

# Známe naše kamyšníky? Morfologické, ekologické a genetické zajímavosti středoevropských zástupců

Kamyšníky (rod *Bolboschoenus*) patří do čeledi šáchorovitých (*Cyperaceae*) jsou celosvětově rozšířené jednoděložné mokřadní rostliny. Jejich zástupce můžeme najít i ve střední Evropě včetně České republiky. Ačkoli se dříve všechny původní středoevropské druhy považovaly za jeden variabilní taxon, dnes už víme, že jde o komplex čtyř blízce příbuzných druhů – kamyšník širokoplodý (*B. laticarpus*), k. přímořský (*B. maritimus*), k. polní (*B. planiculmis*) a k. vrcholičnatý (*B. yagara*). Jednotlivé druhy se liší nejen morfologicky a geneticky, ale také svou ekologií, fenologií a způsobem šíření. Vzhledem k opylování větrem a blízké příbuznosti asi nepřekvapí možnost vzniku kříženců i plynulých přechodů mezi druhy. Jak se však ukázalo, kamyšníky vykazují též různou míru schopnosti křížit se mezi sebou. Lze je tedy u nás podle znaků uváděných v klíči od sebe rozeznat?

Mezi středoevropskými zástupci byl ještě nedávno rozlišován pouze jeden široce pojatý druh – kamyšník přímořský. Podle stavby květenství se dále členil na dva poddruhy: *B. maritimus* subsp. *compactus* a *B. m.* subsp. *maritimus*, někdy uváděný i pod názvem *B. m.* subsp. *cymosus*. Během mnoha let studia morfologie, ekologie, fenologie, rozšíření i chromozomových počtů se ukázalo, že jde o komplex několika blízce příbuzných druhů. Poddruh *compactus* odpovídal druhům se staženým květenstvím (v současné době zahrnuje kamyšník přímořský a k. polní) a poddruh *maritimus*

pak druhům s rozkladitým květenstvím (k. širokoplodý a k. vrcholičnatý). V Evropě se vyskytuje podle aktuálního členění pět druhů: vedle čtyř již jmenovaných tu roste kamyšník jižní (*B. glaucus*; teplomilný druh původní v jižní Evropě, u nás s jedinou známou lokalitou v Praze-Košířích, kam byl pravděpodobně zavláčen). Pro odhalení vzájemných genetických vztahů našich kamyšníků a ověření druhového statusu i možného křížení však bylo potřeba předchozí znalosti doplnit informacemi o genetické variabilitě všech druhů s využitím molekulárních analýz.

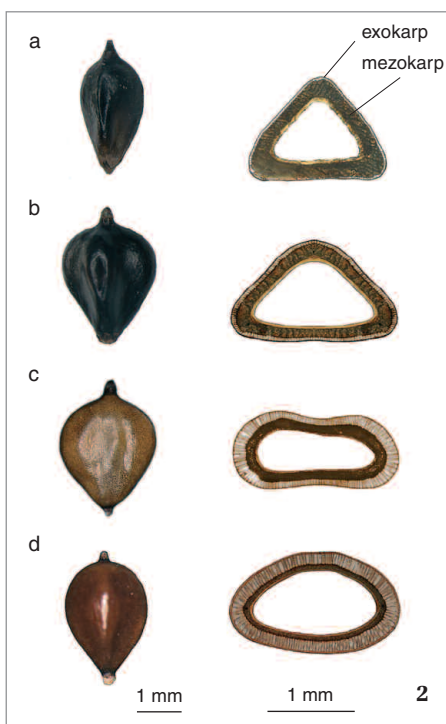
## Rozlišení podle morfologie a anatomie

