Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie

Veronika Rubešová

Geometrická morfometrika tvaru a symetrie květních struktur - ekologický a evoluční význam

Geometric morphometrics of shape and symmetry of flower structures - ecological and evolutionary significance

Bakalářská práce

Školitel: doc. RNDr. Jiří Neustupa, PhD.

Praha, 2018

Poděkování:

Ráda bych poděkovala především svému školiteli Jiřímu Neustupovi za jeho cenné rady, skvělé vedení a velkou trpělivost. Dále bych ráda poděkovala i svým rodičům za podporu ve studiu.

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, 10. května 2018

Podpis:

Abstrakt

V mé bakalářské práci se zabývám literární rešerší na téma geometrické morfometrie, jejího využití pro zkoumání květních symetrií a ekologických i evolučních významů květní symetrie. V první části přináším popis metod a využití geometrické morfometriky. Druhá část se věnuje popisu hlavních typů květní symetrie. Další části zahrnují morfometrické výzkumy určitých linií. Mnoho studií zahrnuje druhy rostlin z čeledi *Brassicaceae.* Poslední kapitola shrnuje moderní metody morfologického výzkumu a jejich možnosti využití v budoucích výzkumech.

Klíčová slova: geometrická morfometrika, květní symetrie, analýza tvaru, opylovači, květ, krytosemenné rostliny

Abstrakt

I did a research of relevant literature on geometric morphometrics, its usage for a study of floral symmetry, and ecological and evolutionary significance of floral symmetry in general. Description and application of morphometric methods is included in the first part of the thesis. Then, the main types of floral symmetries are described and illustrated. Morphometric studies on several model floral lineages are discussed in subsequent parts of this bachelor thesis. Many of the studies are made on some species of family *Brassicaceae.* Modern morphometric methods and perspectives of their application in floral research are presented in the last chapter.

Key words: geometric morphometrics, flower symmetry, shape analysis, pollinators, flower, angiosperms

Obsah

1. Úvod 1
2. Co je geometrická morfometrika 2
2.1 Tradiční morfometrie 2
2.2 Geometrická morfometrika 3
2.2.1 Metoda bodová - landamarks 3
2.2.2 Prokrustovská super(im)pozice 4
2.2.3 Thin plate spline (TPS) - metoda ohebných pásků 5
2.2.4 Analýza relativních deformací - Thin Plate Spline Relative Warps (TPS RWs) 6
2.2.5 Tvaroprostor – morphospace 6
3. Základní typy květních morfologií 6
3.1 Morfologie podle uspořádání květních částí 7
3.2 Morfologie podle počtu kruhů květních orgánů 7
3.3 Morfologie podle počtu okvětních lístků 7
3.4 Morfologie podle typu květních obalů 8
3.5 Morfologie podle symetrie koruny 9
4. Plasticita květních struktur v evoluční historii vybraných linií 9
5. Evoluce květních symetrií 11
6. Vztah mezi variabilitou květních morfologií a jejich atraktivitou pro opylovače 13
6.1 Opylování 13
6.1.1 Hmyz 14
6.1.2 Ptáci 14
6.1.3 Savci 15
6.1.4 Plazi 15
6.1.5 Měkkýši 16
6.2 Studie vztahu k opylovačům 16
7. Shrnutí perspektiv výzkumu květní morfologie pomocí geometrické morfometriky 17
7.1 3D modely 17
7.1.1 CT skener 17
7.1.2 MRI 18
7.2 GM a fylogenetické analýzy 18
7.3 Umělá inteligence 18
8. Závěr 18
9. Použitá literatura: 20

Seznam zkratek

GM – geometrická morfometrika

PCA – principal component analysis – analýza hlavních komponent

PC – principal component – hlavní komponent

TPS – thin plate spline

CT – computer tomography – výpočetní tomografie

MRI – magnetická rezonance

DNA – deoxyribonukleová kyselina

1. Úvod

Tvar je základem pro biologický popis od pradávna (Macleod, 2017). Morfologie bývala před objevem a rozšířením genetických analýz vrcholnou vědou, kterou se učili všichni biologové. Morfologický popis byl hlavním vodítkem pro určení druhů a příbuznosti. Ve 20. století došlo k velmi rychlému rozvoji genetiky. Genetické analýzy začínaly být reálně proveditelné a na morfologii se zapomínalo jako na pozůstatek minulosti. Dnes se dělají genetické analýzy v obrovském měřítku a takřka na počkání. Některé druhy dnes známe jen podle DNA, většinou se jedná o bakteriální či archeální druhy ze dna moře apod., reálně je nikdy nikdo nepozoroval. Morfometrie by se tedy mohla zdát mrtvou vědou, která již není zapotřebí a hodí se jen pro vyhynulé druhy, ale jen do té doby než u nich také nalezneme vzorek genetické informace. Jenže ani DNA není nesmrtelná. U zkamenělin by podle tohoto mylného názoru přežila tradiční morfologie. Nesmíme, ale zapomenout, že organizmus nejsou jen geny. Nejedná se jen o genotyp, ale i o fenotyp. Podobu organizmu formuje i jeho prostředí. Morfologie souvisí také s fenomény, které se týkají existence živých organismů. Zabývá se tedy i kompeticí, fitness, kooperací atd.

Největším problém klasické morfologie bývala asi její subjektivnost (Macleod, 2017). Oblé korunní lístky nebo nízké čelo si přeci jen každý může představit mírně odlišně. Dva lidé budou to samé hodnotit různě.

Naštěstí nebyla analýza tvaru zapomenuta, ale byla vzkříšena. Morfologie a její grafický popis se spojil se statistikou. Tak se zrodila tzv. geometrická morfometrika, která vkročila do nové éry (Adams et al., 2004). Měření a hodnocení se stává díky statistice objektivní. Geometrická morfometrika dobývá své místo v moderním vědeckém světě. Geometrická morfometrika je v 21. století rozvinutá metoda. Existují pro ni specializované programy. Rozvíjí se i možnosti pro 3D zobrazení a následné hodnocení tvaru (van der Niet et. al, 2010). Dnes se geometrická morfometrika pomalinku začíná rozšiřovat i mimo řady biologů, je využívána ve zdravotnictví, kde ji lékaři využívají k analýze drobných změn například ve tvaru mozku při nějaké chorobě či nádoru.

Byť by se mohlo zdát, že geometrická morfometrie s genetickými analýzami budou nesmiřitelnými protivníky, není tomu tak. Znalost příbuznosti se dá využít pro tvorbu tzv. phylomorhospace. Tvaroprostor znázorňuje všechny možné tvary ve svých dimenzích. Nezobrazuje ovšem dimenzi fitness. Pouze málo z možných tvarů v přírodě skutečně existuje. Spojením s fylogenetickým stromem vznikne phylomorphospace, kde díky fylogenetickému

stromu vyznačíme tu existující část, ze všech možných kombinací. Geometrická morfometrika nám dnes ruku v ruce s genetickými analýzami pomáhá popsat svět kolem nás.

2. Co je geometrická morfometrika

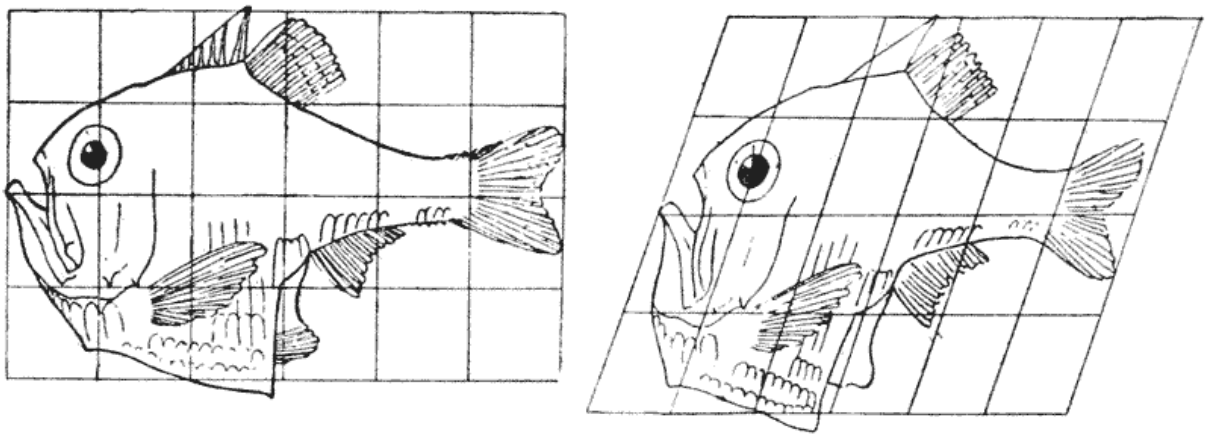
Geometrická morfometrika je soubor různých metod používaných k analyzování tvarů, testování hypotéz o vztahu biologických tvarů a fylogenetické příbuznosti organismů či ekologických faktorů. Dnes se používá ve všech možných biologických disciplínách od botaniky po antropologii (Adams et al., 2004; Klingenberg, 2015).

