

Fylogeneze, biogeografie a genetická diverzita rodu hrách

Hrách (rod *Pisum* z čeledi bobovitých – *Fabaceae*) zná jistě každý z nás, buď z dětství, kdy jsme trhali nezralé lusky a jedli sladká zelená semena, z prostředí školních jídelen jako ne vždy oblíbenou hrachovou kaši či polévku, nebo jako vděčný biologický objekt, na němž v r. 1846 objevil opat brněnského augustiniánského kláštera Johann Gregor Mendel (1822–84) zákony dědičnosti a následně tak položil základy genetiky (viz Živa 2006, 4: 149–151). Mendel využil velké proměnlivosti kulturního hrachu a k pokusům si vybral několik jasně definovaných znaků (např. žlutá/zelená, svráštělá/kulatá semena, bílý/fialový květ). Přestože žijeme v době sekvenování celých genomů, hrách zatím stojí stranou. Je to dáno jednak značnou velikostí jeho genomu (4 300 Mb, větší než genom člověka) a vysokým zastoupením repetitivních sekvencí, tak do jisté míry úpadkem jeho pěstování. Především v Evropě hrách během posledních 20 let nahradila dovážená sója. Pojďme se podívat, jak vznikl kulturní hrách a s jakými druhy je nejpříbuznější.

Domestikace hrachu

Hrách setý (*P. sativum*) patří mezi nejstarší kulturní plodiny, domestikované přibližně před 10 tisíci lety (Živa 2009, 1: 6–9). V současnosti jde o celosvětově třetí nejpěstovanější luskovinu mírného pásu, jejíž semena bohatá na proteiny (20–25 % hmotnosti suchého semene) slouží jako potravina i jako krmivo pro zvířata. Za oblast původu a počáteční domestikace se pokládá Středomoří a především Blízký východ. Planý hrách setý se v přírodě volně vyskytuje v jižní Evropě, západní Asii včetně Malé Asie a jeho areál sahá až do severní Afriky. Příbuzný druh *P. fulvum* se vyskytuje jen na Blízkém východě. Další druh *P. abyssinicum* se také často považuje za planý, ale v současnosti roste pouze jako pěstovaný anebo zplanělý v Etiopii a Jemenu. Dřív, než se hrachy začaly pěstovat, byly spolu s vikví (*Vicia* spp.), hrachorem (*Lathyrus* spp.) a cizrnou (*Cicer* spp.) součástí potravy lovců-sběračů konce doby ledové, jak dokládají nálezy ve španělské Santa Marii, datované do doby před 9–12 tisíci lety. Archeologicky rozpoznatelné pozůstatky luskovin se častěji objevují v nálezech z 10.–9. tisíciletí př. n. l., tedy dříve než kulturní obiloviny (viz Zohary a Hopf 2000). Je však třeba poznamenat, že nevíme přesně, kdy a kde byly tyto luskoviny domestikovány, jelikož nálezy úplně nemožňují zjistit morfologické změny. Nicméně lze říci, že tyto kulturní plodiny jsou velmi staré, k jejich většímu rozšíření v Evropě došlo na konci poslední doby ledové, jakmile klimatické podmínky umožnily lidské usídlení. Proto lze luskoviny zařadit mezi základní plodiny „zemědělské revoluce Starého světa“.

Díky staletím následného výběru a šlechtění dnes existují tisíce odrůd (genotypů)



1 Květ hrachu *Pisum sativum* subsp. *elatius*. Tento poddruh je pravděpodobným předchůdcem dnes pěstovaného kulturního hrachu setého, vyskytuje se dodnes ve středomořské oblasti.

hrachu, udržované celosvětově v genových bankách. Jak již bylo zmíněno, hrách také patří mezi modelové organismy klasických genetických studií, započatých nejprve A. Knightem (1799) a především pak J. G. Mendelem (1846). Přestože hrách nebyl součástí bouřlivého rozvoje molekulární genetiky a genomiky, bylo realizováno několik poměrně rozsáhlých studií, které přispěly k poznání genomu i genetické diverzity celého rodu *Pisum*.

