantherium* a *Dasypyrum*, dále rody *Secale* a *Triticum*. *Triticum* rozdělil na 3 skupiny: 1. pěstované pšenice neznámého původu, 2. *Crithodium* a 3. *Aegilops*.

Do dalšího subtribu, *Leptureae*, zařadil rody *Lepturus* (včetně *Pholiurus*), *Psilurus* (včetně *Monerma* a částečně *Asprella*), *Nardus*, *Kralikia* a *Oropetium*.

Do třetího subtribu *Elymeae* zařadil rody: *Hordeum*, který rozdělil na 3 skupiny: *Zeocriton* (*Critesion*), *Crithopsis* (*Elymus* sect. *Medusather*) a *Cuviera*,

Elymus, který rozdělil na 3 skupiny: *Sitanion* (*Polyantherix*), *Clinelyna* a *Psammelyna*, a *Asprella* (*Hystrix*, *Gymnostichum*).

Harz roku 1882 rozdělil rody *Triticeae*, které definoval Bentham (1882) do 2 vzdáleně příbuzných skupin: 1. rody se složenými škrobovými zrny a 2. rody s jednoduchými škrobovými zrny (Barkworth 1992).

Hackel (1887) zpracoval složení tribu *Triticeae* v Die Natürlichen Pflanzenfamilien a přišel s podobným rodovým složením jako Bentham, jen odlišil rody *Heterantherium* a *Haynaldia*.

3.1.2 20. a 21. století

Nevski (1934) jako první použil k definování tribu *Triticeae* (nazýval ho *Hordeae*) fylogenetický přístup a rozdělil tribus do 3 skupin na základě evolučních trendů a ekologických podmínek, ve kterých rody vznikly a ve kterých se vyskytují. Do tribu zahrnul 25 rodů, z nichž byly úzce pojaté rody *Agropyron*, *Taeniatherum* a *Psathyrostachys* celosvětově přijaty (Dewey 1984).

Melderis (1980) zpracoval tribus *Triticeae* ve Flora Europaea a do tribu zařadil *Festucopsis*. *Festucopsis* je synonymum pro *Brachypodium* Sect. *Festucopsis* a tak Melderis začlenil do tribu část rodu *Brachypodium*. Dále pojal široce rod *Elymus* a začlenil do něj i jinými oddělované rody *Elytrigia*, *Roegneria* a *Clinelymus*.

Löve (1982) publikoval svůj pohled na složení tribu *Triticeae* z pohledu genomových složení jednotlivých rodů. Čerpal z prací Kihary (1930, 1975), který pomocí genomové analýzy zjistil, že se v *Triticeae*, ve skupině okolo pšenice, na které prováděl své práce, vyskytují 3 ploidní úrovně a jsou tvořeny 3 sadami po 7 chromozomech, které Kihara pojmenoval ‚analyzers‘ a později je přejmenoval na genomy.

Löve rozdělil *Triticeae* na 2 subtriby a u každého rodu subtribu určil jeho genomové složení z jednotlivých genomů (haplomů) označených písmeny latinky. Částečně vycházel ze svých poznatků a částečně přejímal výsledky jiných vědců. V subtribech určil i allopolyploidní kombinace haplomů/genomů u druhů se složenými genomy.

Subtribus *Triticinae* Trin. podle Löveho sjednocuje jednoleté rostliny, u kterých v přirozených podmínkách nedochází ke křížení, a obsahuje 13 haplomů – A, B, C, D, F, L, M, O, Q, R, U, V a Z.

Subtribus *Hordeinae* Dumort. sjednocuje vytrvalé druhy a některé jednoleté rody. Subtribus obsahuje 10 haplomů, z nichž je haplom P rodu *Agropyron* od ostatních 9 geneticky, morfologicky i karyologicky odlišný. Tyto haplomy jsou E, G, H, I, J, K, N, P, S a T.

Další Löveho práce (1984) rozděluje *Triticeae* na 37 genomově definovaných rodů, založených na 23 jedno-haplomových taxonech a obsahuje i klíč k určení rodů a seznamy druhů s nejzákladnějšími synonymy. V této práci dělí tribus do 4 subtribů. Oddělil rod *Henrardia* od subtribu *Triticinae* Trin. a přijal pro něj vlastní subtribus *Henrardiinae* Pilger a též oddělil rod *Agropyron* od *Hordeinae* a přijal pro něj subtribus *Agopyrinae* Nevski.

Dewey (1984) vydal práci zabývající se též genomovým složením a mezirodovou hybridizací u vytrvalých rostlin tribu *Triticeae*, ve které uvádí popisy rodů, genomová složení a zda dochází k hybridizaci mezi druhy odlišných rodů tribu. Tato zjištění ohledně genomového složení a hybridizace jsou důležitá hlavně pro šlechtitele trav, kteří se zabývají hybridizací mezi vzdáleně příbuznými rody (wide-hybridization breeding). Jeho pojetí vytrvalých rodů tribu je stejné jako Löveho, liší se jen v tom, že Löve (1982, 1984) vyčlenil rod *Lophophyrum*, ale Dewey (1984) jeho členy zařadil pod rod *Thinopyrum*.

Dewey (1984) nesouhlasí s širokým pojetím rodu *Elymus*, které ve Flora Europaea uvedl Melderis (1980), protože podle něho je moc široce pojatý, spojuje genomově odlišné rostliny a je nepraktický.

Rodová klasifikace tribu vytvořená na základě genomového složení (Löve 1982, 1984; Dewey 1984) byla přijata hlavně zemědělci a šlechtiteli, protože jim pomáhá při studiu hybridizace, tvorbě nových kultivarů a vkládání genů pro rezistenci od jiných druhů tribu.

Yen et al. (2005) navrhli reklasifikaci tribu, ve které vzali v úvahu všechny faktory ovlivňující tvorbu taxonomických jednotek, v tomto případě rodů a jejich sekcí. Řídili se Löveho konspektem a dbali na morfologii, fytogeografii i ekologii, a také na neochotu některých odborníků zvykat si na vyčleňování nových rodů. Například vyčlenění druhů *Hordeum murinum* a *Hordeum marinum* z rodu *Critesion* a vytvoření nových rodů *Trichostachys* a *Marina* je podle Löveho zásad, ale kvůli síle zvyku je lepší je stále řadit do rodu *Hordeum* jako podrody.

