

O původu a hybridizaci polyploidních pýrů – na stopě netušených předků

Trávy tribu *Triticeae* patří k ekologicky nejúspěšnějším skupinám v rostlinné říši. Jsou rozšířeny po celém světě a vyskytují se téměř ve všech rostlinných formacích. Jako dominantní formace přitom travinná společenstva zaujímají přibližně jednu pětinu plochy Země pokryté vegetací. V současné době známe asi 10 000 druhů trav, čeleď lipnicovitých (*Poaceae*) patří tedy k nejpočetnějším v rámci krytosemenných rostlin a je velmi různorodá (viz také seriál L. Hroudy Trávy a jejich příbuzní napříč biotopy v Živě 2010, 1–6; 2011, 1: 15–18). Málokterá ucelená skupina trav a rostlin obecně je však tak těsně spjata s novodobým rozvojem lidské civilizace jako tribus *Triticeae*.

Právě *Triticeae* jsou skupinou trav zahrnující obiloviny světového významu – pšenici, ječmen a žito. Pšenice (*Triticum*), po níž je celý tribus pojmenován, je nejdůležitější obilninou světa a z hlediska pěstování po ječmenu druhou nejstarší v historii lidské společnosti. Než byly vyselektovány a rozšířeny dnešní výnosné kultivary, pěstovali se jako primitivní obilniny mnozí zástupci rodů mnohoštět (*Aegilops*), pýr (*Elymus*), ječmen (*Hordeum*), pšenice a dalších. Kromě těchto domestikovaných druhů tribus obsahuje plané trávy, které rovněž mají vysokou užitnou hodnotu. Některé se vyznačují rezistencí vůči různým virovým a houbovým chorobám, a proto je šlechtitelé používají k „vylepšování“ kulturních plodin. Pro ilustraci, jen pýry prostřední a pontický (*Thinopyrum intermedium* a *T. ponticum*) samotné posloužily jako zdroj

nejméně 15 genů, které byly křížením přidány do genomu pšenice, a toto číslo jistě není konečné. K podobným hybridizačním programům bývají využívány i různé druhy mnohoštětu, dále kosmáč huňatý (*Dasypyrum villosum*, obr. 4), žito seté (*Secale cereale*), některé plané pšenice a další. Jiné plané druhy mají značnou odolnost k suchu a používají se proto k protierozní ochraně půdy v suchých oblastech (např. zmíněný pýr prostřední); velké množství tritikoidních trav slouží jako krmivo pro dobytek. Podle Áskel Löveho klasifikace (Löve 1984), založené na principu odlišitelných genomů a jejich kombinací u polyploidů, tribus *Triticeae* zahrnuje asi 500 taxonů v 37 rodech (obr. 1–4). V každém případě rozmanitost tritikoidních trav představuje nesmírné přírodní bohatství, které je nutno všemi dostupnými prostředky

chránit. Jejich diverzita v přírodních populacích zdaleka není prozkoumána, a tak je nanejvýš pravděpodobné, že ani jejich potenciál není zdaleka vyčerpán.

Triticeae představují učebnicový příklad retikulární neboli síťovité evoluce. Struktura tribu vychází z toho, že základní druhy, které jsou diploidní a mají rozdílné charakteristické genomy (základních genomů je známo kolem 20) i morfologii, v minulosti hybridizovaly a následně daly vzniknout polyploidním druhům – ty ve svém genomu kombinují odlišné genomy rodičů. V tribu *Triticeae* jsou polyploidní zhruba tři čtvrtiny druhů. Struktura tribu je síťovitá proto, že různé základní druhy vstupovaly do většího počtu polyploidních druhů. Příkladem může být diploidní *Pseudoroegneria*, figurující v několika polyploidních skupinách. Retikulární evoluce měla za následek ekologickou, morfologickou a genetickou podobnost taxonů (převážně těch polyploidních) a s ní bohužel spojenou poměrně nejasnou taxonomii. Taxonomickou složitost v této skupině lze snadno dokumentovat u studovaných druhů pýru: pro pýr prostřední a p. plazivý (včetně poddruhů) existuje 149, resp. 142 synonym. Většina z nich se dnes naštěstí již nepoužívá.