Klasifikace rodu *Pisum* na základě morfologických znaků

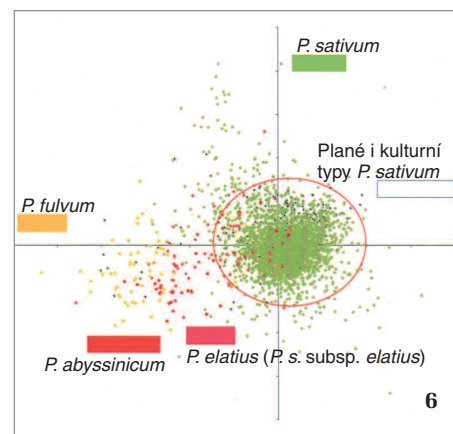
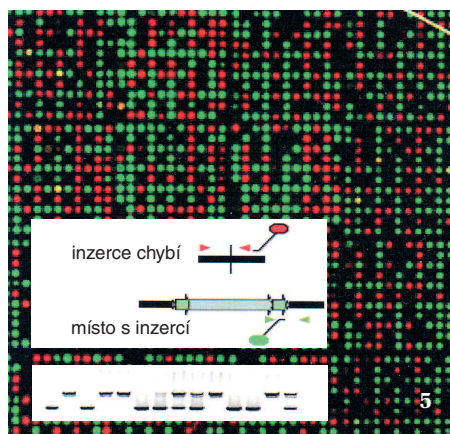
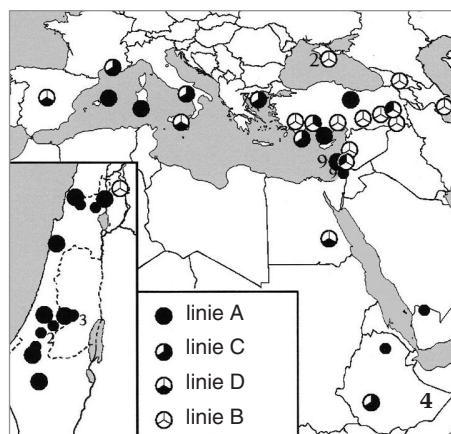
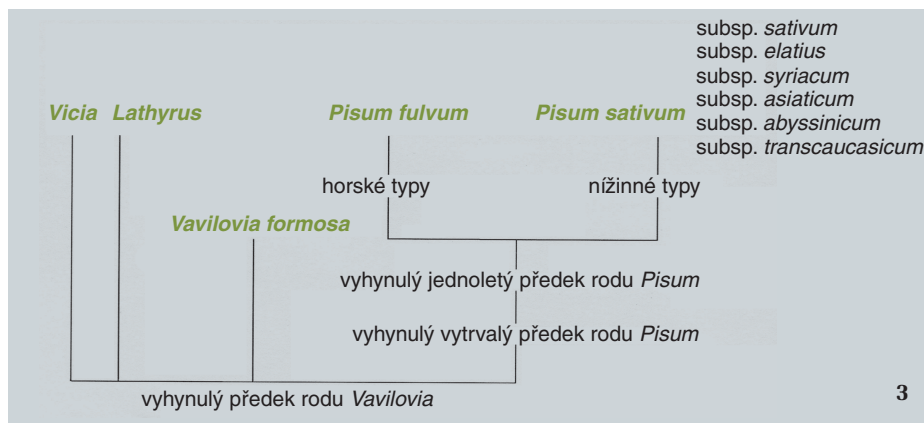
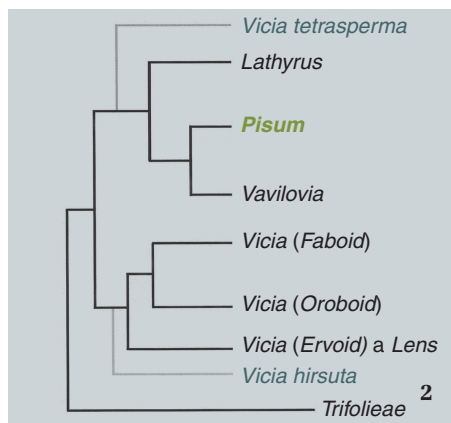
Taxonomie rodu se v průběhu času značně měnila – od rodu s pěti druhy (Govorov 1937) až po monotypický rod (Lamprecht 1966). R. H. Makaševa (1979) ve svém rozsáhlém a stále uznávaném díle využívajícím morfologické, ekologické a částečně

