

Petr Smýkal

Domestikace rostlin z pohledu současné genetiky

Přibližně před 8–10 tisíci lety proběhla jedna z nejvýznamnějších změn v lidských dějinách, lidé přešli na různých místech od lovu zvěře a sběru rostlin k jejich chovu a pěstování. Vzniklo zemědělství, umožňující usedlý způsob života. Zajištění dostatku potravy vedlo k výraznému rozvoji tvořivých schopností člověka a ke vzniku civilizací. Pokud bychom převedli evoluční historii lidstva na 24 hodin, lze zavedení zemědělství datovat do posledních pěti minut. Přesto tato činnost podstatně ovlivnila náš současný život.

Vytvoření kulturní rostliny (zvířete) je práce mnoha generací, z nichž každá něco přidala. První pěstitelé pomocí každodenního pozorování okolní přírody dokázali to, co dnes badatelé mnoha vzájemně se prolínajících vědních oborů. Tisíce let před Ch. Darwinem, jenž objasnil principy působení přirozeného výběru, a dávno předtím, než byly poznány zákonitosti genetiky, lidé pomocí zkušenosti, ale i náhody položili základy dnešní potravinové dostatečnosti.

Proces postupné přeměny planých forem na kulturní (domestikace) se odehrál na několika různých místech a byl v všech hlavních plodin dovršen přibližně před čtyřmi tisíci lety. Centra původu kulturních rostlin poprvé definoval ruský botanik N. I. Vavilov v knize Centra původu kulturních rostlin (Centers of Origin of Cultivated Plants, 1926) a zahrnují střed-

ní Andy, Střední Ameriku, Blízký východ, Sahel a Etiopii v Africe, jižní a jihovýchodní Asii a Čínu (tab. 1). Není bez zajímavosti, že současné potravinové potřeby lidstva jsou uspokojovány z 90 % jen 30 druhy rostlin, z nichž první tři (traviny pšenice, rýže a kukuřice) tvoří dokonce více než 50 %! Jednotlivá centra lze stěží porovnávat, nicméně zcela právem lze z hlediska počtu a důležitosti domestikovaných rostlin a zvířat (prase, kráva, koza a ovce) považovat za jednu z nejvýznamnějších oblastí Blízký východ, kolébkou mnoha civilizací.

Studiu domestikacních změn se věnoval již Plinius v díle *Historia Naturalis* (77 n. l.) a dále Columella v knize *De Re Rustica* (50 n. l.). Mnohem hlouběji se domestikací zabýval zakladatel evoluční biologie Ch. Darwin ve své dvoudílné práci *Proměnlivost rostlin a živočichů během do-*

mestikace (Variation of Animals and Plants under Domestication, 1868) a v první kapitole svého stěžejního díla *O původu druhů* (On the Origin of Species, 1859). Ve stejné době se tímto tématem zabýval i švýcarský botanik Alfonso De Candolle v *Pojednání o botanické geografii* (Géographie Botanique Raisonnée, 1855). Rok po smrti Darwina přijal v díle *Původ pěstovaných rostlin* (L'Origine des Plantes Cultivées, 1883) Darwinovu koncepci přirozeného a umělého výběru jako hybné síly evoluce. Právě studium změn během domestikace, patrně v ohromné variabilitě v rámci jednoho druhu (vzpomeňme např. zřejmou proměnlivost psích plemen nebo třeba plodů tykve), inspirovalo tyto vědce k vyslovení hypotéz o evoluci a přírodním výběru. I dnes je fascinující, jak byly mnohé druhy během domestikace pozměněny, mnohdy k nepoznání od svých planých předků, a to během evolučně velmi krátké doby pouhých několika tisíc let. Např. planá vinná réva (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*) je dvoudomá rostlina s bobulemi velikosti hrášku a malými hrozny. Z ní člověk postupně vypěstoval dnešních několik tisíc oboupohlavních odrůd, z nichž některé rodí až osmikilové hrozny bobulí velikých jako švestky.