Přestože hybridy jsou zpravidla považovány za neplodné (sterilní), polyploidizace – tedy zmnožení chromozomové sádky v buňkách organismu – je jedním z mechanismů, jak lze sterilitu obejít a vyhnout se nepříjemnému faktu vyhynutí. Podstata sterility hybridů tkví v tom, že v průběhu meiózy, kdy se párují homologní chromozomy, nenacházejí chromozomy jedné haploidní sádky odpovídající

1 a 2 Tribus *Triticeae* zahrnuje vedle známých obilnin také plané rostoucí druhy trav, adaptované na široké rozmezí ekologických podmínek. Např. *Eremopyrum orientale* (vlevo) je suchomilným druhem otevřených stanovišť s relativně chudým podložím, ječmenice *Leymus racemosus* (obr. 2) roste na přímořských písčinatech a písčinych dunách. Snímky V. Holubce





homologní protějšky a meióza, tedy tvorba pohlavních gamet, se neuskuteční. Ale v případě, kdy jsou obě sádky v buněčném jádru zdvojeny, chromozomy se mohou párovat se svými zdvojenými protějšky a meióza může proběhnout. Zpravidla každý krok polyploidizace vede pouze ke zdvojení chromozomové sady, tento postup ale může následovat mnohokrát po sobě. Rekordmanem mezi *Triticeae* v tomto směru je dodekaploidní (12x, kde x je základní chromozomové číslo) druh ječmenice *Leymus angustus* s 84 chromozomy, jehož genom obsahuje 6 zdvojených sádek. Dojde-li ke zmnožení u hybrida, mluvíme o alopolyploidizaci.



Hybridizace a její možné důsledky

Je více než zřejmé, že hybridizace a polyploidizace sehrály v evoluci *Triticeae* významnou roli. Bohužel, náchylnost mnohých zástupců tribu k hybridizaci má i své stinné stránky. V poslední době se stala celosvětově žhavým tématem otázka pěstování genetiky modifikovaných (GM) plodin. Zejména biologové si uvědomují, že uvádění GM plodin do životního prostředí není bez rizik. Příkladem je nebezpečí šíření transgenů do okolních společenstev následkem hybridizace plodiny s planě rostoucími příbuznými druhy. Taková hybridizace může v případě úniku transgenů způsobit nejen ohrožení biodiverzity planých společenstev, ale také značné ekonomické škody. Stačí si např. představit, jakým problémem by se staly plevely odolné vůči herbicidům. Ve Spojených státech amerických byl již popsán únik transgenů pro rezistenci vůči glyfosátu (tvorí účinnou složku herbicidu s komerčním názvem Roundup; viz také např. Živa 2012, 6: CXXXII–CXXXIV a str. LXXXVI–LXXXVII tohoto čísla). V daném případě tedy „zatím“ šlo o vnitrodruhový přenos rezistence z GM formy do planých populací u psinečku výběžkatého (*Agrostis stolonifera*). Tento druh se používá v golfových hřištích a jiných kulturních travních. Bude jistě zajímavé sledovat vývoj studovaných populací. Pěstované plodiny se s planými příbuznými druhy běžně kříží a prokazatelně k tomu dochází u 12 z 13 celosvětově nejvýznamnějších plodin. Hybridizace 8 z nich má navíc doložený negativní vliv na flóru v daném

místě – buď v podobě vzniku hybridogenních plevelů, nebo vymírání vzácných populací planých příbuzných. V podmínkách střední Evropy je modelovým příkladem potenciálního genového toku plodina – planý příbuzný komplex druhů pšenice setá – pýr prostřední – pýr plazivý.