3.2 Rodové složení *Triticeae* ve vybraných dílech světa

Z vybraných děl jsem vytvořila tabulku (tabulka 2), ve které jsou porovnány jednotlivé květeny (checklisty, určovací klíče) a jejich pojetí rodového složení tribu. Z tabulky lze vyčíst, jak byly s postupem času rody rozdělovány do více rodů podle genomové příbuznosti.

Autoři děl z 1. poloviny 20. století (Polívka 1902; Domin 1935; Hegi 1936) řadí do tribu *Triticeae* ještě rody *Lolium*, *Nardus* a *Lepturus*, což je z dnešního pohledu nesprávné zařazení. *Lolium* patří do tribu *Poeae* R. Br., *Nardus* je součástí tribu *Nardeae* Koch a *Lepturus* je řazen do tribu *Leptureae* Dumort. Nevski (1934) řadí do tribu rod *Brachypodium*, který dnes patří do tribu *Brachypodieae* Harz.

Dále je vidět, že v dílech jsou rody označené jinými jmény. Pro *Dasyphyrum*, který použil např. Dostál (1989, 1992), Lauber (2004) a Ciocârlan 2009), je synonymní název *Haynaldia*, který použili v díle například Dostál (1950), Jordanov et al. (1963) a Guinochet, Vilmorin (1978). Pro *Elymus* jsou synonymními názvy *Clinelymus*, částečně synonymní je *Elytrigia* a *Roegneria* (Tutin et al. 1980).

V některých dílech je rod *Elytrigia* uváděn jako samostatný (např. Tzvelev 1976; Charkevicz 1985; Dostál 1989; Stace 2010), jinde je řazen pod rod *Elymus* (např. Tutin et al. 1980; Cope, Gray 2009; Conert et al. 1998). Tyto rozdíly v pojetí rodů jsou zapříčiněny osobními názory autorů na komplikovanost a funkčnost jednotlivých pojetí. V díle *Grasses of the British Isles* (Cope & Gray 2009) autoři komentují rozdíly v pojetí šíře rodů a přiklání se k jednoduššímu – nerozdělovat *Elymus* do rodů *Elytrigia*, *Elymus* a *Thinopyrum*, protože jinak by se musel rozdělit rod *Hordeum* do rodů *Hordeum* a *Critesion* a rod *Triticum* do rodů *Triticum* a *Gigachilon*.

Autoři se ovlivňovali navzájem. Například Conert et al. (1998) píše, že čerpal z rodového pojetí, které zpracoval Melderis ve *Flora Europaea* (1980). Tzvelev (1976) částečně převzal rodovou klasifikaci *Triticeae*, kterou publikoval Nevski (1933, 1934).

Eremopyrum je synonymní pro část *Triticum*, konkrétně *Triticum* sect. *Eremopyrum* (Tzvelev 1976). *Dasyphyrum* (Coss. et Dur.) Borb. jak uvádí Tzvelev (1976), správně *Dasyphyrum* (Coss. et Dur.) T. Durand je synonymní pro *Triticum* sect. *Dasyphyrum* a *Haynaldia*.

Důležité jsou též informace, jak široce je rod pojat. Starší díla řadí druhy dnešního rodu *Elymus* s. l., které se vyskytují na území, jímž se zabývají, do rodu *Triticum* a do rodu

Elymus řadí druhy v rodu *Hordelymus* (například Čelakovský 1873, 1879, 1887, 1897). Naopak Opiz (1836) řadí dnešní *Elymus repens* a *Elymus caninus* do rodu *Agropyron* jako *A. repens* a *A. caninum*. Do rodu *Elymus* řadí *E. arenarius* a *E. europaeus*, což jsou dnešní *Leymus arenarius* a *Hordelymus europaeus*.

Agropyron v díle od autorů Jordanov et al. (1963) obsahuje druhy dnes patřící do rodů *Elymus*, *Elytrigia* a *Leymus*. Dostál (1950) do rodu *Agropyron* zařadil druhy dnes patřící do rodů *Elymus*, *Elytrigia* a *Agropyron*. V dalších svých dílech (Dostál 1989; Dostál & Červenka 1992) již Dostál rozlišuje samostatné rody *Agropyron*, *Elymus* a *Elytrigia*.

Nejméně rodů, dnes řazených do tribu *Triticeae*, akceptoval Čelakovský (1873, 1879). Rozlišil jen 4 rody – *Secale*, *Triticum*, *Hordeum* a *Elymus*. Do rodu *Triticum* zařadil druhy *T. repens* a *T. caninum*, které jsou dnes známy jako *Elymus repens* a *Elymus caninus*. Do rodu *Elymus* zařadil druhy *E. europaeus* a *E. arenarius*.

Z vybraných děl zařadil do tribu *Triticeae* nejvíce rodů Nevski (1934). Rozlišil 21 rodů – *Secale*, *Triticum*, *Hordeum*, *Hordelymus* (uvádí jako *Cuviera*), *Agropyron*, *Elymus*, *Aegilops*, *Eremopyrum*, *Dasypyrum* (avšak jako *Haynaldia*), *Psathyrostachys*, *Taeniatherum*, *Heterantherium*, *Malacurus*, *Roegneria*, *Critesion*, *Brachypodium*, *Trachynia*, *Anthosachne*, *Clinelymus*, *Asperella* a *Aneurolepidium*.

V tabulce (tabulka 2) je vidět, že každé z vybraných děl popisuje rody *Triticum*, *Secale* a *Hordeum*, s výjimkou díla od Malyshev & Peschkova (2001), kde nejsou rody *Triticum* a *Secale* uváděny, nejspíše z toho důvodu, že jsou to rody pěstované a ne volně rostoucí. U rodu *Hordeum* totiž také neuvádí pěstované druhy.

Rod *Aegilops* byl do střední Evropy zavlečen z východní a jižní Evropy (Kubát et al. 2002) a z tabulky je vidět, kdy ho autoři zaznamenali jako na daném území se vyskytující.

Vysvětlivky k tabulce 2:¹

(+) uvádí v díle (-) neroste (.) nerozlišují (?) neuvádí v díle

(/) pokud tribus uvádí, tak do něj rod nezařazují

Vysvětlivky k značení částí světa, států a číslům děl viz tabulka 1 na straně 4.