Domestikační syndrom

Proces domestikace rostlin bývá tradičně líčen jako zprvu neuvědomělý a teprve později cílený sběr semen z rostlin s nejvýhodnějšími vlastnostmi, čímž bylo během mnoha generací dosaženo postupné přeměny z planého druhu na produktivní kulturní plodinu. Tyto změny zahrnovaly znaky jako zvýšení počtu semen, změny jejich velikosti a tvaru, zlepšení fertility a klíčivosti, změny v architektuře rostlin, zkrácení dormance, omezení vypadávání semen, změny v době kvetení, eliminaci toxických nebo inhibujících látek, pigmentů semen a mechanických ochranných orgánů jako chlupů či trnů. Je pozoruhodné,

Tab. 1 Centra původu kulturních rostlin a celkové počty domestikovaných druhů (podle N. I. Vavilova 1926, zkráceno)

Malá Asie a Blízký východ	pšenice, žito, ječmen, oves, len, vojtěška, mák, salát, některé luskoviny (bob, čočka, hrách) a ovocné druhy (83 druhů)
Střední Asie	pšenice, některé luskoviny, len, bavlník, cibule, mrkev, ovoce, vinná réva (42 druhů)
Středozeří	pšenice, ječmen, některé brukvovité, řepa, hořčice, olivovník, chmel, některé druhy píceň, koření, zeleniny a ovoce (84 druhů)
Indie	rýže, proso, některé luskoviny, lilek, okurka (117 druhů)
Čína	rýže, některé obiloviny, proso, pohanka, sója, mák, konopí, vřina, citrusy, čajovník (138 druhů)
Indomalajská oblast	cukrová třtina, kokosová palma, banán a některé další druhy ovoce (55 druhů)
Etiopie	ječmen, čirok, káva, některé druhy luskovin a koření (38 druhů)
Střední Amerika a Mexiko	kukuřice, fazole, tykve, quinoja, amarant, batáty, kakaovník, některé druhy koření, ovoce a prádlných rostlin (49 druhů)
Andy	brambory a některé další druhy kořenových plodin, rajčata, tabák, chinin, kokain, některé druhy zeleniny (45 druhů)
Brazílie a Paraguay	fazole, maniok, podzemnice, ananas, kaučukovník, maté (13 druhů)

Tab. 2 Čeledi s nejvýznamnějšími zástupci domestikovaných plodin

Bobovité (<i>Fabaceae</i>)	hrách, cizrna, sója, podzemnice, bob, fazol, čočka, vřina
Brukvovité (<i>Brassicaceae</i>)	řepka, brukev, ředkev, hořčice, mnoho zelenin
Hvězdicovité (<i>Asteraceae</i>)	slunečnice, čekanka, salát
Lilkovité (<i>Solanaceae</i>)	brambory, rajče, lilek, paprika
Lipnicovité (<i>Poaceae</i>)	ječmen, pšenice, oves, žito, kukuřice, rýže, proso, čirok, cukrová třtina
Okurkovité (<i>Cucurbitaceae</i>)	okurka, tykev, cuketa, meloun
Pryšcovité (<i>Euphorbiaceae</i>)	maniok, skočec, kaučukovník
Routovité (<i>Rutaceae</i>)	pomerančovník, citroník, mandarinka
Růžovité (<i>Rosaceae</i>)	jabloň, hrušeň, slivoň, broskvoň, mandloň, meruňka, jahody
Slézovité (<i>Malvaceae</i>)	bavlník, ibišek kenaf, okra

že navzdory velké vzdálenosti oblastí, ve kterých probíhala domestikace, jsou tyto znaky, souborně nazývané domestikacním syndromem, dosti podobné u většiny kulturních plodin. Genetická modifikace planého druhu vyúsťující ve vytvoření nových forem odpovídajících potřebám člověka vedla v mnoha případech ke značné či dokonce úplné závislosti na člověku, především ztrátou přirozené schopnosti reprodukce jako u kukuřice nebo banánu. Méně domestikované rostliny, jako např. konopí, mrkev či salát, neztratily schopnost návratu k původní formě. Dokonce i řepka nebo sója, jež jsou považovány za vysoce domestikované plodiny, stále trpí vysokými sklizňovými ztrátami kvůli praskání šesulí či lusků a vypadávání semen, což jsou znaky bližší jejich planým předchůdcům. Je také známo, že část dnes pěstovaných plodin jako např. žito, vikve, hrachor či oves existovala nejprve jako plevelné, doprovodné druhy dříve domestikovaných druhů a teprve mnohem později byla využita a pěstována samostatně.