Jak již bylo naznačeno, blízká příbuznost některých druhů v rámci *Triticeae* zvyšuje pravděpodobnost mezidruhového křížení, čehož se hojně využívá ve šlechtitelství. Především pýr prostřední je vhodným zdrojem některých žádoucích, geneticky podmíněných vlastností, zejména tedy rezistencí vůči virovým a houbovým chorobám. Proto bývá křížen s pšenicí za účelem přenosu těchto vlastností do jejího genomu. Navzdory teoretickým předpokladům však hybrid mezi pšenicí a pýrem prostředním nebyl v přírodě zatím pozorován (determinace hybridů není jednoduchá – pšenice a pýr se liší především jednoletým versus vytrvalým způsobem života, morfologických znaků je velmi málo), i když rostliny s některými morfologickými znaky pšenice v přírodě najít lze (obr. 5). V těchto souvislostech může i hybridizace pýru prostředního s plevelným pýrem plazivým, v kombinaci s produkcí alespoň částečně plodných hybridů, představovat významnou skutečnost při posuzování rizika případného pěstování GM pšenice. Hodnocení frekvence hybridizace mezi oběma druhy pýru v přírodních populacích je tudíž žádoucí, především s ohledem na fakt, že pýr plazivý představuje celosvětově problematický plevel. Odhalit mezidruhové křížence alopolyploidních zástupců *Triticeae* není

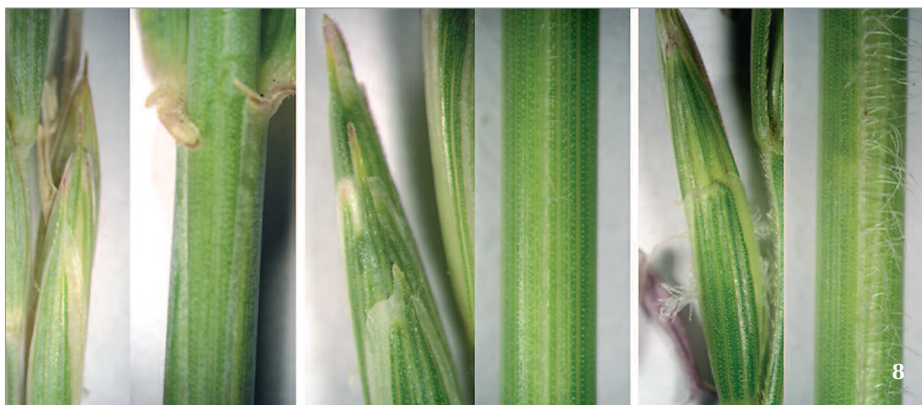
3 a 4 Ječmen hřívnatý (*Hordeum jubatum*) na synantropním stanovišti (vlevo), kosmáč huňatý (*Dasyphyrum villosum*) jako dominanta úhoru na Balkáně. Foto: V. Holubec (obr. 3) a F. Krahulec (obr. 4)

5 Pýr prostřední (*Thinopyrum intermedium*, syn. *Agropyron intermedium*, *Elytrigia intermedia*, *Elymus hispidus*) s morfologickým znakem pšenice (*Triticum*) – ostře kýlnaté plevy jsou typické právě pro rod pšenice.

6 a 7 Genový tok v komplexu druhů pšenice setá (*T. aestivum*) – pýr prostřední – pýr plazivý (*Elymus repens*, syn. *A. repens*, *Elytrigia repens*) je nejpravděpodobnější v místech společného výskytu všech tří druhů. V teplých oblastech našeho území, kde se střídají prvky kulturní krajiny s plochami přirozených stepních porostů, přichází pšenice do styku jak s plevelným pýrem plazivým, tak s teplomilným pýrem prostředním.