Pro tvarovou analýzu je třeba uvést definici pro tvar. Definujeme si tedy tvar podle Davida Kendalla. Tvar je vše, co nám zbyde po odfiltrování pozice, rotace a měřítka. Tvar je tedy nezměnitelný otočením, převrácením a změnou velikosti.

2.1 Tradiční morfometrie

Před vznikem geometrické morfometriky se využívalo od 19. století tzv. tradiční morfometrie. Existovaly 2 různé přístupy k morfometrii. První byl statistický. Měřily se především lineární veličiny, jako například délky, úhly a plochy (Adams et al., 2004; Mitteroecker et al., 2013).Využívalo se vícerozměrné analýzy. Provádí se třeba principal component analysis (PCA) - analýza hlavních komponent a ji rozšiřující faktorová analýza. Obě metody slouží k redukování počtu proměnných (Adams et al., 2004; Macleod, 2017; Zelditch et al., 2004). Analýza hlavních komponent používá transformaci vektorového prostoru pro zmenšení dimenzionality velkých souborů dat (Jolliffe, 2005). Celý set dat může být popsán pouze několika málo proměnnými tzv. hlavními komponenty (PC). Statistický přístup je znám svými protagonisty Francisem Galtonem, Karlem Pearsonem a Julianem Huxleym.

Poněkud odlišným směrem byl deformační přístup. Snažil se o grafické znázornění tvarových rozdílů pomocí transformace pravoúhlé sítě kartézských souřadnic (Macleod, 2017; Zelditch et al., 2012). Tato technika se již dříve velmi rozvinula díky umění. Využívala se již v renezanci pro realistickou kresbu, díky tomu měli obrazy konečně realisticky vypadající tváře. Mřížky se využívaly i pro zobrazení perspektivy. Známým pro své mřížky pro deformace obličejů lidí byl malíř Albrecht Dürer (Macleod, 2017). Pro použití deformačních mřížek neexistoval formální matematický základ a mřížky se tedy kreslily v podstatě od ruky. Nejznámějším protagonistou byl jistě D'Arcy Thompson, který transformační mřížky použil pro znázornění morfologických rozdílů například mezi příbuznými druhy ryb (Obr. 1) (Thompson, 1917).



Obrázek 1 deformační mřížka

Obr. 1 Ryba na levém obrázku patří do rodu *Argyroplecus*, ryba na pravém obrázku je ryba z rodu *Sternoptyx.* Obr. 1 byl převzat z D'Arcy Thompsonovy knihy O růstu a formě (Thompson, 1917).

2.2 Geometrická morfometrika

Až v 80. letech 20. století se oba postupy spojily a vznikla geometrická morfometrika. Významnými protagonisty teorie geometrické morfometriky byli David Kendall, Fred Bookstein a Colin Goodall. Po jejím vzniku se k základnímu korpusu geometricko-morfometrických metod (Macleod, 2017; Rohlf & Slice, 1990) připojily stále sofistikovanější statistické postupy. Došlo k tzv. "revoluci v morfometrice" (Rohlf & Marcus, 1993). Ve velkém se začalo využívat k analýze tvaru statistických metod. S rozvojem výpočetní techniky a grafického zobrazení ve 21. století následuje vznik a vývoj specializovaných statických a grafických programů pro geometrickou morfometriku (Rohlf et al., 2013; Klingenberg, 2011). Mezi dnes používané patří Morpho J, programy z okruhu TPS a jiné. Výpočty se dají provádět i v klasických statistických programech jako R. Velmi příznivou vlastností těchto programů je, že jsou zdarma a tedy i dobře dostupné. Například R má volně dostupné různé balíčky pro různé účely, což je další výhoda. Člověk si je sice může naprogramovat sám, ale díky sdílení těchto balíčků může získat i vylepšení, která by sám vytvořit neuměl.

2.2.1 Metoda bodová - landamarks

Tento přístup tvoří jádro geometrické morfometriky. Na zkoumaném objektu se na výrazných místech vynesou body tzv. landmarky. Mezi objekty zkoumání jsou landmarky biologicky či alespoň geometricky homologické body, podle kterých se mohou objekty navzájem porovnávat (Adams et al., 2004).

Problém při vyhodnocování symetrie květů landmarky je u rostlin variabilním počtem květních částí především okvětních lístků. Druhým velkým problémem jsou křehké rostliny, které nelze bez poškození struktury nasnímat.

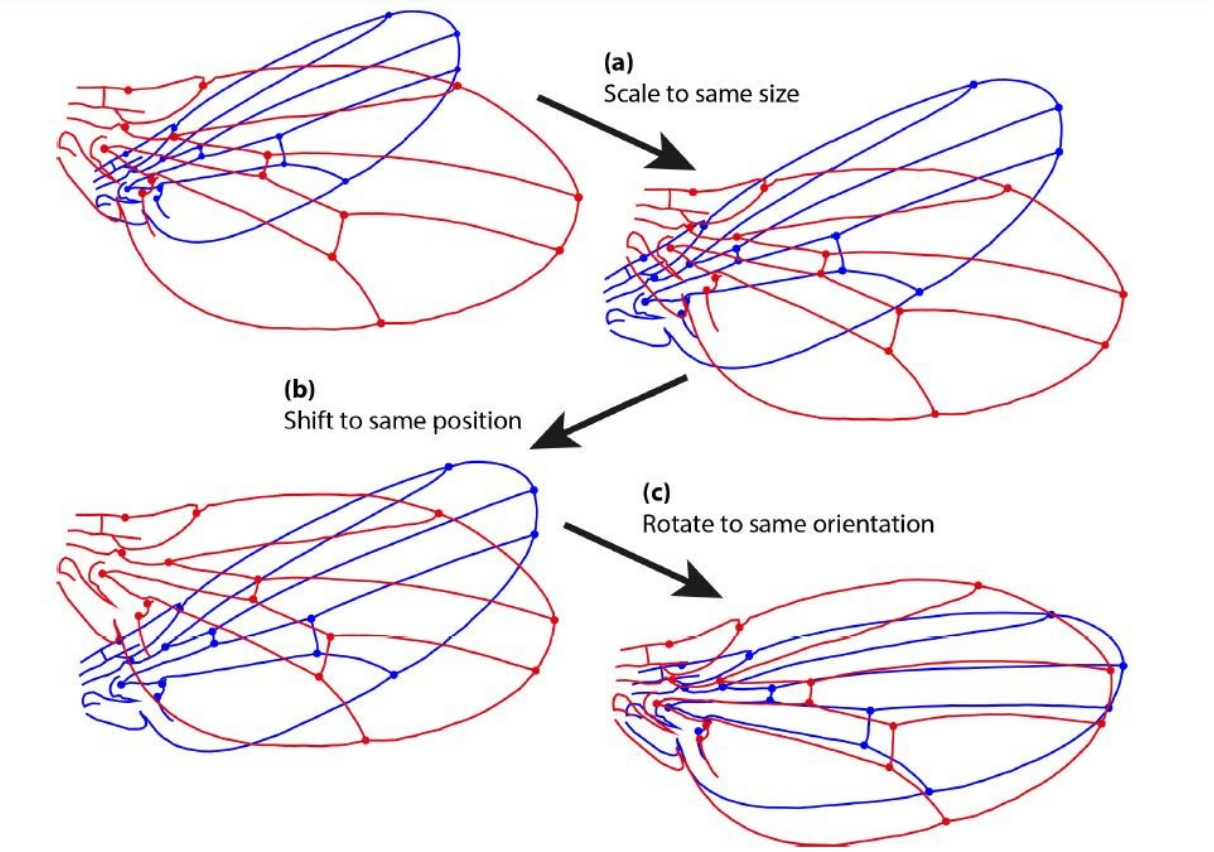
Ještě existují tzv. semilandmarky, které nemají přesně určenou pozici, jejich sekvence definuje křivku, např. obrys analyzovaného objektu. Semilandmarky se při super(im)pozici mohou mírně pohybovat, čímž se optimalizuje jejich poloha (Macleod, 2017).