Je zajímavé, že řada vlastností kulturních plodin nebyla cílem výběru, šlo spíše o odraz tehdejších sklizňových (pomocí srpu, kdy vypadnutí semene vedlo ke ztrátě), secích (hloubka a způsob setí ovlivní klíčení) a pěstebních (dlouhá dormance semen byla nedostatkem) postupů. Za klíčový moment se pokládá sběr, uchovávání a následné vysetí sklizených semen, namísto jejich ponechání k samovolnému výsevu, což ve svém důsledku navodilo silnější selekční proces. Plané a postupně upřednostňované pozměněné formy existovaly po určitou dobu společně, jak dokládají i četné archeologické nálezy. Je stále diskutovanou otázkou, zda proces domestikace „jen“ využil již existující variabilitu daného druhu, nebo ji zcela nově inicioval. Opakovaně byly prováděny pokusy o novou, „urychlenou“ domestikaci pěstováním a výběrem, ale nikdy nevedly k tak zásadním změnám. Existují však i příklady nepříliš vzdáleného procesu zušlechtnění, jako je případ cukrové řepy, vyšlechtěné v Evropě až po napoleonských blokádách dovozu třtinového cukru.

Dnes je zřejmé, že také genetická informace uložená v genomu daného organismu není neměnná, ale naopak dynamická v čase. Jedinci určitého druhu nejsou v žádném případě identičtí, jsou si pouze velmi podobní. V přírodě může být proměnlivost (variabilita) udržována mnohdy na malém prostoru díky vzájemnému opylování a přenosu genů. Pokud nedojde ke změně působení vnějšího prostředí, je složení takovéto populace víceméně stálé. Složení se změní vlivem změny podmínek nebo účinněji lidským výběrem, kdy je část jedinců preferována pro založení dalších pokolení.

Jaká byla rychlost domestikace?

Vzhledem k povaze archeologických nálezů nelze přesně určit dobu, během níž se uskutečnil proces domestikace. Většinou byly nalezeny zbytky buď planých, nebo již domestikovaných forem. To vedlo k názoru, že domestikace mohla proběhnout rychle během několika set generací a mohla být dovršena v průběhu jednoho tisíciletí. To samozřejmě neznamená, že výběr



působil každoročně a vždy stejnou měrou. Molekulární analýzy ukazují často na domestikaci plodiny na více místech, jde např. o dvě různá místa či časové periody domestikace lnu, fazolu, dýně, slunečnice a ječmene. Z pohledu šlechtitelského existuje několik významných faktorů ovlivňujících proces domestikace, jako např. fenotypová variabilita daného znaku, jeho dědivost, počet a rozsah působení zúčastněných genů, síla vazby mezi selektovanými geny, četnost mutací, síla selekce, velikost populace nebo míra cizosprášení. Některé z těchto faktorů byly testovány i experimentálně. Pomocí počítačového modelování bylo prokázáno, že změna vedoucí k nerozpadavému klasu je u pšenice jednozrnky podmíněna jen jedním genem a v případě jeho mutace je převaha dané varianty zajištěna již během 200 let. Podobná analýza několika genů kukuřice naznačila, že převaha vhodných variant mohlo být dosaženo již během 20 generací.

Část vědců se přiklání k teorii mnohem pomalejšího tempa domestikace, a to především v časných fázích následkem nedůsledného výběru a opakovaného křížení s dominantními planými formami. Tomu odpovídají i současné archeologické nálezy. V oblasti Blízkého východu se vyšlechtěné plodiny mnohdy dosud vyskytují v sousedství planých předchůdců. Kromě velikosti populace a intenzity výběru bylo důležitým prvkem ovlivňujícím rychlost domestikace samotné genetické založení domestikacních znaků. Ukazuje se, že domestikacní znaky jsou často podmíněny menším počtem genů většího účinku. Selektivní proces je účinnější v případě znaků podložených málo geny velkého účinku, než v případě, kdy je znak podložen velkým počtem genů s malým účinkem na fenotyp (např. u slunečnice – obr. 1).