Vzhledem k dřívějšímu širokému pojetí našich kamyšníků není možné podrobně rekonstruovat historické rozšíření v současnosti rozlišovaných druhů. Literární údaje zpravidla nelze použít vůbec a rostliny z herbariových dokladů se dají revidovat pouze podle názek. Pokud názky chybějí, můžeme rostliny přiřadit k jednotlivým druhům jen přibližně (cf.). Znamky jako struktura a morfologie květenství (počet klásků a délka stopek) pomohou odlišit jen dvě skupiny – s rozkladitým (kamyšník širokoplodý a k. vrcholičnatý, obr. 9 na str. 168) a staženým květenstvím (k. přímořský a k. polní, obr. 1). Tyto znaky jsou však dosti variabilní v závislosti na okolním prostředí – např. nedostatek vláhy nebo živin může vést ke zkrácení až absenci stopek nesoucích klásky, takže z původně rozkladitého květenství se stává stažené. Mezi další určovací znak používaný při absenci názek patří počet blizen. Obecně platí, že kamyšník vrcholičnatý má blizny vždy tři, k. širokoplodý dvě nebo tři, k. polní převážně dvě a k. přímořský většinou tři. U kamyšníku polního a přímořského se mohou vyskytnout rovněž květy se třemi, resp. dvěma bliznami v rámci jedné populace, rostliny nebo dokonce i jediného klásku, a proto tento znak není úplně směrodatný. Jediným spolehlivým znakem pro určování tak zůstávají názky. Počtu blizen (plodolistů) obvykle odpovídá i tvar nažky, která z daného květu vzniká: z květů se třemi bliznami se tvoří nažky trojhranné, zaobleně trojhranné nebo vypuklé na hřbetní straně, z dvoublizných květů nažky zploštělé nebo promáčklé na hřbetní straně. V rámci druhu si nažky udržují specifický tvar a anatomii.

Napříč celým geografickým areálem rodu můžeme u kamyšníků pozorovat tři základní typy názek (viz Browning a Gordon–Gray 2000):

- Trojhranné nažky s výraznou hranou na hřbetní straně, tmavě hnědé až černé, s vytrvávajícími okvětními štětinkami. Na příčném řezu mají tvar rovnostranného trojúhelníku. Oplodí (perikarp) je tvořeno slabě vyvinutým exokarpem (vrstvou buněk pokožky) a silně vyvinutým sklerenchymatickým mezokarpem (obr. 2a). Popsaný typ názek odpovídá z eurasijských zástupců málo variabilnímu kamyšníku vrcholičnatému, patří sem i *B. fluviatilis* rostoucí v Severní Americe a Austrálii, a africký *B. nobilis* – všechny se vyznačují třemi bliznami.

- Trojhranné nažky na hřbetní straně s hranou méně výraznou, zaoblenou. Podobají se předchozímu typu, bývají také tmavě



1 Květenství kamyšníku polního (*Bolboschoenus planiculmis*) je typické přisedlými klásky a dvoubliznými květy.

2 Rozdíly ve tvaru a anatomii názek středoevropských kamyšníků: a – kamyšník vrcholičnatý (*B. yagara*), oplodí tvoří velmi slabý exokarp a široký mezokarp, b – k. širokoplodý (*B. laticarpus*) má slabý exokarp a široký mezokarp, c – u k. polního je exokarp výrazně vyvinutý a stejně silný jako mezokarp, d – k. přímořský (*B. maritimus*), také u něj najdeme silně vyvinutý exokarp, ale širší než mezokarp.