3.3 Příčiny rozdílných pojetí rodů

Na konci 20. století a začátku 21. století se řeší rody tribu *Triticeae* hlavně z pohledu genomového složení. Ale není možné brát v potaz jen genomové složení, je potřeba též zohledňovat morfologii, anatomii a evoluční historii druhů a rodů (Barkworth 1992; Baum et al. 1987). Baum et al. (1987) do značné míry souhlasí s tím, že genomy mohou být použity pro studium fylogenetických vztahů na úrovni druhu, avšak jen někdy na úrovni rodů, jak je praktikováno u *Triticeae*. Dále tvrdí, že genomová podobnost nemusí vždy indikovat genetickou, biochemickou nebo morfologickou podobnost – ta je založena jen na schopnosti párování chromozomů.

Problém v rodové klasifikaci tribu založené na genomovém složení je rozšířená hybridizace mezi taxony tribu. A protože je klasifikace hierarchický systém, kdežto evoluční historie ne, nemůže klasifikace přesně odrážet nehierarchické evoluční vztahy (Kellogg 1989).

Podle Yen et al. (2005) neexistuje přesná hranice mezi rody, čeleděmi a taxony nad nimi a není možné se vyvarovat subjektivních rozhodnutí. Klasifikace na rodové úrovni může být založena na různých znacích podle toho, co autoři rodového zpracování tribu preferují.

Kellogg (1989) zastává názor, že klasifikace by měla reflektovat evoluční historii a všechny taxony by měly být striktně monofyletické, tj. zahrnovat všechny potomky jednoho předka. Problém s rody tribu je ten, že nejsou tvořené jen druhy s 1 genomem, ale často jsou tvořené druhy s genomy od několika diploidů. Rody s druhy, které mají genomy složené z více genomů od různých diploidů, nejsou monofyletické, ale polyfyletické, tj. zahrnují potomky různých předků bez vývojových souvislostí, a to je problém pro tvorbu stromu kladistickou analýzou.

¹ +¹ V díle 12 a 9 je *Hordelymus* uváděn jako *Cuviera*.

² V dílech 9, 10, 12, 15, 19, 13, a 16 je uváděn rod *Dasyphyrum* jako *Haynaldia*.

³ V díle 33 je rod *Hystrix* uváděn jako *Stenostachys* Turcz.

⁴ Opiz (1836) uvádí rody *Triticum*, *Secale* a *Hordeum* se zkratkou Plin. jako Plinius.

Löve (1982) rozdělil příbuzné rody *Triticum*, *Aegilops* a *Gigachilon* na 14 různých rodů založených na různém genomovém složení. Löveho rozdělení rodu *Aegilops* bylo ale zamítnuto, včetně rozdělení jednoletých druhů, a rod je stále brán tak, jak ho pojal Linné v roce 1753 (Barkworth & Bothmer 2005).

Opačná myšlenka, že by měly být rody *Triticum* a *Aegilops* sloučeny do 1 velkého rodu, byla též zamítnuta. A to i díky tomu, že je jednodušší se naučit, že všechny allopolyploidní druhy patřící do rodu *Triticum* obsahují genomy od rodu *Aegilops* než začlenit rod *Aegilops* do rodu *Triticum* (Barkworth & Bothmer 2005).

Takto diskutované je také, zda rozdělit rody *Elymus* a *Hordeum* na více či je nechat široce pojaté a rozdíly mezi druhy řešit sekcemi v rodech. Každý botanik, který se těmito rody zabývá, má jiný názor.

Ještě radikálnější názor měli Stebbins & Pun (1953), kteří navrhli sloučit *Triticum*, *Aegilops*, *Agropyron*, *Secale*, *Haynaldia* a pravděpodobně i *Elymus* do jednoho velkého rodu. Důvodem tohoto rozhodnutí je lepší porozumění vzájemným vztahům mezi různými druhy, pokud nebudou rozlišovány rody. Toto pojetí tribu kritizuje Kellogg (1989), protože je nepraktické z důvodu přítomnosti ekonomicky významných členů tribu, kvůli kterým je potřeba detailní klasifikace.

3.4 Rody tribu rostoucí ve střední Evropě

V počtu rozlišovaných rodů je stále neshoda, musela jsem si tedy vybrat, z jakého rodového pojetí tribu budu vycházet. Čerpala jsem z díla Gustav Hegi *Illustrierte Flora von Mitteleuropa* (Conert et al. 1998), které se zabývá územím střední Evropy, je relativně nové a hlavně jsou v něm uvedeny i popisy rodů, nejen druhů, synonymní názvy rodů i druhů a citace. Některé druhy se na území střední Evropy vyskytují vzácně a v díle jsou zmíněny bez popisů rodů, do kterých patří. V takovémto případě jsem vycházela z pojetí rodů ve *Flora Europaea* (Melderis in Tutin et al. 1980), protože Conert (1998) uvádí, že čerpal z rodového pojetí tribu zpracovaného Melderisem.

Mezi vytrvalé rody tribu patří *Agropyron*, *Elymus*, *Leymus* a *Hordelymus*. Rody *Hordeum*, *Triticum*, *Secale*, *Aegilops*, *Eremopyrum*, *Dasypyrum* a *Taeniatherum* jsou rody jednoleté. Rody *Aegilops*, *Eremopyrum*, *Dasypyrum* a *Taeniatherum* nejsou ve střední Evropě původní a vyskytují se zde vzácně (Conert et al. 1998).

3.5 Ekonomicky významné rody tribu

Mezi nejznámější a zemědělsky nejvyužívanější rody tribu patří *Triticum* (pšenice), *Hordeum* (ječmen) a *Secale* (žito). Jsou to rostliny šlechtěné do velkého množství kultivarů kvůli zvětšení jejich výnosu a větší odolnosti vůči nepříznivým podmínkám a chorobám. Na vylepšování jejich vlastností se pracuje po celém světě.

Nejvíce pěstované druhy jsou: *Triticum aestivum*, *T. spelta*, *Hordeum vulgare*, *Secale cereale* a jejich kultivary. Pracuje se na úplném poznání jejich genomu a na možnosti vkládání genomů příbuzných rostlin, které zlepší vlastnosti pěstovaných obilovin. Například bylo zjištěno, že skupina *Thinopyrum* sensu Löve má velký potenciál pro vylepšení vlastností pšenice, a to vložením genů pro rezistenci k soli, suchu a mrazu (Forster et al. 1987, 1988; Fatih 1983).

Méně v obecném povědomí je užitok druhu *Psathyrostachys juncea*, který má výborné vlastnosti pro pastvu dobytka a divokých zvířat na semiaridních pastvinách (Asay 1992).

4. Rod *Elymus*

Rod *Elymus* je rozšířen v temperátních oblastech obou polokoulí, s centrem rozšíření v Asii. Ve střední Evropě roste minimum druhů v porovnání s druhy rostoucími v Asii (Charkevicz 1985; Zhengyi et al. 2006).