2.2.2 Prokrustovská super(im)pozice

Prokrustovská super(im)pozice slouží k porovnání tvarů (Klingenberg, 2015; Rohlf & Slice, 1990). Odfiltruje se tedy vliv pozice, rotace a velikosti. V rámci analyzovaného objektu se vypočítá jeho centroid. Centroid je geometrický střed objektu. Všechny objekty určené k analýze se položí centroidy na sebe. Tím se odstraní se vliv pozice. Poté se objekty rotují tak, aby homologní body na okrajích objektů, měly mezi sebou, co nejmenší vzdálenost. Tato úprava se také nazývá Generalized Least squares (GLS) optimization. Máme tedy nejmenší vzdálenost druhých mocnin vzdáleností mezi jednotlivými homologními body. Takto je odstraněn vliv rotace. Musíme odstranit i vliv velikosti. Dosáhneme toho tak, že vypočítáme průměrnou centroidovou vzdálenost pro každý objekt. Centroidová vzdálenost je průměrná vzdálenost od okraje objektu k jeho centoidu. Všem objektům je nastavena stejná centroidová vzdálenost. Kroky mohou probíhat v různých programech v jiném pořadí. Zůstane nám jen rozdíl v tvaru. Vzniknou mám tzv. prokrustovské souřadnice, což jsou nové tvarové souřadnice .

Vytvoříme průměrný referenční objekt tzv. konsenzus, od něhož mají všechny objekty minimální vzdálenost. S konsenzem se pak objekty porovnávají. Výsledky superpozičních analýz mohou být znázorněny jako vektory odchylek jednotlivých bodů od homologních bodů na referenčním objektu nebo jiném objektu proti kterému ho porovnáváme.

Prokrustovská super(im)pozice nedokáže plně vyhodnotit složité tvary a lokální deformace, přicházíme tím o některé informace. Na druhou stranu je snadno proveditelná, takže výborně poslouží pro předběžné analýzy a je základem pro složitější metody geometrické morfometriky.



Obrázek 2 Super(im)pozice

Obr. 2 Super(im)pozice odstraní vliv pozice, velikost a rotace. Zobrazí nám jen rozdíly ve tvaru. Obrázek 2 je převzat z Analyzing Fluctuating Asymmetry with Geometric Morphometrics: Concepts, Methods, and Applications (Klingenberg, 2015).

2.2.3 Thin plate spline (TPS) - metoda ohebných pásků

Metody geometrické morfometrie jsou ve své podstatě deformační. Můžeme jimi rozlišit uniformní (afinní) od neuniformních (neafinních) deformací. Uniformní deformace probíhá podél jedné z ortogonálních os. Zachovává se rovnoběžnost přímek. Neuniformní deformace jsou lokální deformace pravoúhlé sítě, kde se rovnoběžnost přímek nezachovává. Nejpůvodnější je metoda ohebných pásků.

Metodou ohebných pásků, kterou formálně vytvořil Fred Bookstein, se zobrazí tvarové změny mezi dvojicí objektů (Bookstein, 1992). Jedná se o interpolarizační funkci, počítá i se změnami v morfologii těch částí objektů, jež se nalézají mezi landmarky. Vychází z myšlenky souřadnicové sítě a v ní referenčního objektu na nekonečně velkém a tenkém kovovém pásku, který se dá zprohýbat či natáhnout přesně do tvaru cílového objektu. Rozdíly jsou zobrazeny lokálními deformacemi pravoúhlé sítě. Oproti Thopsonovu deformačnímu přístupu je zde prohýbán objekt, nikoli síť, ta slouží pro zobrazení deformace. TPS je

na rozdíl od Thompsonovy deformační mřížky objektivní, každý bod má v mřížce určené své místo.

2.2.4 Analýza relativních deformací - Thin Plate Spline Relative Warps (TPS RWs)

Klíčovou metodou pro znázornění variability ve tvaru v rámci skupiny objektů je analýza relativních deformací (RWA) (Zelditch et al., 2012). Je obdobou analýzy hlavních komponent (PCA), relativní deformace představují vektory z matice deformační energie. Čím lokálnější deformace, tím je potřeba vyšší energie. Výsledné deformace sítě zobrazují, jak daný objekt vypadá, když jsou na opačných koncích jedné z os umístěny hodnoty relativních deformací a zároveň se nachází v nulové pozici proti ostatním osám. Pro každou relativní deformaci lze vypočítat procento celkové variance a skóre relativních deformací. Potřebné je vytvořit referenční objekt pro porovnání.

K testování rozdílů mezi skupinami v rámci prostoru relativních warpů se pak využívá např. Hotellingova T^2 testu, použitelného pro dvě skupiny znaků nebo pro více skupin vícerozměrné analýzy rozptylu (MANOVA). Pro výpočet kovariance mezi tvarem a spojitými proměnnými vypočítáme vícerozměrnou regresi nebo metodu částečných nejmenších čtverců (PLS – partial least squares).

2.2.5 Tvaroprostor – morphospace

Další zajímavou možností je tvaroprostor. Jedná se o grafické znázornění možných fenotypů organismů v matematickém mnohorozměrném prostoru, typicky Euklidovského typu. Obvykle se jedná o multidimenzionální prostor, protože objekty se navzájem liší v mnoha vlastnostech (Chartier et al., 2017; Mitteroecker & Huttegger, 2009). Není v něm zahrnutá dimenze fitness. V prostoru jsou různé fenotypy, ale ne všechny skutečně existují, některé mají nulové fitness. Existuje ještě možnost spojit tento prostor s fylogenetickým stromem, vzniklým na základě rozborů DNA, a vytvořit tzv. phylomorphospace. Zde se nám ukáží existující morfologie. Těch je zpravidla pouze malé procento.

3. Základní typy květních morfologií

Květ je jistě všem dobře známým objektem. Květ je orgán sloužící k pohlavnímu rozmnožování semenných rostlin, v užším slova smyslu k rozmnožování krytosemenných rostlin. Vyrůstá na květní stopce. Skládá se z květního lůžka, kališních lístků, korunních lístků, tyčinek a pestíku s bliznou. Pokud nejsou rozlišeny kališní a korunní lístky, nazýváme nerozlišené květní obaly okvětím. Části květu mohou být i zmnožené. Obaly mohou dokonce

chybět. Květ může být jednopohlavný, máme květy samčí a samičí, nebo častěji květ oboupohlavný. Může být opylován živočichy, větrem a výjimečně i vodou. Květy jsou velmi variabilní, co se velikosti týče. Nejmenším květem, který není téměř vidět, je květ, který má jen 0,5 mm. Takovým květem se může chlubit *Wolffia*. *Rafflesia* se naopak pyšní květem měřícím až metr v průměru. Květy mohou vyrůstat jednotlivě nebo dohromady v jednom místě a tvořit květenství. Květenství se dělí na vrcholičnatá a hroznovitá (Bell, 1991; Simpson, 2010; Slavíková, 2002).

3.1 Morfologie podle uspořádání květních částí

Spirální (acyklické) uspořádání je nejspíše evolučně původnější. Všechny květní části jsou uspořádány do spirály. Jako příklad uvádím *Calycanthus floridus* nebo rod *Magnolia*. Opak spirálního uspořádání je cyklické uspořádání (Simpson, 2010; Slavíková, 2002). Všechny květní části jsou umístěny v kruzích. Příkladem může být *Hibiscus*. Kombinací či mezičlánkem mezi těmi to dvěma je spirocyklické (hemicyklické) uspořádání. Kalich a koruna jsou uspořádány v kruzích, ale andreceum a gyneceum jsou uspořádány ve šroubovici. Příkladem může být rod *Ranunculus*.