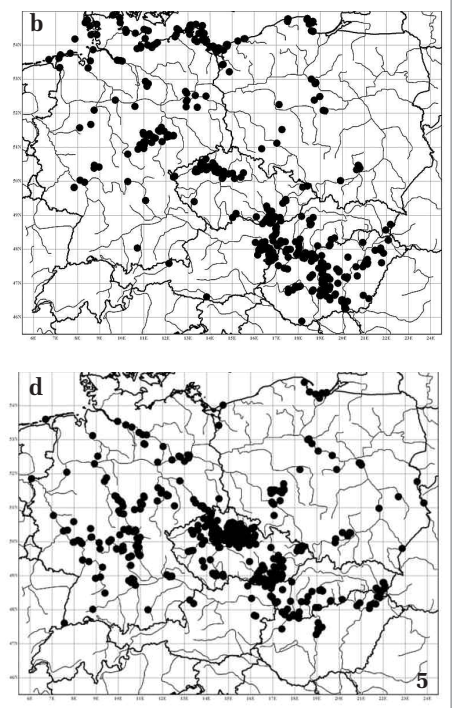
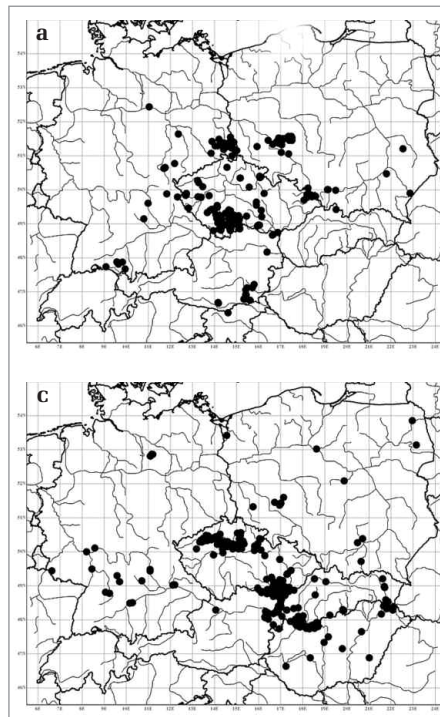
hnědé až černé s okvětními štětinkami, avšak na příčném řezu mají tvar rovnoramenného trojúhelníku se širokou základnou (obr. 2b). Perikarp má poněkud silnější exokarp než u první skupiny druhů a stále výrazně vyvinutý sklerenchymatický mezokarp. Tvar je variabilní, od trojhranného až po zploštělý, a tvoří přechod mezi prvním a třetím typem, což nasvědčuje hybridnímu původu příslušných druhů. Zástupci s tímto typem nažek se vyskytují nezávisle na třech kontinentech: *B. medianus* v Austrálii, *B. novae-angliae* v Severní Americe a kamyšník širokoplodý v Evropě a zřejmě také ve východní Asii – tyto druhy mohou mít dvě i tři blizny.

● Nažky na hřbetní straně promáčklé, jen vzácně ploché, nažloutlé, okrové až rezavě hnědé, s opadavými okvětními štětinkami. Na příčném řezu mají tvar piškotu, ale můžeme zde vidět určitou proměnlivost od nažek oboustranně promáčklých až po ploché. Exokarp je výrazně vyvinutý a zhruba stejně silný jako sklerenchymatický mezokarp (obr. 2c). Tento typ najdeme u kamyšníku polního, rozšířeného od střední Evropy po východní Asii. Skupina ale zahrnuje i další druhy: *B. paludosus* ze Severní Ameriky, *B. caldwellii* z Austrálie, *B. grandispicus* z Afriky a *B. affinis* rostoucí v Asii. Jsou charakteristické dvěma bliznami.

Kamyšník přímořský nelze jednoznačně přiřadit ani k jednomu z uvedených typů nažek. Podle silně vyvinutého exokarpu (silnější než mezokarp) a opadavých okvětních štětinek je nejbližší druhům třetí skupiny, liší se však nažkou na hřbetě vypuklou až zaobleně trojhrannou (obr. 2d). Druh má dost různorodý tvar nažek – od vypuklých (čočkovitých) až po zaobleně trojhranné nebo na spodní straně ploché a na hřbetní vypuklé. K témuž morfotypu můžeme přiřadit i severoamerický *B. robustus*, který je ale, co se týče tvaru nažek, méně variabilní.

U nás nepůvodní kamyšník jižní se tvarem nažek podobá k. přímořskému (obrys nažek na příčném řezu připomíná bochníček), ale perikarp tohoto druhu tvoří velmi slabá vrstva exokarpu a silný sklerenchymatický mezokarp. Podle anatomie perikarpu a počtu blizen (tři) by patřil do první skupiny, nemá však typické trojhranné plody. Obvykle také bývají nažky k. jižního menší než u ostatních druhů.

Morfologické podobnosti mezi druhy na různých kontinentech nás přivádějí na my-



šlenku, zda se tyto znaky vyvinuly u druhů nezávisle, nebo jde o rostliny morfologicky i geneticky identické a měli bychom je klasifikovat jako jeden druh. V současné době se věnujeme právě rozluštění těchto taxonomických nejasností s pomocí molekulárních analýz, studia morfologie a anatomie nažek a ekologických nároků rostlin.