Do rodu *Elymus* s. l. jsou v současné době zařazovány druhy rostoucí na území České republiky s českými názvy pýr a pýrovník (Danihelka et al. 2012). Druhy tohoto rodu jsou si morfologicky hodně podobné, ale genomově jsou velmi rozdílné.

4.1 Problematika rodu *Elymus*

Ve 20. a 21. století jsou rody v tribu odlišovány více méně podle genomového složení, kdežto v předchozích stoletích se autoři soustředili na morfologickou a anatomickou podobnost. Díky těmto rozdílným pohledům existuje množství různých interpretací rodové a druhové klasifikace.

Rod *Elymus* je jedním z nejproblematičtějších rodů tribu. Může být pojat široce (sensu lato) nebo úzce (sensu stricto). *Elymus* sensu lato slučuje allopolyploidy s genomy od různých rodičovských druhů, patřících do různých rodů (genomy H od *Hordeum*, W od *Australopyrum*, P od *Agropyron* nebo Y od neznámého donora) a genomu St od *Pseudoroegneria*. Pokud je *Elymus* s. l. definován sdílením St genomu, je jasné, že je to rod

polyfyletický (Mason-Gamer 2013). Ale široká ani úzká pojetí rodu se nemusí shodovat. Například Barkworth et al. (2007) do rodu *Elymus* řadí *E. caninus* a *E. repens*, ale vyčleňuje z něj *Thinopyrum intermedium*, naopak Edgar & Connor (2000) vyčleňují z rodu druhy *Elytrigia* i *Thinopyrum*.

Pokud *Elymus* obsahuje větší množství druhů, rozhodli se jej někteří autoři dělit do sekcí (Charkevicz 1985), jiní se dělením na sekce neobtěžují (Malyshev & Peschkova 2001; Zhengyi et al. 2006).

Elymus sensu stricto neobsahuje druhy rodů *Agropyron*, *Elytrigia*, *Pseudoroegneria*, *Thinopyrum* a *Pascopyrum* Löve, které mohou být součástí *Elymus* s. l.

Nevski (1934) pojal *Elymus* s. str. velmi úzce. Druhy, které většina autorů řadí i do úzce pojatého rodu *Elymus*, zařadil do nových rodů *Clinelymus*, *Aneurolepidium* a *Psathyrostachys*. Dnešní *E. repens* a *E. hispidus* zařadil do rodu *Agropyrum* sekce *Elytrigia* jako *A. repens* a *A. intermedium*. Tzvelev (1976) částečně vychází z Nevského zpracování tribu. *Elymus* pojal také úzce, ale *E. hispidus* a *E. repens* zařadil do rodu *Elytrigia* a ne do rodu *Agropyron*.

4.2. Druhy rodu *Elymus* rostoucí ve střední Evropě

Rod *Elymus* sensu lato, jak je chápán většinou autorů evropských flór, sjednocuje allopolyploidní druhy z tribu *Triticeae* obsahující St genom. Druhy s vyšší ploidií než 6x a zároveň kombinací genomů Ns, E nebo J s genomy St a H, nejsou součástí rodu *Elymus* (Mason-Gamer 2013).

Nejnovější checklist platný pro Českou republiku (Daníhelka et al. 2012) řadí do rodu *Elymus* u nás rostoucí druhy *Elymus canadensis* (pýrovník kanadský), *E. caninus* (pýrovník psí), *E. hispidus* var. *hispidus* (p. prostřední pravý), *E. hispidus* var. *villosus* (p. prostřední chlupatý), *E. repens* subsp. *repens* (p. plazivý pravý), *E. trachycaulus* (pýrovník drsnostéblý) a *E. x̄mucronatus* (kříženec mezi *E. hispidus* a *E. repens*).

Autoři checklistu se rozhodli pro široké pojetí rodu *Elymus*, jak ho prezentují autoři německých a rakouských flór. Pokud by se rozhodli pro užší pojetí rodu na základě genomového složení, museli by odlišit *Elytrigia repens* a *Thinopyrum intermedium*, což by bylo pro praktické použití v terénu složitě použitelné, protože by se 2 morfologicky velmi podobné druhy řadily do jiného rodu. Další důvod byl ten, že stále není známo genomové složení všech druhů rodu *Elymus* (Daníhelka, comm. pers.).

V sousedním Německu rostou tyto druhy rodu *Elymus*: *E. caninus*, *E. obtusiflorus*, *E. hispidus*, *E. athericus*, *E. arenosus*, *E. repens* subsp. *repens*, *E. repens* subsp. *littoreus*, *E. farctus* subsp. *boreoatlanticus*, *E. trachycaulus*, *E. virginicus* a vzácně se vyskytující druhy *E. canadensis*, *E. panormitanus*, *E. scabrus* a *E. sibiricus* (Conert et al. 1998).

V Rakousku (Fischer et al. 2008) rostou tyto druhy rodu *Elymus* s. l.: *E. caninus*, *E. repens*, *E. athericus*, *E. hispidus* var. *hispidus* a *E. hispidus* var. *villosum*.

V Polsku podle checklistu (Mirek et al. 2002) rostou tyto druhy: *E. athericus*, *E. canadensis*, *E. caninus*, *E. farctus*, *E. hispidus* subsp. *barbulatus*, *E. hispidus* subsp. *hispidus* a *E. repens*.

Ve slovenském checklistu (Marhold & Hindák 1998) není rod *Elymus* uváděn, autoři druhy tohoto rodu pojali jako součást rodu *Elytrigia* : *E. intermedia* subsp. *intermedia*, *E. repens* subsp. *caesia*, *E. repens* subsp. *repens* a *E. trichophora* (*Elymus hispidus* subsp. *barbulatus*).

Ve švýcarské Flora Helvetica (Lauber & Wagner 2007) jsou uvedeny tyto druhy rodu *Elymus*: *E. repens*, *E. hispidus*, *E. caninus* a *E. athericus*.

Maďarské dílo (Jávorka & Csapody 1934) uvádí v rodu *Elymus* druhy *E. arenarius*, *E. europaeus* a *E. asper*. Druhy patřící do rodu *Elymus* řadí do rodu *Agropyron* – *A. repens*, *A. caninum*, *A. biflorum* a *A. intermedium*.

