

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Pavla Blahová

Ploidie jako klíč pro pochopení variability v okruhu *Dactylis glomerata*
Ploidy level as a key to understanding variation in the *Dactylis*
***glomerata* agg.**

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jindřich Chrtek, CSc.

Konzultant: Mgr. Tomáš Urfus, PhD.

Praha, 2024

Prohlášení

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

V Praze, 30. 4. 2024

Pavla Blahová

Podpis:

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala především svému školiteli Jindřichu Chrtkovi za trpělivost, oporu a cenné kritické připomínky k textu. Dále děkuji svému konzultantovi Tomáši Urfusovi za rady ohledně dalšího směřování práce a za to, že mě jako první seznámil s tématem a pracovní skupinou. Mé poděkování patří též Hance Šípkové za ochotnou instruktáž práce v laboratoři průtokové cytometrie.

Abstrakt

Rod *Dactylis* (srha) je příklad dlouho studovaného přírodního polyploidního komplexu zahrnujícího široce rozšířený dominantní tetraploidní komplex a více starších, avšak méně úspěšných diploidních endemitů. Centrum diverzity je ve Středozeří, kde se nachází primární i sekundární kontaktní zóny mezi poddruhy odlišné ploidie. Tetraploidní komplex *Dactylis glomerata* je rozšířen téměř v celé Evropě a také byl pro svůj hospodářský význam introdukován do zbytku světa. V jeho vzniku hrála roli produkce neredukovaných gamet, křížení mezi diferencovanými poddruhy a vznik vyšších ploidí přes triploidní most. Tetraploidi preferují otevřená nebo antropicky narušená stanoviště, diploidi zejména lesní podrost nebo stanoviště blízko vody. Vzájemné hybridizaci často brání odlišné doby kvetení. Taxonomie rodu *Dactylis* dosud není ustálená a morfologické znaky používané k odlišení poddruhů mohou být nespolehlivé. Většina studií se zaměřuje na středozeří poddruhy a poddruhy ze střední Evropy vyžadují další pozornost.

Klíčová slova: *Dactylis*, ekologická nika, polyploidizace, tetraploidní komplex, triploidní most

Abstract

The genus *Dactylis* represents one of the longest studied cases of natural polyploid complex, including a widely distributed dominant tetraploid complex and several older, but less successful diploid endemics. The center of diversity lies in the Mediterranean region, where primary and secondary contact zones between subspecies of different ploidy levels occur. The tetraploid complex *Dactylis glomerata* is distributed throughout Europe and has also been introduced to the rest of the world because of its economic importance. Production of unreduced gametes, hybridization between differentiated subspecies and the creation of higher ploidy levels via triploid bridge played a role in its origin. Tetraploids prefer open or anthropogenically disturbed habitats, while diploids inhabit mainly forest understory or habitats close to water. Different flowering times often prevent interspecific hybridization. The taxonomy of the genus *Dactylis* remains unresolved, and morphological characteristics used to differentiate subspecies may be unreliable. Most studies focus on Mediterranean subspecies, while those from Central Europe require further attention.

Key words: *Dactylis*, ecological niche, polyploidization, tetraploid complex, triploid bridge

Obsah

1. Úvod	1
2. Vnitrodruhová klasifikace a rozšíření	3
3. Nejčastější známé ploidie	6
4. Evoluční procesy v rodu <i>Dactylis</i>	7
4.1. Role triploidů a hexaploidů.....	10
5. Kontaktní zóny diploidů a tetraploidů jako významná evoluční centra.....	11
6. Ekologické nároky <i>Dactylis glomerata</i>	13
6.1. Ekologické nároky diploidů.....	14
6.2. Ekologické nároky tetraploidů.....	15
7. Závěr a diskuze	17
Použitá literatura	19

1. Úvod

Rod *Dactylis* (srha), patřící do čeledi Poaceae, zahrnuje vytrvalé, hustě trsnaté trávy s nápadně nahloučenými klásky a smáčklými listovými pochvami. Původní areál rozšíření se nachází v Eurasii a severní Africe, ale dnes je introdukován do téměř celého světa. Pro lidstvo má mimořádný hospodářský význam jako zdroj píce v temperátních oblastech. Tvoří 3,3 % ročně sklizeného travního semene a je tak na čtvrtém místě seznamu nejčastěji pěstovaných rodů trav za rody *Lolium*, *Festuca* a *Phleum* (Stewart & Ellison, 2011). Je také jedním z nejlépe prostudovaných příkladů přírodního polyploidního komplexu. V rodu existují dva druhy (*Dactylis glomerata* a *Dactylis marina*) a přibližně 20 poddruhů hlavního tetraploidního druhu *Dactylis glomerata* (srha laločnatá, „srha říznačka“), které jsou diploidní, tetraploidní nebo hexaploidní. Hlavní tetraploidní komplex *D. glomerata* je rozšířen v celém přirozeném areálu této trávy. Nad diploidy zcela převažuje a výzkum se zaměřuje na otázku, jakou roli v tom hraje právě polyploidie.

Polyploidie u rostlin může vzniknout dvěma cestami, produkcí neredukovaných gamet nebo somatickým znásobením genomu (Madlung, 2013). U rostlin byla podle druhů zapojených do znásobení genomu zavedena klasifikace na autopolyploidy a alopolyloidy (Stebbins, 1947). Autopolyploidy vznikají znásobením genomu v rámci stejného druhu nebo poddruhu, alopolyloidy vznikají hybridizací genetického materiálu z dvou nebo více různých druhů. V rostlinách převažují snahy o vysvětlení mimořádného evolučního úspěchu polyploidů, protože k polyploidizaci došlo minimálně jednou během evoluční historie všech krytosemenných rostlin (Madlung, 2013).

Zdvojení genomu může být spojeno s mnoha výhodami. U tetraploidů v rodu *Dactylis* byla prokázána vyšší úroveň individuální genetické diverzity a větší potenciál pro metabolickou diverzifikaci než u jejich diploidních předků. To jim otevírá cestu pro úspěch v různorodých podmínkách, protože mohou lépe reagovat na environmentální variaci a zachovat si přitom homeostázu svého fenotypu. Jejich buňky jsou větší, s čímž se pojí také větší celkový růst na stejný počet mitóz. Polyploidy mohou těžit i z heterozy, což je pozitivní korelace multilokusové heterozygotity a fitness vlastností, která se projevuje i v zemědělských výnosech. Také disponují více metabolickými cestami a větší diverzitou primárních a sekundárních metabolitů (Lumaret & Barrientos, 1990; Bretagnolle & Thompson, 2001).

Čeled' Poaceae je charakteristická zvláště vysokou frekvencí polyploidie. Více než 80 % druhů prošlo alespoň jedním zdvojením genomu během své evoluční historie a polyploidi jsou zastoupeni téměř ve všech rodech. Několik zvláštností životní strategie rostlin mohlo přispět ke zvýšené šanci vzniku polyploidů. Rostliny jsou statické, což vede u odlišných populací k dlouhodobému přerušení genového toku. Když se znovu setkají v kontaktní zóně, snadno hybridizují a obohatí se tak o nové alely z odlišných prostředí. Preferovaný habitat trav (stepi, savany, otevřená stanoviště) je předurčil k využití klimatických cyklů během druhohor a třetihor. Každý klimatický cyklus odpovídal jedné polyploidizační události a trávy během nich postupně zvyšovaly své základní chromozomové číslo. Nejdřív se vyskytovaly na okrajích druhohorních tropických lesů, potom se přesunuly do teplých savan vznikajících během eocénu. Následně se přizpůsobovaly kontinentálnímu klimatu a velmi je ovlivnily také pohyby ledovců během pliocénu. Poslední cyklus polyploidizace odpovídal oteplování po poslední době ledové a prvním lidským zásahům do krajiny (Stebbins, 1985).

Tato bakalářská práce si klade za cíl zmapovat současnou úroveň poznání ploidní diverzity rodu *Dactylis*, evoluční mechanismy vedoucích k této diverzitě a vazby mezi ploidii a taxonomickými jednotkami (druhy, poddruhy). Zaměří se i na hlavní centra diverzity, kde se pravděpodobně stále odehrávají evoluční procesy a která tak pomohou vysvětlit historické události vedoucí k současnému polyploidního komplexu. Práce bude hledat odpověď na to, zda za poměrně častým výskytem polyploidů stála autopolyploidizace nebo alopolyploidizace. Zároveň budou zhodnoceny ekologické nároky diploidních i tetraploidních cytotypů. Tyto preference ukážou, jak počet chromozomových sad prakticky ovlivňuje velikost a typ areálu, který mohou poddruhy osídlit.