### Ekologie a rozšíření

Úvaha o rozlišování několika druhů v rámci komplexu kamyšníku přímořského ne vznikla pouze na základě morfologie květenství a nažek, ale i díky odlišné ekologii a s tím spojenými rozdíly v rozšíření jednotlivých druhů (případně morfotypů s taxonomickou hodnotou druhu). Dříve široce vymezený taxon kamyšník přímořský obsahující čtyři středoevropské druhy se vyznačoval velmi širokou ekologickou amplitudou. Vysvětlení je však prosté, tato amplituda zahrnuje niky jednotlivých druhů, jejichž stanovištní nároky se značně liší. Např. kamyšník vrcholičnatý s optimem výskytu v litorálu vodních nádrží, osídlující zejména kyselé a minerálně chudé substráty, představuje typický druh jihočeských rybníčních pánví (obr. 3 a na

4. str. obálky) a ve stejném typu krajiny roste i v dalších regionech (Ostravská pánev, Orava, okolí Milicze v Polsku, Horní Lužice, obr. 5a). Ve srovnání s ostatními rybníčními oblastmi v Evropě jsou jižní Čechy územím s nejbohatším výskytem kamyšníku vrcholičnatého, který proto u nás zatím nebyl klasifikován jako výrazně ohrožený (na Červeném seznamu cévnatých rostlin České republiky zařazen v kategorii C3 – ohrožený). S ostatními druhy se vzhledem ke specifickému stanovišti setkává jen zřídka, společně s kamyšníkem přímořským dosud nebyl nikde nalezen.

Ekologickým protipólem je právě kamyšník přímořský. Jde o fakultativně halofytní rostlinu – jeho typickými stanovišti jsou vnitrozemská slaniska, břehy slaných jezer a slaná a brakická mokřady na mořském pobřeží. Snášá ale i sladkovodní prostředí a můžeme ho najít také v terénních depresích na méně zasolených stanovištích nebo ve sladkovodních mokřadech v zaplavených prohlubních. U nás se vyskytuje především na jižní Moravě a v severozápadních Čechách na zbytcích původních slanisek (obr. 5b). Jeho rozšíření se do značné míry překrývá s rozšířením kamyšníku polního,



**3** Porost kamyšníku vrcholičnatého se vyvinul před zónou rákosu obecného (*Phragmites australis*) na pobřeží poloostrova Lúsy v jihočeském rybníku Velký Tisý po snížení hladiny vody.

**4** Kamyšník širokoplodý na poli u obce Vysoká pri Morave (Slovensko)

**5** Mapy rozšíření středoevropských druhů kamyšníků: a – k. vrcholičnatý, b – k. přímořský, c – k. polní, d – k. širokoplodý. Orig. M. Ducháček, Z. Hroudová a P. Zákravský

**6** Obnova kamyšníku polního z hlízek na obnaženém dně slanistého mokřadu na lokalitě Trkmanský Dvůr u Rakvic (jižní Morava)

**7** Hlízky kamyšníků jsou zásobním orgánem a umožňují vegetativní šíření i přežití nepříznivých podmínek.

a tyto dva druhy můžeme nacházet na stejných stanovištích i ve smíšených populacích. Z našich kamyšníků je k. přímořský nejvíce ohrožen ubýváním přirozených stanovišť (kategorie C2 – silně ohrožený).

Kamyšník polní roste v dočasně zaplavovaných terénních depresích, v mělké pobřežní zóně rybníků a často jako plevel na zamokřených polích; v současné době prakticky jen na druhotných stanovištích (obr. 6 a 10). Osídluje minerálně bohatší substráty v nižších polohách (Polabí, jižní Morava, severozápadní a střední Čechy, obr. 5c) a může se objevit i na mírně zasolených biotopech. Ukazuje se, že např. na jižní Moravě expanduje na bývalých

i současných slaniskách a nahrazuje tam kamyšník přímořský (bývalé Kobylské jezero, Trkmanský Dvůr, Novosedly).