i biochemické údaje zařadila hrách do blízkosti rodů vikev a hrachor. Jako společného předka všech zmíněných rodů uvádí do nedávné doby záhadný druh *Vavilovia formosa*, z něhož se následně vyvinul víceletý a později jednoletý předchůdce hrachu (obr. 3). Recentní a používanější klasifikace (Maxted a Ambrose 2000) rozeznává tři druhy: *P. sativum* s dvěma poddruhy – subsp. *sativum* a subsp. *elatius* (viz obr. 1); *P. fulvum* (viz obr. 13 a 14) a *P. abyssinicum* (obr. 12). Pokusy prokázaly vzájemnou, ale omezenou křížitelnost mezi druhy *P. sativum* a *P. fulvum* a jistou bariéru mezi *P. sativum* a *P. abyssinicum*. *P. fulvum* a *P. abyssinicum* se odlišují od hrachu setého několika přestavbami chromozomů, které je částečně reprodukčně izolují. Taxonomická pozice hrachu *P. abyssinicum* se často diskutuje. Není jasné, zda se tato linie již natolik oddělila od jiných druhů, že je možné ji považovat za samostatný druh, nebo se spíše má zahrnout do *P. sativum* jako poddruh. Křížení mezi *P. fulvum* a *P. sativum* je dále omezeno jaderně-cytoplazmickým konfliktem (antagonistickým vztahem mezi jaderným genomem a plastidovými genomy v určitých kombinacích křížení). Pokusy o vzdálenější hybridizaci mezi rody hrachor a hrách se nezdařily, což lze vysvětlit větší fylogenetickou vzdáleností.

V jiném členění zaměřeném spíše na hospodářské využití bývá kulturní hrách setý rozdělen na dva poddruhy: hrách setý polní (*P. s.* subsp. *sativum*) a hrách rolní peluška (*P. s.* subsp. *arvense*). Subsp. *sativum* zahrnuje tři variety: polní (var. *sativum*), dřevňový (var. *medullare*) a cukrový (var. *saccharatum*). Suchá semena variety *sativum* mají hladký povrch, využívají se jako potravina, pochutina, krmivo a jako průmyslová surovina k produkci škrobu; zelené rostliny lze silážovat nebo zkrmovat ve směskách s obilninami. Nezralá semena hrachu dřevňového jsou vyhledávanou zeleninou a zpravidla se konzervují. Semena v suchém stavu mají svráštělý povrch a obsahují škrob s vysokým podílem amylozy. Nezralé lusky hrachu cukrového se konzumují celé jako plodová zelenina.

Molekulární fylogeneze rodu *Pisum*

Studium zásobních proteinů semen (albuminů a globulinů) a polymorfismus chloroplastové DNA vedly taxonomii k jasněmu odlišení druhů *P. fulvum* a *P. sativum* a k definování širšího agregátu poddruhů *humile*, *elatius* a *sativum* v rámci rodu *sativum*. N. Ben-Ze'ev a D. Zohary (1973) cytogeneticky vymezili dvě skupiny, které se jinak taxonomicky neliší: jedna zahrnuje poddruh *elatius* a jižní typ *humile*, druhá severní typ *humile* a kulturní typy hrachu. Toto rozlišení bylo nedávno potvrzeno také pomocí molekulární analýzy chloroplastových, mitochondriálních a jaderně kódovaných markerů (Kosterin a Bogdanova 2008). Důležité je, že severní typ *humile* se považuje za nejbližšího příbuzného a pravděpodobného předka kulturního hrachu. Novější fylogenetické studie založené na retrotranspozonových insercích podporují model parafyletické skupiny *P. elatius*, která zahrnuje všechny poddruhy, variety i kulturní typy hrachu setého (Jing a kol. 2010; pozn.: parafyletická