Obr. 1 – *Dactylis glomerata*, a) celkový vzhled, b) detail klásků, c) detail listové pochvy a báze čepele. Zdroj: POWO, 2024.

2. Vnitrodruhová klasifikace a rozšíření

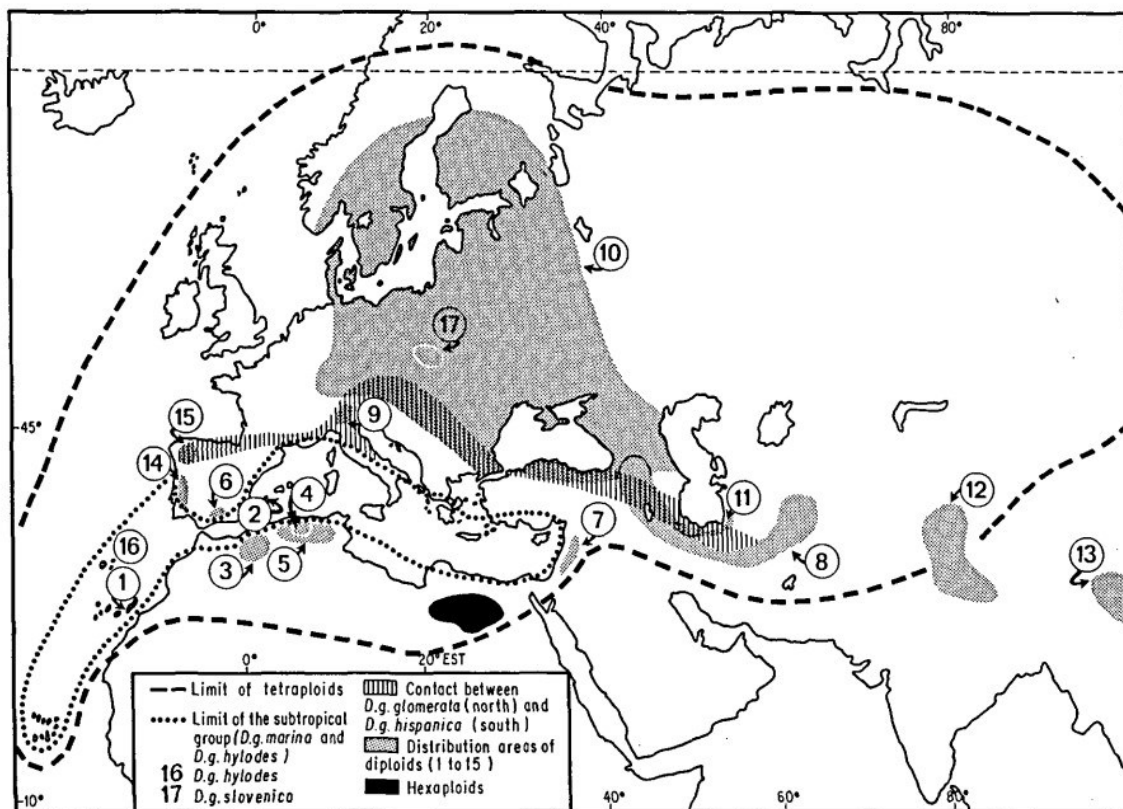
Rod *Dactylis* je široce rozšířen v Evropě, severní Africe a v Asii až po Čínu a Mongolsko. Již Domin (1943) popisuje její zdomácnění v Severní Americe, kam byla zavlčena v travních směsích pro pastviny. Mizianty (1986) shrnuje, že rod *Dactylis* byl kromě Evropy a jejího blízkého okolí zaznamenán na Sachalinu a Kurilských ostrovech (Sokolovskaya & Probatova, 1976; Voroshilov, 1982), v Číně (Li-Yu Chang., 1977), v Severní Americe (Eaton, 1958), Austrálii (Sambo, 1983), Novém Zélandu (Jacques & B., 1952) a Grónsku (Pedersen, 1965/66). Podle databáze Plants of the World Online zasahují introdukované srhy až na ruský Dálný východ, Kamčatku, Aljašku a Grónsko, nejjižněji se kvůli lidským zásahům uchytily v Jihoafrické republice, Tasmánii a Chile (POWO, 2024).

Rod *Dactylis* je značně polymorfní, v závislosti na taxonomickém pojetí je rozlišováno 1–5 druhů. Příčinou doposud nevyjasněné vnitrorodové klasifikace je zejména nejasné morfologické vymezení jednotlivých taxonů. Autoři také nebyvají konzistentní v tom, zda hodnotí rozlišované taxony jako samostatné druhy, nebo jako poddruhy, a to často pouze jediného druhu *Dactylis glomerata* (např. *D. polygama*, synonymum pro *D. glomerata* subsp. *lobata*, která byla v různých zdrojích hodnocena jako druh i jako poddruh). Občas označují

lokální variantu pouze jako „morfortyp“. Příkladem je vyhraněný „galicijský morfortyp“, studovaný například Lumaretovou a Barrientosem (1990) ze severu Španělska, který byl později popsán jako *D. glomerata* subsp. *izcoi* S. Ortiz & Rodr. Oubiña (Lopéz González, 2020).

Flora Europaea (Tutin, 1980) v rámci rodu *Dactylis* rozlišuje pouze dva samostatné druhy, a to *Dactylis glomerata* L. a *D. marina* Borrill. Všechny ostatní taxony jsou zde hodnoceny jako poddruhy nejrozšířenějšího taxonu *D. glomerata*. Jiné evropské Flory také často hodnotí v nich uvedené taxony jako poddruhy *Dactylis glomerata*, např. Lopéz González (2020) a Feinbrun-Dothan (1986).

Tutin (1980) dále u *Dactylis glomerata* uvádí následující diploidní poddruhy: *D. glomerata* subsp. *woronowii* (Ovcz.) Stebbins & Zohary z Íránu (Borill, 1961a), *D. g.* subsp. *reichenbachii* (Hausm. ex Dalla Torre & Sarnth.) Stebbins & Zohary ze severní Itálie, *D. g.* subsp. *ibizensis* Stebbins & Zohary z Baleár, *D. g.* subsp. *juncinella* (Bory) Stebbins & Zohary z jihošpanělského pohoří Sierra Nevada (2200-2900 m. n. m.), *D. g.* subsp. *lusitanica* Stebbins & Zohary ze středního Portugalska a konečně *D. g.* subsp. *lobata* (Drejen) H. Lindb. z lesů střední Evropy (= *D. polygama* Horv., *D. g.* subsp. *aschersoniana* (Graebner) Thell.). Tetraploidní poddruhy uvedené ve *Flora Europaea* (Tutin, 1980) jsou *D. g.* subsp. *glomerata*, což je hlavní převažující tetraploidní komplex, dále *D. g.* subsp. *hispanica* (Roth) Nyman široce rozšířená na jihu a západě přirozeného rozšíření srhy a subsp. *slovenica* Domin ze Západních Karpat, Východních Karpat (pohoří Zakarpatské Ukrajiny), sudetských pohoří Čech (Krkonoše, Jeseníky) a středních Čech (Mizianty, 1988). Areály jednotlivých poddruhů jsou zobrazeny na obr. 2.