4.3 Pýry rostoucí v České republice

V České republice rostou, podle checklistu (Daníhelka et al. 2012) i podle Klíče ke květeně České republiky (Kubát et al. 2002), jen 2 druhy pýrů – *E. hispidus* (obrázek 2) a *E. repens* (obrázek 3) a jejich poddruhy (subspecie).



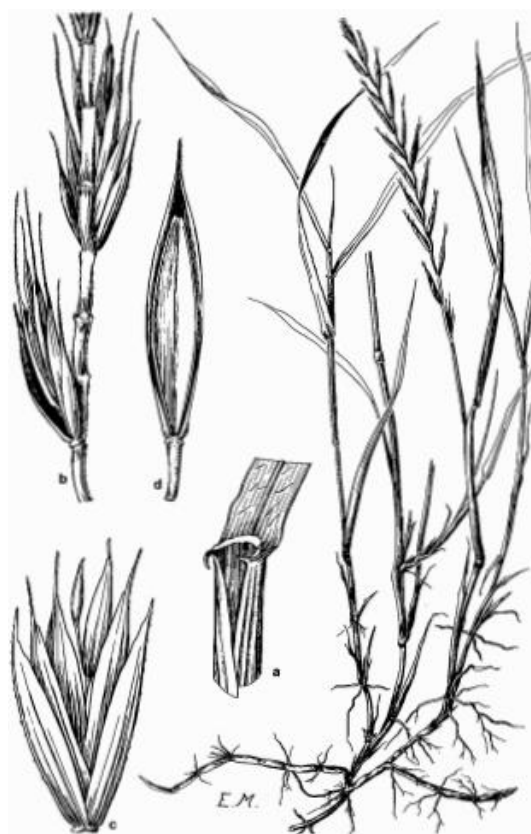
Obrázek 2: *Elymus hispidus*. Převzato z Conert (2000).

V Německu roste invazivní druh *Elymus obtusiflorus*, který popsal Podpěra jako *Triticum ponticum* (Conert 2000). Roste podél řek a cest, proto jeho výskyt můžeme v brzké době očekávat i v České republice.

Löve (1984) zařadil pýr plazivý a pýr prostřední do rodu *Elytrigia* – *E. repens* a *E. intermedia*, Dewey (1984) zařadil pýr plazivý do rodu *Elytrigia* jako *E. repens* a pýr prostřední do rodu *Thinopyrum* jako *Thinopyrum intermedium*, ale řekl, že jsou si tyto druhy genomovým složením velmi blízké. *Thinopyrum* má J-E genomy, *Elytrigia* má genom S, X a *Elymus* má genomy S, H, Y (Dewey 1984).

Dnes je známo, že hexaploidní *Elymus repens* obsahuje genomy St, St a H, kde genom St je od rodu *Pseudoroegneria* a genom H od rodu *Hordeum*. *Thinopyrum intermedium* obsahuje J, J^s a St genomy. Geny od *Thinopyrum intermedium* se vkládají do pěstované pšenice a zvyšují její rezistenci na napadení rzi (Fedak & Han 2005).

Zařazení těchto 2 druhů do rodu záleží na pojetí rodů *Elymus*, *Agropyron*, *Elytrigia* a *Thinopyrum*, kam jsou zařazovány. Ve starších dílech (například Čelakovský 1873, 1879) jsou tyto druhy uváděny jako součást rodu *Triticum*, kam je zařadil Linné (*T. repens*) a Host (*T. intermedium*).



Obrázek 3: *Elymus repens*. Převzato z Conert (2000).

Z pohledu genomového složení je nejpřesnější zařadit pýr plazivý do rodu *Elytrigia* a pýr prostřední do rodu *Thinopyrum*. Morfologicky jsou velmi snadno zaměnitelné, proto je obhajitelné jejich zařazení do jednoho rodu, ať už *Elytrigia* nebo *Elymus*. Také mezi nimi probíhá hybridizace, protože je mezi nimi malá reprodukční bariéra (Mahelka et al. 2005).

Pro ilustraci rozdílů mezi druhy zde uvádím zkrácený popis obou druhů převzatý z Klíče ke květeně České republiky: Pýr plazivý má pluchy špičaté nebo s krátkou osinou, listovou čepel jemně žilnatou a listové pochvy na volném okraji bez brv. Pýr prostřední má pluchy tupé, listovou čepel zřetelně žilnatou a listové pochvy na volném okraji brvité. Další, méně zřetelné, rozlišovací znaky jsou v klasu (Kubát et al. 2002).

Tabulka 3: Zařazení pýru prostředního (x) a pýru plazivého (y) do rodů ve vybraných dílech světa.

části světa	střední Evropa																	
státy	CZ												PL	D				
rody/díla	1	2	3	4	5	6	10	12	26	27	35	46	36	7	11	14	24	25
<i>Elytrigia</i> Desv.									x/y	x/y	x/y					x/y		x/y
<i>Agropyron</i> Gaertn.	x/y					x/y	x/y	x/y									x/y	
<i>Elymus</i> L.												x/y	x/y					
<i>Agropyrum</i> P. B.														x/y	x/y			
<i>Triticum</i> L.		x/y	x/y	x/y	x/y													
<i>Thinopyrum</i> Löve																		

Tabulka 3 – pokračování

části světa	střední Evropa										JE				ZE		
státy	D			A	SK	CH				H	RO	BG	F	I	GB		
rody/díla	29	32	45	41	31	28	30	37	39	8	43	15	19	21	20	42	44
<i>Elytrigia</i> Desv.						x/y					y			y			y
<i>Agropyron</i> Gaertn.							x/y	x/y	x/y	x/y		x/y	x/y				
<i>Elymus</i> L.	x/y	x/y	x/y	x/y	x/y										x/y	x/y	
<i>Agropyrum</i> P. B.																	
<i>Triticum</i> L.																	
<i>Thinopyrum</i> Löve																	

Tabulka 3 – pokračování

části světa	SE	VE					Asie			AO	S. Am.
státy	S	UA	RUS				TR	IR	PRC	NZ	USA
rody/díla	13	18	9	17	23	34	22	16	38	33	40
<i>Elytrigia</i> Desv.	y	x/y		x/y	y	y			y	y	y
<i>Agropyron</i> Gaertn.			x/y				x/y	x/y			
<i>Elymus</i> L.											
<i>Agropyrum</i> P. B.											
<i>Triticum</i> L.											
<i>Thinopyrum</i> Löve										x	x

vysvětlivky k tabulce 3:

Latinský rodový název **pýru prostředního** značí **x**

Latinský rodový název **pýru plazivého** značí **y**

Vysvětlivky k značení částí světa, států a číslům děl viz tabulka 1 na straně 4.