Další otázkou je, jak rychle se prvotní domestikované formy a získané zemědělské poznatky rozšířily do dalších oblastí. Začátek zemědělství v jihovýchodní Evropě lze datovat do doby kolem 9 000 př. n. l., v severozápadní Evropě pak kolem 5 000 př. n. l. Přesnější informace existují o introdukcii rostlin z Nového světa do Evropy. Tato výměna proběhla i v opačném směru a dá se říci, že zhruba ve stejné době nastala globální výměna plodin s dalšími kontinenty – Afrikou, Asií a Austrálií. Období objevování nových světadílů na začátku novověku lze právem označit za nej-

1 Vlevo předchůdce dnešní slunečnice s patrným bočním větvením stonku. Vpravo současná slunečnice s jediným stvolem a rozměrným květenstvím. Převzato se svolením z archivu J. Doeblyho

větší přesun rostlin (a samozřejmě i jejich chorob a škůdců), vedoucí k významné změně v zemědělství a ve výživových a kulinařských návycích lidí. Dnes si lze jen stěží představit italskou a španělskou kuchyni bez rajčat, Latinskou Ameriku bez kávy, Afriku bez manioku a banánů nebo Evropu bez brambor.

Důsledek domestikace – malá genetická diverzita pěstovaných plodin

Díky pokroku molekulární genetiky a především genomiky (znalosti sekvence DNA daného druhu) lze dnes vystopovat pozůstatky pradávných zemědělských praktik, tj. výběru a upřednostňování vybraných genotypů. Je zřejmé, že prvotní zemědělci využívali pro následující generaci většinou jen malý počet vybraných jedinců. Následkem toho mají dnes pěstované plodiny malou genetickou diverzitu, mnoho genetického potenciálu bylo nevyužito nebo i ztraceno. Tento proces redukce diverzity, spojený s malou velikostí populace a působením genetického driftu, byl názorně pojmenován jako tzv. efekt hrdla láhve (bottleneck effect, obr. 2). Jeho síla závisí na velikosti populací během procesu domestikace a době působení. V případě obilovin vedla analýza k odhadu, že genetická variabilita byla redukována přibližně o 30 % ve srovnání s planými formami. Je pozoruhodné, že molekulární data kontrastují s morfologickými, která vykazují opačný trend, tedy větší proměnlivost ve srovnání s planými druhy. Vysvětlením je, že molekulární markery použité ve studiích byly většinou selektivně neutrální (nekódují žádné selektovatelné vlastnosti) a jejich frekvence byla tak ovlivňována zejména působením náhodného genetického driftu, kdežto domestikované, morfologické znaky byly více ovlivněny výběrem.

Redukce diverzity kulturních plodin měla v některých případech dramatické následky. Epidemie plísňové choroby způsobená jejich malou odolností vedla v 40. letech 19. stol. k hladomoru a emigraci milionů lidí z Irska. Značné následky měla i epidemie listové skvrnitosti kukuřice v 70. letech 20. stol. v USA.

Jaké geny podmiňují domestikaci znaky?

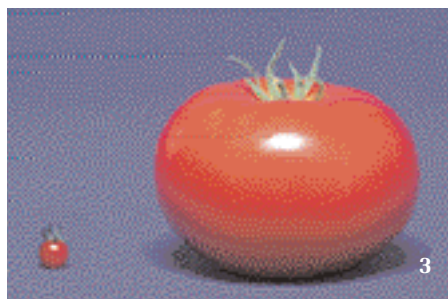
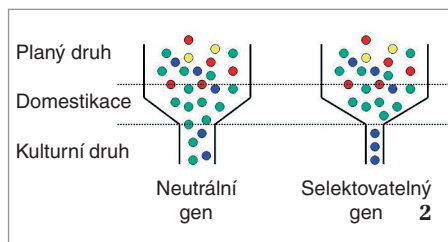
Jak již bylo zmíněno, domestikaci zahrnuje znaky synchronizující dozrání, omezující vypadání semen a minimalizující dormanci semen. V mnoha případech došlo také ke změně opylování z cizosprašného na samosprašné, v extrémním případě jako u banánu pak ke ztrátě tvorby semen, víceletý růst se změnil na jednoletý. Vzhledem k existenci mnoha ve výsledném projevu vzájemně provázaných genů podmiňujících domestikaci znaky je jejich současná znalost stále omezená.