Zvláště je kamyšník širokoplodý s bohatým spektrem stanovišť od stojatých vod a břehů řek až po dočasně zaplavované terénní deprese a podmáčená pole, kde se šíří jako plevel (obr. 4). Najdeme ho na substrátech bohatých živinami hlavně v teplejších oblastech – představuje u nás nejčastější kamyšník. Stanoviště, na nichž se vyskytuje, zčásti odpovídají ekologickým nárokům jeho rodičovských druhů – kamyšníku vrcholičnatého a k. polního, ale šíří se i na nová místa, kde ostatní zástupci rodu nerostou, např. podél řek (Polabí, obr. 5d). Tato jeho charakteristika platí rovněž pro sousední země na sever a západ od našich hranic – roste jak na podmáčených polích, tak v nivách řek a podél jejich břehů (např. Labe až do Hamburku). Na některých lokalitách zasahuje i na zasolená stanoviště (vnitrozemské lokality v Hesensku, brakická voda při ústí řek do moře). Naopak v panonské oblasti je omezen na sladkovodní nádrže (rybníky, přehradní nádrže), toky a říční ramena sycená říční vodou a sladkovodní polní deprese. Jako jediný ze středoevropských zástupců se na přirozených stanovištích vyskytuje pohromadě s každým z ostatních druhů: na rybnících tedy s k. vrcholičnatým, na úhorech a polích s k. polním, na minerálně bohatých podkladech (pobřeží Nesytu i ostatních Lednických rybníků) s k. přímořským.

#### Jak kamyšníky cestují?

Silná vrstva pokožkových buněk (exokarp) má velký význam pro šíření druhů – její protáhlé válcovité buňky jsou naplněny vzduchem a slouží naškám jako plovací orgán. Proto se druhy se silným exokarpem mohou šířit i v tenké vrstvě vody, při deštích, v dočasně zaplavovaných prohlubních a přichycením na další předměty plovoucí na hladině.

Charakteristickým orgánem všech kamyšníků jsou podzemní hlízkové. U sterilních rostlin jde často o jediný znak, podle něhož je odlišujeme od ostřic (především od ostřice dvouřadé – *Carex disticha*). Pro rostliny však hraje důležitou roli jejich několika násobná funkce – fungují jako zásobní orgán (jsou vyplněny homogenním škrobnatým pletivem, obr. 7), ale umožňují i vegetativní rozmnožování a šíření rostlin,

a také dlouhodobé přežívání nepříznivých podmínek v půdní bance ve stavu anabiózy (kdy jsou životní procesy omezeny na nutné minimum, nebo úplně zastaveny). Neznáme přesně, jak dlouho vydrží dormantní hlízkové živé; ze stanovišť dočasně vysychavých se uvádí několik let (nejvýše 8; Nataljin 1973, Kurkin 1976) v obdobích sucha, u rostlin v kultuře přečkávaly hlízkové k. polního a k. vrcholičnatého živé pod vodou 7–10 let, dále nebyly sledovány (nepublikovaná data). To umožňuje druhům rostoucím v litorálu vodních nádrží překonat zaplavení hlubokou vodou (např. na dně rybníka), nebo naopak déletrvajícím suchem (např. v prostředí polních mokřadů, které bývají mělce zaplaveny či zamokřeny jen ve srážkově bohatých letech; viz Živa 2012, 2: 57–59). Po přečkání nepříznivých podmínek pak dochází k rychlé obnově populace kamyšníků z hlízek (obr. 6).

Informace o ekologii jednotlivých druhů, fenologii a např. i produkci hlízek můžeme studovat díky rozsáhlé sbírce kamyšníků v experimentální zahradě Botanického ústavu AV ČR, v. v. i., v Průhoncích. Právě zde už po léta probíhá výzkum evropských druhů i rostlin z různých částí světa. Sbírkou obsahuje také rostliny získané od kolegů z Asie, Austrálie, Nového Zélandu a Severní Ameriky (obr. 8).

#### Hybridizace

Blízce příbuzné druhy kamyšníků se mezi sebou mohou křížit. Dalo by se předpokládat, že mezi druhy vznikají plynulé morfologické přechody, ale díky různé ekologii a rozšíření se některé druhy v přírodě nepotkávají buď vůbec, anebo jen zřídka. Následkem je odlišná míra křížení mezi jednotlivými druhy kamyšníků. Existují tu dva možné procesy hybridizace: mohou vznikat jednak ustálené hybridní taxony, které se stabilizovaly v průběhu fylogeneze, a jednak recentní a neustálené spontánní kříženci – variabilní intermediární rostliny s problematickým zařazením (někdy téměř neurčitelné).