skupina není přirozená, ale vytvořená člověkem, zahrnuje společného předka, ale ne všechny jeho potomky; s výjimkou druhu, z něhož se vyvinul jejich společný předek, žádný jiný taxon není zároveň přímým předkem některého z jejich druhů). Jiné studie, využívající sekvence nacházející se mezi geny pro ribozomovou RNA, tzv. vnitřního transkribovaného mezerníku ribozomové DNA (Internal Transcribed Spacer, ITS), rovněž podpořily toto rozdělení. Analýzy založené na polymorfismu (tedy odlišnosti mezi sledovanými vzorky) v inzercích retrotranspozonových markerů (obr. 5) a také sekvenování genů jasněji odlišily *P. fulvum* a naznačily, že *P. abyssinicum* by mohl být křížencem mezi *P. fulvum* a *P. sativum*. Část sledovaných položek *P. elatius* se nacházela naopak mezi *P. fulvum* a *P. abyssinicum* a další větve dendrogramu (fylogenetického stromu graficky znázorňujícího vzájemnou příbuznost) zahrnovaly kulturní typy *P. sativum*.

Společným rysem všech molekulárně fylogenetických analýz je velmi nízká genetická diverzita druhu *P. abyssinicum*, což naznačuje působení tzv. efektu hrdla láhve (bottleneck effect, viz také článek o domestikaci rostlin v Živě 2009, 1: 6–9). Dalším výsledkem těchto analýz je prokázání vlivu vzájemného křížení na diverzitu a evoluci hrachu a vysoký sekvenční polymorfismus rodu (s průměrnou frekvencí jedné záměny na 15 nukleotidových bází).

Molekulární biogeografie hrachu

Zástupci tribu *Fabeae* se nacházejí především v mírném klimatickém pásu severní polokoule, s centrem diverzity ve Středomoří a přilehlých oblastech. Vzhledem k dlouhé historii pěstování hrachu je však často velmi obtížné odlišit centra původního výskytu od oblastí, kde se hrách

v minulosti pěstoval a zplahoval. To platí zejména pro oblast Středomoří a Blízkého východu, které byly v uplynulých tisíciletích značně pozměněny lidskou činností. U řady položek v genofondových sbírkách chybějí navíc spolehlivé údaje o místě nálezu. Nelze také vyloučit křížení planých a kulturních forem. Jak již bylo zmíněno, druh *P. sativum* zahrnuje rozsáhlý soubor (aglomerát) planých a kulturních forem. Morfologicky i molekulárně je jasně vymezen kulturní druh *P. abyssinicum* z Jemenu a Etiopie, domestikovaný s velkou pravděpodobností nezávisle na kulturním hrachu setém. Oddělený je také planý *P. fulvum* vyskytující se v Jordánsku, Sýrii, Libanonu a Izraeli.

Analýza tří markerů nacházejících se v jaderném (zásobní protein albumin, *SCA*), chloroplastovém (velká podjednotka ribulóza 1,5-bisfosfát karboxylázy, *rbclL*) a mitochondriálním (podjednotka I cytochrom oxidázy, *cox1*) genomu vedla k vymezení linií A, B, C (výlučně plané typy) a D (části planých a všech kulturních položek) se schématem mutačních přeměn od A přes C, D až k B (Kosterin a kol. 2010). Linie A se považuje za původní pro rod *Pisum*, jelikož byla nalezena u všech analyzovaných položek *P. fulvum* a *P. abyssinicum* a u části studovaných planých forem *P. sativum* (subsp. *elatius*). Linie B byla zjištěna u jiných planých forem *P. sativum* a u převážné většiny položek kulturního hrachu setého. Stojí zde za zmínku, že cytogeneticky definované skupiny přesně odpovídají liniím A a B. Poddruhy *elatius* a jižní typ *humile* odpovídají linii A, zatímco severní typ *humile* a kulturní hrachy linii B.