3.2 Morfologie podle počtu kruhů květních orgánů

Květními orgány se zde myslí kališní lístky, korunní lístky, andreceum a gyneceum. Pentacyklické květy jsou nejčastější. Příkladem může být rod *Lilium* nebo rod *Silene*. U těchto rostlin je jeden kruh kališních a jeden kruh korunních lístků, dva kruhy tyčinek a jeden kruh gynecea. Vyskytují se i květy tetracyklické a hexacyklické (Slavíková, 2002).

Mají-li ve všech kruzích stejný počet částí, jedná se o květy stejnočetné neboli izomerické. V evoluci došlo ke snižování počtu členů v kruzích, především andrecea a gynecea. Vznikly tak květy nestejnočetné neboli anizomerické.

3.3 Morfologie podle počtu okvětních lístků

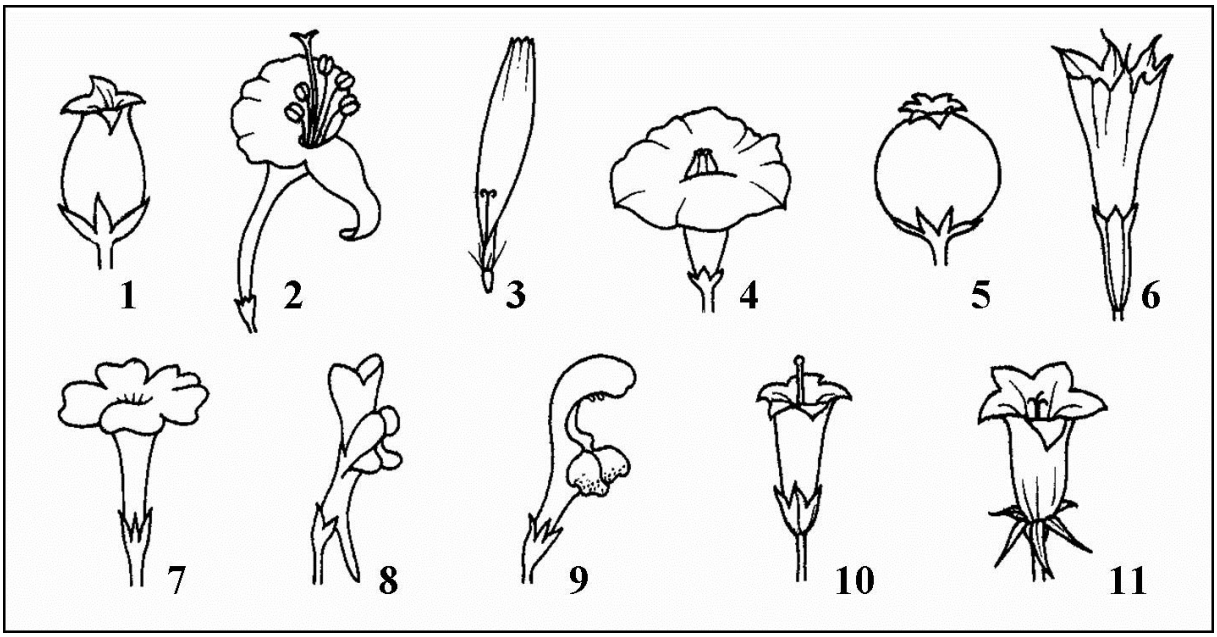
Dvojčetné – počet lístků je 2 nebo násobek 2. Dvojčetnost je výjimečná, vyskytuje se například u *Cabomba aquatica*. Trojčetné (trimerické) - počet lístků je 3 nebo násobek 3. Trojčetnost se vyskytuje především u jednoděložných rostlin (Simpson, 2010; Slavíková, 2002). Jako příklad uvádím *Lilium martagon*. Čtyřčetné – počet lístků 4 nebo násobek 4. Čtyřčetné květy má čeleď *Brassicaceae*. Pětičetné (pentamerické) – se vyskytují většinou u dvouděložných rostlin. Počet lístků je 5 nebo násobek 5. Pětičetné květy má například

Hibiscus, *Fragaria*. Mnohočetné – počet lístků v jednom květu 6 a více, mají některé rostliny z čeledi *Magnoliaceae*.

3.4 Morfologie podle typu květních obalů

Květními obaly jsou kalich a koruna (Bell, 1991; Simpson, 2010; Slavíková, 2002). Ne všechny rostliny ovšem mají oba dva typy. Květy mohou být bezobalné (apochlamydní, achlamydní). Takové květy má například *Salix*. Většinou se jedná o květy větrosprašné. Častěji ovšem bývají obalené. Stejnoobalné (homochlamydní) květy nemají rozlišitelný kalich a korunu, tvoří okvětí (perigon). Mají je například rostliny z rodu *Lilium* či *Tulipa*. Různoobalné (heterochlamydní) květy mají rozlišitelný kalich a korunu. Příkladem může být rod *Campanula*. Existují i je haplochlamydní (monochlamydní) rostliny, těmto rostlinám chybí jeden typ okvětních lístků. Asepalní nemají sepaly (kališní lístky), mají pouze korunní lístky (petaly). Asepalní květy má například rod *Daucus*. Apetalní přesně naopak. Chybí jim korunní lístky, zdobí je pouze kališní lístky. Apetalní je například rod *Alchemilla*.

Koruna může být volnolupenná, tvoří ji zcela volné korunní lístky (např. čeleď *Ranunculaceae*). Nebo je koruna srostlolupenná (*corolla sympetala*) viz obr 3, korunní lístky alespoň částečně srostly (např. čeleď *Campanulaceae*). Srostlolupenná koruna se dělí na korunní trubku (*tubus corollae*), spodní srostlá část korunních lístků, a korunní lem (*limbus corollae*), nesrostlá horní část korunních lístků (Bell, 1991; Slavíková, 2002).



Obrázek 3 Typy srostlolupenných korun

Obr. 3 Typy srostloplátečných korun: 1) baňkovitá, 2) dvoupyská, 3) jazykovitá (obvodové květy úboru hvězdnicovitých), 4) kolovitá, 5) kulovitá, 6) nálevkovitá, 7) řepicovitá, 8) šklebivá, 9) pyskatá, 10) trubkovitá (středové květy úboru hvězdnicovitých), 11) zvonkovitá Obrázek 3 byl převzat z webové stránky Mendelovy univerzity (Krejčí; Slabý, 2001).

