

## Genové zdroje a původ kulturních rostlin

Určité procesy mohou u rostlin způsobit stálé genetické změny. V této přednášce budou shrnuty **tři procesy**, které vedou k takovým **dědičným** změnám:

1. **Evoluce**
2. **Domestikace**
3. **Šlechtění rostlin**

Budou ukázány jejich společné rysy, ale i klíčové rozdíly. Po této přednášce by studenti měli být schopni:

1. Definovat pojmy evoluce, domestikace a šlechtění rostlin.
2. Porovnat a najít rozdíly mezi domestikací a evolucí.
3. Porovnat a srovnat evoluci a šlechtění rostlin.
4. Diskutovat o dopadu domestikace na rostliny.
5. Vyjmenovat centra původu kulturních rostlin.
6. Získat přehled o domestikaci hlavních zástupců Poaceae, Fabaceae, Brassicaceae a Solanaceae.

---

### 1. Evoluce

**Evoluce** je jev, který ovlivňuje populace rostlin. **Populace**, ne jedinec **se vyvíjí**. Evoluce se týká vlivu změn na četnost alel v rámci genofondu určité populace, takové změny vedou ke změnám genetické diverzity. **Charles Darwinem r. 1859** předpokládal, že existují určité klíčové jevy související s evolucí (**teorie evoluce**). Darwin konstatoval, že rozmanitost je vlastnost přírodní populace. Každou generaci se tvoří více jedinců, než kolik jich může přežít v určitém prostředí. Kvůli stresovým faktorům prostředí jsou někteří jedinci v nevýhodě. Jedinci s nejvyšší reprodukční zdatností pro konkrétní prostředí přežijí a budou se rozmnožovat. Omezující silou je přírodní selekce, která rozhodne, kteří jedinci přežijí.

Odborníci jsou schopni určit vztahy mezi moderními odrůdami a jejich divokými příbuznými. Odborníci sbírají, zpracovávají a uchovávají tuto přirozenou rozmanitost v genových bankách pro další využití šlechtiteli v jejich šlechtitelských programech.

Proces evoluce je paralelní se šlechtěním rostlin. Darwinovu teorii evoluce prostřednictvím přírodní selekce lze shrnout do následujících tří principů, které jsou jádrem i šlechtění rostlin:

1. **Rozmanitost.** Existuje mezi jedinci v přírodní populaci v morfologických a fyziologických znacích, i v projevech chování.
2. **Dědičnost.** Potomci se podobají svým rodičům více než jedincům nepříbuzným.
3. **Selekce.** Jedinci v populaci, kteří mají větší schopnost přežít a rozmnožovat se než jiní, mají vyšší reprodukční zdatnost.

Klíčovým faktorem evoluce je čas. Evoluční změny nastávají v **extrémně dlouhém čase** (miliony let). Šlechtitelé rostlin jsou závislí na biologické rozmanitosti jako zdroji žádoucích alel. Indukované mutace a hybridizace, společně s rekombinací, jsou hlavními zdroji rozmanitosti. Jakmile existuje rozmanitost, šlechtitel může vyvinout selekční tlak (**umělá selekce**), aby vybral jen rostliny s žádoucími znaky. Šlechtění rostlin je záměrné a zrychluje evoluci. Šlechtění je tedy **záměrná** genetická manipulace podle konkrétních cílů (představ šlechtitele), je využitelné jak u rostlin divokých, tak domestikovaných. Šlechtitel dosahuje těchto cílů ve **velmi krátkém čase**. **Koncepčně jsou evoluce a šlechtění stejné procesy, klíčovým rozdílem je jejich trvání. Šlechtění rostlin je popisováno jako evoluce řízená**

**člověkem.** Ale na rozdíl od evoluce, šlechtitelé nepracují s uzavřenou populací. Vnáší novou rozmanitost prostřednictvím různých genotypů a pracují s populací omezené velikosti.

## 2. Domestikace

Domestikace je jev, kdy se u divoce rostoucích rostlin uskutečňují genetické změny prostřednictvím selekce řízené člověkem. Je to evoluční proces, ve kterém se v důsledku selekce (jak přírodní tak umělé) mění rostliny po genetické, morfologické a fyziologické stránce. Výsledkem domestikace jsou rostliny adaptované k přežití v kulturních podmínkách, a mající znaky, které upřednostňují producenti a konzumenti. Domestikace rostlin může být přirovnána k ochočování divokých zvířat, která se stala domácími.

Existují různé stupně domestikace. Druhy, které byly úplně domestikovány často nejsou schopny přežít, jestliže jsou zpětně přesazeny do původních podmínek. Je to proto, že rostliny ztrácejí adaptivní znaky a mechanismy, které jsou rozhodující pro přežití, ale jsou nevýhodné pro potřeby člověka.

Jako evoluce i domestikace je **proces genetických změn**, kterými se genetická struktura populace mění ve **směru selekce vynucené domestikací**. Jedinci se tak mění geneticky, morfologicky a fyziologicky směrem od divokých předků. Jak divoké tak domestikované populace jsou předmětem evoluce. Domestikace probíhala po dobu více než 10 tisíc let, od doby, kdy se objevilo zemědělství. Archeologické a historické záznamy přinášejí poznatky, kdy byly jednotlivé plodiny domestikovány, i když tato data nejsou naprosto přesná.

### Centra domestikace rostlin

Centra domestikace rostlin jsou ve středu zájmu vědců různých disciplín včetně botaniky, genetiky, archeologie, antropologie a šlechtění rostlin. Šlechtitelé rostlin se o centra zajímají jako o oblasti genetické diverzity; rozmanitost je rozhodujícím faktorem při zlepšování konkrétní plodiny.

**De Candolle** byl první, kdo r. **1886** předpokládal, že plodiny pocházejí z oblastí, kde se vyskytují jejich planě rostoucí předkové. Předpokládal, že archeologické nálezy jsou rozhodujícím důkazem pravěké existence určité plodiny v konkrétním období.

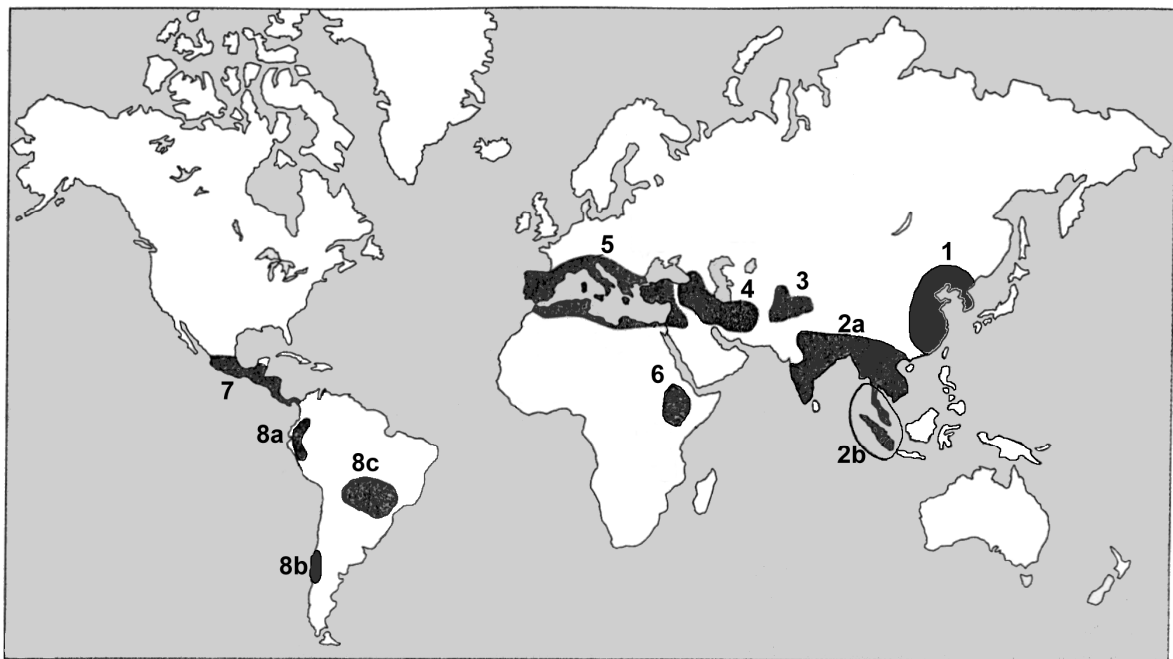
**Vavilov** si ve 20. a 30. letech 20. století během výzkumů rostlin na Zemi všiml, že v malých izolovaných oblastech existuje v rámci určitého druhu největší genetická rozmanitost. Tyto oblasti jsou geograficky izolovány horami, řekami a pouštěmi. Např. zatímco na Středním Východě našel různé formy diploidní, tetraploidní a hexaploidní pšenice, v Evropě a Asii pozoroval pouze hexaploidní kultivary. Vavilov navrhl koncepci **center diverzity**. Definoval centra původu určité plodiny jako geografickou oblast, kde se projevuje největší diverzita (největší počet ras a botanických variet) rostlin určitého druhu. Určil osm hlavních center diverzity, některá mohou být rozdělena na subcentra:

(1) Východní Asie (Čína).

(2) a) Indie.

- b) Indočína.
- (3) Střední Asie (severní Indie, Afghánistán, Turkmenistán).
- (4) Přední Asie – Blízký Východ.
- (5) Středomořská oblast - pobřeží a přilehlé oblasti.
- (6) Etiopie.
- (7) Jižní Mexiko a Střední Amerika.
- (8) Jižní Amerika a) Peru, Ekvádor, Bolívie.
  - b) Jižní Chile a ostrov Chiloe.
  - c) Část Brazílie a Paraguay.

**Obr. 2.1:** Genová centra původu kulturních rostlin.



Vavilov k těmto centrům diverzity přidělil více než 500 plodin Starého světa a asi 100 plodin Nového světa. Většina (více než 400) plodin Starého světa pochází z Jižní Asie.

Vavilov si všiml, že pokud jeden druh nebo jeden rod pochází z jednoho centra, často se vyskytuje i v několika dalších centrech. Centrum s maximální diverzitou nazval **primární** a centra, kam tyto typy dále migrovaly, jako **sekundární**. Např. primárním centrem původu kukuřice je Mexiko, ale Čína je sekundárním centrem škrobnatých typů kukuřice. Vavilov spojil tato **centra diverzity** s **centry původu** těchto plodin, předpokládaje, že zde rozmanitost byla převážně způsobena mutacemi a jejich akumulací za dlouhé období. Tato rozmanitost byla zachována i během domestikace.

Vavilov učinil na základě svých výzkumů rostlin další jedinečná pozorování. Zjistil, že maximum rozmanitosti a maximální koncentrace dominantních alel se vyskytuje v uprostřed centra a směrem k okrajům se snižuje. Zjistil, že existují společné rysy ve variabilitě mezi příbuznými druhy a rody. Např. různé druhy bavlníku, *Gossypium hirsutum* a *G.*

*barbadense*, mají podobné ochmýření, barvu vlákna, typ větvení, barvu stonku aj. znaky. Vavilov to nazval **zákonem homologických řad**. Jinými slovy druhy a rody, které jsou geneticky těsně příbuzné, jsou obvykle charakterizovány podobnou řadou dědičné rozmanitosti. To má dopad ve šlechtění; jestliže se žádoucí gen nalézá u jednoho druhu, pravděpodobně existuje i u dalšího příbuzného druhu. V současné době je možné prostřednictvím srovnávací genomiky, mapování a molekulárních markerů odhalit významnou homologii s ohledem na lokalizaci DNA markerů na chromozomech u různých druhů čeledě *Poaceae* (zvláště u rýže, kukuřice, čiroku, ječmene a pšenice). Tato existence vysoce konzervativních genetických oblastí na chromozomech se nazývá syntenie (nebo i makrokolinearita).

Odhaduje se, že bylo domestikováno asi 230 plodin patřících do 180 rodů a 64 čeledí. Některé čeledě jako *Poaceae*, *Fabaceae*, *Brassicaceae* a *Solanaceae* obsahují více domestikovaných druhů než jiné. Také kultura hraje svoji úlohu v typu plodiny, která je domestikována. Např. hlavní světové plodiny, u kterých jsou ke konzumaci využity kořenové a oddenkové hlízy – brambor, sladký brambor, yam, kasava – mají podobné využití, ale patří do odlišných taxonů.

N. W. Simmonds určil čtyři hlavní období domestikace:

1. Starobylé 7000 – 5000 před n.l.
2. Rané 5000 – 0 před n.l.
3. Pozdní 0 – 1750 n.l.
4. Současné po r. 1750.

### Změny doprovázející domestikaci

Selekce prováděná člověkem u plodin během domestikace vedla ke změnám rostlin divokých v kulturní (Obr. 2.1). Morfologické a fyziologické znaky, které odlišují tyto dva typy rostlin, se souhrnně nazývají podle J. R. Harlana **syndrom domestikace**. Zastoupení těchto znaků závisí na konkrétní plodině, ale určité základní znaky jsou společné. Tyto znaky se objevují ve třech stadiích růstového cyklu – **výsev, rozmnožování a sklizeň**.

Tab. 2.1 Znaky domestikace.

Výsledný efekt	Změna konkrétního znaku
Zvýšení zdatnosti klíčnicích rostlin (více klíčnicích rostlinek )	Ztráta dormance semen a hlíz Velká semena
Změněný způsob reprodukce	Vyšší podíl samosprášení Vegetativně rozmnožované rostliny Změněná citlivost k fotoperiodě
Vyšší počet sklizených semen	Nepukavost lusků, nerozpadavost klasů Menší větvení rostlin (více plodů na větev)
Zvýšená přitažlivost pro konzumenty	Atraktivní barva plodů/semen Lepší vůně, textura, chuť semen/plodů/hlíz Nízký obsah toxických látek Větší plody
Změněná architektura rostlin a růstový habitus	Redukovaná špičatost, tvorba trnů, trichomů Kompaktní habitus (menší velikost, zakrslost) Redukované větvení

Genetická kontrola znaků patřících k syndromu domestikace byla studována u mnoha plodin. Obecně jsou tyto znaky kontrolovány spíše několika **kvalitativními geny** – majorgeny, ne

kvantitativně. Studium lokusů pro kvantitativní znaky vedlo k poznání, že několik lokusů kontroluje takové znaky jako je doba do kvetení, velikost semen, růstový habitus, citlivost k fotoperiodě, dormanci u fazolu. U některých druhů byly identifikovány vázané bloky pro znaky adaptace.

Domestikace dělá rostliny více závislé na člověku. Rostliny ztrácí znaky, které jim umožňují přežití v divokých podmínkách = znaky planých rostlin: pukavost lusků (snadné šíření semen), dormance semen, tvorba trnů (ochrana před predátory).

Pozn.: Další znaky závisí na konzumentech – divoké rajče *Pimpinellifolium* tvoří mnoho malých tvrdých plodů. Konzumenti preferují šťavnaté a dužnaté plody. Proto plody kulturního rajčete jsou šťavnaté a dužnaté. Okrasné růže k řezu jsou bez trnů.