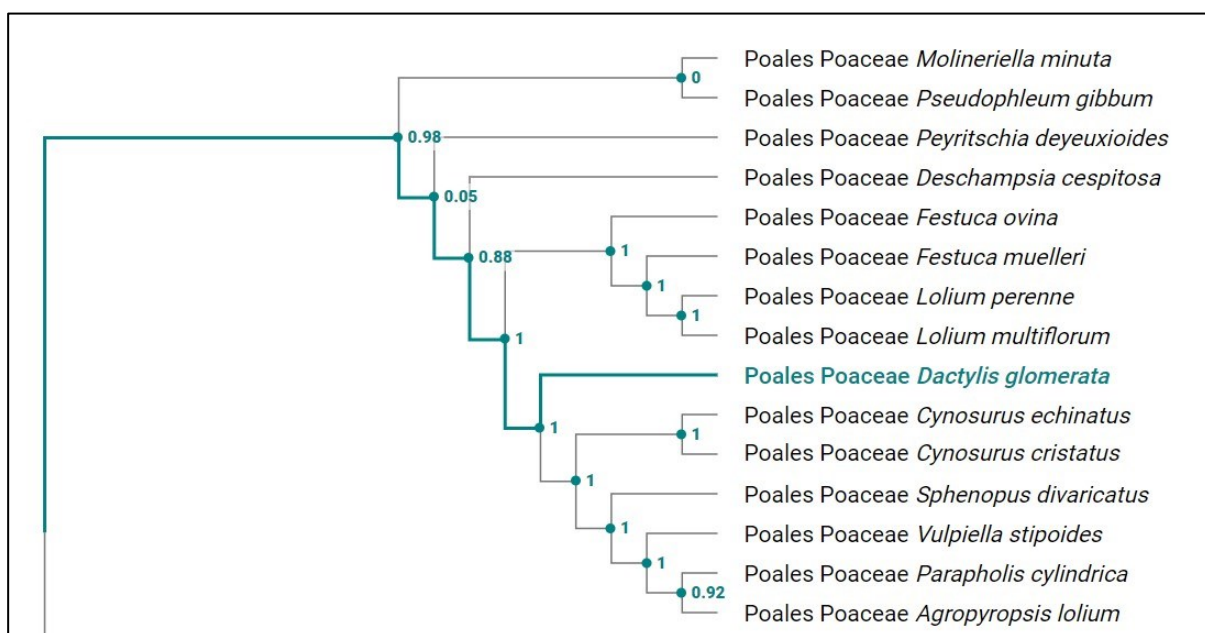


Obr. 2 – Rozšíření hlavních poddruhů *Dactylis glomerata* v Eurasii. Subtropická skupina: 1 – subsp. *smithii*, 2 – subsp. *ibizensis*, 16 – subsp. *hylodes*. Středozevní skupina: 3 – subsp. *santai*, 4 – subsp. *mairei*, 5 – subsp. *castellata*, 6 – subsp. *juncinella*, 7 – subsp. *judaica*, 8 – subsp. *woronowii*, 9 – subsp. *reichenbachii*. Temperátní skupina: 10 – subsp. *lobata* (= subsp. *aschersoniana*), 11 – subsp. *parthiana*, 12 – subsp. *himalayensis*, 13 – subsp. *sinensis*, 14 – subsp. *lusitanica*, 15 – galicijský diploid (= subsp. *izcoi*), 17 – subsp. *slovenica*. Zdroj: Lumaret, 1988.

Největší variabilita v rodu *Dactylis* je v oblasti Středozeví, kde přežívají endemické poddruhy srhy s omezeným rozšířením. Důvodem bude zřejmě geomorfologická členitost a menší vliv klimatických změn během pleistocénu. Poddruhy *Dactylis* tu mohou růst ve specifických prostředích, jako jsou hluboké soutěsky, útesy blízko moře nebo alpínské bezlesí. Jsou takovým podmínkám zvláště přizpůsobeny a odolávají tak konkurenci tetraploidů s širší ekologickou valencí (Borrill & Lindner, 1971). Mezi diploidní endemity Středozeví s omezeným areálem patří *D. glomerata* subsp. *ibizensis* rozšířená na Baleárech (Tutin, 1980) a *D. metlesicsii* P. Schönfelder et D. Ludwig (v současnosti obvykle považovaná za synonymum *D. glomerata* subsp. *glomerata*) rostoucí na subalpínských loukách Tenerife (Schönfelder & Ludwig, 1996). Tetraploidní středozevní taxony mají zpravidla rozsáhlejší areál, např. *D. glomerata* subsp. *hispanica* (téměř celé jižní a západní Středozeví), diploidní i

tetraploidní *D. smithii* Link (Makaronésie, pobřeží Španělska a severní Afriky, a dokonce i Menorca) (Lopéz González, 2020) a tetraploidní *D. marina* (pobřeží severní Afriky, Portugalsko) (Tutin, 1980). Výjimku představuje endemická tetraploidní *D. hylodes* (*D. glomerata* subsp. *hylodes*) známá z pouze z Madeiry (Parker, 1972).

Podle databáze POWO (2024) je rod *Dactylis* poměrně izolovaný v rámci čeledi Poaceae a patří do tribu Festucae (viz obr. 3). Nejbližší příbuzné rody jsou *Cynosurus*, *Festuca* a *Lolium*. Databáze uznává v rodu dva druhy, a to *D. glomerata* a *D. smithii*. Dále uvádí 20 přijatých poddruhů *D. glomerata*. Databáze používá podobné pojetí jako encyklopedie *Flora Europaea* nebo *Flora Palaestina*, které považují *Dactylis* za monotypický nebo téměř monotypický rod, ovšem s velkou vnitřní diverzitou na úrovni poddruhů. Tento názor má mezi vědci dlouhou tradici už od Domina (1943). Stewart a Ellison (2011) s tímto souhlasí a dodávají, že u některých poddruhů byl pozorován pokles fertility při jejich křížení. To naznačuje, že u nich speciace jednou proběhne.



Obr. 3 – Fylogenetický strom ukazující postavení rodu *Dactylis* v rámci čeledi Poaceae. Zdroj: POWO, 2024.

3. Nejčastější známé ploidie

V současnosti několik málo tetraploidních poddruhů pokrývá většinu přirozeného areálu rodu *Dactylis*. Stebbins a Zohary (1959) a Borrill a Carroll (1969) odhadují, že diploidní poddruhy představují celkově jen asi 5 % celkové populace tohoto rodu. Na tetraploidní úrovni

převládá jednoznačně *Dactylis glomerata* subsp. *glomerata*, jež má největší rozšíření, početnost i největší genetickou diverzitu. Notně k tomu přispělo i lidské hospodaření, jelikož většina komerčních kultivarů používaných k produkci píce pro dobytek je z poddruhu *glomerata* odvozena. Na druhém místě je *D. g.* subsp. *hispanica*, která připomíná subsp. *glomerata* svou značnou fenotypovou plasticitou a schopností osídlit rozmanitá stanoviště. Je rozšířena především ve Středozeří, k čemuž je přizpůsobena výraznou adaptací: semena neopadávají během suchého období a přečkají celé horké léto na rostlině. Uvolňují se až po pozdním dozrání na podzim. Poslední z kosmopolitně rozšířených tetraploidů je *D. marina*, která se vyskytuje ve Středozeří, a to na pobřeží severní Afriky a západní Evropy (Lumaret, 1988).

Pokud se tedy v literatuře mluví o „tetraploidním komplexu“ srhy, autoři mají jistě na mysli *D. g.* subsp. *glomerata*, nebo v případě Středozeří také *D. g.* subsp. *hispanica* a *D. marina*. Ty dominují evropské flóře v přírodních populacích i na pastvinách a většinou určují směr další evoluce v rodu *Dactylis*. Nejdůležitější otázka týkající se evoluce srhy, kterou si výzkumníci kladou, tak je vznik těchto komplexů.

Diploidi jsou určitě evolučně starší než tetraploidi, v současné době se vyskytují zejména na místech, které zajišťují potřebnou vlhkost a dostatečně odlišnou ekologickou niku, aby odolali konkurenci tetraploidů (viz kapitola Ekologické nároky diploidů). Geografické areály rozlišovaných diploidních taxonů jsou tak obvykle menší než výše zmíněných tetraploidních (Jones, et al., 1961). Diploid s nejširším rozšířením napříč je *Dactylis glomerata* subsp. *lobata* (= *D. glomerata* subsp. *aschersoniana*, *D. polygama*) vyskytující se souvisle v pásu střeoevropských opadavých lesů (Lumaret, 1988).

4. Evoluční procesy v rodu *Dactylis*

Hlavní evoluční procesy v rodu *Dactylis* jsou alopatriká diferenciace diploidních poddruhů, hybridizace mezi těmito dosud oddělenými diploidními poddruhy a polyploidizace a vznik populací s vyšší ploidií. Pokud v určitém místě roste v kontaktu diploid a z něj nově vzniklý autotetraploid, jde o primární kontaktní zónu. V případě, že dojde k setkání již diferencovaných populací odlišných ploidií, například staršího lokálního diploida a invazního tetraploida, jde o tzv. sekundární kontaktní zónu.