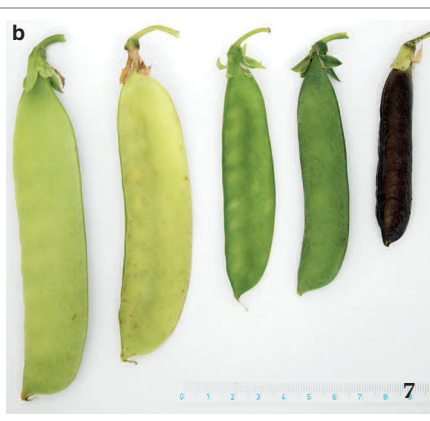
Na základě těchto výsledků byl navržen možný scénář domestikace hrachu. Linie A je původní v položkách *P. sativum* pocházejících z východního Středomoří,

2 Schematické znázornění fylogenetických vztahů tribu *Fabeae* na základě analýzy chloroplastové DNA a jaderně kódovaných oblastí vnitřního transkribovaného mezerníku ribozomové DNA (ITS). Podle: Smýkal a kol. (2011)

3 Tradiční pojetí taxonomie podle morfologických a ekologických znaků – hypotetické schéma evoluce rodu *Pisum* s druhem *Vavilovia formosa* jako možným předkem rodů hráchů (*Pisum*), hrachor (*Lathyrus*) a vikvev (*Vicia*). Podle R. H. Makaševy (1979)

4 Biogeografie druhů hrachu *P. fulvum*, *P. abyssinicum* (malé kruhy) a planých forem *P. sativum* subsp. *elatius* (velké kruhy) s vyznačením alel tří studovaných DNA markerů (mutace přítomna +, bez mutace -, f = rychle migrující forma, s = pomalu migrující forma na SDS-PAGE gelu). Linie A (*cox1+*, *rbcl+*, *SCA*^f): Malá Asie, Izrael a ostrovy v západním Středomoří; Linie B (*cox1-*, *rbcl-*, *SCA*^s): východní Středomoří, Kaspická oblast a Krym, Turecko, Sýrie; Linie C (*cox1-*, *rbcl+*, *SCA*^f): Středomoří (Francie, Itálie, Řecko, Turecko), Etiopie; Linie D (*cox1-*, *rbcl-*, *SCA*^f): Egypt, Sicílie, Španělsko. Podle: O. E. Kosterin a kol. (2010)

5 Ukázka analýzy genetické diverzity kolekce hrachu pomocí retrotranspozonového systému na DNA čipu. Každý bod (celkem 45 × 45 bodů) představuje jednu položku (genotyp) hrachu. U všech genotypů byla sledována přítomnost specifické inzerce (vlození) retrotranspozonu PDR-1. Primery polymerázové řetězcové reakce (PCR) byly označeny fluorescenční barvou (červená – inzerce chybí, zelená – místo s inzercí). Alternativně lze použít klasickou analýzu pomocí elektroforetické separace produktu PCR v agarózovém gelu.



6 Genetická diverzita druhů a poddruhů rodu *Pisum*, pěstované kulturní typy jsou ohraničeny červenou elipsou.

7 Ukázka tvarové a barevné variability semen (a) a lusků (b) kulturního hrachu setého (*P. sativum*). Foto M. Hýbl

8 Vavilovie překrásná (*Vavilovia formosa*) jako jediný zástupce svého rodu roste v horských oblastech Turecka, Íránu a Kavkazu. Považuje se za možné fylogenetické pojitko mezi rody hrachor a hrách. Foto A. Ivanov

9 Vikev ptačí (*Vicia cracca*) je druhem rozsáhlého komplexu rodů (viz obr. 2), jehož někteří zástupci mají i hospodářské využití (např. bob obecný – *V. faba*).