Dalším důvodem, který zpomaluje poznání domestikaci genů, jsou rozsáhlé genomy mnoha kulturních rostlin, které vznikly polyploidii. Nelze si nepovšimnout, že většina znaků je podmíněna recesivními alelami, kdy jde o ztrátu či omezení projevu určité vlastnosti, nikoli o její vylepšení či získání. To v podstatě odpovídá povaze mutací, které mnohem častěji vedou právě ke ztrátě než ke zlepšení funkce daného genu. K úplné ztrátě funkce však u dosud identifikovaných genů dochází jen zřídka (příkladem je absence červeného barviva v osemeni kulturní rýže nebo svařené semeno u hrachu v důsledku absence syntézy škrobu).

Ukazuje se rovněž, že při selekci určitého genu byly selekci podrobeny také přílehlé, často dosti rozsáhlé oblasti genomu s dalšími, funkčně často odlišnými geny (tzv. evoluční svezení se – hitchhiking effect). Existující studie (nejrozsáhlejší na kukuřici a rýži) dokládají, že přibližně 1 000 genů vykazuje působení umělé selekce, z nichž však jen asi 30 až 50 představuje „žhavé kandidáty“ domestikace, podílející se v rozhodující míře na determinaci zemědělsky významných znaků. Je zajímavé, že většina „domestikaci“

2 Vliv domestikace na zúžení genetické diverzity. V případě neutrálních genů není toto zúžení tak silné jako v případě genů podmiňujících znaky podléhající výběru. Orig. P. Smýkal

3 Rozdíl ve velikosti plodu planého a současného druhu rajčete je z 30 % podmíněn jediným genem. Foto P. Smýkal



genů kóduje transkripční faktory, jde tedy o regulační geny. Stále častěji zjišťujeme, že geny zodpovědné za preferované vlastnosti se v genomu vyskytují ve shlucích, často leží velmi blízko sebe. Důvodem může být způsob prvotního výběru, neboť takové uspořádání podstatně zvyšuje pravděpodobnost současného přenosu žádoucích variant genů do dalších generací. Máme tak úseky odpovědné za vzhled a kvetení, vypadání a dormanci semen, jejich velikost apod. Dosud bylo popsáno několik desítek těchto oblastí, jen některé však až na úroveň genů. Při poznání komplexních genomů kulturních plodin mají nezastupitelné místo příbuzné modelové druhy s „jednoduššími“ genomy, umožňující rychlejší analýzu. Získané poznatky je možno často aplikovat na příbuzné kulturní plodiny. Již dnes tak využíváme znalosti genomu rýže pro poznání ostatních travin, huseníků pro brukvovité, štírovniku a plané vojtky pro řadu bobovitých včetně hrachu.

Mnoho současných plodin je polyploidních, jejich genom je složen nejméně ze dvou, často i odlišných subgenomů. Současná pšenice (*Triticum aestivum*) obsahuje dokonce tři odlišné subgenomy (tři sady po dvou chromozomech, je tedy hexaploidní). Proces vzniku polyploidů pomocí vzdáleného křížení různých druhů je v přírodě poměrně vzácný; dávní zemědělci museli mít tedy skvělé pozorovací schopnosti a především trpělivost, aby tento potenciál využili. Polyploidie je obecně častější u travin (hexaploidní oves, tetraploidní pšenice tvrdá a žito). Tetraploidní je i dnes velmi rozšířená řepka, bavlník, tabák, jahody nebo brambory. Výhodou polyploidie pro organismus je časté rozšíření adaptačních schopností v důsledku zvýšené heterozygotnosti a širšího spektra genových kombinací.