V zásadě existují dvě teorie, které vysvětlují, jak mohly vznikat tetraploidní populace. První teorie tvrdí, že diploidní taxony vytvořily v izolaci samy tetraploidní variantu procesem

autopolyploidizace – splynutím neredukovaných gamet. Zásadní úlohu ve vzniku nové ploidní úrovně má tzv. triploidní most (viz kapitola Role triploidů a hexaploidů), protože z diploidů pravděpodobně ve většině případů vznikají nejdřív triploidní rostliny (splynutím neredukované a redukované gamety).

Druhá teorie stojí na předpokladu, že se mezi sebou nejdřív diploidní taxony křížily za vzniku diploidních hybridů a následně docházelo k polyploidizaci (alopolyploidizace). Úspěch tetraploidní entity závisel na tom, že obsahovala genetické zdroje z odlišně adaptovaných populací.

Teorie alopolyploidizace má v literatuře větší podporu, např. Zohary a Nur (1959) nebo Stebbins (1985), zejména co se týče studií zaměřených na vysvětlení existence tetraploidních komplexů. Autoři se shodují v tom, že alespoň nějaká hybridizace mezi vzdálenějšími populacemi musí předcházet zdvojení genomu. Důkaz toho, že komplex *D. glomerata* má hybridní minulost, se dá najít i ve způsobu, v jakém se v něm pojí charakteristiky středozemních a temperátních druhů (Lumaret, 1988). V Anglii roste *D. glomerata* na písčných dunách a přesypech, tedy v daleko sušším prostředí, než je jinde na britských ostrovech běžné (déšť sice spadne, ale půda tvořená velkými částicemi ho nezadrží). Srhy v dunách rostly přibližně 30 let od okamžiku zavlečení člověkem nebo zvířaty. Už po takové době našli vědci u rostlin z nejsušších dun adaptace na vodní stres, jako delší kořeny a nezměněnou rychlost růstu navzdory suchu. Připomínaly tak adaptace *Dactylis glomerata* subsp. *hispanica*. Rostliny z vlhčích stanovišť si ponechaly temperátní charakter (Ashenden, et al., 1975).

Alopolyploidní speciace je podmíněná možností vzájemného křížení diploidních taxonů. Srhy nemají problém s mezidruhovým křížením a pyl jiného taxonu přijímají bez problémů. Studie zkoumající křížení mezi diploidy z různých míst Evropy ukazují, že není problém s hybridizací u většiny možných kombinací. Kříží se i poddruhy, které se v přírodě nikdy nepotkají (např. subsp. *santai* z Alžírsko a subsp. *lobata* ze střední Evropy). Potomci křížení jsou alespoň částečně fertillní (Lumaret, 1988). Pravděpodobnost setkání (sympatrický růst dvou poddruhů v kontaktní zóně) nebyla velká, ale rozhodně větší než v současnosti, protože v době před existencí tetraploidních komplexů musely diploidní poddruhy zabírat větší areál než dnes (Zohary & Nur, 1959). Ke křížení tak nejspíš došlo jen na pár určitých místech a pak už se do velkého areálu rozšířil alopolyploidní potomek. Přesto je pravděpodobné, že nejde u komplexů jako *D. g.* subsp. *glomerata* a *D. g.* subsp. *hispanica* určit jednu hybridizaci,

kteřá položila základ všem rostlinám, které dnes rostou napříč Evropou. Místo toho vznikli tetraploidi na více místech, postupně se setkali a prokřížili do současného panevropského komplexu.

Také experimenty na dalších druzích trav, jako je *Ehrharta erecta*, potvrzují, že jen samotná přítomnost více sad chromozomů ještě nezaručuje zvýšený invazní potenciál. Tetraploidi vytvoření v laboratoři s pomocí kolchicinu nebyli schopni po vysazení v terénu osídlit nová území. To potvrzuje, že zvýšená heterozygotita způsobená mezidruhovým křížením je předpoklad pro vznik nové invazní linie. Pravděpodobnost polyploidizace byla dále podpořena, pokud měly dané druhy či poddruhy fragmentovaný („patchy“) areál, který jim usnadnil vzájemné křížení (Stebbins, 1985).

Přesný mechanismus, jakým vznikají srhy vyšší ploidní úrovně, se zdá být produkce neredukovaných gamet diploidy. Je to relativně vzácná událost, zvláště pokud se mají setkat neredukovaný pyl s neredukovanou vaječnou buňkou. Proto je v začátcích pravděpodobnější triploidní most. Přesto ke vzniku autotetraploidů tímto způsobem mohlo docházet, zvláště v minulosti, kdy diploidi měli větší populace než dnes (Lumaret & Barrientos, 1990). Dalším důkazem vzniku přes neredukované gamety jsou tetraploidní varianty jinak diploidních poddruhů (*Dactylis glomerata* subsp. *lobata*, *D. g.* subsp. *woronowii*, *D. g.* subsp. *reichenbachiana*). Možnost polyhaploidie, tedy že by tetraploidi vytvořili nové diploidní jedince, kteří by měli polovinu jejich chromozomů, není evolučně významná. Občas sice takto diploidní rostliny vznikají, ale jsou slabé nebo sterilní (Lumaret & Barrientos, 1990; Lumaret, 1988).

Na závěr je vhodné zmínit, že kosmopolitní 4x komplexy jsou sice dominantní, ale nepředstavují celou diverzitu tetraploidů tohoto rodu. Byly objeveny a popsány další poddruhy nebo alespoň ekotypy se čtyřmi sady chromozomů, které ale mají podobné izolované až endemické areály jako diploidi, o nichž bylo pojednáno v kapitole Vnitrodruhová klasifikace a rozšíření. Například tetraploidní *Dactylis glomerata* subsp. *rigida* se vyskytuje pouze v alpínském pásmu hor Kréty a svým přizpůsobením vysoké nadmořské výšce a suchu se velmi podobá diploidnímu poddruhu *D. g.* subsp. *juncinella* z vrcholků Sierra Nevady. Konvergentní evoluce vyústila v podobnou morfologii – kratší stébla, užší listy a menší květenství. *Dactylis glomerata* subsp. *rigida* je výsledek přizpůsobení *D. g.* subsp. *hispanica* místním mimořádným podmínkám (Borrill, 1961). Protože se tyto menší tetraploidní varianty vyvinuly ze tří hlavních tetraploidních cytotypů (subsp. *glomerata*, *hispanica* nebo *marina*), nepanuje shoda, jestli to

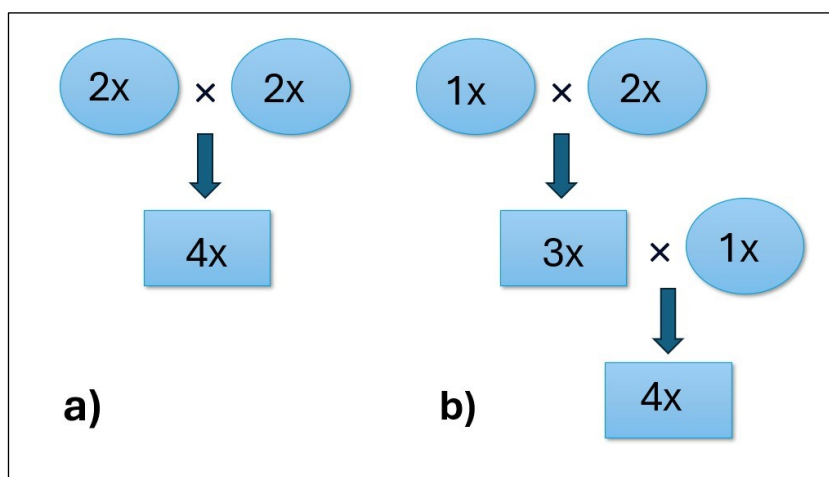
jsou poddruhy, nebo jen diferencované ekotypy (Lumaret, 1988). Každopádně jsou tyto adaptované populace důkaz, že tetraploidní komplex nebyla pro srhu slepá evoluční ulička. Stále z něj vznikají nové varianty v závislosti na prostředí, ve kterém se ocitnou.