### 3. Domestikace některých hlavních plodiny

#### Obiloviny

Obiloviny reprezentují rozmanitou skupinu druhů sekce *Graminae* (trávy) a vyskytují se na všech kontinentech světa s výjimkou Antarktidy. Jsou hlavním zdrojem výživy lidí na celém světě. Více než jedna třetina až jedna polovina hlavních plodin určených pro obživu patří k obilovinám. Pro rozvojové země a asi polovinu lidí na Zemi má existenční význam rýže.

Některé plodiny, jako je ječmen, mají jasný evoluční původ vzhledem k dobrým historickým záznamům a recentní existenci jejich předků. U jiných, jako je rýže a čirok, není jejich původ jednoznačný vzhledem k roztroušeným archeologickým pozůstatkům. Další druhy, jako je kukuřice, nemají jednoznačně určené předky a tím i jejich původ je nejasný.

#### Ječmen

Ječmen (*Hordeum vulgare* L.) byl jedním z prvních domestikovaných druhů a má velmi jednoduchou evoluční historii; vznikl z druhu *H. spontaneum* C. Koch. Tyto dva taxony jsou tak blízce příbuzné, že jsou považovány dokonce za stejné druhy. *H. vulgare* a jeho kulturní formy patří do subsp. *vulgare* a divoké formy do subsp. *spontaneum*. Druhy jsou křížitelné a geny jsou introdukovatelné z divokých do kulturních forem; je možné nalézt přirozené hybridy s kombinacemi znaků obou forem.

Pouze několik recesivních alel odděluje kulturní a divoké ječmeny: 1) divoké formy mají klasy ve zralosti snadno **rozpadavé**, zatímco kulturní mají klasy nerozpadavé, což je důsledkem mutace v jednom nebo dvou těsně vázaných genech *Bt1* a *Bt2*, které determinují tento znak; 2) nepřítomnost **pluch** je důsledek přítomnosti recesivní alely *n* jednoho genu; 3) za jsou zodpovědné dvě recesivní mutace v lokusu *vrs1*.

Většina důkazů ukazuje na **původ kulturních ječmenů z Blízkého Východu**, nelze vyloučit i **sekundární původ z Maroka**. Marocké populace vykazují polymorfizmy ve spektrech RFLP markerů poněkud odlišné od těch z Blízkého Východu. Také sekvenční data jednoho DNA markeru lokalizovaného v těsné blízkosti lokusu *vrs1* naznačují, že mutace pro šestiřadý klas vznikly opakovaně alespoň dvakrát u ječmenů blízko Turkmenistánu a v mediteránní oblasti.

Lidé začali poprvé sbírat divoké dvouřadé formy divokého ječmene s **rozpadavým klasem** asi před **19 tisíci lety** a asi před **9 500 lety** byly pěstovány již **nerozpadavé typy** ječmene v **dnešní Sýrii**. Ječmen byl nejdříve využíván na přípravu *technického vlákna*, brzy byl používán pro přípravu *piva*. Nahé, bezpluché formy dvouřadého ječmene byly pěstovány asi před 8 500 lety v Abu Huteyra a Tell Aswadu (Sýrie) a první šestiřadé ječmeny se objevily v Ali Kosh asi ve stejné době. Ječmen byl hlavním společníkem pšenice, ale jeho důležitost jako zdroj vlákna se zmenšovala v průběhu dalších 5 tisíc let. Byl považován za horší zdroj zrna pro člověka, a proto byl pěstován jen v okrajových oblastech, kde se nedařilo pšenici.



Dnes se ječmen pěstuje ve všech oblastech s mírným klimatem a používá se hlavně k výrobě sladu a piva a jako krmivo pro dobytek, ale i k výživě.

### Současný význam ječmene

Podíl produkce ječmene, která se využívá jako potravina pro člověka je stále v minimálním podílu ve srovnání s využitím jako krmiva pro zvířata nebo k výrobě sladu. V některých oblastech rozvojových zemí je využití jako potraviny větší. Současné poznatky o výživové hodnotě produktů získaných z ječmene (kromě piva) potvrzují jejich význam ve výživě člověka. Obsahuje důležité vitamíny (skupina B – niacin, thiamin), minerály (selen, železo, hořčík, zinek, fosfor, měď), je zdrojem rozpustné a nerozpustné vlákniny, antioxidantů, má nízký obsah tuků a obsahuje významné látky rostlinného původu, které pomáhají snižovat riziko srdečních chorob, tvorby zhoubných nádorů a cukrovky.

### Kukuřice

Historie kukuřice (*Zea mays*) není zcela objasněna a monoecie (jednodomost, květy odděleného pohlaví) je u *Graminae* jedinečná. U ostatních druhů trav jsou reprodukční části květů častěji v těsné blízkosti než izolované v různých částech rostliny, zrna jsou častěji chráněna pluchami než nahá.

**Blízkými příbuznými** kukuřice je několik druhů *Tripsacum* a řada teosinte, které byly dlouho považovány za oddělený rod *Euchlena*. Teosinte mají habitus podobný kukuřici, ale jejich lata (samčí květenství) není na centrální ose jako u kukuřice a jejich **větvení** je složitější. Druhy *Tripsacum* mají samčí a samičí květy oddělené.

Všechny druhy rodu *Zea* mají omezený **výskyt v Mexiku a Střední Americe**, a mají stejný **počet chromozomů  $2n = 20$**  kromě *Z. perennis*, která je tetraploidní. Druhy *Tripsacum* mají všechny  $x = 18$ . Diploidní teosinte se kříží snadno s kukuřicí a příležitostně dochází k reciproké introgresi v Mexiku a Guatemale, kde teosinte rostou v blízkosti kulturní kukuřice. Důkazy o toku genů jsou minimální. *Tripsacum* je křížitelné s kukuřicí a v přírodních podmínkách byli identifikováni hybridy, avšak jejich sterilita brání využití introdukce genů mezi genotypy.

Na základě vysokého počtu chromozomů u kukuřice se předpokládá, že by mohla být původním polyploidem s  $2n = 10$ . Několik nezávislých důkazů tento předpoklad podporuje: (i) haploidní kukuřice vykazuje určitou tendenci k párování chromozomů; (ii) taxony vykazují sekundární tvorbu bivalentů; (iii) chromozomy kukuřice tvoří v průběhu metafáze v somatických buňkách spíše čtyři podskupiny po pěti chromozomech než dvě sady po deseti; (iv) kukuřice má vysoký počet duplikací ve spektrech izoenzymů a markerů RFLP; (v) sekvence DNA vykazuje řadu duplikací; (vi) vzdálení příbuzní *Coix* a *Sorghum* mají haploidní počet chromozomů 5.

Nedostatek fosilních důkazů vedl ke třem hlavním **hypotézám o původu kukuřice**: (i) kukuřice, teosinte a *Tripsacum* jsou oddělené linie, které se vyvinuly ze společného neznámého předka; (ii) kukuřice se vytvořila mezidruhovou hybridizací mezi dvěma nebo více původními travami; (iii) kukuřice se vyvinula přímo z teosinte. Podle složitějšího scénáře vyplývajícího z předpokladu (ii) **moderní kukuřice vznikla řadou mezidruhových křížení** a ve skutečnosti byla předkem teosinte. Dnes vyhynulé rasy předků kukuřice byly pravděpodobně introdukovány do Mexika a Střední Ameriky a následně hybridizovány s *Tripsacum* a vytvořily teosinte. Tyto nové teosinte potom hybridizovaly s kukuřicí za tvorby zlepšených ras. Později byla hypotéza modifikována o předpoklad, že teosinte je mutant odvozený od kukuřice.

R. 2001 byla vyslovena hypotéza, že kukuřice vznikla hybridizací mezi *Tripsacum dactyloides* a *Zea diploperennis*. Je to podporováno skutečností, že vytvoření rekombinanti

mají kvetoucí klasy jako kukuřice, a moderní kukuřice má spektra RFLP s kombinací fragmentů *Tripsacum* a *Zea*.

Nejpřesvědčivější však byly výsledky molekulárních a izoenzymových studií. V archeologických záznamech nebyly nalezeny žádné intermediální formy mezi kukuřicí a teosinte a je málo důkazů, že by člověk někdy pěstoval teosinte. Rozsáhlou analýzou elektroforetických variant v přírodních populacích byla nalezena jedna varianta *Z. mays* subsp. *parviglumis*, která má vysokou genetickou identitu (0,92) s kukuřicí a tyto dvě vytvořily jednu skupinu. Na základě toho se předpokládá, že jsou přímo příbuzné a jsou součástí jedné evoluční linie. Blízká příbuznost *Z. mays* subsp. *parviglumis* a kukuřice byla doložena i restrikcčními fragmenty cDNA a sekvencemi genů pro ribozomální RNA. R. 2002 byl původ kukuřice doložen i na základě SSR markerů. **Původem kukuřice je tedy domestikovaný poddruh *parviglumis* v jižním Mexiku z doby před 9 tisíci lety.**

Ačkoli kukuřice a teosinte se liší řadou polygenních znaků, zásadní změny v morfologii kukuřice byly založeny pouze na několika hlavních lokusech, které byly ovlivněny evolučními změnami. Byla to jednak **feminizace palic**. Také několik klíčových kvantitativních lokusů oddělilo teosinte od kukuřice – změna tvrdosti pluch, nahá zrna, pohlaví a počet a délka internodií jak laterálních větví tak květenství u kukuřice.

Kukuřice se stala součástí středoamerické sestavy plodin, kterou tvoří fazole a dýně. **Z místa původního pěstování v JZ Mexiku r. 8 tisíc před n.l. se během 3 tisíc let rozšířila přes Mexiko, Střední Ameriku na jihozápad USA.** Je pravděpodobné, že následná hybridizace s teosinte hrála roli ve vývoji kukuřice. V Jižní Americe se objevila kolem r. 6 tisíc před n.l. a odtud se rozšířila na Floridu přes karibskou oblast. V době, kdy Evropané dorazily do Ameriky, se kukuřice stala stěžejní plodinou v oblasti od Argentiny po Kanadu. Indiáni v Severní a Jižní Americe vytvořili mnoho variet kukuřice, mnohé z nich stále existují. První formy, které byly vytvořeny: (i) pukancová - popkorn, který má extrémně tvrdá semena explodující při zahřátí; (ii) křemenná kukuřice s tvrdým škrobem v zrnech; (iii) škrobnatá kukuřice s měkkým škrobem, který je základem mouky; (iv) kukuřice dentata (koňský zub), která má měkký škrob v horní části zrn a tvrdý v dolní; (v) cukrová kukuřice, která se konzumuje jako sladká zelenina obsahující cukr. V rámci těchto skupin existuje velká variabilita v barvě zrn, době zrání i celkovém habitu.

## Proso

Proso reprezentuje řada různých rodů čeledě *Panicaceae*. Druhy *Panicum miliaceum*, *Setaria italica*, *Echinochloa frumentacea* jsou známé pod společným názvem proso a pěstují se na několika milionech hektarů po celém světě, zvláště v Indii. Další důležité druhy jsou *Pennisetum americanum*, který je jedním ze základních obilovin v nejužších oblastech tropické Afriky a Indie, a *Eleusine coracana*, který je důležitý v pohořích Etiopie a Ugandy.

Evoluční historie prosa nebyla intenzivně studována a bylo vysloveno několik dohadů o jeho původu. Japonské proso je jak tetraploidní ( $2n = 4x = 36$ ), tak hexaploidní ( $2n = 6x = 56$ ). Tetraploidní rasy jsou velmi podobné rozšířenému plevelu *Echinochloa crus-galli*, který je pravděpodobným předkem prosa. Dvě hexaploidní rasy mají stejné genomy: indická, která byla pravděpodobně odvozena od planého druhu *Echinochloa colonum*, a sino-japonská *Echinochloa utilis*, která má asi východní linii *E. crus-galli* jako své genetické pozadí. *P. miliaceum* ( $2n = 4x = 36$ ) se pěstuje v Číně alespoň 5 tisíc let a v jižní Evropě alespoň 3 tisíce let. Jeho nejbližší předek je *P. miliaceum* var. *ruderales*, které je původní ve střední Číně.

*S. italica* ( $2n = 2x = 18$ ) pravděpodobně vzniklo z původního diploidního plevele *Setaria viridis*, který rostl po celé Eurasii. Jsou si tak podobné, že jsou považovány za poddruhy *S. viridis*; kulturní formy jsou poddruhem *italica* a plané formy poddruhem *viridis*. Předpokládá se, že plodina pochází z Číny z období 6 tisíc let před n.l. a potom se rozšířila po Evropě, ale možnou nezávislou domestikaci v Evropě nelze vyloučit.

Kystnatka klasnatá (*Pennisetum americanum* = *P. glaucum*) ( $2n = 2x = 14$ ) patří do vysoce heterogenní skupiny, která obsahuje jak plané tak kulturní formy. Původně bylo rozlišeno 15 druhů kulturního prosa, ale později byly tyto taxony soustředěny do jednoho druhu vzhledem k jejich vzájemné vysoké křížitelnosti. Jejich pěstování pravděpodobně začalo v tropické Západní Africe asi před 4 tisíci lety. Toto proso se dostalo do Východní Afriky kolem r. 3000 před n.l. a odsud do Indie.

*Eleusine coracana* ( $2n = 4x = 36$ ) vzniklo pravděpodobně z *Eleusine indica*, z přirozeného druhu, který obsahuje jak diploidní (subsp. *indica*) tak alotetraploidní (subsp. *africana*) rasy. Diploidní se nacházejí v oblasti tropů a subtropů, zatímco tetraploidní jsou vázány na východní a jižní Afriku. Prostřednictvím genomické *in situ* hybridizace (GISH) byly identifikovány *E. indica* a *Eleusine floccifolia* jako donory genomů A a B *E. indica* subsp. *africana*. Existují dva základní typy kultivarů *E. coracana*: (i) africká rasa z vyšších nadmořských výšek a (ii) afro-asijský typ. Oba kultivary původně vznikly v Ugandě ze subsp. *africana* a potom divergovaly prostřednictvím introgrese z přírodních populací za vzniku moderních kulturních ras. Původ plodiny ze subsp. *africana* byl doložen různými typy molekulárních markerů. *E. coracana* dorazilo do Indie jako ostatní proso kolem r. 3 000 před n.l.

## Oves

Oves představuje rozmanitou řadu morfologických a cytogenetických skupin. Rod byl rozdělen do 29 druhů podle morfologických znaků, později bylo na základě vzájemné křížitelnosti rozlišeno pouze 7 druhů. Rod sestává ze tří úrovní ploidie: diploidů ( $2n = 2x = 14$ ), tetraploidů ( $2n = 4x = 28$ ) a hexaploidů ( $2n = 6x = 42$ ). Téměř všechny druhy se nacházejí v mediteránní oblasti a na Středním Východě. Kulturní druhy představují široce pěstovaný hexaploidní druh *Avena sativa* a tetraploidní *A. abyssinica*, které se pěstují v Etiopii. Vyskytují se čtyři různé genomy A, B, C, a D.