8 Pýr plazivý (vlevo) se od pýru prostředního (vpravo) morfologicky liší především špičatými, často osinatými plevami a lysými hranami listových pochev. Pýr prostřední má plevy uťaté a hrany listových pochev obrvené. Kříženci (uprostřed) kombinují znaky obou rodičovských druhů. Snímky V. Mahelky (obr. 6, 7 a 8)

vůbec snadné, pokud podrobně neznáme genomy jednotlivých druhů. Genom pšenice setá je detailně prostudován a za několik let možná budeme znát jeho kompletní sekvenci (viz např. Živa 2012, 4: 155–157). Ale jak je to s oběma druhy pýru?



Pýry plazivý a prostřední – polyploidní zástupci *Triticeae* naší květeny

Pýr plazivý (*E. repens*, syn. *Agropyron repens*, *Elytrigia repens*) je kosmopolitní druh vyskytující se na celém území České republiky. Obsazuje zejména člověkem vytvořená a disturbovaná stanoviště: roste v polích, na cestách, v sadech a vinicích. Vyskytuje se také v přirozenějších společenstvech, jako jsou lesní okraje, břehy nádrží a vodotečí a stepi. Těžištěm geografického rozšíření pýru prostředního (*Thinopyrum intermedium*, syn. *A. intermedium*, *Elytrigia intermedia*, *Elymus hispidus*) jsou dvě velké oblasti nejteplejších částí republiky (termofytika): širší oblast Českého středohoří a středních Čech a jižní Morava. Jde o druh rostoucí převážně ve stepích a písčitéch borech, ale najdeme ho i na okrajích vinic a polí. Oba druhy jsou cizosprašné a vytrvalé, rozmnožují se semeny a lokálně také oddenky. V místech, kde přirozená společenstva s pýrem prostředním přicházejí do styku se zemědělskou půdou a plevelnými společenstvy, se setkávají a mohou hybridizovat (obr. 6, 7). Morfologie křížence je přechodná mezi oběma rodičovskými druhy, ale často se překrývá s jedním z rodičů, což způsobuje potíže při jeho identifikaci (viz obr. 8). Ačkoli v literatuře existují zmínky o údajných křížencích mezi oběma druhy, hybridizace nebyla dříve podrobněji studována, a tak experimentální ověření hybridů nebo odhad frekvence jejich vzniku a početnosti v přírodních populacích nebyly k dispozici. Poměrně složitá nomenklatura obou druhů se vyjasnila s rozvojem molekulárních metod, kdy bylo zjiš-

těno jejich genomické uspořádání – jsou alopolyploidního původu, převážně hexaploidní s počtem chromozomů $2n = 42$, přičemž základní chromozomové číslo v tribu *Triticeae* je 7.

Pýr plazivý – učebnicový příklad polyploidní speciace

Pýr plazivý představuje vcelku dobře probádaný druh. Zajímá především zemědělce, neboť jde o jeden z nejproblematičtějších plevelů v agroekosystému, ale také biosystematiky zabývající se jeho genomikou a evolucí. První studie genomu pýru plazivého pochází z poloviny 20. stol. (např. Cauderon 1958). Již tehdy bylo zřejmé, že genom hexaploidního pýru plazivého obsahuje dva subgenomy odpovídající rodu *Pseudoroegneria* (genom St) a jeden subgenom odpovídající ječmene (H). Pýr plazivý je tedy alopolyploidní s genomickou konstitucí StStH. S nástupem citlivějších metod, založených na sekvenaci DNA, vyšly najevo další zajímavé skutečnosti. Druh je původní v Eurasii a do Severní Ameriky byl zavlečen relativně nedávno. Studie, kdy byly severoamerické rostliny analyzovány pomocí sekvencí jaderného genu GBSSI (Granule-Bound Starch Synthase I – syntáza škrobu vázaného v granulích I; Mason-Gamer 2004), odhalila přítomnost minimálně pěti různých variant tohoto genu v genomu pýru plazivého. Hypotéza je taková, že každá varianta genu představuje stopu genetického materiálu daného donora (předka). Kromě zmíněných linií rodu *Pseudoroegneria* a ječmene to byly další tři: jedna odpovídala jednolepému evropskému druhu *Taeniatherum*