4.1. Role triploidů a hexaploidů

Triploidi bývají v přírodních populacích srhy vzácný jev. Mají ale mimořádnou evoluční důležitost, protože zprostředkovávají vznik nových cytotypů přes tzv. triploidní most. Je to jeden z nejdůležitějších evolučních procesů generujících rostliny vyšší ploidie. Zajišťuje vznik tetraploida cestou autopolyploidie, kdy ke vzniku nového cytotypu dojde pouze v rámci jedné populace.

Triploidi vznikají kvůli občasné a vzácné produkci neredukovaných gamet. De Haan et al. zaznamenali, že při křížení diploidních srh vznikaly neredukované vaječné buňky s frekvencí 0,49 % (1992).

Existují dva způsoby vzniku autotetraploidů přes neredukované gamety, zobrazené na obr. 4. První způsob zahrnuje splynutí dvou neredukovaných gamet. Alternativní a mnohem častější cesta vede přes fertillní triploidy, kteří byli nalezeni v některých diploidních populacích. Z nich pak vede cesta ke vzniku autotetraploidů: musí se setkat neredukovaná vaječná buňka z 3x jedince (je triploidní) a pyl z 2x jedince (je haploidní). Vzhledem k velmi nízké frekvenci vzniku neredukovaných gamet je první způsob velmi nepravděpodobný. Triploidi vznikají častěji a řídí tak genový tok z diploidní na tetraploidní úroveň.



Obr. 4 – Dva možné scénáře vzniku autotetraploida z diploidní populace. a) splynutí neredukované vaječné buňky a neredukovaného pylového zrna do tetraploidního jedince (nepravděpodobné), b) vznik tetraploida z redukované a neredukované gamety a následné splynutí jeho triploidní gamety s haploidní gametou (triploidní most).

Triploidní most byl v rodu *Dactylis* popsán Zoharym a Nurem (1959) na příkladu genového toku mezi diploidní *D. g. subsp. judaica* a tetraploidní *D. g. subsp. hispanica*.

Kromě triploidního mostu byla stejnými autory pozorována ještě jedna varianta genového toku. V oblasti se křížili diploidi s tetraploidy. Tato hybridizace produkovala alotetraploidy, a to spojením neredukované gamety diploida (je diploidní) s redukovanou gametou z tetraploida (je diploidní). Genový vede směrem do vyšší ploidie (Zohary & Nur, 1959).

Hexaploidi jsou nejvzácnější ploidie rodu *Dactylis* známá z přírodních podmínek. Nálezy jsou pouze ojedinělé a rostliny s tímto cytotypem jsou výjimky v celkové populaci. Hexaploidi morfologicky blízcí *D. g. subsp. hispanica* byli hlášeni z Egypta, Kyrenaiky v Libyi a také z Galície (Horjales, et al., 1996). Nejpočetnější jsou hexaploidi z egyptských a libyjských populací (Borrill & Jones, 1961). Jejich meióza je většinou pravidelná s tvorbou bivalentů a kvadrivalentů (Lumaret, 1988).

5. Kontaktní zóny diploidů a tetraploidů jako významná evoluční centra

Mimořádná pozornost byla věnována oblastem, kde rostou diploidi a tetraploidi ve vzájemném kontaktu, tedy sympatricky, zejména ve Středozeří. Studium kontaktních zón, kde mohou vznikat kříženci obou ploidí, je možné lépe porozumět vzniku tetraploidních komplexů. Hranice mezi diploidy a tetraploidy také ukazuje, jak se od sebe liší ekologické nároky jednotlivých cytotypů.

K sympatrickému růstu dvou poddruhů nebo druhů na jednom místě může docházet dvěma způsoby. Podmínky prostředí se mohou výrazně změnit, což přinutí rostliny ustupovat nebo jim naopak dovolí se šířit, až se populace dvou již dříve diferencovaných taxonů setkají (sekundární kontaktní zóna). Druhá teorie říká, že tetraploidi vznikli přímo na místě z diploidů autoploidizací, nejčastěji přes tzv. triploidní most (primární kontaktní zóna).

Primární a sekundární kontaktní zóna by neměla být zaměňována a při každém výzkumu sympatrie by mělo být určeno, o jaký ze dvou případů kontaktu jde. Primární kontaktní zóna vzniká kvůli lokálnímu environmentálnímu gradientu a produkuje autoploidy, kteří by měli mít stejnou sadu alel jako jejich diploidní předci. Čím mladší nová autoploidní populace je, tím méně času bylo na divergenci genomů obou populací a předpokládá se, že autotetraploid má v podstatě stejné alelické složení. Sekundární kontaktní zóna k sobě naopak přibližuje již diferencované poddruhy, které byly dlouho oddělené. Selekcí

a dalšími procesy (např. genetickým driftem) tak obsahují odlišné alely a genový tok mezi nimi vede k obohacení příjemce.

Příkladem sympatrie a primární kontaktní zóny je alžírská soutěska Kerrata, kde na samém dně soutěsky roste diploidní *Dactylis glomerata* subsp. *mairei* i tetraploidní rostliny přiřazované k *D. g.* subsp. *hispanica*. Všude jinde je krajina pro růst obou poddruhů příliš suchá. Borrill a Lindner (1971) spekulují, že na tomto místě mohla tetraploidní varianta vzniknout autopolyloidizací z diploidní *D. g.* subsp. *mairei* a pak spolu s ní přežívat na stinném dně soutěsky. Samotná *D. g.* subsp. *mairei* měla kdysi větší areál rozšíření, ale postupné oteplování severoafrického klimatu za posledních 10 000 let ji zahnilo do reliktního habitatu.

Tetraploidní populace přežívající s *D. g.* subsp. *mairei* v soutěsce je důkazem, že autopolyloidizace může vytvořit jedince, kteří se uchytí ve volné přírodě. Pravděpodobný mechanismus jejich vzniku je triploidní most popsáný v kapitole Role triploidů a hexaploidů. Byly nalezeny i další neobvyklé tetraploidní varianty jinak diploidních poddruhů, např. tetraploidní *D. g.* subsp. *lobata*, *D. g.* subsp. *woronowii* nebo *D. g.* subsp. *izcoi* v Galícii (Lumaret & Barrientos, 1990). Tyto cytotypy jsou morfologicky nerozlišitelné od původních diploidů až na malé rozdíly ve velikosti buněk nebo některých orgánů. Zdá se však, že se vyskytují jen na podobně omezeném území jako jejich předek. Pokud se sekundárně setkají s kosmopolitním tetraploidem, můžou při křížení s ním zaniknout (Lumaret, 1988).

Další případ blízkého výskytu dvou poddruhů byl prozkoumán ve španělském pohoří Sierra Nevada. Na hoře Pico del Veleta roste tetraploidní *D. g.* subsp. *hispanica* běžně na jílovitých půdách až do 2500 m n. m., zejména v korytech vyschlých potoků nebo v olivových hájích. Endemický diploidní poddruh *D. g.* subsp. *juncinella* se vyskytuje až v nadmořských výškách nad 2500 m, roste v alpském bezlesí na slídě mezi skupinami kamenů. Je omezen pouze nad bývalou hranicí lesa a má kratší a tvrdší stébla s menším květenstvím. Původní rozšíření *D. g.* subsp. *hispanica* zřejmě kopírovalo hranici horského lesa, než došlo k odlesnění. Oba poddruhy však dodnes dodržují rozdělení podle toho, kde les končil. Jelikož je mezi jejich areály jasná hranice, kterou nepřekračují, vhodnější označení pro tuto situaci je alopatrie (Borrill & Lindner, 1971). Tento areál je také případ sekundární kontaktní zóny mezi poddruhy přizpůsobenými odlišným podmínkám.

Sympatricky se vyskytují také tetraploidi *Dactylis glomerata* a diploidi přiřazovaní k *D. g.* subsp. *judaica*. Společně rostou v Nazarethu a v Safadu v Izraeli. Diploidní „ostrůvky“ jsou

tam zcela obklopeny tetraploidem, který diploidy nahrazuje v nižších polohách. Takový fragmentovaný areál znamená, že mají obě varianty mnoho příležitostí se mezi sebou křížit. Autoři studie uvažují, že suchu lépe přizpůsobený a celkově úspěšnější tetraploidní kříženec mohl vzniknout po křížení *D. g. subsp. judaica* a stepního diploida *D. g. subsp. woronowii* zasahujícího z Íránu. Po křížení došlo k polyploidizaci a nová tetraploidní populace se začala šířit dál. Genetický příspěvek stepního poddruhu *D. g. woronowii* umožnil nové formě zvládat aridnější podmínky ve zbytku Izraele a postupně převládnout (Zohary & Nur, 1959). Pro více informací o vzniku tetraploidních komplexů viz kapitola Evoluční procesy v rodu *Dactylis*.