Existující karyotypové a molekulární údaje a křížitelnost dokládají, že diploid a donor genomu A pro tetraploidy AACCC a hexaploidy AACCCDD byl *A. canariensis*. Není jasné, který diploid je donorem genomu C. *A. maroccana* nebo *A. murphyi* je asi tetraploidním předkem hexaploidního ovsa. Na základě karyotypu a mezidruhové hybridizace se předpokládá, že *A. wiestii* je donorem genomu A u tetraploidů AABB. Není známo, odkud se vzal genom B.

Bezprostředním předkem kulturního hexaploidního ovsa *A. sativa* je známá divoká forma *A. sativa*, která byla nalezena v západní Asii a mediteránní oblasti. Tyto divoké typy byly odlišně určeny jako *A. sterilis* a *A. fatua*. Tyto taxony jsou křížitelné a fertillní s kulturními formami a mají stejný karyotyp, což naznačuje, že by měly být považovány za komplex *A. sativa*.

Někteří autoři dělí kulturní hexaploidní ovsy do tří druhů: *A. sativa*, *A. byzantika* a *A. nuda*. Nejrozšířenějším typem je *A. sativa*. Ovsy jsou původní na **Blízkém Východě** a **ve střední Evropě** se nepěstovaly až do období **před 3 tisíci lety**. Pravděpodobně byly rozšířeny jako plevely nebo sekundární plodiny v kulturních rostlinách, které se rozšířily z Blízkého Východu. Plného potenciálu dosáhly v chladnějším a vlhkém klimatu střední Evropy. Ovsy se rozšířily do Severní Ameriky, Argentiny a Austrálie během kolonizace, před tím se pěstovaly jako individuální plodina na Středním Východě.

## Rýže

Nejčastěji pěstovaný rostlinný druh *Oryza sativa* se pěstuje především ve vlhkých oblastech tropů a subtropů a na zaplavených místech. Další méně významným druhem je *O. glaberrima* (africká rýže), která se pěstuje ve Východní Africe, ale je také nahrazována *O. sativa*. Kulturní rýže a její předci jsou diploidní ( $2n = 24$ ), i když jejich vysoký počet chromozomů



naznačuje, že by mohlo jít o původní polyploidy. Kulturní druhy a jejich nejbližší příbuzní mají genom A a tvoří tzv. komplex *sativa*.

Řada cytologických, morfologických a molekulárních markerů potvrdila, že planým předkem *O. sativa* je *O. rufipogon* a *O. glaberrima*, které se oddělily od *O. breviligulata*. Je však těžké odvodit jejich fylogenezi. Reprodukční bariéry nejsou mezi většinou druhů úplné a jejich morfologické rozdíly jsou tedy často překryty v důsledku introgrese genů. Diskutuje se i o tom, zdali vytrvalé a jednoleté typy byly předky kulturních forem nebo existovala nějaká intermediální jednoletá/vytrvalá populace.

Původ asijské kulturní rýže je také nejasný. Většinou se předpokládá, že pochází z Indie, ale některé případy dokládají, že vznikla mnohem dříve ve střední Číně a jihovýchodní Asii. Od svých počátků někde ve střední Asii kolem r. 10 000 před n.l. se pěstování rýže přesunulo do Koreje a Japonska kolem r. 3 000 před n.l. Pěstování rýže v Africe pravděpodobně začalo v deltě Nigeru asi před 3 500 lety a postupně se rozšířilo přes tropickou východní Afriku. Asijská rýže se dostala do Afriky kolem r. 2 000 před n.l. R. 1647 se rýže dostala do Nového světa, kdy její pěstování začalo v Karolíně.

Rýže prošla značnou diferenciací tak jak se postupně rozšiřovala po světě. Dnes se rozlišují tři hlavní rasy; japonica v oblastech s mírným klimatem, indica a javanica v tropických oblastech. Javanica asi vznikla hybridizací mezi indica a japonica. Značná diverzita existuje uvnitř všech těchto skupin vzhledem k izolaci a selekci v různých podmínkách, a značná divergence nastala mezi rasami skupiny japonica, což způsobilo sterilitu hybridů.

## Žito

Existují tři jasně definované druhy žita: (i) *Secale cereale* L., kulturní druh, který existuje také jako vysoce rozmanitý plevel na farmách v Iránu a Afghanistanu; (ii) *Secale montanum* Gussh., cizosprašný, velmi rozšířený soubor vytrvalých ras vyskytující se od Maroka, přes mediteránní země po Irák a Irán; (iii) *Secale sylvestre* Host., jednoletý a autogamní, široce rozšířený od Maďarska po stepi jižního Ruska. Existuje ještě jeden taxon *Secale vavilovii* Grossh. se statutem druhu.

Většina odborníků je názoru, že *S. cereale* se vyvinulo z *S. montanum* Gussh. Tyto dva druhy jsou podobné cytologicky, ale liší se dvěma reciprokými translokacemi, které zahrnují tři páry chromozomů. Předpokládá se, že translokace se akumulovaly postupně v průběhu dvou cyklů mezidruhové hybridizace. Avšak současné molekulární analýzy ukazují, že *S. cereale* je odvozeno přímo od *S. montanum*.

Jako oves se žito vyvinulo jako sekundární plodina. Pravděpodobně bylo považováno za plevel v době, kdy pšenice a ječmen dorazily ze západní Asie. Přesný původ domestikace žita není znám, ale pěstovalo se v několika lokalitách v původní oblasti Turecka, severozápadního Iránu a Arménie kolem r. 6 000 před n.l. Do Evropy žito dorazilo jako kulturní plodina kolem r. 4 000 před n.l. Vzhledem k jeho pevné konstituci se mu asi dařilo lépe než pšenici a ječmeni v chladnějším a na živiny chudším severním klimatu, a proto se stalo pro člověka zajímavým. V moderní době byly tetraploidní a hexaploidní pšenice záměrně kříženy s žitem za vzniku nové plodiny *Triticale*.

## Čirok

Plané čiroky tvoří morfologicky rozmanitou skupinu. Původně bylo odlišeno 70 druhů, ale většina autorů dnes akceptuje mnohem menší počet skupin na základě morfologických znaků. Tři hlavní původní druhy z Asie a Afriky jsou *Sorghum bicolor* subsp. *arundinaceum* (Desv.) deWet and Harlan, *S. propinquum* (Kunth) Hitchc. a *S. halepense* (L.) Pers. *S. bicolor* subsp. *arundinaceum* je alotetraploid ( $2n = 2x = 20$ ), který byl nalezen ve východní Africe, zatímco *S. propinquum* má stejný počet chromozomů a roste v Asii, Indonésii a na Filipínách. *S.*

*halepense* je segmentální auto-alooktoploid ( $2n = 2x = 40$ ) a nachází se v přesahující oblasti mezi těmito dvěma druhy. Molekulární a cytogenetická data jasně ukazují, že *S. bicolor* je jeden z předků *S. halepense*. Druhý pravděpodobný rodič je *S. propinquum*, který je křížitelný *S. bicolor* a má v genomu mnoho stejných molekulárních markerů.

Kulturní *S. bicolor* subsp. *bicolor* vznikl pravděpodobně ze *Sorghum bicolor* subsp. *arundinaceum* prostřednictvím selekce na nepukavost, velká semena, schopnost vymlátit zrna a vhodnou zralost. Tyto znaky jsou determinovány poměrně malým počtem lokusů s polygeny. Nejstarší archeologické zbytky domestikovaného čiroku byly nalezeny v Indii. Avšak čirok byl domestikován v několika dalších lokalitách včetně Etiopie, západní Afriky a stepí střední Afriky. Markery RFLP a izoenzymy prokázaly, že moderní odrůdy jsou velmi blízce příbuzné s divokými populacemi v centrální a severovýchodní Africe. Je pravděpodobné, že pěstování čiroku se šířilo z Afriky do Indie po obchodních cestách před 3 tisíci až 2 tisíci lety a dorazilo do Číny na začátku našeho letopočtu.

Dnešní různé kulturní typy mohly být odvozeny od několika divokých ras *S. bicolor* subsp. *arundinaceum*, které rostou v různých oblastech Afriky. Neví se, zdali tyto rasy byly domestikovány odděleny, nebo současným pěstováním. Nepochybně došlo k řadě křížení mezi kulturními a planými formami tak, jak se v Africe šířilo zemědělství.

## Pšenice

U pšenice se během domestikace vytvořily tři úrovně ploidie: diploidní, tetraploidní a hexaploidní. Diploidy reprezentuje jediný kulturní druh *Tritium monococcum* (jednozrnka), což znamená jediné semeno v klásku. Jednozrnka se pěstuje pro mouku na tmavý chleba na Středním Východě a v jižní Evropě. Ale plevy jsou obtížně odstranitelné. Z tohoto důvodu se jednozrnka častěji využívá jako krmivo pro dobytek a koně.

Tetraploidní skupinu reprezentuje komplex několika poddruhů s nejdůležitějším kulturním *T. turgidum* subsp. *dicoccoides* (dvouzrnka) a *T. turgidum* subsp. *durum* (pšenice durum). Dvouzrnka se hojně pěstovala v mediteránní oblasti a je vhodná pro přípravu chleba a pečiva, ale jako jednozrnka má pevné plevy a jemná stébla, což dělá problémy při sklizni a mlácení. V určitých oblastech, především v hornatých částech Evropy a v Dakotě v USA, má nyní dvouzrnka význam jako krmivo pro hospodářská zvířata. Pšenice durum se pěstuje hojně v Itálii, Španělsku a USA. Semena snadno vypadávají a mají vysoký obsah glutenu, který způsobuje pekárskou kvalitu. Proto je vynikají pro přípravu špaget a makarónů. Existuje ještě jeden tetraploidní druh, *T. timopheevi*, ale ten se pěstuje jen v některých oblastech Ruska.

Hexaploidy reprezentuje pšenice *T. aestivum*, která byla poslední domestikovanou pšenicí a dnes se pěstuje nejvíce. Je to velice různorodá skupina, která se dělí na řadu poddruhů (viz. Tabulka). Všechny hexaploidní pšenice mají vysoký obsah proteinu glutenu, takže pečivo z této mouky dobře kyne a je načechrané. *T. aestivum* se pěstuje po celém světě, zvláště je důležitý v oblastech s kontinentálním klimatem na Ukrajině, v centrální USA, Kanadě a Austrálii, a v oblastech s chladným mírným klimatem, severní Evropě, Číně a na Novém Zélandu.

### Klasifikace druhů rodu *Tritium* L.

Druh	Poddruh	Stav	Počet chromozomů	Genom
<i>T. monococcum</i>	<i>aegilopoides</i> <i>monococcum</i>	divoký kulturní	2n=14	AA
<i>T. turartu</i>		divoký		
<i>T. turgidum</i>	<i>carthlicum</i> <i>dicoccoides</i> <i>dicoccum</i>	kulturní divoký kulturní	2n=28	AABB

	<i>durum</i>	kulturní		
	<i>turgidum</i>	kulturní		
	<i>paleocolchicum</i>	vyhynulý		
	<i>polonium</i>	kulturní		
<i>T. timopheevi</i>	<i>armeniacum</i>	divoký	2n=28	AAGG
	<i>timopheevi</i>	kulturní		
<i>T. aestivum</i>	<i>spelta</i>	kulturní	2n=42	AABBDD
	<i>macha</i>	kulturní		
	<i>aestivum</i>	kulturní		
	<i>compactum</i>	kulturní		
	<i>sphaerococcum</i>	kulturní		

Kulturní jednozrnka pravděpodobně vznikla z divokého poddruhu *T. monococcum* subsp. *aegilopoides* (*T. baeoticum* nebo *T. monococcum* subsp. *baeoticum*). Kulturní a divoké poddruhy vypadaly velmi podobně a mají řadu společných molekulárních markerů. Přirozené rozšíření jednozrnky je v severní Sýrii, jižním Turecku, severním Iránu, Iráku a západní Anatolii. Jediným podstatným rozdílem mezi kulturními a divokými formami je to, že divoké formy mají rozpadavý klas, což umožňuje volné vypadávaní zrn. Kulturní formy mají pevný klas, což umožňuje lepší sklizeň.

Nejstarší archeologický důkaz, že lidé sklízí rozpadavé *T. monococcum* subsp. *aegilopoides* byl nalezen ve zbytcích v Tell Abu Hureyra, asi před 10 tisíci lety. První kulturní jednozrnka byla nalezena kolem roku 8 000 před n.l. na několika místech na Blízkém Východě, včetně Ali Kosh v Iránu, Jarmo v Iráku a Ceyónó a Can Hasan v Turecku. Rozpadavé a nerozpadavé formy byly nalezeny společně na těchto lokalitách, což nasvědčuje tomu, že pěstování a farmářství vznikalo společně. Pomocí markerů AFLP byla identifikována první domestikovaná jednozrnka v pohoří Karacadag v jihovýchodním Turecku.

Tetraploidní pšenice *T. turgidum* vznikla křížením divoké jednozrnky (AA) a dalšího diploidního druhu s genomem B. Pravděpodobně se jedná o *Aegilops speltoides*. *A. speltoides* je pravděpodobně donorem cpDNA pro všechny polyploidní pšenice, ačkoliv více než jeden druh mohl přispět introgresí genomu B.

Kulturní formy dvouzrnky vznikly pravděpodobně z divokých populací *T. dicoccoides*. Divoké dvouzrnky jsou nejhojnější v oblasti jordánského údolí, kde tvoří přirozená pole společně s divokým ječmenem a ovsem. Dále na sever roste divoce s ječmenem a jednozrnkou. Divoké formy dvouzrnky byly nalezeny na řadě míst, nejstarší nálezy jsou alespoň 19 tisíc let staré. Mladší kulturní formy byly nalezeny v Tell Aswad v Sýrii, Tell Abu Hureyra, Jerichu a jsou asi 9 tisíc let staré. Kulturní typy mají nerozpadavé klasy, což je determinováno jedním major genem, zrna jsou širší a kulatější. Dvouzrnka se rychle rozšířila po Blízkém Východě, dokonce do oblastí, kde se nepěstovala jednozrnka a kde se stala hlavní pšenicí v době neolitu a rané době bronzové.