Asi nejzajímavější výsledek hybridizace v rámci Evropy představuje kamyšník širokoplodý, ve všech znacích přechodný mezi svými rodičovskými druhy – k. vrcholičnatým a k. polním, a také dost variabilní. Přesto si uchovává specifické morfologické znaky, má vlastní stanovištní rozsah i areál odlišný od rodičovských druhů, takže ho můžeme považovat za ustálený hybridní druh. Jde tak o příklad hybridu, jenž získal od svých rodičů takovou kombinaci vlastností, která ho proti rodičovským druhům zvýhodňuje a umožňuje jeho další expanzi. Není ovšem vyloučena možnost zpětného křížení jak s kamyšníkem vrcholičnatým (při společném výskytu na rybnících se mohou teoreticky snadno křížit, problémem však zůstává přežívání semenáčků po zaplavení vodou), tak s kamyšníkem polním (vzácně bylo nalezeno několik rostlin, které se tvarem našek blížily k. polnímu).

Mnohem běžnější je zřejmě spontánní křížení kamyšníku polního a k. přímořského. Tyto druhy se často setkávají na shodných stanovištích a v některých územích, u nás např. na jižní Moravě, tvoří smíšené populace. V nich nacházíme celé spektrum rostlin, které různou měrou kombinují znaky obou rodičovských druhů. Nápadný

je rovněž výskyt exemplářů morfologicky odpovídajících k. přímořskému na mírně zasolených nebo netypických sladkovodních stanovištích. Pro odhalení příbuzenských vztahů mezi jednotlivými druhy a populacemi už si ale jen se znalostmi morfologie a ekologie nevystačíme.

### Molekulární analýzy

Objasnění hybridizace střeoevropských kamyšníků a ověření vymezení druhů umožnil až příchod molekulárních metod. K zjištění příbuzenských vztahů mezi jednotlivými druhy jsme použili nekódující úseky chloroplastové DNA (*psbA-trnH*, *trnC-psbMR*) a nekódující jaderný úsek DNA (ITS1-5.8S-ITS2). Výsledky nám však pomohly odlišit pouze geneticky nejvzdálenější druhy – k. vrcholičnatý a k. jižní, zatímco větší část druhů zůstávala nadále nerozlišena. Pro studium blízké příbuznosti druhů jsme proto využili metodu AFLP (polymorfismus délek amplifikovaných fragmentů – Amplified Fragment Length Polymorphism), která poskytuje genetickou informaci napříč celým genomem a umožňuje odhalit hybridní původ i jednotlivé genotypy. Výsledky přinesly dobrou identifikaci všech druhů a ověřily původ kamyšníku širokoplodého jako křížence k. vrcholičnatého a k. polního. Geneticky nejméně variabilní ve shodě s morfologií byl kamyšník vrcholičnatý, kde jsme u studovaných populací nenašli znatelný přechod ke k. širokoplodému. Možné zpětné křížení naznačuje několik rostlin geneticky přechodných mezi kamyšníkem širokoplodým a k. polním. Daleko častější je zřejmě vzájemné ovlivňování genotypů k. polního a k. přímořského, a to v závislosti na diferenciaci jejich stanovišť a rozšíření. Při zkoumání přechodu mezi těmito druhy se ukázalo, že tam, kde se areály obou druhů

**8** Sběrka kamyšníků v experimentální zahradě Botanického ústavu Akademie věd ČR, v. v. i., v Průhoncích. Snímky S. Píšové, pokud není uvedeno jinak

**9** Typická rostlina kamyšníku vrcholičnatého se stopkatými klásky, z kultury Národního muzea (lokalita rybník Verfle u Třeboně). Foto M. Ducháček

**10** Kamyšník polní na břehu zatopené pískovny u obce Chlába na Slovensku. Foto M. Ducháček



i stanoviště překrývají, jsou vnitrozemské populace kamyšníku přímořského více či méně ovlivněny příměsí genů k. polního. Naproti tomu populace přímořské a ty z oblastí vnitrozemských slaných jezer byly geneticky „čistě“, tedy bez příměsí kamyšníku polního, který se na silně zasolených stanovištích už nevyskytuje.