10 Hrachor širokolistý (*Lathyrus latifolius*). Jako víceletá bylina se vyskytuje ve světlých lesích, křovinách, na loukách a při okrajích cest. Patří k ohroženým druhům naší květeny.

11 Kulturní hrách setý. Většina dnes pěstovaných odrůd je bělokvětých.

12 Detail květu hrachu *P. abyssinicum*. 13 a 14 Květ a lusk *P. fulvum*. Snímky P. Smýkala, není-li uvedeno jinak

s výskytem v oblasti Izraele, Libanonu, Sýrie a východního Turecka. Zde roste *P. sativum* často společně s *P. fulvum*, který má rovněž kombinaci A, zatímco *P. abyssinicum* (také s kombinací A) se vyskytuje pouze v Jemenu a Etiopii. Z východního Středomoří se linie A rozšířila dále na západ (obr. 4). Dvě položky s kombinací A nalezené na Sardinii a Menorce mohou představovat refugia z období pleistocénu, kdy byly vzhledem ke kolísající hladině Středozemního moře dnešní ostrovy občas spojeny s pevninou. Příbližně v této době došlo k rozšíření směrem na západ: tehdy se objevila mutace v mitochondriálním genu *cox1*, a to vedlo k linii C objevující se dnes v západním Středomoří a severní Africe. Mutace v chloroplastovém genu *rbcl* dala vzniknout linii D, jejíž zástupci rostou v Egyptě (pěstované typy), na Sicílii a také v Turecku (plané typy). Malá Asie je tak oblastí se dvěma odlišnými vlnami: linie A pronikala od jihu a linie B ze severu z oblasti Kavkazu. Je možno říci, že se nejstarší linie nacházejí na jihu, nejmladší na severu.

Areály obou linií se prolínají ve východním Středomoří. Přečtové linie C a D se vyskytují v centrálním a západním Středomoří.

Na základě analýzy 70 retrotranspozonových inzercí u více než 3 000 položek byl navržen podobný model (Jing a kol. 2010), podle kterého některé plané typy *P. s.* subsp. *elatius* pěstovali první zemědělci v oblasti Úrodného půlměsíce (od údolí Nilu po bývalou Mezopotámii) a dále se rozšířily až do oblasti Hindukúše (Afghánistán, Pákistán), Himálaje a do Číny. Toto schéma podporuje výskyt odlišných ekotypů kulturního hrachu, především afghánského původu, které vykazují odolnost k běžným evropským kmenům symbiotických bakterií rodu *Rhizobium*. Druhá a hlavní větve domestikace *P. s.* subsp. *elatius* zahrnuje většinu dnešních kulturních forem pěstovaného hrachu. Stejná analýza ukázala, že *P. abyssinicum* vznikl pravděpodobně křížením *P. fulvum* a části *P. s. elatius* v západní oblasti Úrodného půlměsíce. Jen malá část vzniklých kříženců byla přenesena do Etiopie, pravděpodobně

v období prvních egyptských faraónů, kde se v relativní izolaci udržela dodnes.

Detaillní sekvenční analýza využívající chloroplastové geny *matK*, *rbcL*, *psbA*, *trnS* a *trnL-trnF* vedla k identifikaci několika haplotypů. Když se dosadil geografický původ studovaných položek planých typů hrachu (*P. s.* subsp. *elatius*), bylo možné uspořádat do jednoho shluku položky ze severozápadní a centrální části Středomoří (tedy Španělska, Francie, Itálie, Makedonie a Řecka), zatímco do druhého shluku patřily položky z jihozápadního Středomoří (Maroka, Tuniska, Alžírsko). Naproti tomu na Blízkém východě (Turecko, Jordánsko, Libanon, Sýrie a Izrael) se nacházejí oba tyto haplotypy, což by odpovídalo původnímu centru diverzity. Nejvýchodnější areál rozšíření (Arménie, Gruzie a Írán) zastupují položky se stejným haplotypem, jako nacházíme v jihozápadním Středomoří.