Hexaploidní *T. aestivum* (AABBDD) je relativně nedávným produktem hybridizace mezi kulturní tetraploidní pšenicí *T. turgidum* subsp. *dicoccoides* (AABB) a divokým mnohoštětem *Aegilops tauschii*. První důkaz nahé pšenice *T. aestivum* subsp. *spelta* byl nalezen v Arukhlo asi r. 7 000 před n.l., ale v této době se nahé formy pěstovaly v celém kaspickém pásu. Jako u dalších pšenic je genetická determinace bezpluchatosti jednoduchá a je regulována dvěma recesivními alelami dvou genů; *q* na chromozomu 5A a *tg* (*tenacious glumes*) na chromozomu 2D. Všechny moderní typy jsou genotypu *tgtg qq*. Dodání genomu D přispělo k velkému rozšíření pšenice. Hexaploidi se šířili rychle a divergovaly do řady ras v důsledku mutací introdukovaných z přírodních druhů. Z mutací se stávaly jedinečné alely. K mezidruhové hybridizaci docházelo především na Středním Východě. Podstatné

chromozomální a genetické modifikace pravděpodobně vznikaly až po hybridizaci, jak se různé taxony adaptovaly v nových podmínkách prostředí a jejich autogamní charakter vedl k fixaci nově adaptovaných komplexů. Tato reorganizace a diverzifikace pravděpodobně zvýšila adaptivní potenciál rodu, ale způsobila problémy evolučním biologům, kteří se pokouší určit původ jednotlivých genomů.

### **Luskoviny**

Pšenice a ječmen byly pravděpodobně první plodiny, které byly pěstovány našimi předky, ale tzv. leguminózy, kam patří i luskoviny, nezůstaly dlouho nepovšimnuty. Čočka a hrách byly sklizeny v jejich divokých formách přibližně ve stejné době, kdy začalo pěstování obilovin na Blízkém Východě, a netrvalo dlouho a člověk přidal luskoviny do seznamu kulturních plodin. Fazol byl pravděpodobně domestikován v Novém světě dokonce ještě před kukuřicí.

### **Cizrna**

*Cicer arietinum* L. (cizrna beranní) patří do rodu se 40 druhy, které se nacházely primárně ve střední a západní Asii. Většina druhů *Cicer* je vytrvalá, ale kulturní formy jsou jednoleté. Většina druhů je diploidních  $2n = 2x = 16$ . Byly identifikovány tři křížitelné skupiny druhů. Cizrna beranní patří do skupiny s *C. reticulatum* Davis a *C. echinospermum* Ladiz. Tyto dva diploidní druhy se značně podobají kulturní cizrně beranní, protože jsou jednoleté a morfologicky podobné, a mají společných i mnoho biochemických a molekulárních markerů. Z těchto planých druhů je pouze *C. reticulatum* plně křížitelné s kulturními formami za vzniku fertálních hybridů a cytologické a molekulární studie potvrdily jejich blízký příbuzný vztah. Proto je *C. reticulatum* považováno za poddruh *C. arietinum* subsp. *reticulatum* (Ladiz) Cubero et Morreno.

Pěstování cizrny beranní bylo pravděpodobně spojeno s výskytem obilovin na Blízkém Východě. V této oblasti se vyskytuje pět blízké příbuzných druhů s podobným růstovým habitem a chutí, ale jen *C. arietinum* bylo domestikováno. Zuhelnatělá semena byla nalezena v Cayónů v Turecku a v Tell Abu Hureyra v Sýrii. Obě lokality jsou **9 až 10 tisíc** let staré, ale semena jsou velmi malá a nepředstavují kulturní materiál. Nejstarší zbytky velkých semen z jasně domestikovaných rostlin pocházejí z vykopávek z doby bronzové v Izraeli a Jordánu, Jerichu a Bab edh-Dhra. Cizrna se pravděpodobně dostala do Evropy s prvními obilovinami. Semena byla nalezena v Řecku kolem r. 8000 před n.l. a v jižní Francii kolem r. 5000 před n.l. Do Indie se dostala před 4 tisíci lety a do Etiopie přes mediteránní oblast kolem r. 3000 před n.l.

Během domestikace se velikost semen výrazně zvětšila z 3,5 na 6,0 mm. povrch semen byl postupně hladší a tenší. Jak se plodiny šířily, objevily se dva hlavní morfologické typy: (i) rostliny s velkými semeny ve tvaru sovy, světle zbarvené a hladké (Kabuli), se světle krémovými semeny; (ii) rostliny s menšími semeny, tvaru skopce, tmavé a zvrásněné (Desi), s fialovými květy. Typy Kabuli se primárně pěstovaly v mediteránní oblasti výskytu cizrny, formy Desi ve východní části výskytu.

### **Vigna**

Rod *Vigna* je poměrně velký rod, s většinou druhů pocházejících z Afriky. Všechny druhy mají 22 chromozomů, s malou cytologickou divergencí. Variabilita a komplexnost morfologických typů ve skupině vedla k vývoji několika různým taxonomických členění. Budeme používat to nejnovější, podle něhož *V. unguiculata* zahrnuje jednoleté druhy a deset planých vytrvalých poddruhů.

Neexistuje jednoznačný důkaz o první domestikaci plodiny, pravděpodobně vzhledem k značnému počtu křížení mezi kulturními a planými rasami. Na základě molekulárních studií jsou kulturní druhy těsně příbuzné se západními africkými populacemi subsp. *unguiculata* var.



*spontanea*. Bez ohledu na její přesný původ, byla pěstována od r. 7000 do r. 6000 před n.l. a dorazila do Indie asi před 4 tisíci lety s obilovinami.

Vigna se používala jako píce pro dobytek před tím, než byla domestikována ke konzumaci člověkem. Původní formy byly rostliny poléhavé a krátkého dne, které snadno rozptylovaly semena. Pukavost lusků a dormance semen se pravděpodobně ztratily brzy v souvislosti s domestikací. Vzpřímené a k délce dne neutrální typy se nejdříve objevily po introgresi místních planých příbuzných v deštných lesích Afriky. Pícniny a luskoviny se vyvinuly poté, co plodina dorazila do Asie.

## Hrách

Rod *Pisum* je reprezentován dvěma autogamními diploidními druhy ( $2n = 2x = 14$ ) *P. fulvum* Sibth. & Sm. a *P. sativum* L. *P. fulvum* je planý druh rostoucí ve východní mediteránní oblasti, zatímco *P. sativum* je komplexní skupinou planých a kulturních ras soustředěných v centrální oblasti mediteránu a Blízkého Východu. Tyto druhy se obtížně kříží, hybridy jsou převážně sterilní. Mezidruhové křížení využívající *P. sativum* jako mateřskou komponentu, je úspěšnější než reciproké, ale hybridy  $F_1$  jsou málo vitální a chromozomy v metafázi I tvoří kvadrivalenty, trivalenty a univalety. Avšak tyto hybridy se vyskytují v oblastech, kde se překrývají lokality rodičovských druhů.

Plané formy *P. sativum* patří do dvou morfologicko-ekologických tříd: (i) vysoké, pnoucí se typy, které se původně nazývaly *P. elatius* Bieb. (= *P. sativum* subsp. *elatius*); (ii) nízké typy, původně nazývaný *P. humile* Boss. (= *P. sativum* subsp. *syriacum*), který se často šířil na farmách s obilovinami. *P. sativum* subsp. *syriacum* byl pravděpodobně předkem kulturních typů, protože všechny populace subsp. *elatius* se liší od kulturních forem jedinou chromozomovou translokací a některé populace subsp. *syriacum* v Turecku a Sýrii mají stejnou chromozomovou sestavu. Na základě vysoké úrovně introgrese zjištěné v přírodě, se předpokládá, že oba původní typy mohly přispět svými geny k domestikovaným formám.

V archeologických nálezích je obtížné odlišit plané a domestikované hrachy. Diagnostickým znakem je povrch semen, protože domestikované formy mají pravděpodobně hladký povrch, zatímco u planých forem je zvrásněný. Hladké typy byly nalezeny společně s domestikovaným ječmenem a pšenicí na Blízkém Východě. Hrách se pravděpodobně šířil s neolitickým zemědělstvím do Evropy a ve středním Německu byl rozšířen kolem r. 6 000 před n.l.; do Nile Valley v Egyptě dorazil kolem r. 7 000 před n.l. a do Indie kolem r. 4 000 před n.l.

Stejně jako u jiných plodin došlo ke značnému zvětšení velikosti semen a přechodu k nepukavým luskům a eliminaci dormance semen. Divergence směřovala i k autogamii. Velké variability bylo dosaženo ve výšce, habitu, barvě květů a vlastnostech semen. Existovaly doslova stovky ras a z nich šlechtitelé vytvořily mnoho odrůd.

## Čočka

Čočka patří do malého rodu *Lens* se šesti jednoletými diploidními druhy ( $2n = 2x = 14$ ) pocházejícími z mediteránní oblasti a jihozápadní Asie. Obsahuje kulturní *L. culinaris* subsp. *culinaris*, jejího planého předka *L. culinaris* subsp. *orientalis* (= *L. orientalis*) a pět dalších planých druhů. Ještě dvě další formy kulturní čočky jsou známé: (i) subsp. *microsperma* s malými zrny a semeny (3-6 mm v průměru); (ii) subsp. *macrosperma* s velkými lusky a semeny. Druhy jsou většinou samosprašné jako většina ostatních luskovin.

*L. culinaris* subsp. *culinaris* a subsp. *orientalis* se vyskytují v překrývajícím se areálu, vypadají velmi podobně a mají vysoké procento stejných molekulárních markerů, ačkoliv subsp. *orientalis* je mnohem menší a její lusky při dozrání praskají. Existuje značná genetická divergence u subsp. *orientalis*, protože některé rasy mají homologní chromozomy a



jsou křížitelné s kulturními typy, zatímco jiné ne. Na základě restričních spekter cpDNA, křížitelnosti a homologie chromozomů je pravděpodobné, že genetický základ, ze kterého se domestikovala čočka, představují tři linie sebrané v Turecku, severní Sýrii a jižní Sýrii.

Pěstování čočky bylo stejně jako u cizrný těsně spojeno s domestikací pšenice a ječmene. Asi byla jednou ze základních plodin v zemědělství Starého světa, protože zuhelnatělá semena čočky byla nalezena v mnoha starověkých vesnicích na Blízkém Východě. Způsob její migrace v Asii a Evropě odpovídá migraci obilovin a dalších luskovin. Do Španělska a Německa dorazila před 6 až 7 tisíci lety. Čočka se pěstovala v Indii kolem r. 4500 před n.l.

## Fazol

Existují desítky druhů rodu *Phaseolus* a všechny pocházejí z Ameriky. Pět z nich je kulturních: *P. vulgaris* L., *P. coccineus* L., *P. lunatus* L., *P. polyanthus* Greenm. a *P. acutifolius* A. Gray. Až doposud byl *P. polyanthus* považován za poddruh *P. coccineus*.

Všechny kulturní druhy jsou diploidní ( $2n = 2x = 22$ ) a jejich přímí předci jsou plané druhy. Plané a kulturní rasy všech druhů jsou kompatibilní. *Phaseolus* roste v odlišných lokalitách včetně chladných a vlhkých hornatin Guatemaly (*P. coccineus* a *P. polyanthus*), v polosuchých oblastech Guatemaly, Arizony a Mexika (*P. acutifolius*), v tropech a subtropích Střední a Jižní Ameriky (*P. lunatus*) a v teplých a mírných oblastech Mexika a Quatemaly (*P. vulgaris*). *P. polyanthus* a *P. coccineus* jsou cizosprašné, ale mohou se i samoopylovat, zatímco ostatní druhy jsou primárně samosprašné.

Evoluční vztahy mezi kulturními druhy byly studovány na základě křížitelnosti, zásobních proteinů semen a molekulárních markerů. *P. vulgaris*, *P. polyanthus* a *P. coccineus* jsou blíže příbuzné, středně příbuzné s *P. acutifolius* a vzdáleně příbuzné s *P. lunatus*. Řada dalších planých druhů s nimi sdílí různou úroveň kompatibility, ale nejsou jejich přímými předky.

Většinou se předpokládá, že fazol byl domestikován nezávisle ve Střední a Jižní Americe ze dvou odlišných planých taxonů *P. vulgaris* var. *aborigineus* v Jižní Americe a var. *mexicanus* ve Střední Americe. Stará semena byla nalezena jak v Pueblu Mexiku (r. 2 300 před n.l.), tak v peruánských Andách (r. 4 400 před n.l.) a místní rasy z těchto dvou oblastí mají odlišnou strukturu květů, velikost semen, fytopatologii, zásobní proteiny fazeoliny, eozymy a DNA markery. Také hybridy získané mezi rostlinami z těchto dvou oblastí jsou sterilní. Kombinace letálních genů pro zakrslost,  $DL_1$  u genotypů ze Střední Ameriky a  $DL_2$  u genotypů z And, produkuje málo životaschopné hybridy  $F_1$ .

Existuje málo údajů o původu dalších druhů fazolu. Většina genů kulturního genomu *P. lunatus* pochází z oblasti And a ze Střední Ameriky. První důkaz domestikace *P. lunatus* pochází z Peru (r. 5600 před n.l.). *P. acutifolius* byl pravděpodobně domestikován ve Střední Americe, ale je možný i původ ze severozápadního Mexika a jihozápadu USA. První archeologický důkaz *P. acutifolius* pochází z r. 2500 před n.l. z Tehuacan Valley. Ojedinelé údaje o *P. coccineus* naznačují jeho domestikaci v Mexiku před 1 tisícem let. *P. polyanthus* byl domestikován v Guatemale v předkolumbovské době.

Fazol se rozšířil po Severní a Jižní Americe během několika tisíc let a dorazil do Ohio Valley ve střední části USA r. 1000 před n.l. Španělští dobyvatelé a kupci přivezli *P. lunatus* z Peru do Asie a na Madagaskar. *P. lunatus* a *P. vulgaris* se dostal do Afriky s obchodem s otroky. Většina variability týkající se povrchu semen, tvaru a růstového habitu rostlin z Jižní Ameriky se u afrických ras zachovala. *P. vulgaris* se dostal do Evropy v 16. století a byl dopraven zpět na východ Severní Ameriky koncem 19. století.

Za posledních 10 tisíc let všechny druhy fazolu prošly během domestikace podobnými změnami, které jsou řízeny pouze několika geny. Zásadní změna spojená s pěstováním znamenala přechod od vytrvalosti k jednoletému habitu, větším a jemnějším semenům, přesun

od krátkodennosti k neutrální fotoperiodě a vývoji vytrvalejších semen. Značnou změnu zaznamenala architektura rostlin, a to od plazivého habitu ke keříčkovitému.

### **Bob**

*Vicia faba* L. je diploidní ( $2n = 2x = 12$ ), cizosprašný s různým stupněm samoopylení. Několik dalších planých druhů má některé stejné morfologické znaky. Jde o *V. narbonensis* L. a *V. galilaea* Plitm. Et Zoh., ale většina z nich má  $2n = 2x = 14$  a mezidruhovú hybridizace je neúspěšná. Chromozomy *V. faba* jsou mnohem větší než u planých druhů a má mnohem větší obsah DNA, což naznačuje, že evoluční vztahy těchto druhů jsou vzdálené. Předek s 12 chromozomy nebyl doposud odhalen nebo je vyhynulý.