V tabulce (tabulka 3) s řazením pýru plazivého a pýru prostředního do rodů je vidět názorová rozmanitost na to, kam tyto pýry patří. Nejčastější je řazení pýrů do rodů *Agropyron*, *Elytrigia* a *Elymus*.

Agropyron a *Agropyrum* je to samé jméno jen psané řecky nebo latinsky. Další možná varianta je *Agriopyrum*, ta je v tabulce schovaná pod *Agropyrum*, protože měla stejnou autorskou zkratku. Internetová databáze jmen IPNI (<http://www.ipni.org/>, 6. 4. 2014) uvádí rod *Agropyrum* Roemer & Schultes a kombinaci *Agropyrum* P. B. jako neplatnou.

5. Závěr

Na rodech a druzích tribu *Triticeae* bylo od 18. století provedeno mnoho práce v oblasti studia morfologie, anatomie, fyziologie a genomů. Tyto poznatky byly zohledňovány při tvorbě rodové klasifikace tribu různými autory. Každý autor přišel s jinou rodovou klasifikací tribu, někteří potvrzovali rodové klasifikace jiných autorů či je pozměňovali.

Na počátku zkoumání druhů, v 18. a 19. století, se autoři omezovali na morfologickou podobnost druhů stejného rodu a to i proto, že v 19. století nebyla možnost studia genomu. Průkopnické práce studia genomového složení byly prováděny až ve 30. letech 20. století.

Nejpřevratnější rodové koncepce byly vytvořeny na základě genomových složení excerpovaných z literatury nebo zjištěných vlastním výzkumem (Löve 1982, 1984; Dewey 1984). Na ně navazovali další autoři, potvrzovali nebo vyvraceli genomové příbuznosti a přesunovali druhy mezi rody.

V dnešní době jsou 2 tendence – spoléhat se na genomové složení a rody pojímat úzce i za předpokladu, že budou v různých rodech 2 velmi morfologicky podobné druhy, nebo pojímat rody široce, protože ještě zdaleka nejsou známy informace o genomech všech druhů, a tím se této informace vzdávat a rozlišovat rody a druhy jen na základě morfologie.

Obě varianty mají svá pro a proti. Široké pojetí rodů je opatrné, ale ztrácí se v něm informace o rozdílnosti v genomovém složení rodů. Pokud spolu ale druhy různých rodů mohou hybridizovat, nebylo by to až tak irelevantní rozhodnutí. Úzké pojetí rodů s sebou nese riziko tvorby nových malých rodů, které nebudou rozpoznatelné jinak, než jejich studia molekulárními metodami, ale zase budou přesně vystihovat všechny odlišnosti mezi rody.

Na tuto bakalářskou práci naváží v magisterském studiu diplomovou prací, která se bude zabývat variabilitou druhů rodu *Elymus* (*E. repens* a *E. hispidus*) na území Bílých Karpat, se zvláštním zřetelem na lokalitu Čertoryje.

6. Použitá literatura

V knižních publikacích jsou v hranatých závorkách uvedeny strany, na kterých jsou popsány rody řazené do tribu *Triticeae*.

Asay K. H. (1992): Breeding potentials in perennial *Triticeae* grasses Crested wheatgrass. *Hereditas*: 116: 167–173.

Barkworth M. E. (1992): Taxonomy of the *Triticeae*: a historical perspective. *Hereditas*: 14 (4263): 1–14.

Barkworth M. E. & Bothmer R. von (2005): Twenty-one years later: The impact of Löve and Dewey's genomic classification proposal. *Czech J. Genet. Plant Breed*: 41: 3–9.

Barkworth M. E., Capels K. M., Long S., Andeston L. K., Piep M. B [eds.] (2007): Flora of North America, Vol. 24, Oxford University Press, New York, [pp. 238–378]

Baum B. R., Estes J. R. & Gupta P. K. (1987): Assessment of the genomic system of classification in the *Triticeae*. *American Journal of Botany*: 74(9): 1388–1395.

Beauvois A. M. F. J. P. de (1812): Essai d'une nouvelle agrostographie, Fain, Paris

Bentham G. (1882): Notes on Gramineae. *Journal of the Linnean Society, Botany* 19: 14–134.

Berchtold F. G. von & Presl J. S. (1820): O přirozenosti Rostlin, Praha, Krala Wiljma Endersa, [pp. 265]

Ciocârlan V. (2009): Flora Ilustrată a României: Pteridophyta et Spermatophyta, București, Ceres, [pp. 1029–1038]

Clayton W. D. & Renvoize S. A. (1986): Genera Graminum. *Kew Bull., Add. Ser.* 13 (n. v., cit. sec. Barkworth 1992)

Conert H. J., Jäger E. J., Kadereit J. W., Schultze – Motel W., Wagenitz G., Weber H. E. [eds.] (1998): Gustav Hegi Illustrierte Flora von Mitteleuropa, 1. Band, 3. Teil, Berlin, Parey Buchverlag, 3. ed., [pp. 771–843]

Conert H. J. (2000): Pareys Gräserbuch, Die Gräser Deutschlands erkennen und bestimmen, Berlin, Parey Buchverlag, [pp. 224–564]

Cope T. & Gray A. (2009): Grasses of the British Isles, B. S. B. I Handbook No. 13, London, Botanical Society of the British Isles, [pp. 46–90, 480–514]