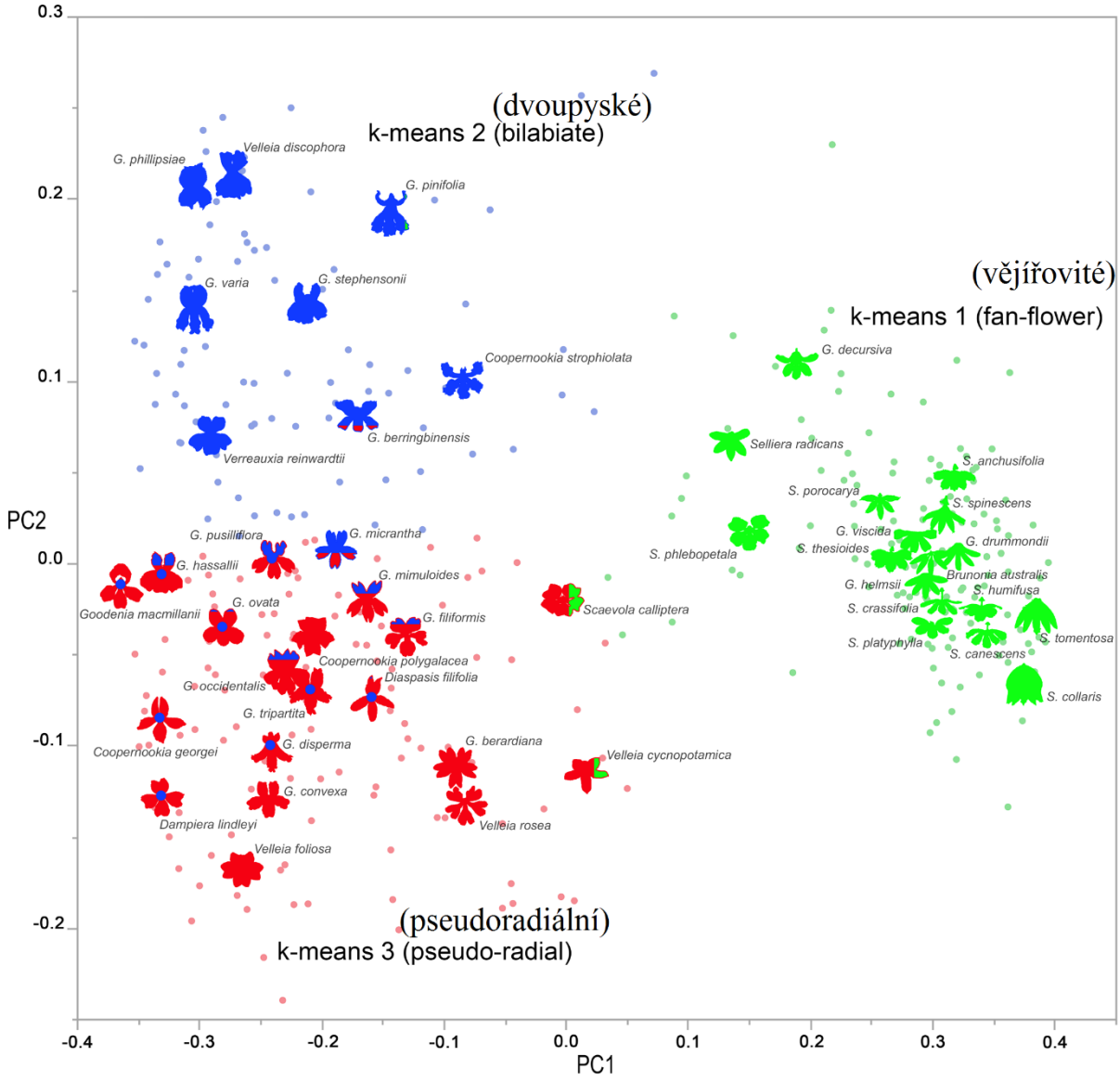
3.5 Morfologie podle symetrie koruny

Symetrie květu se většinou určuje podle symetrie koruny. Květ může být symetrický nebo asymetrický (nesouměrný). Symetrickým květem lze proložit alespoň jednu osu, respektive rovinu, kterou ho rozdělíme na dvě stejné poloviny. U asymetrických květů žádnou rovinu symetrie nenajdeme. Asymetrické květy tvoří například *Canna indica*. Další typy symetrie se určují, podle toho kolik lze proložit květem rovin souměrnosti. Zygomorfní (souměrný, bilaterální) má pouze jedinou rovinu souměrnosti. Můžeme ho najít například u čeledi *Violaceae*. Bisymetrické květy mají dvě roviny souměrnosti. Příkladem jsou některé rostliny z čeledi *Brassicaceae*. Aktinomorfní (pravidelný) květ lze proložit dvěma a více rovinami souměrnosti. Příkladem může být rod *Lilium* (Bell, 1991;Slavíková, 2002).

4. Plasticita květních struktur v evoluční historii vybraných linií

Květní symetrie se dědí z generace na generaci, ale není neměnná. Podléhá evoluci stejně jako jiné znaky. Symetrie květu se mění hlavně působením opylovačů (Gomez et al., 2016). Některé linie mají různé tvary květů mezi příbuznými rostlinami. Jiné rostliny vypadají fenotypově relativně stejně i u vzdálených druhů.

Příkladem může být evoluce květních struktur v modelové čeledi *Goodeniaceae*, která je taxonem pocházející většinou z Austrálie. Květy má pětičetné, symetrie květů jsou subjektivně dělené v této studii na bilabiální (dvoupyské koruny), pseudoradiální a vějířovité květy (fan flower) (Gardner et al., 2016). Zkoumáno bylo, zda se rostliny podle analýz rozdělí stejně jako při subjektivním hodnocení, což kvantitativní morfometrická analýza skutečně potvrdila. Použity byly landmarky a z analýzy hlavních komponent vyplynulo, že dva hlavní komponenty vysvětlí plných 98,5% celkové variability v rámci čeledi. První komponent zvětšuje úhel mezi dorzálními lístky, ventralizuje je. Druhý ventralizuje boční lístky, zmenšuje úhel mezi nimi.



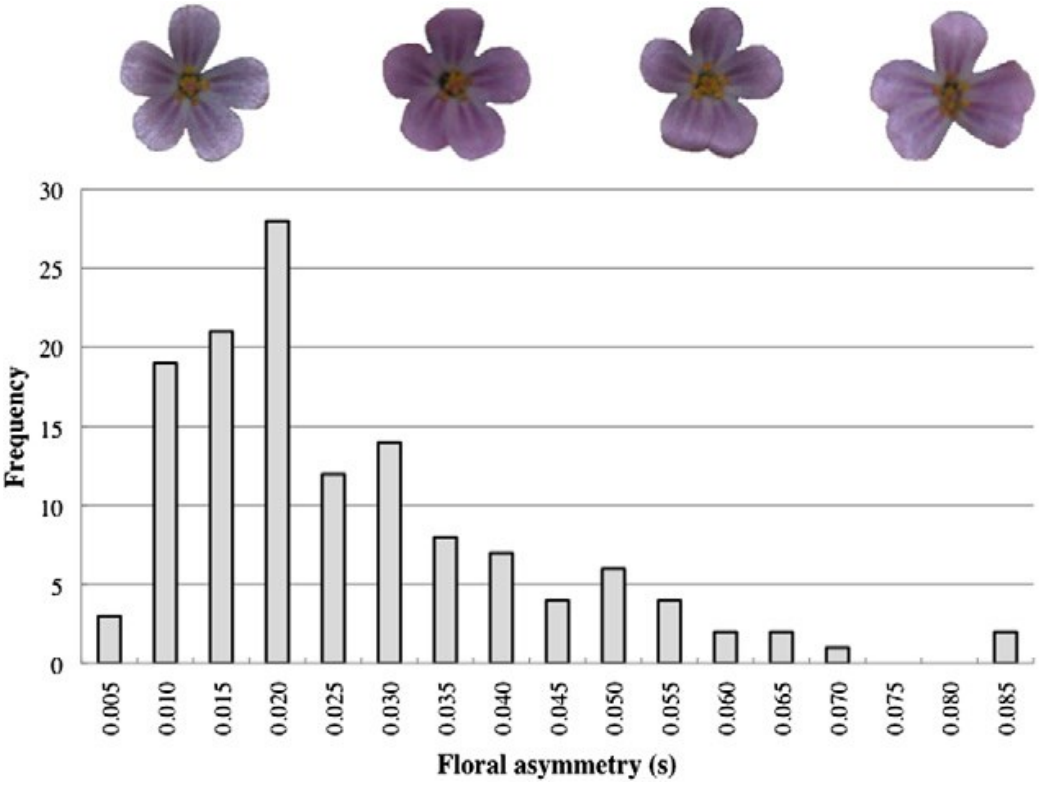
Obrázek 4 Graf z PCA

Obr. 4 Rostliny jsou barevně rozděleny podle subjektivního hodnocení symetrie květu na pseudoradiální, vějířovité a dvoupyské. Na grafu z PCA vidíme, že rozdělení vychází téměř stejně i z morfometrického měření. Graf byl převzat z článku Characterizing Floral Symmetry in the Core Goodeniaceae with Geometric Morphometrics, doplněny byly české popisky (Gardner et al., 2016).

Jiným příkladem je vnitrodruhová diferenciace květních struktur v závislosti na recentní heterogenitě prostředí, například v souvislosti s antropogenním znečištěním. Rozmnožovací schopnost květů může být například poznamenána znečištěním vzduchu vzniklým dopravou. Může dojít ke změně tvaru a velikosti květů a přilehlých částí rostlin. Studie druhu *Iris pumila* porovnávala změny délky, šířky, centroidové velikosti a tvaru korunních lístků, pomocí relativních warpů. Rostliny pocházely ze dvou lokalit ze znečištěného města Bělehradu a čisté

přírodní rezervace. Rozdíly mezi oběma místy byly signifikantní. Potvrdily se rozdíly variability v délce, centroidové vzdálenosti i variaci v tvaru. Korunní lístky ve znečištěných podmínkách bývaly kratší a širší (Vujic et al., 2015).

Ne vždy musí hrát hlavní roli v symetrii či asymetrii preference opylovačů. Výzkum věnující se *Geranium robertianum* zkoumal, zda koreluje velikost lístků, symetrie květů a produkce pylu se zájmem opylovačů. Asymetrie květů je vidět na obrázku níže (Obr. 5). Výsledky ukazují, že rotační asymetrie květů a radiální symetrie listů koreluje s velikostí rostliny, produkcí pylu, ale nekoreluje s návštěvou opylovačů (Frey & Bukoski, 2014). Rostliny s asymetrickými květy nebyly navštěvovány výrazně méně.