Důkazy o rané domestikaci bobu jsou ojedinělé, s nejstaršími archeologickými nálezy z Izraele z let 8000 až 8500 před n.l. Většina dalších nálezů je z doby o několik tisíc let později a jsou také z východní části Izraele. Plodina však pochází z Blízkého Východu a rozšířila se na západ podél pobřeží Středozemního moře, až dorazila do Španělska kolem r. 5000 až 4000 před n.l. Až za dalších tisíc let dorazila do Číny společně s obchodníky s hedvábím, ačkoli dnes je Čína hlavním producentem bobu. Španělé přivezli bob do Mexika a Střední Ameriky jen před několika málo stovkami let.

Dnes se rozlišuje podle velikosti semen několik odlišných poddruhů: *minor*, *equina*, *faba* a *paucijuga*. Nejmenší typ *minor* je považován za nejprimitivnější, i když všechny poddruhy obsahují variety s primitivními znaky jako je např. pukavost. *V. faba* subsp. *paucijuga* má nejvyšší stupeň samosprašení ze všech poddruhů a k nasazování semen dochází bez opylovačů.

### **Sója**

Rod *Glycine* je rozdělen na dva podrody, *Soya* a *Glycine*. Podrod *Glycine* obsahuje 15 planých vytrvalých druhů, jejichž centrem rozšíření je Austrálie; všechny mají  $2n = 40$  nebo 80, některé jsou aneuploidní. Podrod *Soya* se skládá z jednoletého kulturního druhu *G. max* a planého druhu *G. soya*, oba mají  $2n = 40$ . *G. soya* je přirozeně rozšířená v Číně, Japonsku, Koreji, na Taiwanu a původním Sovětském svazu.

Na základě morfologie, cytologie, izoenzymů, RFLP markerů a genových sekvencí byla identifikována řada odlišností v genomech a cytoplazmě. *G. tabacina* zahrnuje diploidní a tetraploidní typy, které mají jeden společný genom, ale liší se ve druhém. *G. tomentella* představuje širokou skupinu cytotypů s  $2n = 38, 40, 78$  a 80 a má dva nebo více genomů.

Je poměrně jisté, že kulturní sója vznikla z *G. soya*. Jsou vzájemně křížitelné a mají podobnou morfologii, rozšíření, spektra izoenzymů a polymorfismus DNA. Co není jisté, je jejich diploidní předek, protože *G. soya* a *G. max* mají počet chromozomů, který je příliš vysoký než aby byl diploidní. Pouze několik vzdálených příbuzných má  $2n = 20$ , z čehož lze usuzovat, že přímý předek je buď vymřelý nebo neznámý.

Pěstování sóji pravděpodobně začalo ve východní části severní Číny asi před 3000 až 4000 lety. Na základě RFLP cpDNA a mtDNA bylo určeno místo původní domestikace sóji, bylo to Yangtze River Halley v Číně. Hlavní změnou ovlivněnou člověkem byla větší velikost semen, vzpřímený habitus a ztráta pukavosti lusků. Sója se rozšířila z Číny do Korei, Japonska a jihovýchodní Asie před 2000 až 3000 lety. V Evropě byla sója známá kolem roku 1712 a v Americe kolem roku 1765, ale až do 19. století se pěstovala jen málo. R. 1882 byla introdukována do Brazílie, čímž byl dokončen její vstup do Nového světa.

### **Hlavní plodiny obsahující škrob a cukry**

Obiloviny a luskoviny jsou potravinami ve většině světa, ale i řada dalších plodin je bohatým zdrojem škrobu a jsou důležité pro určité oblasti. Kasava, taro, yam a sladké brambory jsou základními potravinami lidí v mnoha částech světa, kde se nedaří obilovinám, především

v tropech. Cukrová třtina a cukrová řepa se pěstují jako zdroje cukru. Různé zdroje škrobů a cukrů nejsou evolučně příbuzné, většinou se množí **nepohlavně** a mají mnohem **méně bílkovin** než luskoviny. Většina také vytváří jedlé části pod zemí.

### **Banánovník**

V čeledi *Musaceae* existují dva rody planých banánovníků, *Musa* a *Ensete*. Většina domestikovaných banánovníků vznikla z planého diploidního druhu ( $2n = 2x = 22$ ) *Musa acuminata* Colla (genom A) a *Musa balbisiana* Colla (genom B) ze sekce *Eumusa*. Diploidi rostou v jihovýchodní Asii a Pacifiku. Většina kultivarů jsou triploidi s genomy AAA, AAB a ABB, ačkoli existuje i několik diploidních (AB) a tetraploidních (AAAB, AABB a AB BB) kultivarů. Izoenzymy a molekulární markery byly využity k potvrzení genetické identity mnoha kultivarů.

Značná variabilita existuje mezi kulturními banánovníky, jak uvnitř centra jejich původu v jihovýchodní Asii, tak v sub-saharské Africe. Člověk využívá velkou variabilitu vyplývající z mezidruhovému hybridizace a akumulace somatických mutací. Vyskytuje se řada typů květenství a chutí. Pro export se pěstuje jen několik kultivarů, v místním měřítku se pěstuje řada odlišných klonů v Asii, Africe a Jižní Americe. Typy AAA dávají nejsladší plody (banány) a požívají se čerstvé. Různí hybridy AB jsou více škrobnaté a používají se k vaření a přípravě piva.

Dva další banánovníky mají menší význam; *Musa textilis* Née ( $2n = 2x = 20$ ) byla kdysi populární na Filipínských ostrovech a Borneu pro svoje vlákna, ze kterých byly zhotovovány provazy. Dnes se však pěstují méně. *Ensete ventricosum* (Welw) Cheesm. ( $2n = 2x = 18$ ) se stále pěstuje v Etiopii, stonky poskytují škrob a vlákna. U obou druhů docházelo k minimální selekci.

Všechny variety, které se pěstují pro plody, jsou partenokarpní (bezsemenné). Pohlavně rozmnožované banánovníky mají velká sklovitá semena; požitelnost banánů tedy závisí na dvou znacích, sterilitě a partenokarpní. Životaschopnost zygot a nasazení semen je odlišná jak u planých tak u kulturních populací u *M. acuminata* i *M. balbisiana*, zvláště mezi hybridy. Genetická samičí sterilita je poměrně častá a různé meiotické odchylky vedou ke gametické sterilitě, včetně chromozomových aberací a nerovnováhy v počtech chromozomů. Partenokarpie je řízena několika komplementárními geny (dominantními alelami) a vyskytuje se v divokých populacích *M. acuminata*.

Diploidi byli pravděpodobně poprvé domestikováni v malajské oblasti jihovýchodní Asie, poté, co se jejich plody sklízely z divokých rostlin desítky tisíc let. Doba domestikace není známá, ale jistě to bylo před několika tisíci lety. Již v raných dobách musel člověk vybírat jedince jak s partenokarpíí tak se sterilitou, aby získal požitelné plody. Požitelnost se vyskytla nejdříve u *M. acuminata*. Došlo k hybridizaci s *M. balbisiana*, která přinesla zvýšení tolerance k chladu a suchu. *M. acuminata* přinesla vyšší požitelnost hybridů s *M. acuminata*.

Banánovníky byly introdukovány do Afriky, Indie a na ostrovy Polynésie z indonésko-malajské oblasti. Ve střední Africe se pěstovaly kolem r. 2500 před n.l. Evropany na banány poprvé upozornil Alexandr Veliký během svých výbojů. Portugalští cestovatelé je přivezly na Kanárské ostrovy koncem 15. stol., odsud se dostaly do Santa Dominga kolem r. 1516. Během dalšího století se jejich pěstování rozšířilo do tropické Ameriky a oblasti Karibiku. Začátkem 20. stol. se dostaly do USA ze Střední Ameriky a Ekvádoru.

### **Kasava**

*Manihot esculenta* Crantz (maniok, kasava, yuka) je důležitou potravinou v tropických oblastech Jižní Ameriky, Afriky a Asie a některých ostrovů. Roste především ve vlhkých nížinách, ale daří se jí i v sušších oblastech do nadmořské výšky 2000 m. Kasava je vytrvalý

keř, jehož hlíznaté kořeny mají vyšší obsah sacharidů než rýže nebo kukuřice, ale nižší obsah bílkovin (1-3%). Nové rostliny vznikají ze stonkových řízků a rostliny dosahují zralosti ani ne za rok. Je pěstována hlavně rolníky jako hlavní plodina, ale využívá se také jako zdroj průmyslových sacharidů (škrobu), tapioky a jako krmivo pro zvířata. Listy jsou výborným zdrojem bílkovin a jsou v Africe používány jako bylina.

Člověk domestikoval hořké i sladké formy kasavy. Hořké mají vyšší obsah kyanogenních glykosidů, které je třeba odstranit. Toho je dosaženo oloupáním, rozmělněním, vařením a promýváním. Výsledná dřev se pak používá k přípravě jakéhosi druhu chleba, nebo se vysuší a rozmělní na prášek pro pozdější konzumaci opražením. Rozmělněný maniok je také pasírován a výsledná šťáva se používá k přípravě alkoholických nápojů. Tapioka se připravuje částečným povařením malých granulí škrobu kasavy.

Rod *Manihot* je součástí *Euphorbiaceae* a existuje asi sto druhů *Manihot*, všechny s 36 chromozomy. Řada druhů byla mezi sebou úspěšně křížena a u většiny hybridů dochází v mióze k normálnímu párování chromozomů jen s několika univalenty a tetravalenty. I když u kasavy dochází k normální tvorbě bivalentů, je pravděpodobně polyploidní, vzhledem k vysokému počtu chromozomů. Předpokládá se, že jde o segmentálního polyploida odvozeného od dvou druhů se šesti podobnými a třemi odlišnými chromozomy. Byla prokázána disomická dědičnost pomocí markerů RAPD a SSR, i izoenzymů. Protože všechny existující druhy mají stejný počet chromozomů, k polyploidizaci muselo dojít velmi dávno, když se druhy objevily poprvé a ještě dlouho před domestikací.

Donedávna byl maniok považován za komplexního hybrida. Předpokladem byla hybridizace dvou blízkých příbuzných druhů, kandidáty byly *M. aesulifolia*, *M. rubricaulis* a *M. pringeli*, protože všechny jsou vzpřímené s hlíznatými kořeny jako *M. esculenta*. Na základě spekter cpDNA, rDNA a AFLP byl jako jeden z předků identifikován *M. esculenta* subsp. *flabellifolia* (*M. tristis*), ale další vztah k jinému druhu nebyl odhalen. Později na základě sekvencí DNA a SSR markerů se ukázalo, že kasava měla jen jediného předka a to planý druh *M. esculenta* subsp. *flabellifolia*. Byla zjištěna nedávná hybridizace s *M. pruinosa*.

O místě první domestikace kasavy se dlouho spekovalo; pravděpodobnými místy jsou severovýchodní Brazílie, stepi Kolumbie a Venezuely, deštné pralesy Amazonky, teplé vlhké nížiny Mexika a Střední Ameriky. První archeologický důkaz pěstování kasavy byl nalezen v Peru a Chile kolem roku 4 000 před n.l. Na základě molekulárních údajů byla jako první místo domestikace kasavy určena jižní hranice amazonského povodí.

V době příchodu prvních Evropanů se pěstovaly pouze sladké formy kasavy na pobřeží Peru a ve Střední Americe a v Mexiku. Kasava byla využívána jako důležitá plodina, ale ne stěžejní pro výživu. V Jižní Americe se sladké formy kasavy pěstovaly jako bylinky a hořké formy jako stěžejní plodina. Pěstování kasavy se omezovalo na Nový svět až do konce 16. století, kdy ji námořníci přivezli na západní pobřeží Afriky. Byla využita při obchodu s otroky v Africe jako stěžejní plodina. Ze západního pobřeží se rychle šířila na ostrovy Réunion, Madagaskar a Zanzibar, na východní pobřeží, a z obou pobřeží v 19. století do vnitrozemí. Kolem r. 1800 se dostala do Indie. Většinou se šířila stonkovými řízků, ale také semenáčky, z čehož se vyvinula vysoká místní diverzita. Stále existuje řada místních ras, hlavně mezi domorodými farmáři, kteří zachovávají obrovský rozsah diverzity.

## **Brambor**

Jedlé druhy s hlízami jsou jen malou částí rodu *Solanum*. Brambor patří do sekce *Petota* (*Tuberarium*), podsekce *Potato*. Jejich  $x$  je 12 a jsou na několika úrovních ploidie; autoployploidie i aloployploidie, včetně diploidie, tetraploidie, triploidie, pentaploidie a hexaploidie. Diploidi mají alelu lokus *S* pro autoinkompatibilitu a jsou cizosprašné, polyploidi jsou autogamní. Nejdůležitější kulturní druh *S. tuberosum* je považován za autoployploida, protože má tetrasomickou dědičnost.



Tetraploid *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* je nejvíce pěstovaným taxonem, ale domorodci v Jižní Americe stále pěstují i diploidy, triploidy a pentaploidy (viz. Tabulka). Příbuzný tetraploid *S. tuberosum* subsp. *andigena* se také pěstuje v některých chladných, mírných oblastech Chile. Různé rasy mají řadu společných rysů, takže možná patří k jednomu druhu *S. tuberosum*, s osmi skupinami kultivarů.

Většina původních druhů se nachází v Jižní Americe a 75% z nich je diploidních. V andských údolích rostou diploidy *S. brevicaule* Bitt., *S. multidissecum* Hawkes, *S. bukasovii* Juz., *S. canasense* Hawkes, *S. soukupii* Hawkes, *S. leptophytes* Bitt., *S. multiinterruptum* Bitt., *S. abbotianum* Juz., *S. liriunianum* Card. et Hawkes, *S. ochoae* Vargus, *S. spegazinii* Bitt. a *S. vidaurrei* Card., které tvoří tzv. komplex *brevicaule*. Většina z nich je vzájemně snadno křížitelná a pro většinu kombinací byli identifikováni přirození hybridy. Mezidruhová hybridizace mezi kulturními a planými populacemi stále probíhá a bylo popsáno mnoho hybridních rojů. Vzhledem ke snadné křížitelnosti jsou všechny druhy z komplexu *brevicaule* považovány za jeden druh *S. tuberosum*.