Ke křížení a genovému toku mezi poddruhy *Dactylis* stále dochází. Důkazem je situace v Galícii (Lumaret & Barrientos, 1990), kde se v druhé polovině 20. století střetl původní morfortyp, podle Lopéze Gonzáleze (2020) poddruh *D. g. subsp. izcoi*, s nepůvodním morfortypem *D. g. subsp. glomerata* vyskytujícím se v celé Evropě. Příčinou nového kontaktu (sekundární kontaktní zóna) bylo rozšiřování *D. g. subsp. glomerata* lidským hospodařením. *Dactylis glomerata* subsp. *izcoi* se vyskytuje v tetraploidní i diploidní variantě. Tetraploidi z obou poddruhů se začali křížit. Došlo mezi nimi ke genovému toku, který možná trochu překvapivě mířil směrem z populace *D. g. subsp. izcoi* do genomu populace *D. g. subsp. glomerata*. Tato hybridizace tak může být pro komplex *D. g. subsp. glomerata* další příležitostí pro obohacení svého genomu o nové alely, které mu pomohou přežít v nových oblastech.

6. Ekologické nároky *Dactylis glomerata*

Rod *Dactylis* jako takový lze považovat za taxon s velmi širokou ekologickou valencí. Taxony se dělí na temperátní, středozevní a subtropickou skupinu (Stebbins & Zohary, 1959). Temperátní skupina je například zastoupena poddruhy *Dactylis glomerata* subsp. *lobata* nebo *D. g. subsp. himalayensis*, středozevní skupina poddruhy *D. g. subsp. juncinella*, *D. g. subsp. lusitanica*, *D. g. subsp. judaica* nebo *D. g. subsp. woronowii* a subtropická skupina *D. g. subsp. smithii* z ostrovů Makaronésie. To, že se srhy adaptovaly mimo jiné na opadavé lesy střední Evropy, aridní podmínky Alžírsko a Izraele i subtropické Kanárské a Baleárské ostrovy, svědčí o přizpůsobivosti a proměnlivosti rodu.

Obecné vlastnosti srh byly studovány na tetraploidním druhu *Dactylis glomerata*. Tato tráva snese skoro každé evropské klima s výjimkou velkých teplotních a srážkových extrémů. Je běžná na pastvinách, strništích, trávnících a lesních lemech. Jelikož tvoří trsy, jsou její porosty obvykle rozvolněné, ale ve zvlášť příznivých podmínkách mohou trsy růst nahuštěně

a dávat iluzi souvislého porostu. Hlavní období růstu nastává v dubnu a květnu a klásky kvetou v červnu a červenci (Beddows, 1959).

Srha neroste na velmi podmáčené nebo zasolené půdě. Na rozdíl od některých jiných trav netoleruje sešlap (roste pouze na krajích cest). Je víceletá a zimu přežívá jako hemikryptofyt s obnovovacími pupeny schovanými v trsu uschlých listů a stébel u země. Jarní mrazy mohou poškodit vyvíjející se květenství nebo způsobit usychání listů od konců („winter burn“). Okus na jaře a v létě, tedy v hlavním růstovém období, růst srhy podpoří. Naopak okus na podzim způsobí ztráty, které na jaře nelze zcela nahradit a populace srhy na pastvině se zmenší (Beddows, 1959).

Srha roste nejlépe na slabě kyselých až neutrální půdách (pH 6-7) (Beddows, 1959). Jsou ale známy i poddruhy, které se přizpůsobily bazickému podkladu, jako *D. g.* subsp. *slovenica* rostoucí velmi často vápencích nebo *D. g.* subsp. *reichenbachii* adaptovaná na alpský dolomit (Stewart & Ellison, 2011). Jen velmi kyselá půda rodu *Dactylis* nesvědčí.

Růst *Dactylis glomerata* je obecně podpořen částečným zástínem. Proto se často vyskytuje v blízkosti vyšších rostlin nebo keřů. S dostatkem slunečního záření a ochranou před větrem však může vyrůst až do výšky 1,5 metru (Beddows, 1959) a stát se jednou z nejvyšších bylin v ruderalních a lemových společenstvech.

6.1. Ekologické nároky diploidů

Diploidní poddruhy srh mají převážně omezené rozšíření. Jsou blízce přizpůsobené svým specifickým podmínkám, aby odolaly konkurenci kosmopolitních tetraploidů. Jsou evolučně starší než tetraploidi (Lumaret, 1988), tudíž před ekologickým vytlačáním přizpůsobivějšími tetraploidy byly jejich areály větší.

Diploidi se nacházejí na rozmanitých stanovištích napříč Evropou, které na první pohled nemají nic společného – soutěsky v severoafrické poušti, vrcholky hor ostrovů v Makaronésii, alpské svahy nebo středoevropské opadavé lesy. Lumaretová et al. (1987) argumentuje, že všechna tato místa mají společnou zvýšenou vlhkost. Pokud rostou na otevřených prostranstvích, diploidi se drží vodních zdrojů, jako potoky nebo v létě zaplavené příkopy. Ze stejného důvodu se jim také daří v zástínu listnatých stromů v opadavých lesích. Lesní klenba totiž zabraňuje odpařování velkého množství vody a zajišťuje větší vzdušnou vlhkost u země. Důvod, proč je mezi ploidiemi rozdíl v odolávání suchu, leží v jejich morfologii. Odlišují se od sebe počtem průduchů a stavbou pylu, což jsou znaky, které se také používají v morfologické analýze při odlišování diploidů a tetraploidů (Tutin, 1980). Diploidi

v nelesním prostředí nedokážou regulovat transpiraci přes průduchy a jejich pyl v letním období vysychá. Diploidi jsou také lépe adaptovaní na stín, ale to je podle Lumaretové et al. (1987) důsledek jejich citlivosti na sucho, kvůli které začali růst v lesích. Postupně se adaptivní selekcí přizpůsobili též nedostatku slunečního záření, a to přispělo k odlišení jejich ekologické niky od niky tetraploidů, kteří rostou na dobře osvětlených otevřených stanovištích.

Další způsob, kterým diploidi udržují rozdílnou ekologickou niku, je jiný čas kvetení. Doba kvetení patří mezi vlastnosti, které mohou zabránit křížení mezi populacemi různých ploidií, dokonce i když rostou v sympatrii. Na příkladu galicijských diploidů a autotetraploidů patřících do *Dactylis glomerata* subsp. *izcoi* bylo zjištěno, že diploidi kvetou později a déle než tetraploidi (Lumaret & Barrientos, 1990; Bretagnolle & Thompson, 2001). Tím je zaručeno, že se dva poddruhy nezkříží, i když je jejich pyl vzájemně kompatibilní.

6.2. Ekologické nároky tetraploidů

Tetraploidi mají širší ekologickou niku než diploidi, což se odrazilo i na jejich větším areálu rozšíření. Například galicijské tetraploidy jsou schopny tolerovat pH půdy od 4 až do 8. Tato rozmanitost může být zčásti přičtena tomu, že tetraploidy vykazují větší individuální genetickou diverzitu (Lumaret 1985), která vede k většímu potenciálu pro metabolickou diverzifikaci (Lumaret, et al., 1987). Tetraploidy se tak lépe přizpůsobí časoprostorové proměnlivosti prostředí.

Tetraploidy se na rozdíl od diploidů vyskytují mimo lesy, například podél cest, na mezích, v lesních lemech a na ruderalních stanovištích. Růst na takových otevřených místech znamená větší odpar, kterému jsou tetraploidy přizpůsobeni menším množstvím průduchů a pylem odolným proti vysychání (Lumaret, et al., 1987).

Diferenciace časů kvetení se u tetraploidních srh projevila dřívějším kvetením (Maceira, et al., 1993). Zpravidla kvetou kratší dobu a jsou více synchronizované, tj. v rámci jedné populace kvete většina tetraploidů zároveň (Lumaret & Barrientos, 1990).