Obrázek 5 Asymetrie květů

Obr. 5 Rozdělení četností asymetrických květů. Převzato z Floral symmetry is associated with flower size and pollen production but not insect visitation rates in Geranium robertianum (Geraniaceae) (Frey & Bukoski, 2014).

5. Evoluce květních symetrií

Podle paleontologických nálezů a hodnocení současných rostlin bylo zjištěno, že původní symetrie květů byla pravděpodobně radiální. Květy byly oboupohlavné a neměly rozlišené kališní lísky, měly okvětí. Vyrůstaly více než dva závity okvětí, 3 lístky v každém závitu, dva závity tyčinek, 3 tyčinky v každém závitu a přibližně 5 spirálně umístěných pestíků (Sauquet

et al., 2017). Zygomorfie květů tedy není původní. Vyskytuje se u nepříbuzných skupin a velmi pravděpodobně se vyvinula několikrát nezávisle na sobě. Zygomorfie by tedy měla být pro nositele výhodná, zvyšovat nějakým způsobem fitness rostliny. Jinak by se neobjevila a nepřetrvala u tolika skupin rostlin.

Na modelovém druhu *Erysimum mediohispanicum* (*Brassicaceae*), který je typický značnou variabilitou květů na rozhraní typické aktinomorfie a počínající zygomorfie (Obr. 6), byl podniknut výzkum ukazující postupnou souvislou variaci květů od aktinomorfní k zygomorfní symetrii koruny (Gomez et al., 2006). Podle tohoto výzkumu "zygomorfněji" vypadající rostliny navštívilo více opylovačů, měly více semen a více jejich potomků vyrostlo do květu. Zygomorfie zvýšila fitness rostliny. Tímto způsobem vznikají zygomorfie v reálných populacích.

Obrázek 6 Tvary květů

Obr. 6 Variabilita květů *Erysimum mediohispanicum* převzato z Natural Selection on *Erysimum mediohispanicum* Flower Shape: Insights into the Evolution of Zygomorphy (Gómez et al., 2006).

Studium druhu *Erysimum mediohispanicum* pokračovalo dále morfometrickou a evolučně biologickou studií o mechanismu ovlivňujícím selekci tvaru koruny. Rostliny navštěvují různé typy opylovačů, velké i malé druhy včel a dlouhososkovití. Opylovačům byly nabídnuty umělé květiny bez nektaru a pylu. Hodnotilo se, které květy lákají více který typ opylovačů. Včely nejvíce lákaly koruny s rovnými korunními lístky. Dlouhososkovití preferovali květy se zakulacenými, překrývajícími se korunními lístky. Také bylo zjištěno, že květy s rovnými korunními lístky mají více pylu i nektaru než květy s zakulacenými korunními lístky (Gomez et al., 2008).

Rozdílné populace také navštěvovalo jiné složení opylovačů. V místech s výskytem včel, nebo v místech, kde byly včely nejvýznamnějšími opylovači, se vyskytovaly většinou rostliny s rovnými lístky. Studie tvrdí, že vznikl selekční tlak na tento tvar koruny, protože tyto květy mají více odměny pro opylovače a byly jimi upřednostňovány (Gomez et al., 2008).

Další volně navazující studie zkoumala variabilitu mezi 111 druhy v čeledi *Brassicaceae*. Rostliny mají velmi podobnou morfologii (Gómez et al., 2016). Studie zkoumala fenotypovou variaci, disparitu a integraci. Fylogenetický signál pro tvar koruny byl slabý. Signifikantní rozdíl byl mezi opylovacími nikami, i přestože si rostliny nebyly blízce příbuzné. Variace tvaru a disparita koruny byly signifikantně vyšší u rostlin opylovaných převážně nočními motýly. Integrace koruny byla vyšší u rostlin opylovaných převážně mouchami s dlouhým sosákem a včelami s dlouhým sosákem. Variace, disparita a integrace u čeledi *Brassicaceae* je evolučně labilní a opylovači evoluci koruny ovlivňují.

6. Vztah mezi variabilitou květních morfologií a jejich atraktivitou pro opylovače

6.1 Opylování

Květy jsou opylovány živočichy, větrem a výjimečně vodou (Simpson, 2010; Slavíková, 2002). Opylování vodou (hydrogamie) je velmi vzácné. I drtivá většina vodních rostlin kvete nad vodou. Vodou se nicméně opyluje například růžkatec (*Ceratophyllum*). Opylování větrem (anemogamie) je častější. Vítr se nestará, jak rostlina vypadá, stačí aby měla rostlina odkryté prašníky, dost pylu a bliznu odkrytou dostatečně, aby na ni mohl dopadnout pyl. Mívají blizny pérovité nebo laločnaté. Větrosnubné rostliny často ztrácí květní obaly (Slavíková, 2002).

Proti tomu opylovače je třeba přilákat. Květ opylovaný nějakým živočichem (zoogamie) se snaží býti pro svého opylovače atraktivní, aby navštívil právě jej. Slibuje odměnu, ať už ve formě pylu, nektaru apod. Květ, chce-li být opylen, musí být něčím přitažlivý, ať už je to tvarem, barvou, vůní atd. Navíc rostliny soupeří i mezi sebou. Květů je mnoho, rostlina se pokouší opylovače přilákat právě na své květy. Navštíví-li květ více opylovačů, pravděpodobněji bude opylen a jeho pyl zase přenesen na jinou rostlinu. Proto se rostliny snaží přizpůsobit vkusu místních opylovačů (Gómez et al., 2016). Existuje několik hlavních skupin opylovačů. Na druhou stranu rostlina se nejen přizpůsobuje opylovačům, ale nese si i tvary a vzory od fylogenetických předků (van der Niet et al., 2010).

6.1.1 Hmyz

Většina rostlin je opylována hmyzem viz Tab. 1 níže. Opylování hmyzem se nazývá entomogamie. Hmyz na rozdíl od člověka vidí v UV spektru, ale vidí méně červené barvy. Proto květy opylované hmyzem nebývají ve našem pojetí barev červené. Častá barva květů opylovaných hmyzem bývá žlutá. Květ může mít v UV spektru viditelné vzory, které zůstávají lidskému pozorovateli utajeny. Důležitá není jen barva květu, ale i jeho tvar a symetrie (Gomez et al., 2016). Různé druhy opylovačů mají různou preferenci symetrie květu. Hmyz má různé velikosti, liší se i v hmotnosti, má různě dlouhý sosák a každému druhu vyhovuje mírně odlišná stavba květu.

6.1.2 Ptáci

Dalšími opylovači květů jsou ptáci. Opylování ptáky se nazývá ornitogamie. V našich středoevropských končinách se opylení ptáky nevyskytuje, je rozšířeno především v tropických oblastech (viz Tab. 1). Ptáci stejně jako hmyz vidí v UV spektru. Proto i zde mohou být na květech vzory, pro ptáky přitažlivé, které my lidé nevidíme. Rostliny opylované ptáky mívají zpravidla červené nebo žluté květy.

Nejznámějšími ptáky opylujícími rostliny jsou kolibříci. Ti se přirozeně vyskytují pouze na americkém kontinentu. Kolibříci si při sání nektaru nesedají, lépe řečeno - nepotřebují si sedat. Neustálým letem spotřebovávají obrovské množství energie. Nepotřebují žádné speciální morfologické tvary, sloužící k sezení při opylování. S přechodem k opylování kolibříky, dochází k prodlužování korunních trubek nebo ostruh. Dále se rozšiřuje květ, aby se do něj vešla ptačí hlava, tím se částečně nebo úplně zabrání opylování včelami.

V jižní Africe, Asii, Novém Zélandu a Austrálii se vyskytují strdimilové, medosavky, kystráčci. Ti si při opylování i sedají, tomu se musí přizpůsobit umístění květu nebo jeho morfologie. Typicky květ opylovaný ptáky bývá větší, má široce otevřenější květní obaly.