#### Kulturní druhy bramboru (*Solanum*) z Jižní Ameriky.

Druh	Počet chromozomů 2n	Lokalita
<i>S. ajanhuiri</i> Juz. et Buk.	24	Vysoké polohy okolo jezera Titicaca
<i>S. goniocalyx</i> Juz. et Buk.		Vlhké a mírné přímořské klima
<i>S. phureja</i> Juz. et Buk.		Severní údolí And
<i>S. stentomum</i> Juz. et Buk.		Severní vysoké Andy
<i>S. vernei</i> Bitt. et Wittm.		Severozápadní Argentina
<i>S. x chaucha</i> Juz. et Buk.	36	Údolí And od Ekvádoru k Bolívii
<i>S. x juzepczukii</i> Buk.		Střední vysoké Andy
<i>S. tuberosum</i> L.	48	
subsp. <i>tuberosum</i> L.		Celosvětově
subsp. <i>andigena</i> Juz. et Buk.		Jih Jižní Ameriky
<i>S. cutilobium</i> Juz. et Buk.	60	Střední vysoké Andy

Tetraploidní brambory mají nejasného předka vzhledem k vysoké schopnosti hybridizace v rámci rodu. Morfologické, cytoplazmatické a molekulární údaje naznačují komplexní původ. Genetické pozadí *S. tuberosum* na základě morfologických dat tvoří alespoň čtyři diploidy, včetně *S. leptophytes*, *S. canasense*, *S. soukupii* a *S. sparsipilum* Juz. et Buk. *S. stentomum* a *S. sparsipilum* mají mnoho izoenzymových alel zjištěných u kulturního tetraploidního bramboru. *S. stentomum* vykazuje největší shodu (0,95). Spektra markerů RFLP ukazují, že *S. stentomum* a *S. canasense* jsou diploidy nejbližší příbuzní s tetraploidními formami. *S. tuberosum* subsp. *andigena* má komplexní cytoplazmu, zatímco *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* má jedinečnou cytoplazmu pocházející z *S. chacoense* Bitt. *S. chacoense* a některé populace *S. maglia* Schlecht. mají stejný faktor cytoplazmatické samčí sterility jako subsp. *tuberosum*. Všechny diploidní druhy tvoří poměrně vysoký podíl neredukovaných gamet, takže fylogenetický původ je pravděpodobně nejasný v důsledku mezidruhového křížení na polyploidní úrovni.

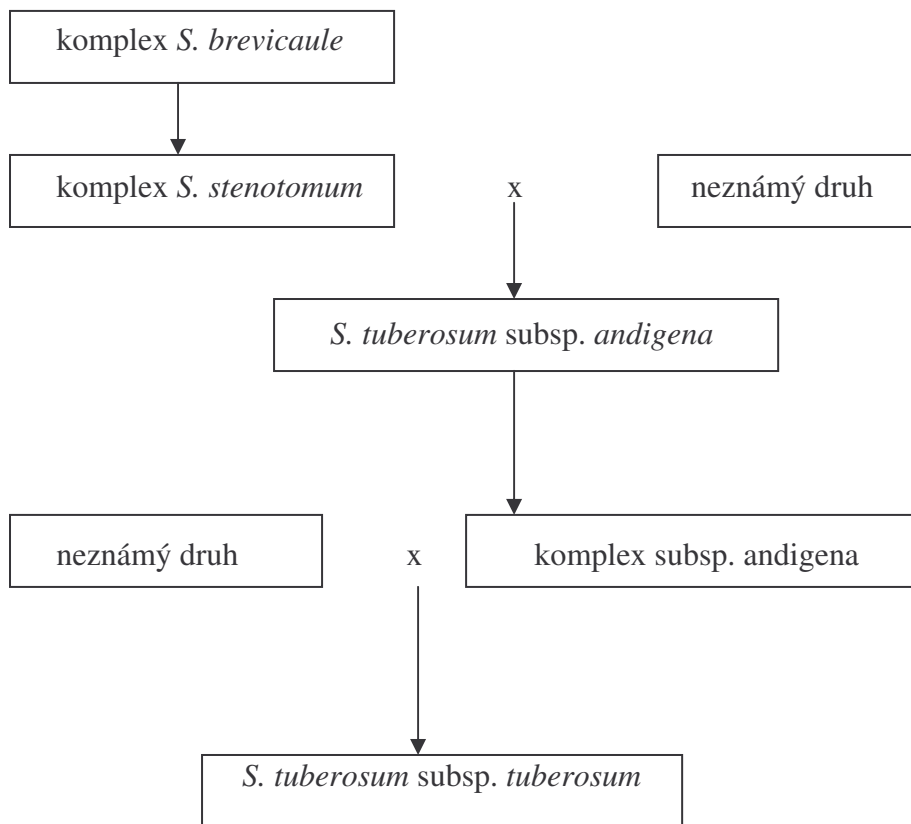
Kulturní brambory *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* se poprvé objevily v Evropě uprostřed 19. století. Předpokládá se, že subsp. *tuberosum* se vyvinul v Evropě nezávisle na subsp. *andigena* z Jižní Ameriky. Ale více pravděpodobné je, že evropský poddruh *tuberosum* byl importován přímo z Chile. *S. tuberosum* subsp. *andigena* byl poprvé přivezen do Evropy v 16. století z And a stal se důležitou plodinou do doby, kdy byl téměř úplně zlikvidován



houbovou chorobou plísní bramborovou ve 40. letech 19. století. Jeden klon rezistentního *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* ('Rough Purple Chili') byl potom přivezen v polovině 19. století z Chile a nahradil zničený subsp. *andigena*. Tento klon hrál důležitou roli v následném vývoji severoamerických a evropských brambor.

Dokonce ani v Jižní Americe se *S. tuberosum* subsp. *tuberosum* nevyvinulo pouze z subsp. *andigena* (Viz. Obrázek). Cytoplazmatický faktor sterility ze subsp. *tuberosum* nebyl zjištěn u subsp. *andigena* a cpDNA a mtDNA i mikrosatelity jaderné DNA se u obou poddruhů značně liší. Také některé izoenzymy přítomné u poddruhu *tuberosum* nebyly zjištěny u poddruhu *andigena*. Je možné, že existuje vymřelý druh na jižním okraji výskytu poddruhu *andigena*, který má jedinečné znaky poddruhu *tuberosum*, ale nebyl objeven.

Předpokládaný evoluční původ kulturních brambor.



Pravděpodobně prvním krokem k pěstování brambor v Jižní Americe byla kolekce klonů, které byly požitelné. Plané hlízy jsou obvykle na chuť velmi hořké a mohou obsahovat toxické množství alkaloidů. Přesná doba těchto začátků pěstování není známá, ale nejstarší důkaz využití brambor spadá do období 13 000 let před n.l. Původní oblastí domestikace byly náhorní plošina Bolívie a Peru. Pěstování brambor se rozšířilo na vysočině Jižní Ameriky ve formě komplexu diploidů, triploidů a tetraploidů. Do Evropy se brambory dostaly spolu se španělskými nájezdníky r. 1537 a do konce století se po Evropě rozšířily. Do Severní Ameriky se dostaly z Evropy r. 1621.

### Sladké brambory

*Ipomoea* je pantropický rod s více než 50 známými druhy. Patří do čeledě *Convolvulaceae* a obsahuje polyploidní řadu s  $2n = 30, 60, \text{ a } 90$ . Domestikované sladké brambory *I. batata* (L.) Lam jsou jediným hexaploidem v této sekci.

O fylogenetickém původu a blízkých příbuzných se dlouho diskutovalo. Na základě morfologických údajů šlo údajně o alotetraploida vzniklého z neznámého druhu, podle jiných názorů šlo o autohexaploida vzniklého z diploidního druhu *I. trifida*. Avšak *I. trifida* a *I. batata* se vyvinuly odděleně z neznámého, ale společného předka. Současné molekulární údaje ukazují, že *I. batata* je těsněji příbuzné s *I. trifida* než jiný diploidní druh, což podporuje autopolyloidní původ sladkých brambor. Diploidní *I. trifida* tvoří pyl  $2n$  a chromozomy diploidních forem  $2x$  se párují snadno s chromozomy hexaploidních forem  $6x$ . *I. trifida* je jediný diploid, který je autokompatibilní, podobně jako sladké brambory.

Místo první domestikace je také diskutabilní. Nejstarší archeologický důkaz existence sladkých brambor pochází z Peru (10 až 8 tisíc let před n.l.), ale to jsou asi zbytky sklizně. Není vyloučen také původ ze Střední Ameriky. Největší diverzita spekter AFLP byla zjištěna u materiálu ze Střední Ameriky, což je předpokladem existence centra diverzity právě zde. Další zbytky byly nalezeny na Havai, Novém Zélandu a v Polynésii. Není jasné, jak se plodina dostala do Polynésie z Ameriky ještě před námořními cestami Evropanů. Objevilo se několik vysvětlení včetně transoceánského pohybu lidí a tím přirozeného šíření tobolek. Je jisté, že Kolumbus objevil sladké brambory v západní Indii a jako první je přivezl do Evropy. Potom se rozšířily po tzv. „batátové cestě“ do Afriky, Brazílie a Indie s portugalskými nájezdníky, kteří je konzumovaly, aby zabránily kurdějím. Batáty byl název pocházející ze Západní Indie, kmene Arawak. Galejníci španělských obchodníků je rozšířily mezi Mexikem a Filipíny. Do jižní Číny byly sladké brambory dovezeny r. 1594 a do Japonska r. 1674.

## Taro

*Colocasia esculenta* patří do čeledě *Araceae*. Je to zdroj sacharidů pro miliony lidí žijících v tropech, především na ostrovech v Tichém oceánu a Karibském moři, a západní Africe. Pěstuje se pro podzemní hlízy a to především v zaplavovaných nebo bažinatých oblastech, kde se obtížně pěstuje cokoli vhodného jako potravinu. Plané populace *C. esculenta* se nalézají v jižní a střední Asii na dvou úrovních ploidie  $2n = 2x = 26$  a  $42$ . Triploidi jsou pravděpodobně autopolyloidní. Hlavní linie diploidního a triploidního taro byla identifikována na základě počtu chromozomů a pomocí markerů RAPD. Rozmnožování je téměř výlučně nepohlavní, což má za následek vznik velmi variabilních místních ras, a to jak cytologicky, tak morfologicky.

Je to první zavlažovaná plodina a její pěstování je na mnoha místech starší než pěstování rýže. Domestikace pravděpodobně začala v indo-malajské oblasti před 4 až 7 tisíci lety, odkud se rozšířila na východ do Asie a ostrovy Tichého oceánu a na západ směrem do Arábie. Na základě izoenzymů je zřejmé, že taro z Oceánie pochází z Indonésie. Obchodníci a dobyvatelé jej přivezli do západní Afriky asi před 2 tisíci lety a před několika sty lety se dostalo na Karibské ostrovy a do tropické Ameriky s loděmi s otroky. Taro bylo přivezeno do Japonska v prehistorické době, buď z Taiwanu nebo z Číny.

Řada dalších druhů čeledě jsou důležité zdroje potravy včetně asijských typů *Alocasia macrorrhiza*, *Cyrtosperma chamissonis*, *Xanthosoma atrovirens*, *X. sagittifolium* a *X. violaceum* z Jižní Ameriky. Na základě RAPD a izoenzymů je *Alocasia* blíže příbuzná s *Colocasia* než s *Xanthosoma*, což odpovídá jejich překrývajícím se geografickému rozšíření. Původ těchto druhů není jasný, ačkoli pěstování *Xanthosoma* je známé z cest Kolumba do Střední a Jižní Ameriky a Karibské oblasti. Druh byl přivezen do západní Afriky v době kolonizace jako potrava otroků, a v řadě oblastí je dnes důležitou plodinou.

## Yam

Yam představují stovky druhů rodu *Dioscorea* z čeledě *Dioscoreaceae* ze Starého i Nového Světa. Je to velmi důležitá plodina v západní Africe a Nigérii a pěstuje se také v jihovýchodní Asii, Oceánii, Karibské oblasti a tropické Americe. Jejich produkce je většinou limitována

existenci farmářství, ale jsou to bohaté zdroje steroidních saponinů, což jsou výchozí látky pro syntézu pohlavních hormonů kortikoidů. Existuje obrovská diverzita mezi kulturním yamem jak v morfologických znacích tak biochemických vlastnostech. Některé z kulturních forem obsahují toxické alkaloidy, které mohou být pro člověka škodlivé nebo i smrtelné. Tyto látky jsou neškodné po oloupaní nebo převaření.

Pravděpodobně nejdůležitějším druhem je *D. rotundata* Poir. (bílý yam), ale pěstuje se řada dalších druhů. Ve všech oblastech, kde se yam vyskytuje, je obvyklá polyploidie s počty chromozomů až  $2n = 100$ . Obvyklá je i aneuploidie a jednotlivé rostliny mohou mít odlišný počet chromozomů. Většina kulturních druhů má  $x = 9$  nebo 10.

K domestikaci yamu došlo pravděpodobně odděleně v jihovýchodní Asii, Japonsku, Africe a tropické Americe, v každé oblasti šlo o odlišné druhy. Evoluční vztahy těchto druhů stále nejsou jasné. Kulturní formy *D. esculenta*, *D. bulbifera*, *D. cayenensis* a *D. trifida* vznikly pravděpodobně přímo z přírodních populací, které stále existují jako plané. *D. alata* může mít hybridní původ a byl vybrán člověkem po hybridizaci několika asijských druhů. Africký *D. rotundata* a *D. cayenensis* jsou také výsledkem mezidruhové hybridizace. Tyto dva druhy si jsou tak podobné, že je možné považovat je za poddruhy nebo za součást polyploidního komplexu. Na základě molekulárních údajů byla snaha objasnit jejich příbuzenské vztahy, ale fylogeneze není stále jasná.

Předpokládá se, že pěstování moderních odrůd yamu začalo před 5 tisíci lety společně se zemědělstvím obilovin. Je pravděpodobné, že počátky jejich pěstování byly mnohem starší. Jiné domněnky o počátku pěstování hovoří o 10 tisíci letech a to v severovýchodní části jihovýchodního asijského poloostrova. Pěstování v Africe začalo asi před 11 tisíci lety, v době, kdy se lidé začali pohybovat po západních stepích Afriky. Rané centrum domestikace asi vzniklo i v Japonsku a na pobřeží Číny. Domestikace v Novém světě se zpožďovala za domestikací ve Starém světě, pravděpodobně kvůli ranému pěstování kasavy jako hlavního zdroje potravy. Domestikace začala na hranici mezi Brazílií a Guyanou a rozšířila se ke Karibiku. Mezikontinentální rozšíření druhů yamu začalo až v posledních 500 letech se zaoceánskými cestami. Yam sloužil jako dobrý zdroj výživy na dlouhých zámořských cestách.

### Cukrová třtina

Existuje celkem šest druhů rodu *Saccharum* (viz. Tabulka). Většinou jsou cizosprašné a vykazují inbrední depresi. Všechny jsou polyploidní s častou aneuploidií. Všechny druhy cukrové třtiny jsou křížitelné s dalšími rody jako je *Narenga*, *Erianthus*, *Sorghum*, *Schlerostachya*, *Imperata* a se *Zea* je křížitelnost omezená.

Druhy cukrové třtiny (*Saccharum*) a jejich počty chromozomů.