Geny zodpovědné za domestikaci rostlin

Na několika příkladech ukážeme nyní stav našeho poznání domestikaci genů kulturních plodin. Tyto geny byly intenzivně studovány zejména u lipnicovitých (*Poaceae*), jež zahrnují i tři nejvýznamnější kulturní plodiny pocházející ze tří různých kontinentů – pšenici z Eurasie, rýži z Asie a kukuřici z Ameriky. Účast genů na domestikaci lze snad nejlépe demonstrovat u kukuřice. Za nejpravděpodobnějšího předchůdce moderní kukuřice lze označit teosintu (*Zea mays* subsp. *parviglumis*), což v překladu z indiánského jazyka znamená božské zrno. Jde o poddruh kukuřice vyskytující se dosud v oblasti centrálního Mexika, odkud zároveň pocházejí i nejstarší archeologické nálezy kukuřice vykazující již znaky moderní domestikované formy, datované do doby přibližně 6 000 př. n. l. Zdá se, že kukuřice byla domestikována jen jednou, a to před více než 8 000 lety. Stojí za zmínku, že kukuřice, fazol a tykev byly velmi pravděpodobně domestikovány a pak pěstovány současně, což dokládají archeologické nálezy i společné pěstování těchto plodin rozšířené dosud ve Střední a Jižní Americe. Je tak možné, že prvotní zemědělci vytvořili zároveň s domestikací zmíněných rostlin celý osevňovací systém.

Podstatným znakem odlišujícím teosintu od kulturní kukuřice je přítomnost pouhých 5 až 12 zrn v palici, jednotlivá zrna jsou navíc uzavřena v pevném obalu a tvoří plodenství (obr. 4). To se ve zralosti rozpadá na jednotlivá semena, která díky svému osemeni projdou bez poškození trávícím traktem živočichů. Rostlina navíc vytváří v úžlabí listů postranní stvolky a větví se. Byly identifikovány dva geny, které měly zásadní vliv na proměnu planého druhu v kultivovanou kukuřici. Jedním je *Tb-1* (*Teosinte branched*), kontrolující architekturu rostliny. Mutace (jedna z mála dominantních mutací vedoucí k domestikovanému znaku) vede ke zvýšenému projevu genu *Tb-1*, což se projeví omezením větvení a tvorbou jednoho hlavního stvolu, jak je tomu u současné kukuřice. Skutečnost, že jde o dominantní znak, byla velmi zásadní pro urychlení a zjednodušení selekce, je to totiž cizosprašný druh. Další identifikovaná změna postihla gen *Tga-1* (*Teosinte glume architecture-1*), odpovědný za tvorbu pevného osemení.

Podobné změny byly zjištěny i u pšenice jednozrnky, u níž se za centrum původu pokládá oblast jihovýchodního Turecka – nejstarší datované nálezy pšenice a ječmene (9 600 př. n. l.) byly učiněny v blízkosti této oblasti. V případě dnešní hexaploidní pšenice šlo o celý komplex změn, a to v důsledku postupného křížení tří odlišných druhů. Nejprve proběhlo křížení druhů *Triticum monococcum/urartu* (donor genomu AA) a *Aegilops speltoides* (donor genomu BB) vedoucí ke vzniku pšenice dvouzrnky *T. turgidum* subsp. *dicocum* (s genomy AABB). V následujícím křížení se tato tetraploidní pšenice zkřížila s „plevelným druhem“ *T. tauschii*, donorem genomu DD. Je prokázáno, že právě toto druhé křížení vedlo k větší přizpůsobivosti současné pšenice. Vysoká přizpůsobivost (plasticita) moderní pšenice k vnějším podmínkám je důsledkem „trojitého jištění“ genomu, komplikuje však značně hledání genů. Jediný gen bývá často odpovědný za více domestikaci znaků – příkladem může být lokus Q hračící roli v zabránění rozpadavosti klasu a ve snazším výmlatu semen. Potřeba periody nízkých teplot u ozimých forem (jež jsou zřejmě původní) je způsobena několika vernalizačními geny (*Vrn*), podobné geny budou zřejmě nalezeny i u dalších druhů obilovin. Současná pšenice vykazuje jen asi 10–30 % genetickou diverzitu ve srovnání se svými jednotlivými předchůdci a trpí tedy silným snížením diverzity. Toto zjištění však zároveň naznačuje potenciál možného zlepšení s využitím křížení s planými formami, případně transgenozou (proces přenosu genetické informace pomocí biotechnologických postupů, bez ohledu na genetickou příbuznost druhů).