Genetická diverzita genofondových kolekcí hrachu

Celosvětově se v genových bankách uchovává kolem 20 tisíc položek (genotypů) hrachu, z nichž je část zastoupena vícenásobně, a naopak plané typy jen velmi nedostatečně. Česká národní kolekce hrachu čítající přes 2 200 položek patří mezi 10 největších světových sbírek.

Poznání genetické struktury jednotlivých kolekcí je významné i z hlediska šlechtitelského využití, kdy je důležité znát míru genetické příbuznosti rodičovských komponent. Obecně lze říci, že s větší genetickou vzdáleností roste při křížení pravděpodobnost získání nových alel a tím i nových vlastností. Přestože morfologické znaky jsou dosud jedinými znaky (markery) používanými k odlišení odrůd v registračním procesu, jejich přesnost je překonána použitím DNA markerů. To proto, že morfologické znaky jsou většinou výsledkem exprese velkého počtu genů, které mohou být navíc ovlivněny prostředím. Z množství sekvencí DNA využitelných pro studium genetické diverzity doznaly největšího využití repetitivní sekvence, hlavně mikrosatelity a retrotranspozony (obr. 5). Jsou oblíbené pro vysoký polymorfismus a kodominanci, která umožňuje odlišit jednoduše heterozygotní stav, a byly využity v několika studiích diverzity hrachu. Je třeba mít na zřeteli, že proměnlivost těchto sekvencí je způsobena jejich vysokou mutační frekvencí, a to v řádu 10^{-3} až 10^{-5} na lokus a generaci, což je o dva až tři řády vyšší než frekvence bodových mutací.

Retrotranspozony představují 60–70 % genomu hrachu a lze je výhodně použít jako molekulární markery. Z množství možných způsobů jejich analýzy bych rád uvedl jen tu nejpřesnější – jde o sledování jednotlivých inzercí retrotranspozonu PDR1 typu *Ty1-copia*, vyskytujícího se v genomu hrachu jen asi v 500 kopiích. To umožnilo vývoj systému, který bylo možné automatizovat do formy DNA čipů (skleněná nebo silikonová destička s mnoha – běžně desetitisíce – vzorky DNA, které odpovídají buď jednotlivým genům nebo zde jedincům; na bázi fluorescence jsou detekována místa, kde došlo k hybridizaci), kdy na jednom čipu lze analyzo-



14 Porost moderní odrůdy hrachu bezlistového typu (mutace *afila*), kdy zůstávají jen zvětšené palisty. Listy se přeměnily v úponky. Foto M. Hýbl

vat najednou až 1 600 genotypů pro daný lokus (Živa 2005, 3: 98–99). Důležité je, že tyto v podstatě neutrální markery poskytly stejný obraz diverzity jako analýza genů kódujících proteiny. Nespornou výhodou systému je jednoznačnost hodnocení, kdy máme v podstatě binární výstup: inzercie retrotranspozonu v daném lokusu (1) nebo její nepřítomnost (0). Třetí možný stav, kdy se nezíská žádný produkt polymerázové řetězové reakce (PCR), lze, pomineme-li technickou chybu, vysvětlit záměnou v místě nasazení primeru způsobenou větší fylogenetickou vzdáleností.

Jak mikrosatelity, tak retrotranspozony byly využity pro charakterizování rozložení genetické diverzity hrachu a ukázaly shodný pohled. Totiž, že rod *Pisum*, přestože obsahuje jen 2–3 druhy a omezený počet taxonomicky definovatelných jednotek, je velmi rozmanitý a tato diverzita je strukturovaná v závislosti na geografickém původu, taxonomické příbuznosti a šlechtitelských genových zdrojích. Zmíněnými markery bylo analyzováno více než 2 000 položek hrachu čínského původu a především rozsáhlá kolekce soustředěná v centru John Innes v anglickém Norwichi (3 490 položek), obsahující jak pěstované (33 %) a původní krajové odrůdy (19 %), tak především sběrový planý materiál (13 %) včetně mutantů (26 %). Nesmíme však opomenout naši vlastní práci na České národní kolekci hrachu (1 283 položek) soustředěná na pracovišti v Šumperku (Smýkal a kol. 2008, 2011). Důležitým faktem bylo využití stejného typu markerů DNA, což umožnilo sloučení a porovnání dat, s cílem sestavit světovou reprezentativní kolekci hrachu. Sestavený soubor obsahoval celkem 4 429 položek, u každé byla testová-