Druh	Stav	Počet chromozomů ( $2n$ )	Lokalita
<i>S. barberi</i> Jeswiet.	kulturní	82-92	Severní Indie
<i>S. edule</i> Hassk.	kulturní	60, 70, 80	Nová Guinea
<i>S. officinarum</i> L.	kulturní	80	tropy
<i>S. robustum</i> Brandes & Jeswiet	planá	60, 80	Borneo – Nová Guinea
<i>S. sinense</i> Roxb.	kulturní	82-124	Jihovýchodní Asie, Čína
<i>S. spontaneum</i> L.	planá	40-180	Severní Afrika až Čína

Cukrová třtina byla poprvé domestikována blízko Nové Guiney asi před 10 tisíci lety. Předkem dnešní cukrové třtiny *S. officinarum* je pravděpodobně *S. robustum* vzhledem ke své morfologii a podobným počtům chromozomů. Pěstování se pravděpodobně posunovalo směrem na sever ke kontinentální Asii, kde se *S. officinarum* křížilo s *S. spontaneum* za vzniku *S. sinense*. Tito hybridy mají nižší sladkost a jsou méně robusní než je cukrová třtina, ale jsou otužilejší a daří se jim v subtropických oblastech. Tento nový typ se zabydlel v oblastech Indie a Číny. Ve stejné době se *S. officinarum* přesunovalo směrem na východ přes Tichý oceán. Další pěstované druhy *S. barberi* a *S. edule* mají také raný původ, ale jejich rozšíření bylo mnohem menší.

Cukr se začal poprvé zpracovávat před 3 tisíci lety v Indii. Před tím se cukrová třtina pěstovala jako zahradní rostlina na žvýkání. Evropané ji neznali až do doby cest Alexandra Velikého do Asie. Kolumbus ji pak přivezl do Nového světa koncem 14. století. Dnes se různé druhy cukrové třtiny nachází v tropech a jsou zdrojem přibližně 50% světového cukru.

### **Cukrová řepa**

Kulturní řepa (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris*) patří do čeledě *Chenopodiaceae*. Existuje řada domestikovaných řep: (i) listové řepy, které se využívají jako listová zelenina a nemají zduřelý hypokotyl; (ii) zahradní řepy, jejichž zduřelý hypokotyl se konzumuje jako salátová zelenina; (iii) krmná řepa, jejíž zduřelý hypokotyl se využívá hlavně jako pícnina; (iv) cukrová řepa, jejíž kořen je důležitým zdrojem cukru. Nejvíce pěstovaná je cukrová řepa, která převládá v Evropě, bývalém Sovětském svazu a Severní Americe. Je zdrojem asi poloviny světové produkce cukru.

Všechny kulturní typy vznikly ze subsp. *maritima* (L.) Thell., který se vyskytuje přirozeně na mořském pobřeží v chladných a mírných oblastech Evropy a Asie. *B. vulgaris* subsp. *vulgaris* je převážně cizospašná a anemofilní. Převážně je diploidní ( $2n = 2x = 18$ ), k autopolyploidii dochází prostřednictvím neredukovaných gamet. Šlechtily se i tetraploidní odrůdy, ale komerčně nebyly úspěšné. V Evropě se uplatnily triploidní typy. K tvorbě hybridního osiva se využívá cytoplazmatická samčí sterilita.

Domestikace byl zahájena ve východní oblasti Mediteránu, kde se využívaly listy jako bylina a krmivo pro zvířata. Listové řepy byly popsány již v zápiscích Aristotela a Theophrasta. Římané využívali řepu intenzivně, z Itálie se do Evropy dostala s nájezdy barbarů. Do USA se dostala v 19. století.

V 17. století se zjistilo, že má vysoký obsah cukru. Marggraf odhalil cukr ve šťávě z kořenů r. 1747 a jeho student Achard získal grant od pruského krále k zahájení průmyslové výroby. První továrna na výrobu cukru byla postavena r. 1801 ve Slezsku. Cukrovarnictví se rozvíjelo v USA koncem 19. století. První odrůdy cukrovky obsahovaly kolem 6% cukru, moderní odrůdy jej mají až 20%.

### **Ovoce, zelenina, olejnin a přadné plodiny**

Ačkoli obiloviny, luskoviny a druhy bohaté na sacharidy hrají nejdůležitější roli ve výživě na celém světě, existuje řada dalších plodin, které jsou důležitými potravinami pro člověka. Harlan r. 1992 uvádí seznam 250 plodin určených pro výživu, ale předpokládá ještě dalších několik set. Tyto plodiny jsou někdy zdrojem energie, ale většinou jsou doplňkovým zdrojem živin a obohacují jednotvárnou stravu. Jsou využívány i jako léčiva, drogy nebo vlákna. Zde se zmíníme o 12 nejčastěji konzumovaných druzích ovoce, zeleniny, olejnin a vláknin.

#### **Ovoce**

##### **Jabloň**

Rod *Malus* patří do podčeledě *Pomoideae* z čeledě *Rosaceae*. Další důležitý ovocný strom hrušeň (*Pyrus*) patří do stejné podčeledě. Existuje více než 30 základních druhů jablek a



většina je snadno křížitelná. Kulturní jabloň je pravděpodobně výsledkem mezidruhové hybridizace a nejvhodnější název je *Malus x domestica*. Přímým planým předkem je *M. sieversii*, který se vyskytuje v oblasti hranic mezi západní Čínou a bývalým Sovětským svazem. Dalšími druhy rodu *Malus*, které přispěly ke genetickému pozadí jabloně, jsou: *M. orientalis* (Kavkaz), *M. sylvestris* (Evropa), *M. baccata* (Sibiř), *M. mandshurica* (Manchuria) a *M. prunifolia* (Čína). Je pravděpodobné, že tyto druhy hybridizovaly s domestikovanými jabloněmi jak byly člověkem postupně rozšiřovány.

Počet chromozomů u jabloně je většinou  $2n = 2x = 34$ , ačkoli existuje i vyšší počet – 51, 68 a 85, a některé kulturní druhy jsou i triploidní. Je pravděpodobné, že vyšší počet chromozomů je výsledkem duplikace v evoluci, protože existuje několik dalších druhů ovoce z čeledě *Rosaceae* s nižším haploidním počtem chromozomů  $n = 8$  a  $9$ . Alopolyplodie je možná, protože jabloň obecně vykazuje disomickou dědičnost v izoenzymových lokusech, které jsou zřejmě duplikované. Jabloně jsou většinou auto-inkompatibilní a řada je apomiktická. Množí se vegetativně, obvykle jako podnož a štěp.

Jablka jsou prvním ovocem, které člověk sbíral a jejich domestikaci pravděpodobně předcházelo dlouhé období neúmyslné výsadby při likvidaci odpadu. Je těžké určit začátek domestikace jabloní, ale Řekové a Římané pěstovali jabloně alespoň 2 500 let před n.l. Záměrně vybírali nejlepší sazenice a roubovali je kolem r. 2 000 před n.l. Nejpravděpodobnější začátek pěstování byl v oblasti mezi Kaspickým a Černým mořem. Pěstování se dostalo na Blízký Východ kolem r. 3 000 před n.l. Římané rozšířili jabloně v Evropě. Evropští nájezdníci je rozšířili do Nového světa během 16. století. Jonathan Chapman (Johnny Appleseed) se zasloužil za rozšíření jabloní na východě a ve střední části Severní Ameriky v 18. století. V českých zemích se začala pěstovat na počátku středověku v klášterních zahradách, ale definitivně zdomácněla až za císaře Karla IV. V současnosti u nás existuje na 60 oficiálně schválených odrůd, z nichž mnohé pamatují i naše babičky.

Pozn.: Jabloně rostou v našich sadech již po staletí. Jablka patří mezi cenné zdroje antioxidantů, které nás chrání před volnými radikály a zpomalují stárnutí. Jsou přírodním zdrojem vitamínu C a minerálních látek, hlavně hořčíku, železa, křemíku a draslíku. Jablečné slupky obsahují vlákninu pektin, která snižuje hladinu cholesterolu v krvi. Jablka jsou vhodnou prevencí rakoviny střev, celkově optimalizují trávení a jsou účinná při trávicích potížích včetně zácpy a průjmu. Jablečná šťáva působí jako podpůrný prostředek při horečkách a zánětech.

## Citrusy

Rod *Citrus* se vyznačuje značnou diverzitou a bylo rozlišeno až 45 druhů. Asi nejdůkladnější pokus o taxonomii citrusů přinesl Barrett a Rhodes r. 1976. Studovali 147 morfologických znaků a došli k závěru, že existují pouze tři odlišné taxony: (i) *C. medica* (citron); (ii) *C. grandis* (pumelo = druh pomeranče); (iii) *C. reticulata* (mandarinka). Současná molekulární data jsou v souladu s těmito závěry. Problémy s členěním na více skupiny pramení z toho, že mnoho komerčních druhů je morfologicky podobných a vzájemně křížitelných. U tohoto rodu je také hojná apomixis a mnoho typů pravděpodobně vzniká ze společného předka nepohlavní cestou. Jediná jednoduchá záležitost kolem taxonomie rodu *Citrus* je vzácná polyploidie a většina druhům má stejné základní číslo  $x = 9$ .

Morfologické a molekulární údaje jsou klíčem k původu mnoha hybridních taxonů citrusů. Rané typy pumela a mandarinky se pravděpodobně křížily a vznikly sladké a hořké pomeranče. Pumelo přispěl cytoplazmou pomerančům a mnoha citrónovníkům. Limeta je hybridem citronu a jednoho blíže nespecifikovaného taxonu. Mandarinka byla donorem alespoň části cytoplazmy limetky.

Původ většiny taxonů citrusů není jasný, ale existují určité dohady. Citron asi pochází z Indie a byl prehistoricky rozšířen na Blízkém Východě a v Číně. Do Řecka dorazil kolem r.



2 500 před n.l. Pěstování pumela a mandarinky začalo v tropech jihovýchodní Asie a rozšířilo se do Číny kolem r. 2 500 před n.l. Sladké a hořké pomeranče vznikly opakovaně tam, kde se pěstovaly pohromadě pumelo a mandarinky. Pomeranče byly poprvé zmíněny v čínských zápiscích společně s pumelo a mandarinkou. Limeta má pravděpodobně původ v jihovýchodní Asii. Původ citronu není znám, ale bylo to opakovaně pravděpodobně tam, kde se překrývalo pěstování citronu a limetky. Grapefruit má moderní původ, vznikl jako hybrid pumela a sladkého pomeranče na ostrově Barbados r. 1750.

Citrusy se dostaly do Evropy a také do Nového světa různými cestami. Pumelo se dostalo přes Indii do severní Afriky a před 800 lety do Španělska. Citron se dostal z Indie do Říma přes Blízký Východ. Mandarinka se dostala do Evropy až v 19. století a limeta se dostala do oblasti mírného klimatu Asie až v moderní době. Kolumbus přivezl řadu citrusů do Nového světa r. 1497 a Portugalci a Španěly byly rozšířeny po celém světě v průběhu jejich výprav v 16. století.

### Vinná réva

Také taxonomie vinné révy je poněkud umělá. V mírném pásmu bylo popsáno asi 60 druhů rodu *Vitis* a všechny jsou křížitelné. Existuje značný geografický překryv mezi výskytem druhů a mezidruhových hybridů. Mezidruhová hybridizace hraje důležitou roli v pěstování vinné révy. Domestikovaný druh *V. vinifera* L. vznikla přímo z přírodní populace *V. vinifera* subsp. *sylvestris*, ale jak se pěstování dostalo do nových oblastí, geny kulturních genotypů se kombinovaly s místními genotypy; vytvořil se tak lépe adaptovaný materiál.

Rod patří do čeledě *Vitaceae*. Primárně je dioecický, ačkoliv většina kulturních typů jsou hermafrodité. *Vitis* je v čeledi jedinečná v tom, že má 38 chromozomů ve srovnání s obvyklým počtem  $2n = 40$ , a její chromozomy jsou mnohem menší. *V. rotundifolia* Michaux, je jeden z několika druhů se 40 chromozomy a byla umístěna do samostatného rodu *Muscadinia*. Vysoký počet chromozomů *Vitis* je asi odrazem původní polyploidie v evoluci, ale skupina tvoří v mióze pravidelné bivalenty.

Pěstování révy vinné začalo ve Střední Asii kolem r. 6 000 před n.l. Zde stále existují divoké populace *V. vinifera*. Existují archeologické důkazy, že réva vinná byla pěstována v rozsáhlé oblasti Egejského moře, Mezopotámie a Egypta kolem r. 4 000 před n.l. Od samého začátku pěstování se réva vinná rozmnožovala řízkem a hřížením. Pěstování révy vinné se rozšířilo z Malé Asie a Řecka asi před 3 000 lety a kolem r. 2 500 před n.l. dorazila do Francie. Její pozdější rozšíření bylo těsně spjato s výrobou vína při vysvěcení křesťanů.

Réva vinná byla nejprve introdukována do Nového světa portugalskými a španělskými cestovateli. Evropská vinná réva se začala pěstovat v Kalifornii s klimatem podobným mediteránnímu v polovině 19. století. První úspěšné rozsáhlé pěstování révy vinné mimo Kalifornii byl 'Concord', který se objevil na východě Severní Ameriky, buď jako mutant přírodní révy vinné (*Vitis labrusca*) nebo jako hybrid s *V. vinifera*. Využíval se hlavně jako čerstvé ovoce a šťáva a dodnes se stále pěstuje. *V. rotundifolia* byla domestikována jak pro přípravu vína tak k jídlu kolonisty v Karolíně koncem 18. století. Původní druhy ze Severní Ameriky si našly cestu zpět do Evropy koncem 19. století, kdy bylo objeveno, že ji lze využít jako podnož v boji se škůdcem rodu *Phylloxera*. Současné problémy s padlím a *Phylloxera* dále vyžadují využívání divokých druhů ve šlechtitelských programech.

### Broskvoň

Broskvoň (*Prunus persica* (L.) Batsch) je nejrozšířenější druh důležitého rodu, který obsahuje slivoň švestku (*Prunus domestica* L.), meruňku obecnou (*Prunus armeniaca* (L.) Kostina), mandloň obecnou (*Prunus amygdalus* Batsch), třešeň ptačí (*Prunus avium* L.) a třešeň višň (*Prunus cerasus* L.).

Broskvoň patří do čeledě *Rosaceae* a podrodu *Amygdalus*. Většinou jsou cizosprašné v důsledku autoinkompatibility. Existuje alespoň 77 divokých druhů rodu *Prunus* a většina z nich se nachází ve střední Asii. Polyploidie je u tohoto rodu obvyklá, kulturní druhy jsou však diploidní s počtem chromozomů  $2n = 2x = 16$ .

Je známo pět druhů r. *Prunus*: *P. persica*, *P. davidiana*, *P. mira*, *P. kansuensis* a *P. ferganensis*. Všechny se vyskytují v Číně. Domestikované druhy jsou snadno křížitelné s původními populacemi *P. persica* a všemi dalšími divokými druhy. Úspěšní hybridy byli také vytvořeni mezi broskvoní a mandloní, meruňkou, švestkou a višní. Ve většině případů jsou vzdálení hybridy sterilní, ačkoli generace  $F_1$  po křížení broskvoně a mandloně je vysoce fertillní a lze ji využít jako podnož jak pro broskvoň tak pro mandloň.