caput-medusae, ostatní varianty genu se ale nepodařilo spolehlivě identifikovat. Jedna spadala do *Triticeae*, ale ve fylogenetické analýze ji nelze přiřadit žádnému diploidnímu druhu. To bylo interpretováno jako příspěvek druhu, který buď vyhynul, nebo je neznámý, a nebyl proto do analýzy zahrnut. Druhá neznámá varianta genu již neodpovídala žádnému tritikoidnímu druhu, ale přibližně druhu *Cutandia memphitica* z tribu *Poeae*. Přítomnost tohoto typu genu by mohla znamenat introgrese (začlenění genetického materiálu, např. genu, jednoho druhu do genomu druhého druhu v důsledku křížení a následného zpětného křížení hybrida s rodičovským druhem) do genomu pýru po jeho zavlečení do Severní Ameriky. Každopádně pýr plazivý byl představen jako geneticky velmi heterogenní druh, který skrývá genetický materiál z překvapivě vzdálených linií. Jak se ukázalo později, s objevy cizorodých genetických příměsí u pýru zdaleka nebyl konec.

Pro detekci hybridizace mezi oběma druhy pýru na našem území jsme s mými spolupracovníky (František Krahulec, David Kopecký, Judith Fehrer, Petra Caklová a Ladka Paštová) vybrali ribozomální DNA, konkrétně úsek takzvaných vnitřních prepisovaných mezerníků (z anglického Internal Transcribed Spacers, dále jen ITS). Každý druh pýru vykazoval svou typickou ITS sekvenci, hybrid potom obě rodičovské. ITS úsek ribozomální DNA se obecně považuje za téměř univerzální genetický marker, oblíbený pro svou relativní jednoduchost a spolehlivost. To platí do té doby, než začnete studovat variabilitu ITS sekvencí u konkrétního druhu detailně, zejména u polyploidů. Ukázalo se, že v genomu pýru se ukrývá překvapivě variabilní ITS sekvencí, podobně jako u GBSSI genu. Šlo o sekvence náležející dvěma liniím (pravděpodobně různých druhů) rodu *Pseudoroegneria*, dvěma liniím ječmene, dále jeden typ sekvence odpovídal přibližně svehprou (*Bromus*) a další planému prosu (*Panicum*). Přítomnost linií rodu *Pseudoroegneria* a ječmene se dala očekávat, jsou to dva hlavní konstituenty genomu pýru plazivého. Nález dvou různých variant ITS sekvencí ječmene přinesl novou a zajímavou indicii při odhalování možného způsobu vzniku

předkem. To potvrdily následné analýzy diploidních ječmenů. Např. eurasijský druh ječmene *H. bogdani* obsahuje jak tento chromozomový segment, tak ITS sekvence téměř identické s těmi přítomnými u pýru. Podobné panikoidní ITS sekvence se dokonce nacházejí ve všech planých druzích ječmene s genomem H. Předběžná data ukazují, že jistou příměs panikoidní DNA mají také někteří další zástupci *Triticeae*. Kdy a jak se do nich dostala? Stáří tritikoidních trav se odhaduje na 10–13 milionů let, kdy došlo k oddělení linií ječmenů od pšenic. Tato čísla většinou označují stáří odštěpení určitých linií, z nichž později v průběhu evoluce docházelo k diverzifikaci jednotlivých druhů. Většina současných druhů je tedy výrazně mladší a např. speciace ječmenů do nynější podoby je otázkou několika posledních milionů, případně statisíců let. To znamená, že se tyto panikoidní ITS sekvence musely dostat do předků dnešních *Triticeae* před samotnou diverzifikací tohoto tribu a zároveň po diverzifikaci panikoidních trav někdy před 10–28 miliony let. Jak k tomu došlo, zůstává záhadou. V každém případě však pýr plazivý představuje polyploidní taxon s nečekaně složitou evoluční historií (obr. 10, viz Mahelka a Kopecký 2010).