Za planého předchůdce ječmene (*Hordeum vulgare*) se považuje druh *H. spontaneum* vyskytující se v Turecku a Sýrii. Při přeměně byl vyselektován stejně jako u jiných obilovin nerozpadavý klas, což je podmíněno dvěma recesivními, dosud neidentifikovanými geny. Při snaze o vyšší výnos byla zřejmě vybrána mutace měnící dvouřadý klas (dosud preferovaný u sla-



dovnických odrůd) v šestiřadě, podmíněná nejméně pěti různými geny, z nichž jen jeden je známý. Mutované alely podporují vývoj a růst postranních klásků (tj. odstraňují inhibici jejich růstu). Tento znak byl znám zřejmě již před 8 000 lety, podobně jako znak pro bezpluché semeno, důležitý pro potravinové využití, jenž je podmíněn jedním recesivním genem. Velmi významným domestikačním znakem je podobně jako u pšenice omezení růstu v chladné zimní periodě (vernalizace), umožňující pěstování jarních typů v severních oblastech. Zdá se, že jde o příbuzné (ortologní) geny jako u pšenice. V případě genů odpovědných za vnímání délky dne a následně spouštění květení se ukázala výhodnost znalosti mnohem menšího genomu rýže, který obsahuje příbuzné geny jako ostatní obiloviny.

Rýže představuje z hlediska domestikace dosud ne zcela složenou skládku, a to i přesto, že její genom byl a dosud je v podstatě jediným kompletně sekvenovaným genomem kulturní plodiny. Důvodem je neznalost planého předchůdce, stejně jako otázka, zda domestikace proběhla jen jednou nebo vícekrát na různých místech. Dva v současnosti pěstované poddruhy rýže – *Oryza sativa* subsp. *indica* a *O. s.* subsp. *japonica* – jsou nejen morfologicky a fyziologicky odlišné, ale částečně izolovány i reprodukčně. Právě v případě rýže poskytl odpověď na mnohé otázky využití DNA markerů. Zdá se, že byla domestikována nejméně na dvou odlišných místech, konkrétně poddruh *japonica* v Číně a *indica* v tropické Asii, což odpovídá i dostupným archeologickým nálezům. Jako významný byl identifikován gen *Sh4* (*Shattering* – vypadávaní) odpovídající za vypadávaní semen. Tento gen kóduje transkripční faktor ovlivňující zřejmě projev dalších genů. Mutace způsobující záměnu aminokyseliny vede k neúplnému vyvinutí odpadavé zóny a tím i k zamezení vypadnutí zralého semene. Není bez zajímavosti, že analýza určité oblasti DNA u různých kultivarů rýže naznačuje jediný původ dané mutace, která mohla být ovšem přenesena mezi oběma pěstovanými poddruhy. Jiný gen – *Sh1* – je odpovědný za lepší výmlat, ale tím i za určitou ztrátu semen. Mutace genu *Sh1* je v regulační oblasti a ovlivňuje míru projevu daného genu. Dalším identifikovaným genem je *Waxy*, jehož mutace omezuje správný sestřih mRNA, odpovědný za „lepivou“ uvařenou rýži (v důsledku absence amylozy), kterou preferují v Asii. Gen *Hd-1* (*Heading date* – metání) kóduje protein vážící se na DNA, jenž reguluje mnoho dalších genů, a kontroluje tak dobu květení v závislosti na délce dne, což je v případě rýže krátký den. Je zajímavé, že homologní gen *Constans* byl nalezen u huseničky (*Arabidopsis*), což je naopak rostlina kvetoucí při dlouhém dni (Živa 2008, 3: 100–102).

Vzájemná křížitelnost zástupců rodu *Brassica* (*Brassicaceae*) je známá. Povšimněme si případu kvěťáku a brokolice (*B. oleracea* subsp. *botrytis*, *B. o.* subsp. *italica*), kde ztráta funkce transkripčního faktoru *Cauliflower* ze skupiny MADS-box proteinů (transkripční faktory, které zapínají a vypínají expresi genů potřebných pro



realizaci daného vývoje – např. doby květení, tvaru květu – tím, že se váží ke specifické sekvenci DNA) umožňuje vznik květenství, jaké známe u kvěťáku a brokolice. Jen tato jediná změna však není dostatečná k přeměně květenství, jak dokládá její fenotypový projev v populacích planého druhu *B. oleracea*.

U řepky se do budoucna rýsuje výrazné omezení výdrolu semen (dochází až k 50% ztrátám), a to díky objevu a poznání funkce genu *Fruitfull* u modelové rostliny huseničky. Takové zlepšení současného stavu kulturních plodin, mnohdy díky poznatkům molekulární genetiky, se často označuje za další stupeň domestikace, tzv. superdomestikaci.