6.1.3 Savci

Některé rostliny opylují i savci. Jedná se především o hlodavce nebo o netopýry. Rostliny opylované hlodavci mají květy často u země. Jejich koruny jsou široce otevřené, aby do nich hlodavec mohl strčil čumák. (Stretlin et al., 2016) Jedná se např. o čeleď *Loasadeae* (Loasovité). Opylování netopýry se jmenuje chiropterogamie. Netopýři opylují květy v noci. Celkově mají slabý zrak. Květy bývají proto bílé bez barvy. Zato silně voní (Slavíková, 2002).

Přehled zoogamních způsobů opylování

Tabulka 1 přehled opylovačů

	Entomogamie	**Ornithogamie**	**Chiropterogamie**	**Jinými savci**
Evropa	**100%**	**-**	**-**	**-**
Asie	**80%**	**19,4%**	**0,6%**	**-**
Afrika	**76%**	**23,5%**	**0,5%**	**-**
Austrálie	**71%**	**28,2%**	**0,4%**	**0,4%**
Severní Amerika	**99.5%**	**0,5%**	**-**	**-**
Střední Amerika	**73,5%**	**26,5%**	**0,5%**	**-**
Jižní Amerika	**58%**	**41,5%**	**0,5%**	**-**

Tabulka 1 přehled opylovačů 1

Tabulka 1 Procentuálního zastoupení opylovačů na různých kontinentech podle Morfologie rostlin (Slavíková, 2002). V tab 1 je jasně vidět, že entomogamie je nejčastějším typem opylování živočichem, nejnižší hodnoty dosahuje v Jižní Americe.

6.1.4 Plazi

Výjimečně opylují i plazi, například pagekon (*Hoplodactylus*). Plazi žerou pyl i nektar. Opylují rostlinu železnec (*Metrosideros excelsa*) (Slavíková, 2002).

6.1.5 Měkkýši

Květy dokáží opylovat i měkkýši (malakogamie). Nejedná se však o obligátní typ přenosu pylu, dochází k němu spíše náhodou. Měkkýš leze nebo požírá rostliny, často i její výživný květ, tím se na něj může dostat pyl. Malakogamii lze provést jen na krátkou vzdálenost, protože pyl působením slizu ztrácí klíčivost. K takovému opylení může dojít pouze u rostlin mající květy těsně u země (Slavíková, 2002).

6.2 Studie vztahu k opylovačům

Vztahem typu opylování a morfometrické variability květních struktur se posledních letech zabývá vzrůstající počet evolučních biologů a ekologů. Příkladem může být studie podčeledi *Loasoideae*, jejíž květy se vyznačují oddělenými korunními lístky a mají radiálně souměrné koruny (Strelin, Benitez-Vieyra, Ackermann, & Cocucci, 2016). Naopak nemají ostruhy a korunní trubky, na rozdíl od většiny rostlin opylovaných ptáky. Objevují se u nich unikátní nektaria a tyčinky. Testovala se souvislost mezi opylovači a tvarem květu. Ukázalo se, že při přechodu opylování od včel ke kolibříkům dochází ke změně komplexu patyčinek, kdy se patyčinky přeměňují na nektaria a vznikají uzavřené koruny. Patyčinka je tyčinka, která je bez prašníku, neslouží k opylování pro může mít jiné funkce, u těchto rostlin zastává právě funkci nektaria. Studie ukazuje, že ke vzniku ornitogamie není nutná existence ostruh ani korunních trubek, které jsou jinak velmi časté u rostlin opylovaných ptáky.

V podčeledi *Loasoideae* se vyskytuje i druh opylovaný hlodavci *Caiophora coronata*, který se pravděpodobně se vyvinul z původně ornitogamního druhu, čemuž odpovídá morfologie i fylogenetická data. (Strelin et al., 2016)

V čeledi *Gesneriaceae* byla testována hypotéza, že tvar koruny je méně proměnlivý u rostlin specializovaných pouze na jeden typ opylovačů, díky silnějším evolučním constrains. Vyskytují se zde kolibříky opylované rostliny, netopýry opylované rostliny a rostliny, které jsou opylované více typy opylovačů, netopýry, kolibříky a výjimečně i hmyzem.
Při neutrálním evolučním tlaku byla preference rostlin opylovanými více typy opylovačů. Využitím evolučního modelu se selekčními tlaky, vznikly koruny pro opylování kolibříky. Rostliny adaptované na specifické opylovače mají mezi sebou v průběhu času podobnější koruny tak, aby vyhovovaly tvarem, velikostí apod. svým opylovačům. Nespecializované rostliny si mohou dovolit větší variabilitu (Joly et al., 2016).

7. Shrnutí perspektiv výzkumu květní morfologie pomocí geometrické morfometriky

7.1 3D modely

Většina morfometrických analýz se dodnes provádí na fotografiích pořízených ve dvourozměrném prostoru (2D). Ve dvourozměrném prostoru ovšem nelze postihnout celkovou prostorovou strukturu. Problémová je tak zejména analýza složitých tvarů. Proto se objevily snahy o analýzy ve 3D. Tím získáme mnohem více landmarků a semilandmarků pro analýzu. Tématem této práce je květní symetrie, a právě květy krytosemenných rostlin nejsou ploché struktury, některé mají velmi výraznou prostorovou strukturu.

Jak ovšem takový 3D obraz získat? Přístroje k získání 3D modelů biologických struktur jsou dnes velmi drahé. Levnějšími metodami jsou různé scannery povrchu, ale pro rostlinou morfometrii nejsou příliš vhodné, protože rostliny se dají snadno poničit, ohýbají se apod. (Adams et al., 2013). Rostliny jsou moc měkké pro 3D kontaktní digitalizéry a příliš složité pro laserové skenery povrchu (van der Niet et al., 2010). Rozhodně se však dají tyto metody použít pro vizualizaci jiných objektů než rostlin.

7.1.1 CT skener

Pro 3D modely rostlin nám tedy zbývají složitější a nákladnější přístroje. Průřezy složené do 3D lze získat pomocí výpočetní tomografie, zvané CT (computer tomography). Přístroje se obvykle používají v lékařství. Tomografy využívají rentgenové záření k prozáření objektu, jedná se tedy o neinvazivní metodu. Počítačově se následně složí řezy do 3D modelu.
V biologii byl použit Micro CT. Byla zkoumaná rostlina *Satyrium* (van der Niet et al., 2010). S rozvojem Micro CT je možné přejít přímo ke studiu tvaru buněk, velmi malých či přímo jednobuněčných rostlin. Konvenční rentgenové přístroje mají někdy problém odlišit určité struktury od média použitého pro uchování, nemají výrazný rozdíl v absorpci rentgenového záření. Využít by bylo možné phase contrast synchrotron X-ray tomography, který zvýrazní kontrast interfáze mezi objekty se stejnou či velmi podobnou hustotou. Geometrická morfometrika se navíc nedá použít pro křehké rostliny, které není možné udržet v médiu tak, aby si zachovaly původní strukturu při Micro CT či jiném snímání.

7.1.2 MRI

MRI neboli magnetická rezonance je další možností pro získání průřezů vhodných pro 3D model. MRI je podobná CT, ale požívá magnetické vlnění místo rentgenového záření.

MRI, CT a Micro CT scannery jsou ovšem velmi drahá vybavení. Navíc se často jedná o velké přístroje vyžadující kvalifikovanou obsluhu, výkonný počítač a správné programy. Získat peníze na podobné přístroje a příslušenství je velmi složité. Myslím, že rychlý pokrok a zlevnění přinese propadnutí patentů na technologii daných přístrojů. Jako k tomu nyní dochází u 3D tiskáren.

7.2 GM a fylogenetické analýzy

Přestože se zdá, že si od začátku genetické analýzy a geometrická morfometrie konkurují, a jsou nesmiřitelnými protivníky, nemusí tomu tak být (Adams et al., 2013). Využívá se znalost příbuznosti mezi druhy pro porovnávání. Analýzy fylogeneticky podmíněného tvaroprostoru (phylomorpho space) představují další široké pole možností využití.

7.3 Umělá inteligence

Velmi zajímavou možností se jeví využití umělé inteligence a strojového učení. Pokud bychom naučili umělou inteligenci, kde mají landmarky být, umístila by je tam sama a mohli bychom porovnávat obrovská množství dat (Cochand-Priollet et al., 2006). Značit landmarky ručně je i v rámci výzkumných aktivit pracné a pro omezení lidské chyby musí tuto práci často v rámci jedné studie provádět jeden člověk. Podobně dnes probíhá rutinní automatické rozpoznávání obličejů.