- Čelakovský L. (1873): *Prodromus der Flora von Böhmens*, 2. Band, Praha, Komitét pro přírodnické vyskoumání Čech, [pp. 712–714]
- Čelakovský L. (1879): *Analytická květena česká*, Praha, F. Tempský, [pp. 115–116]
- Čelakovský L. (1887): *Analytická květena Čech, Moravy a rak. Slezska*, Praha, F. Tempský, 2. ed., [pp. 116–117]
- Čelakovský L. (1897): *Analytická květena Čech, Moravy a rak. Slezska*, Praha a Vídeň, F. Tempský, 3. ed., [pp. 84–86]
- Danihelka J., Chrtek J., Jr., Kaplan Z. (2012): Checklist of vascular plants of the Czech Republic. *Preslia* 84: 647–811, [pp. 668–791]
- Davis P. H. D., Mill R. R., Tan K., [eds.] (1985): *Flora of Turkey and the East Aegean Islands*, Vol. 9, Edinburgh, Edinburgh University Press, [pp. 204–272]
- Dewey D. R. (1984): The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae*. In: Gustafson J. P. [ed.]: *Gene Manipulation in Plant Improvement*. Plenum Publishing, New York, U. S. A., [pp. 209–279]
- Domin K. (1935): *Plantarum Čechoslovakiae enumeratio (species vasculares indigenas et introductas exhibens)*, Praha, *Preslia*, 12–15, [pp. 42–43]
- Dostál J. (1950): *Květena ČSR a ilustrovaný klíč k určení všech cévnatých rostlin, na území Československa planě rostoucích nebo běžně pěstovaných*, Vol. 3, Praha, Československá botanická společnost, [pp. 1989–2003]
- Dostál J. (1989): *Nová květena ČSSR*, Vol. 2, Praha, Akademie, [pp. 1358–1368]
- Dostál J. & Červenka M. (1992): *Velký klíč na určovanie vyšších rastlín II*, Bratislava, Slovenské pedagogické nakladateľstvo, 1. ed., [pp. 1392–1401]
- Dumortier B. C. J. (1823): *Observations sur les Graminées de la flore Belgique*, Tournay, J. Casterman, [pp. 91]
- Durand T. (1888): *Dasypyrum. Index Gen. Phan.*: 504
- Edgar, E. & Connor, H. E. (2000): *Flora of New Zealand*, Vol. 5, Lincoln, Manaaki Whenua Press, [pp. 376–418]
- Fatih A. M. (1983): Analysis of the breeding potential of wheat-*Agropyron* and wheat-*Elymus* derivatives. *Hereditas* 98: 287–295 (n. v., cit. sec. Heslop-Harrison 1992)
- Fedak G. & Han F. (2005): Characterization of derivatives from wheat-*Thinopyrum* wide crosses. *Cytogenetic and Genome research*: 109 (1-3): 360–367

- Fischer M. A., Oswald K., Adler W. (2008): Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol, Linz., Biologiezentrum der Oberösterreichische Landesmuseen, 3. ed., [pp. 1197–1200]
- Forster B. P., Gorham J., Miller T. E. (1987): Salt tolerance of an amphiploid between *Triticum aestivum* and *Agropyron junceum*. *Plant Breeding* 98: 1-8 (n. v., cit. sec. Heslop-Harrison 1992)
- Forster B. P., Miller T. E., Law C. N. (1988): Salt tolerance of two wheat – *Agropyron junceum* disomic addition lines. *Genome* 30: 559–564 (n. v., cit. sec. Heslop-Harrison 1992)
- Gaertner J. (1770): Observationes et Descriptiones Botanicae. *Novi Commentarii Academiae Scientiarum Imperialis Petropolitanae* 14: (1): 540
- Goncharov N. & Golovkina K. (2009): Taxonomy and molecular phylogeny of natural and artificial wheat species. *Breeding science*: 59: 492–498.
- Guinochet M. & Vilmorin R. de (1978): Flore de France, fasc. 3, Paris, Centre national de la recherche scientifique, [pp. 956–968]
- Hackel E. (1887): *Gramineae*. In: The True Grasses by E. Hackel (1890), translated from Die Natürlichen Pflanzen Familien by F. Lamson-Scribner and Effie A. Southworth, New York, Henry Holt and Company
- Hegi G. (1906): Illustrierte Flora von Mittel – Europa, 1. Band, München, Carl Hanser Verlag, 1. ed., [pp. 382–402]
- Hegi G. (1936): Illustrierte Flora von Mittel – Europa (bearbeitet und herausgegeben von Dr. Karl Suessenguth), 1. Band, München, Verlag von J. F. Lehmann, 2. ed., [pp. 477–520]
- Heslop-Harrison J. (1992): Molecular cytogenetics, cytology and genomic comparisons in the *Triticeae*. *Hereditas*: 116: 93–99
- Hitchcock A. S. (1951): Manual of the grasses of the United States (ed. 2, rev. by A. Chase). - *U. S. D. A. Misc. Publ. 200*, [pp. 230–278]
- Holmberg O. R. (1926): Ueber die Begrenzung und Einteilung der Gramineen-Tribus *Festuceae* und *Hordeae*. *Bot. Not.*: 69-80 (n. v., cit. sec. Barkworth 1992)
- Humboldt A. von (1790): Observatio critica de Elymi hystricis caractere. *Magazin für die Botanik* 3, 7: 58
- Hylander N. (1953): Nordisk Kärnväxtflora, Sveriges, Norges, Danmarks, Östfennoskandias, Islands och Färöarnas, Kärnkryptogamer och Fanerogamer, Stockholm, Almqvist & Wiksell, [pp. 362–387]

- Charkevicz S. S. (1985): *Plantae vasculares orientis extremi sovietici*, Vol. 1., Leningrad, Nauka, [pp. 110–141]
- Jäger E. J. (2011): *Exkursionsflora von Deutschland*, Vol. 3., Heidelberg, Spektrum Akademischer Verlag, 20. ed., [pp. 259–265]
- Jaubert H. F. & Spach E. (1850 – 1853): *Illustrationes Plantarum Orientalium* 4: 26. (n. v., cit. sec. Komarov 1934)
- Jávorka S. & Csapody V. (1934): *A Magyar Flóra Képekben (Iconographia Florae Hungaricae)*, Budapest, Studium, [pp. 46–51]
- Jordanov D., Kitanov B., Văleb St. (1963): *Flora na narodna republika Bălgarija (Flora Reipublicae Popularis Bulgaricae)*, Sofija, Bălgarskata akademija na naukite (*Aedibus academiae scientiarum Bulgaricae*), [pp. 446–483]
- Kihara H. (1930): Genomanalyse bei *Triticum* und *Aegilops*. I. Kihara, H., und L. Nishiyama, Genomaffinität in tri-, tetra- und pentaploiden Weizenbastarden. *Cytologia* 1: 263–284. (n. v., cit. sec. Löve 1982)
- Kihara H. (1975): Origin of cultivated plants with special reference to wheat. *Seiken Zihô* 25: 1–24 (n. v., cit. sec. Löve 1982)
- Koeler G. L. (1802): *Descriptio Graminum in Gallia et Germania tam sponte nascentium quam humana Industria copiosius provenientium*, Francofurti ad Moenum, Vorentropp et Wenner, [pp. 328]
- Koch K. (1848): Gramineae. *Linnaea* 21(4): 365–609.
- Komarov V. L. (1934): *Flora URSS*, Vol. 2 (*Flora Unionis Republicarum Sovieticum Socialisticarum*), Iedatel'stvo akademii nauk (*Academiae Scientiarum URSS*), Leningrad, [pp. 590–728]
- Kubát. K., Hrouda L., Chrtěk J. jun., Kaplan Z., Kirschner J., Štěpánek J. [eds.] (2002): *Klíč ke květeně České republiky. [Key to the flora of the Czech Republic.]*, Praha, Academia, [pp. 851–854]
- Kunth C. S. (1815): *Considérations générales sur les Graminées*, Paris, Chez G. Dufour (n. v., cit. sec. Yen & Yang 2009)
- Lauber K. & Wagner G. (1996): *Flora Helvetica (Flora der Schweiz)*, Bern, Haupt, 1. ed., [pp. 1372–1388]
- Lauber K. & Wagner G. (1998): *Flora Helvetica (Flora der Schweiz)*, Bern, Haupt, 2. ed., [pp. 1372–1388]
- Lauber K. (2004): *Flora alpina*, Vol. 1, Bern, Haupt, [pp. 928–938]
- Lauber K., Wagner G. (2007): *Flora Helvetica*, Bern, Haupt, 4. ed., [pp. 1380– 1396]