Při srovnání měřených morfologických znaků s výsledky molekulárních analýz můžeme považovat znaky na nažkách, zvláště anatomii perikarpu, za spolehlivý znak pro odlišení jednotlivých druhů. Jako nejspolehlivější parametr se ukázal poměr šířky exokarpu a mezokarpu. Je viditelný i pod lupou a kromě atypických rostlin lze podle něj většinu kamyšníků bezpečně určit.

### Velikost genomu, karyologie

Pro odlišení jednotlivých druhů našich kamyšníků jsme zkusili měřit i velikost jejich genomu pomocí průtokové cytometrie. Kamyšníky mají stejně jako další zástupci šachorovitých malý genom ( $2C = 0,55$  pg;  $C$  – velikost nereplikovaného haploidního genomu, zde uvedená jako hmotnost DNA v pikogramech, tedy  $10^{-12}$  g). Mezi druhy jsme však neidentifikovali žádné rozdíly ve velikosti genomu. V předchozích studiích byly zjišťovány také počty chromozomů, které již dříve poukazovaly na možné rodičovské druhy kamyšníku širokoplodého. Tento hybridní druh může mít haploidní počet chromozomů ( $n$ ) 54 nebo 55. Z dalších druhů má  $n = 54$  chromozomů jen k. polní, z čehož vyplývá, že jde o jeden z rodičovských druhů. Druhým rodičem je pak k. vrcholičnatý s počtem  $n = 55$  chromozomů, po němž hybrid zdědil rozvětvené květenství, trojhranné tmavé nažky a slabší vrstvu exokarpu. Kamyšník přímořský má sice také převážně  $n = 55$  chromozomů (vzácně i 54), ale není nositelem výše zmíněných morfologických znaků typických pro k. vrcholičnatý a k. širokoplodý, a proto jako druhý rodič nepřicházel v úvahu. Pokud byl u kamyšníku přímořského nalezen počet  $n = 54$  chromozomů v populacích z nezasolených stanovišť, mohly být geneticky ovlivněny křížením s k. polním. Na základě molekulárních analýz se takto podařilo ověřit jen populaci v polní depresi u obce Bečov (okres Most), kde byly zjištěny oba počty chromozomů a výsledky ukazují na křížence mezi k. přímořským a k. polním. Prvně však došlo k zaznamenání počtu  $n = 54$  u jedné ze dvou populací kamyšníku přímořského z mořského pobřeží na jihu Švédska (lokalita Barsebäck hamn, Jarolímová a Hroudová 1998), kde lze sotva předpokládat křížení s kamyšníkem polním. Je pravděpodobné, že u morfologicky variabilního kamyšníku přímořského se v rámci jeho evropského areálu mohou najít různé anomálie jak v genotypu, tak v počtu chromozomů.

Specifická ekologie kamyšníků vázaných na místa podléhajících rychlým změnám (např. dna letněných rybníků), činí sice ze studia těchto druhů napínavé dobrodružství, leckdy je však velmi obtížné získat dostatek materiálu ke zkoumání. O to více nás potěší každý posun v jejich poznání. Můžete k němu přispět i vy. Uvítáme zejména informace o lokalitách kamyšníků, které nám pomohou získat co nejbohatší materiál pro další studium.

Výzkum byl podporován projekty GA UK (428311/2011), GA AV ČR (A 6005905), dále GA ČR (206/93/1178), Ministerstva kultury ČR (Národní muzeum, DKRVO 2015/10, 00023272), projektem 14-36079G Centrum excellence PLADIAS (ZH) a probíhá ve spolupráci s Botanickým ústavem AV ČR, v. v. i. (projekt RVO 67985939, výzkumný záměr AV0Z60050516).

**Kolektiv spoluautorů: Zdenka Hroudová, Tomáš Fér, Michal Ducháček, Petr Zákavský**

Použitou literaturu uvádíme na webové stránce Živý.