Méně známý, avšak neméně významný pýr prostřední

Na rozdíl od pýru plazivého nachází pýr prostřední mnohem více možností praktického uplatnění při šlechtění pšenice, v protierozní ochraně půdy v suchých oblastech nebo jako krmivo pro dobytek. O to více překvapuje, jak velmi malý počet seriálních prací existuje o jeho vzniku, genomickém uspořádání, případně genetické variabilitě v přírodních populacích. Pýr prostřední je stejně jako předchozí druh hexaploidní a donedávna převládá názor, že obsahuje dva velmi podobné subgenomy pravděpodobně pocházející z diploidních druhů *Thinopyrum elongatum* (genom E^a) nebo *T. bessarabicum* (E^b) a dále subgenomu rodu *Pseudoroegneria* (St). Problematické na těchto výsledcích bylo to, že genomická konstituce pýru byla navržena buď na základě hybridizačních experimentů, kdy se studovala homologie chromozomových sad při meióze, nebo podle hybridizace *in situ* za použití jen omezeného počtu sond, takže nešlo o nezávislý experiment a takové výsledky nejsou úplně spolehlivé. Původní práce, založené na hybridizačních pokusech a studiu meiózy, např. odhalily částečnou homologii genomu pýru prostředního s genomem pšenice (např. Peto 1936, Matsumura 1952). V poslední době byl tento druh studován pomocí relativně sofistikovanějších markerů založených na analýze DNA a výsledkem bylo zjištění, že na vzniku pýru prostředního se vedle zmíněných druhů zřejmě podílel i kosmáč a snad také žito. Při takové rozporuplnosti výsledků si klademe otázku, zda mohou rozdíly v konstituci pýru záviset např. na geografii (areál druhu sahá od Francie po Ural), případně v lokální škále na různých ekologických podmínkách.

Ke studiu genomické konstituce pýru prostředního z populací na našem území jsme použili dva lokusy ribozomální DNA



12

(vedle ITS úseku ještě gen pro 5S a přilehlý mezerník) a jeden jaderný gen. Pomocí hybridizace *in situ* jsme potom zjišťovali příspěvky jednotlivých předků identifikovaných pomocí sekvencí zmíněných úseků. Genom hexaploidních rostlin ze studovaných populací obsahuje tři odlišitelné subgenomy, které s vysokou pravděpodobností pocházejí od předků podobných dnešním zástupcům rodů *Pseudoroegneria*, kosmáč a mnohoštet – zřejmě *A. tauschii* (obr. 11, 12; viz Mahelka a kol. 2013). Zejména podíl mnohoštetu je pozoruhodný. Mnohoštet se totiž rovněž podílely na vzniku kulturní pšenice seté (*T. aestivum*), která nejspíše obsahuje dva subgenomy druhů *A. tauschii* a *A. speltooides* a jeden subgenom jednoleté pšenice (*T. urartu*). Jakkoli je toto zjištění zajímavé, přítomnost společného subgenomu představuje komplikaci při studiu hybridizace mezi pýrem prostředním a pšenicí. Jakým způsobem pýr prostřední vznikl, zatím není jasné, nelze ovšem vyloučit ani možnost, že subgenom mnohoštetu pochází právě z pšenice a tudíž že tyto druhy mají daleko více společného, než se předpokládalo.