na přítomnost 17 vybraných retrotranspozonových inzercí specifických pro určitý lokus. Následná analýza genetické diverzity identifikovala 2–14 shluků. Již při rozdělení souboru do 6 shluků byly jasně odděleny položky planých druhů (*P. fulvum*, *P. sativum* subsp. *elatius* a *P. abyssinicum*) společně s hrachy afghánského původu. Rovněž položky kulturního hrachu setého z Etiopie byly odlišeny, což naznačuje jejich pravděpodobný samostatný původ. U části položek, pocházející z oblastí Číny a Mongolska, se potvrdila jejich odlišnost, i když je jisté, že do této oblasti musely být přivezeny, možná v období Čingischánových výbojů nebo karavami Hedvábné stezky.

Rod *Pisum* v rámci tribu *Fabeae*

Poznání fylogenetických vztahů v rámci čeledi bobovitých je velmi důležité pro porozumění původu a rozrůznění těchto ekologicky a ekonomicky významných rostlin. Přestože monofylie čeledi, definované již C. Linném, nebyla nikdy zpochybněna, analýzou DNA byla doložena poměrně nedávno (Doyle a kol. 1997). Tribus *Fabeae* (syn. *Vicieae*) se považuje za vývojově poměrně pokročilou skupinu. Na základě sekvence chloroplastového genu *matK* bylo jeho oddělení datováno do doby před 18 miliony let, tedy do období středního miocénu. Tribus zahrnuje celkem pět rodů, včetně prastarých kulturních plodin hrachoru (přibližně 160 druhů), čočky (4 druhy), hrachu (3 druhy) a vikve (140 druhů) a monotypický rod *Vavilovia* (obr. 8). Hlavním centrem diverzity tribu je východní Středomoří. Většinou jde o jednoleté byliny s listy nesoucími úponky a s typickými květy. Hlavními určujícími znaky pro odlišení rodů jsou tvar a ochlupení čnělky společně se žilnatinou a složením listů. Fylogeneticky nejbližší je tribus jetelovitých (*Trifolieae*). Studium chloroplastových i jaderných genů (včetně genů pro zásobní proteiny semen) vedly k závěru, že rody hrachor, *Vavilovia* a hrách patří do stejné fylogenetické větve (obr. 2). Analýza několika desítek druhů těchto rodů prokázala monofyletický původ rodu hrachor, s nejbližším příbuzným hrachem a rodem *Vavilovia*. Je zajímavé, že morfologie čnělky a molekulární studia poukázaly na velmi blízkou příbuznost vikve čtyřsemenné (*Vicia tetrasperma*) k hrachu.

Závěrem lze říci, že rod *Pisum* zahrnuje dva až tři druhy a jeho nejbližším fylogenetickým příbuzným je *V. formosa*. Přestože je evolučně velmi blízký rozsáhlým rodům hrachor a vikve, je od nich již zcela reprodukčně izolován. Jako stará kulturní plodina byl hrách záhy po své domestikaci rozšířen z původního centra výskytu (Blízký východ a Středomoří) na východ do oblasti Afghánistánu, Íránu a Pákistánu a na jih do oblasti Jemenu a především Etiopie, kde pravděpodobně proběhla jeho druhá domestikace. Současné kulturní typy hrachu vykazují velkou genetickou diverzitu, kterou lze ve šlechtitelském procesu dále rozšiřovat využitím planých typů.

Tato práce vznikla s podporou výzkumného záměru MŠMT 2678424601 a projektu Biodiversity International.