I tetraploidy se musí potýkat s letním obdobím sucha, zvláště poddruhy ze Středozeší. Místo toho, aby kvetli během léta a vyhledávali vlhčí podmínky jako diploidy, středozešní tetraploidy (např. galicijská *D. g.* subsp. *izcoi*) kvetou na jaře ještě před nástupem vysokých teplot a v létě mají období dormance. Principem je vykvést a utvořit semena ještě před nástupem období sucha. Semena zůstanou na usychající rostlině a uvolní se až na podzim. Naproti tomu temperátní *D. glomerata* subsp. *glomerata* kvete postupně během roku, semena

uvolňuje ze svých lat ihned po dozrání a umí se přizpůsobovat a vykvést tehdy, kdy jsou podmínky nejvhodnější (Lumaret & Barrientos, 1990).

V experimentech zaměřených na konkurenci byla prokázána konkurenční výhoda tetraploidů nad diploidy, a to hlavně v hustém zápoji (Maceira, et al., 1993). Semenáčky 4x cytotypu klíčí rychleji a ve větším množství, takže nemají problém menší diploidní semenáčky vytlačit. Je to důsledek tzv. gigas efektu, který zmnožení genotypu provází. Tetraploidní buňky jsou kvůli většímu obsahu DNA objemnější, což znamená, že na stejný počet mitóz budou mít semenáčky větší tělo, ačkoliv je vlastně tvořeno méně buňkami. Nejen semenáčky, ale i plně vzrostlé tetraploidní srhy jsou vyšší. Tato schopnost rychlého růstu je výhodou na narušených stanovištích, kde se mohou podmínky rychle měnit. Diploidi oproti tomu vyhledávají spíše stabilitu lesa. Tetraploidní semena jsou těžší a s většími zásobami, ale zároveň je s tím spojený trade-off: rostlina jich vyprodukuje méně (Bretagnolle, et al., 1995).

Obecný předpoklad, že tetraploidi by měli být zpravidla lépe adaptováni na extrémní podmínky, se nepotvrdil ve studii zaměřené na zimní růst galicijských diploidů a odvozených autotetraploidů. Navzdory předpokladům produkovali v zimních teplotách více listů diploidní rostliny. I v těchto podmínkách však tetraploidi kvetli dříve, čímž se potvrzuje genetický základ rozdílů v kvetení mezi odlišnými cytotypy galicijské *Dactylis*. Dřívější zimní kvetení je způsob, jak si tetraploidi otevírají novou ekologickou niku a možnost koexistence s diploidy na stejném stanovišti. (Bretagnolle & Thompson, 1996)

7. Závěr a diskuze

Výsledky rešerše ukazují, že v rodu *Dactylis*, který je často považován za monotypický, je rozlišováno až 20 poddruhů hlavního taxonu *Dactylis glomerata*. Dají se zařadit do tří hlavních skupin, temperátní, subtropické a tropické. Zejména důležité jsou široce rozšířené tetraploidní poddruhy *Dactylis glomerata* subsp. *glomerata*, *Dactylis glomerata* subsp. *hispanica* a *Dactylis glomerata* subsp. *marina*. Vyznačují se větší morfologickou variabilitou a schopností přizpůsobit se proměnlivému prostředí. Kombinují v sobě vlastnosti více diploidních poddruhů. Největší diverzita rodu *Dactylis* je ve Středozeří (subtropická skupina). Existují zde primární i sekundární kontaktní zóny mezi poddruhy i relativně nové autotetraploidní varianty starších diploidních populací. Tetraploidní rostliny vznikají v rodu *Dactylis* kvůli neredukovaným gametám, které občas vznikají po problémech s meiózou. Zásadní roli v genovém toku na vyšší ploidní úroveň hraje triploidní most. Na vzniku tetraploidních komplexů má významný podíl křížení mezi jednotlivými poddruhy v sekundárních kontaktních zónách. Ekologická nika rodu *Dactylis* je široká a roste téměř v celé Evropě až do výšky 2900 m. n. m (Stewart & Ellison, 2011). Netoleruje velmi kyselé, zasolené nebo podmáčené půdy. Tetraploidi se lépe vyrovnávají s ekologickou variací i vysycháním a často rostou na antropicky narušených nebo otevřených stanovištích. Diploidi vyhledávají vlhčí stanoviště nebo zástín, aby neztráceli vodu. Kvetou později než tetraploidi.

Dactylis je složitý rod, v němž se autoři neshodují na přesném taxonomickém ranku některých taxonů, které jsou v různých zdrojích popisovány jako samostatné druhy i jako poddruhy *Dactylis glomerata*. Tyto taxony jsou si morfologicky velmi podobné nebo dokonce nerozlišitelné, takže pro spolehlivou identifikaci je nutné provést cytometrické měření. Další úroveň zesložiténi představuje používání více synonym pro stejné taxony

Důležitost mezidruhového křížení ve vzniku tetraploidních komplexů dosud nebyla uspokojivě objasněna. Jelikož byl prokázán vznik tetraploidů ve zcela izolovaných diploidních populacích, byla *Dactylis* dlouho uváděna jako příklad autopolyloidizace. Na počátku dnešních komplexů však stála také hybridizace mezi poddruhy. To naznačuje, že tyto komplexy jsou do jisté míry výsledkem alopolyloidizace. Není však snadno ověřitelné, jaké poddruhy se mezi sebou křížily, a kde k tomu došlo.

Studium evolučních procesů je umožněno v primárních a sekundárních kontaktních zónách. Každá ale má jistá specifika. Primární kontaktní zóny osvětlují, jak prvně vznikají nové tetraploidy a jaký efekt má dvojnásobná hodnota DNA, ale jsou to izolované populace a o historii tetraploidního komplexu nenabízí moc informací. V sekundárních kontaktních zónách

je zase nutné vzít v úvahu evoluční divergenci, která mezi poddruhy stihla proběhnout. Nejsou vhodné pro studium přímých důsledků znásobení počtu chromozomů, ale mohou posloužit jako dobrý příklad evolučních procesů, které vedly k současnému stavu. Proto je důležité vždy určit, jaká kontaktní zóna mezi sympatrickými druhy vznikla, a jak to ovlivní výsledky studie.

Jelikož je centrum diverzity rodu *Dactylis* v Mediteránu, většina odborné literatury se zaměřuje na tuto oblast, zejména na španělskou Galicii, Alžírsko a Izrael. Také většina studií o genetice, fyziologii a ekologii používala středozevní poddruhy (*D. g.* subsp. *hispanica*, *D. g.* subsp. *izcoi*) jako výzkumný model. Oblast České republiky a střední Evropy (poddruhy *D. g.* subsp. *glomerata*, *D. g.* subsp. *lobata*, *D. g.* subsp. *slovenica*) je z hlediska výzkumu *Dactylis* méně prozkoumaná. Vyšlo podstatně méně studií o cytogeografii, ekologii a evoluci, které by používaly střeoevropské poddruhy jako model. Jedním z autorů zabývajících se střeoevropskými taxony je Mizianty (1986; 1988; 1990).

Navazující diplomová práce na toto téma se zaměří na sběr vzorků rodu *Dactylis* z České republiky a blízkého okolí. Pomocí průtokové cytometrie bude určena jejich ploidní úroveň z listového pletiva. Zvláštní pozornost bude věnována jejich stanovištním a ekologickým vazbám. Výsledkem práce bude cytogeografický průzkum poddruhů *Dactylis* v České republice – tj. tetraploidní *D. g.* subsp. *glomerata* a *D. g.* subsp. *slovenica* a diploidní *D. g.* subsp. *lobata*. U sebraných rostlin bude také provedena analýza morfologických znaků. Bude zhodnoceno, zda je možné tradiční určovací znaky uváděné v určovacích klíčích spolehlivě používat k odlišování jednotlivých taxonů a zda tu je vazba mezi morfologií a ploidním stupněm.