Hybridizace jako zdroj cytologické a genetické variability

Jak bylo zmíněno, oba druhy pýru zaujímají obrovský areál a je pravděpodobné, že s tím je spojena i značná cytologická a genetická variabilita v přírodních populacích. Pokusili jsme se odhalit alespoň cytologickou, a to na území České republiky. Zjistili jsme některé nové skutečnosti. V populacích obou druhů podle očekávání převládaly hexaploidní cytotypy (tedy $2n = 6x = 42$). Kromě toho jsme na několika lokalitách našli u obou druhů cytotypy nonaploidní, tedy rostliny s 63 chromozomy ($2n = 9x = 63$). Vznikly pravděpodobně po splynutí redukované a neredukované gamety. Pozoruhodný byl ale nález cytotypu heptaploidního ($2n = 7x = 49$). Morfologicky rostliny odpovídaly pýru prostřednímu. Heptaploidní cytotyp je zvláštní tím, že má oproti hexaploidnímu jednu haploidní sádku chromozomů navíc. Lichý počet sádek totiž většinou způsobuje problematickou meiózu a případně sterilitu. Vedle heptaploidního cytotypu na lokalitě v Bílých Karpatech rostlo ještě několik

aneuploidních typů ($2n = 47, 48, 50$; aneuploid obsahuje abnormální počet chromozomů v jádře, tedy buď více, nebo méně než je obvyklé pro danou chromozomovou sádku), zastoupených ale pouze jedinci. Heptaploidní cytotyp v jedné části lokality zcela dominoval. V minulosti tam došlo k odlesnění a heptaploidní rostliny zřejmě využily oslabení konkurence k uchycení a založení vlastní populace. Také ekologicky se tyto rostliny chovaly jinak, než je pro pýr prostřední typické – rostly v dosti zamokřeném terénní sníženině, např. společně s rákosem (*Phragmites*). Analýza genomické kompozice heptaploidního cytotypu odhalila jednu sádku chromozomů navíc od ječmene a rovněž uspořádání ostatních sádek je odlišné od normálního hexaploidního cytotypu. Je tedy možné, že se zkřížily oba druhy pýrů, výsledkem byl vznik a stabilizace nového cytotypu a genotypu. Závěry jsou však jen předběžné.

Hybridizace za různých ekologických podmínek

Zatímco dávná hybridizace v tribu *Triticeae* produkovala množství alopolyploidních druhů, jejichž původ poměrně dobře známe, role současné hybridizace a introgrese za různých ekologických podmínek a mechanismy generující variabilitu nejsou zdaleka tak objasněné. Pomocí molekulárních a cytologických metod jsme analyzovali četnost kříženců a genový tok mezi oběma druhy pýrů na lokalitách, které se lišily stupněm antropického tlaku (disturbancí). Frekvence hexaploidních hybridů mezi oběma druhy pýru se značně odlišovala mezi studovanými plochami. Na dvou zemědělsky obhospodařovaných místech rostly hybridy často, zatímco na stepi jsme nenalezli žádný, což ukazuje na důležitou roli rozdílných ekologických podmínek při vzniku nebo uchycení hybridů. Není bez zajímavosti, že mateřskou rostlinou byl v naprosté většině případů pýr prostřední. Rozvolněnější zemědělská krajina s množstvím volných plošek zřejmě nahrává uchycení a růstu hybridů. To je poměrně důležité zjištění, zejména s ohledem na potenciální hybridizaci v celém modelovém komplexu, včetně pšenice. Hybridizace mezi oběma druhy generuje vysokou variabilitu cyto- a genotypů, které slouží jako materiál pro selekční a evoluční síly. Vezmeme-li v úvahu genetickou heterogenitu obou pýrů, potom jejich hybrid představuje pestrou paletu genetické informace, která může hrát významnou úlohu při adaptaci na různé stanovištní podmínky. Jelikož dochází i ke zpětné hybridizaci s oběma rodiči, kříženec může zároveň sloužit jako most k obhacování genetické diverzity obou druhů. V evoluci je totiž důležitá nejen kvantita, ale také kvalita. Bylo již opakovaně prokázáno, že některé hybridizace se povedly pravděpodobně jen jednou, měly ale z evolučního hlediska značný dopad, jako např. u pšenice seté.

Publikace vznikla s podporou grantu č. 13–04454S Grantové agentury ČR a v rámci dlouhodobého koncepčního rozvoje výzkumné organizace RVO 67985939.

Seznam použité literatury na webu Živy.