8. Závěr

Geometrická morfometrika zažila ve 20. století velký rozvoj, který začátkem tohoto století mírně utichl (Adams et al., 2004). Velkým problémem je dodnes zobrazení prostorových struktur. Získat 3D model je složité. Osobně si myslím, že 3D zobrazení má pro geometrickou morfometriku velký potenciál. Bohužel není příliš využíváno pro zkoumání nehumánních objektů, zvláště kvůli finančním možnostem. Proto si myslím, že geometrická morfometrika by mohla mít větší využití v humánní medicíně, například pro vyhodnocování skenů mozků s nádory nebo obecně pro vyhodnocení jakýmkoliv změn v mozku či jiné tkáni (Cochand-Priollet et al., 2006). Bohužel většina doktorů ani jiných pracovníků ve zdravotnictví GM neumí použít.

V botanice se pravděpodobně podobně drahých přístrojů jako CT či micro CT a MRI nebo peněz pro jejich používání v jiném zařízení bohužel asi v našich končinách dlouho nedočkáme. Budeme si muset zatím vystačit s dvourozměrnými snímky a doufat ve zlepšení dostupnosti menších a levnějších přístrojů. V dvourozměrném zobrazení je stále možné vytvořit velmi dobré studie. Myslím, že více a více morfometrických analýz bude zahrnovat genetická data či fylogenetické stromy.

Metody, které jsem poznala při psaní této práce a také při výuce v předmětu Geometrická morfometrika, který byl vyučován mým školitelem, bych chtěla prakticky využít ve své diplomové práci, která by navazovala na tuto bakalářskou práci. Navrhuji experiment, při kterém bych provedla morfometrická měření květů jednoho druhu či více příbuzných druhů na některém druhu respektive druzích rostoucích v České republice. Pravděpodobně by se mohlo jednat o nějaký druh či druhy rostlin se čtyřčetným květem. Po poradě se svým školitelem jsem dospěla k názoru, že by výzkum mohl být zaměřen na druhy z rodu *Epilobium*. Další možností by bylo provést morfometrická měření na listech, což by mohlo být jednodušší, protože listy jsou orgány ploché a často dosahují větší velikosti než květy. Na morfometrická měření na listech existuje také mnoho dobrých studií.

9. Použitá literatura:

Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, *71*(1), 5–16. https://doi.org/10.1080/11250000409356545

Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2013). A field comes of age: Geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix*, *24*(1), 7–14. https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6283

Bell, A. D. (1991). *Plant Form. An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology. Brittonia* (Roč. 43). Oxford university press. https://doi.org/10.2307/2807042

Bookstein, F. L. (1992). *Morphometric tools for landmark data*. https://doi.org/10.1017/CBO9780511573064

Chartier, M., Jabbour, F., Gerber, S., & Mitteroecker, P. (2017). Europe PMC Funders Group The floral morphospace – a modern comparative approach to study angiosperm evolution, *204*(4), 841–853.

Cochand-Priollet, B., Koutroumbas, K., Megalopoulou, T. M., Pouliakis, A., Sivolapenko, G., & Karakitsos, P. (2006). Discriminating benign from malignant thyroid lesions using artificial intelligence and statistical selection of morphometric features. *Oncology Reports*, *15*(4), 1023–1026.

Frey, F. M., & Bukoski, M. (2014). Floral symmetry is associated with flower size and pollen production but not insect visitation rates in Geranium robertianum (Geraniaceae). *Plant Species Biology*, *29*(3), 272–280. https://doi.org/10.1111/1442-1984.12021

Gardner, A. G., Fitz Gerald, J. N., Menz, J., Shepherd, K. A., Howarth, D. G., & Jabaily, R. S. (2016). Characterizing Floral Symmetry in the Core Goodeniaceae with Geometric Morphometrics. *PloS one*, *11*(5), e0154736. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0154736

Gomez, J. M., Bosch, J., Perfectti, F., Fernandez, J. ., Abdelaziz, M., & Camacho, J. P. . (2008). Spatial variation in selection on corolla shape in a generalist plant is promoted by the preference patterns of its local pollinators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *275*(1648), 2241–2249. https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0512

Gómez, J. M., Torices, R., Lorite, J., Klingenberg, C. P., & Perfectti, F. (2016). The role of pollinators in the evolution of corolla shape variation, disparity and integration in a highly diversified plant family with a conserved floral bauplan. *Annals of Botany*, *117*(5), 889–904. https://doi.org/10.1093/aob/mcv194

Gómez, J., Perfectti, F., & Camacho, J. (2006). Natural selection on Erysimum mediohispanicum flower shape: insights into the evolution of zygomorphy. *The American naturalist*, *168*(4), 531–545. https://doi.org/10.1086/507048

James Rohlf, F., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution*, *8*(4), 129–132. https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90024-J

Jolliffe, I. T. (2005). Principal component analysis. *Applied Optics*, *44*(May), 6486. https://doi.org/10.1007/SpringerReference_205537

Joly, S., Lambert, F., Alexandre, H., L&eacuteveill&eacute-Bourret, &Eacutetienne, & Clark, J. L. (2016). Pollinator specialization imposes stronger evolutionary constraints on flower shape. *bioRxiv*. Získáno z http://biorxiv.org/content/early/2016/02/26/041533.abstract

Klingenberg, C. P. (2015). Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: Concepts, methods, and applications. *Symmetry*, *7*(2), 843–934. https://doi.org/10.3390/sym7020843

KLINGENBERG, C. P. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, *11*(2), 353–357. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x

Krejčí; Slabý. (b.r.). http://web2.mendelu.cz. Získáno 20. srpen 2001, z http://web2.mendelu.cz/af_211_multitext/obecna_botanika/texty-organologie-kvetni_luzko_obaly.html

Macleod, N. (2017). Morphometrics : History , development methods and prospects. *Zoological Systematics*, *42*(October 2016), 4–33. https://doi.org/10.11865/zs.201702

Mitteroecker, P., Gunz, P., Windhager, S., & Schaefer, K. (2013). A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. *Hystrix*, *24*(1), 59–66. https://doi.org/10.4404/hystrix-24.1-6369

Mitteroecker, P., & Huttegger, S. M. (2009). The Concept of Morphospaces in Evolutionary and Developmental Biology: Mathematics and Metaphors. *Biological Theory*, *4*(1), 54–67. https://doi.org/10.1162/biot.2009.4.1.54

Rohlf, F. J., & Slice, D. (1990). Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. *Systematic Zoology*, *39*(1), 40. https://doi.org/10.2307/2992207

Sauquet, H., von Balthazar, M., Magallón, S., Doyle, J. A., Endress, P. K., Bailes, E. J., … Schönenberger, J. (2017). The ancestral flower of angiosperms and its early diversification. *Nature Communications*, *8*(May), 16047. https://doi.org/10.1038/ncomms16047

Simpson, M. G. (2010). Plant Systematics. In *Plant Systematics* (s. 451–513). Elsevier. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374380-0.50009-9

Slavíková, Z. (2002). *Morfologie rostlin*. Praha: Karolinum.

Strelin, M. M., Benitez-Vieyra, S., Ackermann, M., & Cocucci, A. A. (2016). Flower reshaping in the transition to hummingbird pollination in Loasaceae subfam. Loasoideae despite absence of corolla tubes or spurs. *Evolutionary Ecology*, *30*(3), 401–417. https://doi.org/10.1007/s10682-016-9826-7

Thompson, D. W. (1917). *On Growth and Form*. *Cambridge, London* (Roč. 2009). Cambridge university press.

van der Niet, T., Zollikofer, C. P. E., León, M. S. P. de, Johnson, S. D., & Linder, H. P. (2010). Three-dimensional geometric morphometrics for studying..._supplementary data. *Trends in Plant Science*, *15*(8), 423–426. https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.05.005

Vujic, Avramov, T. (2015). the Effect of traffic-related air pollution on the flower morphology of Iris pumila - comparision of a polluted city and the unpolluted Deliblato sands (nature reserve). *Applied Ecology and Environmental Research*, *13*(2), 307–324. https://doi.org/10.15666/aeer/1302

Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., & Sheets, H. D. (2012). *Introduction*. *Geometric Morphometrics for Biologists*. https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386903-6.00001-0