- Linnaeus C. (1753): *Species Plantarum*. Facsimile edition.
- Löve Á. (1982): Generic Evolution of the Wheatgrasses, *Biol. Zbl.* 101: 199–212
- Löve Á. (1984): Conspectus of the Triticeae. *Feddes Repertorium*. 95: 7-8: 425–521
- Malyshev L. I. & Peschkova, G. A. [eds.] (2001): *Flora of Siberia*, Vol. 2, Enfield, NH, Science Publishers, Inc., [pp. 11–53]
- Mansfeld R. (1986): *Verzeichnis Landwirtschaftlicher und Gärtnerischer Kulturpflanzen (ohne Zierpflanzen)*, Vol. 3, Berlin, Akademie, 2. ed., – Verlag, [pp. 1428–1469]
- Marhold K. & Hindák F. [eds.] (1998): Checklist of non – vascular and vascular plants of Slovakia, Bratislava, Veda, [pp. 348–664]
- Mason-Gamer R. J. (2013): Phylogeny of a genomically diverse group of *Elymus* (*Poaceae*) allopolyploids reveals multiple levels of reticulation. *PLoS ONE* 8(11): e78449.
- McNeill, J. et al. (2012): *Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* (Melbourne Code). *Regnum Vegetabile* 154. Koeltz Scientific Books.
- Melderis (1980): Tribe *Triticeae* Dumort. 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*, Vol. 5, Cambridge, Cambridge University Press, [pp. 190–206]
- Mirek Z, Piękoś – Mirkowa H., Zajac A., Zajac M. (2002): Flowering plants and pteridophytes of Poland a checklist, W. Szafer Institute of Botany, Kraków, *Biodiversity of Poland*, vol. 1, [pp. 24, 25, 91, 91, 94, 151, 180]
- Nevski S. A. (1933): Agrostological studies. IV. On the tribe *Hordeae* Benth. *Akademia Nauk SSR Botan. Inst. Trudy* I: 9–32 (n. v., cit. sec. Barkworth 1992)
- Nevski S. A. (1934): Tribe XIV. *Hordeae* Benth. In: Komarov, V. L. (1934): *Flora URSS*, Vol. 2 (*Flora Unionis Republicarum Sovieticum Socialisticarum*), Akademii nauk (*Academiae Scientiarum URSS*), Leningrad, [pp. 590–728]
- Opiz P. M. (1836): *Oekonomisch – technische Flora Böhmens* (In ökonomisch – technischer Hinsicht bearbeitet von F. Grafen von Berchtold, in botanischer von P. M. Opiz), 1. Teil, 2. Band, Prag, [pp. 266–486]
- Pignatti S. (1982): *Flora D'Italia*, Vol. 3, Bologna, Edagricole, [pp. 532–543]
- Polívka, Fr. (1902): *Názorná květena zemí koruny české*. Olomouc, R. Promberger, Vol. 4, [pp. 409–436]
- Prokudin Ju. N., Vovk A. G., Petrova O. A., Ermolenko E. D., Verničenko Ju. V. (1977): *Zlaki Ukrainy*, Kiev, Naukova dumka, [pp. 48–119]

- Rafinesque C. S. (1819): Prodrôme des nouveaux genres des plantes observés en 1817 et 1818 dans l'intérieur des États-Unis d'Amérique. *J. Phys. Chim. Hist. Nat. Arts* 89: 96–107 (n. v., cit. sec. Barkworth 1992)
- Rechinger K. H. (1971): Flora des iranischen Hochlandes und der umrahmenden Gebirge (Persien, Afghanistan, Teile von West-Pakistan, Nord Iraq, Azerbaidjan, Turkmenistan), Graz, Akademische Druck – u. Verlagstalt, No. 70/30, [pp. 147–243]
- Rothmaler W. (1963): Exkursionsflora von Deutschland, kritischer Ergänzungsband Gefäßpflanzen, Berlin, Volk und Wissen volkseigener Verlag, [pp. 47–51]
- Schubert R., Werner K., Meusel H (Begründet von Prof. Dr. Werner Rothmaler) (1987): Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD, Vol. 2, Berlin, Volk und Wissen, 13. ed., [pp. 583–585]
- Spenner F. C. L. (1825): Flora Friburgensis et regionum proxime adjacentium. Friburgi Brisgoviae. [pp. 155–170]
- Stace C. (2010): New flora of the British Isles, Cambridge, Cambridge University Press, 3.ed., [pp. 1047–1055]
- Steudel E. G. von (1855): Synopsis Plantarum Glumacearum, Vol. 1, Stuttgartiae [pp. 237]
- 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, Vol. 5, Cambridge, Cambridge University Press, [pp. 190–206]
- Tzvelev N. N. (1976): Poaceae URSS (Zlaki SSSR), Leningrad, Nauka, [pp. 105–206]
- Yen C. & Yang J. L. (2009): Historical review and prospect of taxonomy of tribe *Triticeae* Dumortier (Poaceae). *Breeding science*: 59: 513–518
- Yen C., Yang J., Yen Y. (2005): Hitoshi Kihara, Áskell Löve and the modern genetic concept of the genera in the tribe *Triticeae* (Poaceae). *Acta Phytotax. Sin.*: 43 (1): 82–93
- Zhengyi W., Raven P. H., Deyuan H. [eds.] (2006): Flora of China, Vol. 22, Beijing, Science Press, [pp. 386–444]