V případě luskovin jsou archeologické doklady domestikace omezené, je však zřejmé, že čočka, bob, cizrna a hrách náleží mezi velmi staré kulturní plodiny. Podle velikosti a tvaru semen lze usuzovat, že docházelo k postupnému omezení pukání lusků. Příkladem identifikovaného „mendelovského“ genu je gen *Wrinkled* přeměňující polní hrách na sladký zahradní, za což odpovídá přerušení funkce genu kódujícího protein měnící cukr ve škrob. Známky vysokého stupně domestikace vykazují také mnohé druhy fazolí pocházející z Ameriky nebo podzemnice olejná (např. zakrslý, keříčkový růst místo původního liánovitého, zamezení pukání lusků).

Domestikace v současnosti a budoucnosti

Existuje potenciál pro další zlepšení (superdomestikaci) současných plodin, případně domestikaci dalších druhů? V současnosti je popsáno přibližně 250 tisíc druhů vyšších rostlin, avšak jen 500 z nich bylo podrobeno určité míře domestikace. Proč nebylo domestikováno více druhů? Je zřejmé, že domestikační proces je souhrnem tří faktorů: člověka, daného organismu a prostředí. U některých rostlin je možné najít více domestikovaných druhů jednoho rodu. Velkou roli hraje reprodukční systém (výhodnější je samosprašnost) a životní strategie rostliny (preferance jednotlivých genů). Podstatná je existence dostatečné genetické diverzity, případně její získání mutacemi, a možná vazba genů podmiňujících domestikační vlastnosti usnadňující přenos do dalších generací. Je také zřejmé, že dávné civilizace domestikací vybraných druhů pokryly svoje potřeby a v podstatě asi neměly více času, potenciálu či zájmu hledat další perspektivní organismy.

4 Vlevo předchůdce dnešní kukuřice – teosinta (*Zea mays* subsp. *parviglumis*) se zapouzdřenými semeny.

Vpravo současná kukuřice s volnými semeny v palici. Převzato se svolením z archivu J. Doeblyho

Že i moderní, vysoce produktivní odrůdy lze dále podstatně „vylepšovat“, a to nejenom ve specifických znacích, jako jsou odolnost k chorobám a škůdcům, ukazují např. výsledky křížení suchovzdorného planého druhu rajčete s malými zelenými plody s domestikovaným rajčetem (obr. 3). U části hybridů byl dosažen výrazně vyšší výnos (až o 50 %) i kvalita plodů než u současných nejlepších tržních odrůd rajčete, což dokládá, že i dnes je stále možné zlepšovat produktivitu kulturních rostlin klasickým kombinačním křížením s planými formami, což může vést k obohacení jejich genomu žádoucími geny či alelami. Přestože větší část genových kombinací s planými formami působí spíše negativně jak na výnos, tak na jakost, je velkou výzvou současným šlechtitelům najít a využít ty ostatní, pozitivně se projevující. Vzdáleným křížením je možné dosáhnout často netušených výsledků.

Je proto jen na nás, zda najdeme a využijeme nové vhodné druhy rostlin (nebo zvířat) pro měnící se potřeby společnosti a životního prostředí, zda přistoupíme k nové etapě superdomestikace založené na nových poznacích genetiky. Jednou ze současných možností je poněkud kontroverzní, rozhodně však slibná cesta genetických manipulací – přenosu genů mezi naprosto odlišnými organismy a jejich projevu ve zcela novém kontextu. Jinou cestou je v podstatě klasické šlechtění, tj. křížení vhodných rodičů a výběr nejslibnějších potomků tak, jak se praktikuje již po staletí, avšak značně zpřesněné a zrychlené díky poznání genomů. V podstatě se dá říci, že ideálem bude nalezení vhodné kombinace alel jednotlivých genů podle požadavků na následné využití rostliny, tzv. šlechtění na přání (breeding by design). Budoucí šlechtitelé mohou dále vylepšovat plodiny, aby poskytl nejen požadovanou kvalitu a výnos, ale pomohly snížit i negativní vliv člověka na prostředí.