Použitá literatura

- Ashenden, T. W., Stewart, W. S. & Williams, W., 1975. Growth responses of sand dune populations of *Dactylis glomerata* L. to different levels of water stress. *Journal of Ecology*, 63(1), pp. 97-107.
- Beddows, A. R., 1959. *Dactylis glomerata* L. *Journal of Ecology*, 47(1), pp. 223-239.
- Borrill, M., 1961a. The pattern of morphological variation in diploid and tetraploid *Dactylis*. *The Journal of the Linnean Society Botany*, 56, pp. 441-452.
- Borrill, M., 1961. A morphological and genetical study of population differentiation in Cretan *Dactylis*. *The Journal of the Linnean Society Botany*, 58(370), pp. 87-93.
- Borrill, M. & Carroll, C. P., 1969. A Chromosome Atlas of the Genus *Dactylis* (Part two). *Cytologia*, 34(1), pp. 6-17.
- Borrill, M. & Jones, K., 1961. Hexaploid *Dactylis*. *Nature*, 190(4774), pp. 469-470.
- Borrill, M. & Lindner, R., 1971. Diploid-tetraploid sympatry in *Dactylis* (Gramineae). *The New Phytologist*, 70(6), pp. 1111-1124.
- Bretagnolle, F. & Thompson, J. D., 2001. Phenotypic plasticity in sympatric diploid and autotetraploid *Dactylis glomerata*. *International Journal of Plant Sciences*, 162(2), pp. 309-316.
- Bretagnolle, F., Thompson, J. D. & Lumaret, R., 1995. The influence of seed size variation on seed germination and seedling vigour in diploid and tetraploid *Dactylis glomerata* L. *Annals of Botany*, 76(6), pp. 607-615.
- Bretagnolle, F. & Thompson, J. D., 1996. An Experimental study of ecological differences in winter growth between sympatric diploid and autotetraploid *Dactylis glomerata*. *Journal of Ecology*, 84(3), pp. 343-351.
- De Haan, A., Maceira, N. O., Lumaret, R. & Delay, J., 1992. Production of 2n gametes in diploid subspecies of *Dactylis glomerata* L. 2. Occurrence and frequency of 2n eggs. *Annals of Botany*, 69(4), pp. 345-350.
- Domin, K., 1943. Monografická studie o rodu *Dactylis* L. (Notulae criticae ad cognitionem et dispositionem stirpium generis *Dactylis* L.). *Acta Botanica Bohemica*, 14, pp. 3-147.

- Eaton, R. J., 1958. The spontaneous flora of an old house-lot in eastern Massachusetts. *Rhodora*, 60(711), pp. 61-88.
- Feinbrun-Dothan, N., 1986. Flora Palaestina, Part Four: Alismataceae to Orchideaceae. Jerusalem: The Israel Academy of Sciences and Humanities.
- Horjales, M., Redondo, N., Pérez, B. & Brown, S., 1996. Presencia en Galicia de *Dactylis glomerata* L. hexaploide. *Boletim da Sociedade Broteriana*, 67(2), pp. 223-230.
- Jacques, W. A. & Edmond, B. D., 1952. Root development in some common New Zealand pasture plants. 5. The effect of defoliation and root pruning on cocksfoot (*Dactylis glomerata*) and perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *The New Zealand Journal of Science and Technology*. 34(3), pp. 231-248.
- Jones, K., Carroll, C. C. & Borrill, M., 1961. A chromosome atlas of the genus *Dactylis* L. *Cytologia*, 26(3-4), pp. 33-343.
- Kaplan, Z. (ed.), 2021. Klíč ke květeně České republiky. 2nd edn. Praha: Academia.
- Li-Yu Chang., Dian-Mine C. Jian-Sin G., 1977. Some important forage plants in Sinkiang. *Acta Phylotaxonomica Sinica*, 15, pp. 29-42.
- López González, G. 2020. *Dactylis* L. in Devesa, J. A., Romero Zarco, C., Buirra, A., Quintanar, A., & Aedo, C. (eds.). Flora Iberica XIX (I). Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC, pp. 421-429.
- Lumaret, R., 1988. Cytology, genetics and evolution in the genus *Dactylis*. *CRC Critical Reviews in Plant Sciences*, 7(1), pp. 55-91.
- Lumaret, R., 1997. Polyploidy and the critical size of natural populations: the case of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.), a grass used as a fodder plant. *Bocconea*, 7, pp. 133-139.
- Lumaret, R. & Barrientos, E., 1990. Phylogenetic relationships and gene flow between sympatric diploid and tetraploid plants of *Dactylis glomerata* (Gramineae). *Plant Systematics and Evolution*, 169(1), pp. 81-96.
- Lumaret, R. et al., 1987. Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L. from Galicia (Spain). *Oecologia*, 73(3), pp. 436-446.

- Maceira, N. O., Jacquard, P. & Lumaret, R., 1993. Competition between diploid and derivative autotetraploid *Dactylis glomerata* L. from Galicia. Implications for the establishment of novel polyploid populations. *New Phytologist*, 124(2), pp. 321-328.
- Madlung, A., 2013. Polyploidy and its effect on evolutionary success: old questions revisited with new tools. *Heredity*, 110(2), pp. 99–104.
- Mizianty, M., 1986. Biosystematic studies on *Dactylis* L. 1. Review of previous studies. 1.1. Systematics, variability, ecology, biology and cultivation problems. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 55(3), pp. 467-479.
- Mizianty, M., 1988. Biosystematic studies on *Dactylis* L. 2. Original research. 2.1. Morphological differentiation and occurrence of representatives of the genus *Dactylis* in Poland. 2.1.2. Distribution of *Dactylis glomerata* subsp. *slovenica* (Dom.) Dom. in Poland and adjacent regions. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 57(4), pp. 623-636.
- Mizianty, M., 1990. Biosystematic studies on *Dactylis* L. 1. Review of the previous studies. 1.2. Cytology, genetics, experimental studies, and evolution. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 59(1-4), pp. 105-118.
- Müntzing, A., 1937. The effects of chromosomal variation in *Dactylis*. *Hereditas*, 23(1-2), pp. 113-235.
- Nur, U. & Zohary, D., 1959. Distribution patterns of diploid and tetraploid forms of *Dactylis glomerata* L. in Israel. *Bulletin of the Research Council of Israel*, 7D, pp. 13-22.
- Parker, P. F., 1972. Studies in *Dactylis*. II. Natural variation, distribution and systematics of the *Dactylis smithii* Link. complex in Madeira and other Atlantic Islands. *New Phytologist*, 71(2), pp. 371-378.
- Pedersen, A., 1965/66. Adventivfloraen i Ivigtut og Grönnedal. *Botanisk Tidsskrift*, Vol. 61, pp. 88-97.
- POWO, 2024. Plants of the World Online. [Online]
Available at: <http://www.plantsoftheworldonline.org/>
[Accessed 15 April 2024].

- Sambo, E. Y., 1983. Comparative growth of Australian temperate pasture grasses: *Phalaris tuberosa* L., *Dactylis glomerata* L. and *Festuca arundinacea* Schreb. *New Phytologist*, 93(1), pp. 89-104.
- Schönfelder, P. & Ludwig, D., 1996. *Dactylis metlesicsii* (Poaceae), eine neue Art der Gebirgsvegetation von Tenerife, Kanarische Inseln. *Willdenowia*, 26(1), pp. 217-223.
- Sokolovskaya, A. P. & Probatova, N. S., 1976. Chromosome numbers of grasses of Sakhalin and Kurile Islands. *Botanicheskii Zhurnal*, 61, pp. 384-393.
- Stebbins, G. L., 1947. Types of polyploids: Their classification and significance. *Advances in Genetics*, Vol. 1, pp. 403-429.
- Stebbins, G. L., 1956. Cytogenetics and evolution of the Grass Family. *American Journal of Botany*, 43(10), pp. 890-905.
- Stebbins, G. L., 1985. Polyploidy, hybridization, and the invasion of new habitats. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72(4), pp. 824-832.
- Stebbins, G. L. & Zohary, D., 1959. Cytogenetic and evolutionary studies in the genus *Dactylis*. I. Morphology, distribution, and interrelationships of the diploid subspecies. *University of California Publications in Botany*, Vol. 31, pp. 1-39.
- Stewart, A. V. & Ellison, N. W., 2011. *Dactylis* in Kole, C. (ed.) Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Millets and Grasses. Heidelberg: Springer Berlin, pp. 73-87.
- Voroshilov, V. N., 1982. *Opredelitel' rastenij sovetskogo Dal'nego vostoka*. Moskva: Nauka.
- Zohary, D. & Nur, U., 1959. Natural triploids in the orchard Grass, *Dactylis glomerata* L., Polyploid complex and their significance for gene flow from diploid to tetraploid levels. *Evolution*, 13(3), pp. 311-317.