Pěstování broskvoní pravděpodobně pochází ze západní Číny z divokých populací *P. persica*. Broskvoně se zmiňují v čínských zápiscích 4 000 let před n.l. a většina známé variability kulturních broskvoní byla zjištěna u čínských ras. Broskvoně dorazily do Řecka přes Persii asi r. 2 500 před n.l. a do Říma o 500 let později. Římané ji rozšířili po celé svoji říši. Na Floridu, do Mexika a Jižní Ameriky se dostala v polovině 16. století prostřednictvím španělských a portugalských cestovatelů. Broskvoně divoce rostly na jihovýchodě USA a v Mexiku, a dále se rozšířily po Severní Americe prostřednictvím Indiánů.

### Jahodník

Rod *Fragaria* patří do čeledě *Rosaceae*, podčeledě *Rosoideae*. Hlavní kulturní druh *Fragaria x ananassa* je oktoploid ( $2n = 8x = 56$ ) a je to mezidruhový hybrid. Původně se objevil jako náhodný hybrid v Evropě kolem r. 1750, kdy byly vysazeny rostliny *Fragaria chiloensis* z Chile vedle *Fragaria virginiana* z atlantského pobřeží Severní Ameriky. Oba divoké druhy jsou oktoploidní a převážně dioecické, ale tento znak byl selektivně odstraněn během šlechtění za posledních 75 let. Pohlaví je determinováno třemi alelami s různou dominancí (samičí > hermafroditní > samčí).

Evoluce oktoploidů není jasná. Diploidní, tetraploidní a hexaploidní druhy byly nalezeny v Evropě a Asii, ale oktoplidi se nacházejí pouze v Novém světě a na ostrově Iturup severovýchodně od Japonska. V Severní Americe se nachází pouze jediný diploidní druh *F. vesca*. Oktoplidi jsou AAA'A'BBB'B', přičemž *F. vesca* je jediný známý předek, ačkoli řada asijských druhů nebyla doposud zkoumána. Nejpravděpodobnější je původ oktoploida ze severovýchodní Asie; *F. vesca* se kombinoval s dalšími neznámými diploidy a polyploidy potom migroval přes Beringovu úžinu a rozšířil se po Severní Americe. Chilský *F. chiloensis* byl pravděpodobně ze Severní Ameriky zavlečen ptáky. Oktoplidi jsou zcela diploidizovaní, jedná se o amfidiploidy, na což ukazuje disomická dědičnost v izoenzymových lokusech.

*F. vesca* byla pravděpodobně pěstována ve starověkém Římě a Řecku a ve 14. století se *F. vesca*, *F. viridis* a *F. moschata* pěstovaly po celé Evropě. Jahodníky se nepohlavně množí stonkovými výhony – stolony, snadno se přesazují z divokých podmínek do zahrad. *F. chiloensis* byla domestikována alespoň před tisíci lety Indiány z Chile. *F. chiloensis* a *F. virginiana* nabývaly v Evropě na významu během 18. století. Koncem 18. století byly tyto druhy nahrazeny hybridem *F. x ananassa*. Pěstování v Severní Americe začalo kolem r. 1800 druhem *F. virginiana*, který byl vytlačen v polovině 19. století evropskými hybridními varietami *F. x ananassa*. V posledním století se pěstování jahodníku rozšířilo po celém mírném pásu světa.

### Zelenina

Pozn.: Význam zeleniny:

1. Je výborným zdrojem energie.

O přísun energie se stará pouze jediná sloučenina – glukóza, známá jako krevní cukr. Lidské tělo dokáže získat glukózu přeměnou téměř veškeré potravy včetně tuků a bílkovin.

Bezesporně nejlepším zdrojem energie jsou však sacharidy, obsažené právě v zelenině. Vysoký podíl jednoduchých cukrů (z potravin, které lze snadno přeměnit na glukózu, např. bílé mouky, cukru a bílé rýže) má na svědomí rychlý vzestup hladiny krevního cukru a může tak přispívat k nadváze; avšak u většiny druhů zeleniny to neplatí. Zelenina obsahuje většinou sacharidy složené, které musí nejdříve projít dlouhým procesem štěpení, aby je mohlo tělo využít jako zdroj energie. Podle posledních poznatků nemají odborníci na zdravou výživu proti stravě s vysokým obsahem složených sacharidů žádné výhrady. Nadále doporučují, aby až 60% celkového denního příjmu kalorií pocházelo ze sacharidů, zejména ze složených, které obsahují obiloviny, fazole a škrobovitá zelenina, např. kukuřice, hrášek, fazole, tykev a brambory.

2. je bohatá na vlákninu.

Je to rostlinná hmota, kterou tělo neumí rozštěpit. Na první pohled se zdá, že nepřináší žádný užitek. Opak je však pravdou. Vlákninu dělíme na dvě formy: rozpustnou a nerozpustnou – obě mají jedinečné příznivé účinky. Rozpustná vláknina se v těle smísí s vodou a spolu s potravou vytvoří objemnou gelovitou hmotu, která zpomaluje trávení a vstřebávání krevního cukru do krevního řečiště – výhodné zejména při cukrovce typu 2. Při průchodu trávicí soustavou na sebe váže tuky a cholesterol, což je zase přínosné pro srdce. Vláknina nerozpustná vytváří pocit sytosti a proto je důležitou součástí redukční diety. Pročišťuje trávicí soustavu, a přispívá tak k prevenci gastrointestinálních nemocí, např. divertikulózy a rakoviny tlustého střeva.

3. Dodává tělu hodnotnou bílkovinu.

Strava bohatá na různé druhy zeleniny, obilovin a luštěnin bez problémů zajistí přísun devíti esenciálních aminokyselin.

4. Neobsahuje téměř žádný tuk. Pomáhá tak při shazování kilogramů.

5. Dodává klíčové živiny.

Vitamíny, minerály, látky, které se účastní produkce hormonů nebo tvorby buněk imunitního systému, dohlíží na činnost mozku a nervové soustavy. Vápník a hořčík pro stavbu kostí a zubů, železo a draslík při krvetvorbě.

6. Pomáhá v prevenci a léčbě nemocí.

Fytochemické látky: Česnek a cibule obsahuje sloučeniny síry, např. allicin, které mají protirakovinné účinky, ale navíc snižují hladinu cholesterolu. V paprikách byly objeveny bioflavonoidy, které pomáhají neutralizovat volné radikály v krevním řečišti.

### **Košťáloviny**

Úžasně rozmanitý rod *Brassica* zahrnuje řepku setou (*B. napus* L., hybrid s *B. campestris*), řepice ozimá (*B. campestris* L.), černohořčici setou (*B. nigra* Koch), brukev hořčičnou (*B. juncea* (L.) Czern) a hořčici habešskou (*B. carinata*). Samotný druh *Brassica oleracea* (brukev zelná) obsahuje významné druhy zeleniny včetně hlávkového zelí, hlávkové kapusty, růžičkové kapusty, květáku, brokolice a kedlubny.

Diagram genomových vztahů u rodu *Brassica* byl poprvé publikován r. 1935. Předpokládá se, že *B. juncea* je hybridem *B. nigra* a *B. campestris*, *B. napus* je odvozena z *B. campestris* a *B. oleracea*, *B. carinata* je hybridem *B. nigra* a *B. oleracea*. Toto schéma bylo doloženo řadou důkazů, včetně uměle vytvořených hybridů, elektroforetickými spektry a molekulární analýzou jaderné a chloroplastové DNA, i genomickou *in situ* hybridizací. Dárce genomů A, B a C je pravděpodobně neznámý hexaploid, který byl reorganizován do osmi, devíti a deseti chromozomových základních sad *B. nigra*, *B. oleracea* a *B. rapa* prostřednictvím chromozomových fúzí a chromozomových aberací.

Prvním pěstovaným druhem *Brassica* byla pravděpodobně *B. campestris*, která se původně pěstovala kvůli oleji v semenech. Další druh *B. napus* byl také domestikován kvůli oleji v semenech, ale až ve středověku. Existuje jen nejasný důkaz o začátcích pěstování *B.*

*campestris* jako olejninu, ale pravděpodobně byla domestikována opakovaně asi před 4 000 lety z divokých populací v oblastech od mediteránu po Indii. *B. campestris* se objevila 3 000 let později v severní Evropě. Jak *B. campestris* tak *B. napus* upoutaly pozornost farmářů jako plevel v pšenici a dalších plodinách. Tyto dva druhy se volně křížili a jejich hybridy jsou dnes našimi nejvýznamnějšími olejninami.

Hlávková kapusta byla dalším druhem rodu *Brassica*, který se pěstoval. Řekové zaznamenali její pěstování již před 2 500 lety. Vznikla z *B. oleracea* subsp. *oleracea*, v oblasti podél pobřeží Středomoří, od Řecka po Anglii. V první fázi její domestikace došlo postupně ke snižování nahořklé příchuti, což způsobují glukosinoláty, které byly zjištěny ve vysokých koncentracích u divokých druhů. Další typ *B. oleracea* se objevil později, jakmile člověk začal aktivně selektovat na zvětšování velikosti různých částí rostlin. První typy zelí se pěstovaly nejdříve ve starověkém Římu a Německu před více než tisíci lety. Brokolice, květák a růžičková kapusta jsou výsledkem mnohem pozdějšího vývoje v průběhu posledních 500 let – květák v severní Evropě a brokolice ve východním Středomoří. Růžičková kapusta se poprvé objevila jako spontánní mutace ve Francii r. 1750.

Různé typy *B. oleracea* se vyvíjely selekcí na polymorfismus již existující u divoké *B. oleracea*, kromě růžičkové kapusty, jejímž základem je mutace. Toto demonstroval Buckman r. 1860 v Královské zemědělské společnosti v jižní Anglii, selekcí kultivarů podobných brokolici z divokých rostlin během několika generací. Květák je těsněji příbuzný brokolici, zatímco zelí je velmi blízce příbuzné kapustě. Jakmile se objevily nové typy r. *Brassica*, rychle se rozšířily po Evropě a v zemích Středomoří; ve vývoji nových typů plodin nepochybně hrála významnou roli také hybridizace. Helm r. 1963 podal důkaz, že *B. cretica* přispěla významně k vývoji kvěťáku. Palmer a kol. r. 1983 zjistili chloroplastovou DNA ve dvou populacích *B. napus*, která je pravděpodobně výsledkem nedávné introgrese cestou hybridizace s *B. oleracea* a *B. campestris*.

*B. nigra*, *B. juncea* a *B. carinata* byly také velmi brzy domestikovány, ale pravděpodobně následovaly až za řepkou setou a hlávkovou kapustou. Všechny hořčice byly nejprve využívány jako koření s výjimkou brukve hořčičné, která byla také využívána jako olejнина a jako bylina. Černohořčice setá je zmiňována v prvních písemných památkách jak Babylonie tak Indie a byla nalezena i v Malé Asii a Iránu. *B. juncea* rostla přirozeně od střední Asie po Himaláje a byla domestikována odděleně v Indii, Číně a Kavkazu. *B. carinata* vznikla v Etiopii, kde se překrývá výskyt jejích rodičovských druhů – divoké *B. nigra* a kulturní *B. oleracea*.

Pozn.: Brokolice, kapusta a obecně košťáloviny obsahují glykosinoláty s protirakovinnými účinky.

**Brokolice** patří mezi nejzdravější druhy zelené zeleniny. Je výborným zdrojem vápníku, vitamínu A a C; antioxidantu beta-karotenu, kyseliny listové, která snižuje riziko vzniku rakoviny a srdečních chorob, nerozpustné vlákniny a draslíku. Její výsadní postavení jí však zajišťují další fytochemické látky, které obsahuje. Patří mezi ně např. **dithiolthiony**, které mají protirakovinné účinky, **indoly**, které působí proti rakovinnému bujení, vyvolanému hormony, **isothiokyanáty**, které povzbuzují činnost protirakovinných enzymů a neutralizují vlivy či substance zodpovědné za vznik nádorů, kupříkladu kouření, dále **lutein**, jenž snižuje riziko rakoviny tlustého střeva a očních chorob, a konečně **sulforafan**, který hraje účinnou roli v prevenci rakoviny, protože stimuluje činnost protirakovinných enzymů.

**Květák** má vysoký obsah vitamínu C, kyseliny listové a fytochemických látek, např. indolů a isothiokyanátů. Indoly blokují hormony zodpovědné za vznik rakoviny prsu. Isothiokyanáty stimuluje činnost protirakovinných enzymů.

**Růžičková kapusta** obsahuje isothiokyanáty, indoly a sulforafan.

**Kapusta** obsahuje navíc lutein a zeaxantin, látky, které hrají určitou roli v prevenci degenerace makuly a některých typů rakoviny.



**Zelí** snižuje riziko rakoviny hormonálního původu, nádorů tlustého střeva a konečníku. Je zdrojem vitamínu C, kyseliny listové a karotenoidů.

### Dýně a tykve

Jednotlivé druhy Rod *Cucurbita* nejsou tak rozdílné jako *B. oleracea*, ale velká skupina byla domestikována. Dýně a tykve jsou *Cucurbita pepo*, *Cucurbita argyrosperma* (= *Cucurbita mixta*), *Cucurbita moschata* a *Cucurbita maxima*. Okurka patří do *Cucumis sativus*, zatímco meloun ananasový do *Cucumis melo* a meloun vodní do *Citrullus lanatus*. Dýně patří jak do *Lagenaria siceraria* tak do *Cucurbita ficifolia*. Tyto taxony jsou reprodukčně izolovány a liší se i v řadě molekulárních markerů.

Okurka setá má počet chromozomů  $2n = 14$ , ale všechny ostatní druhy mají  $2n = 22$  nebo 40. Vysoký počet chromozomů mnoha druhů tykví naznačuje, že mají polyploidní původ a to také bylo potvrzeno udaji izoenzymů.

Současná studia naznačují, že každý kulturní druh *Cucurbita* vznikl z odlišného planého taxonu v Novém světě, ale jejich předci nejsou známi. Druhy rodu *Cucurbita* byly mezi prvními domestikovanými druhy. Důkaz pěstování *C. pepo* pochází asi z r. 10 000 až 9 000 před n.l. (Střední Amerika), byl následován *C. argyrosperma* (jižní Mexiko r. 7 000 před n.l.), *C. moschata* (jižní Mexiko r. 7 000 před n.l.), *C. ficifolia* (Peru r. 5000 před n.l.) a *C. maxima* (Peru r. 4 000 před n.l.). Existuje také důkaz domestikace *Cucurbita ecuadorensis* v Ekvadoru před 10 000 až 12 000 lety. Řada z domestikovaných druhů byla nejdříve domestikována pro jejich jedlá semena a umělou selekcí se postupně měnily v dužnaté plody. Dýně a tykve byly důležitou součástí stravy Aztéků, Inků a Mayů a američtí Indiáni je rozšířili po Severní Americe. Zatímco většina tykví byla introdukována do oblastí dnešních USA, domestikované *C. pepo* mělo nezávislý původ na východě Severní Ameriky. Do Evropy a Asie se různé druhy *Cucurbita* dostaly po objevení Nového světa.

Všechny další plodiny tykvovitých pocházejí ze Starého světa. Okurek *C. sativus* ( $2n = 14$ ) byl domestikován v Indii a Číně před 3 000 až 4 000 lety; jejich předek není znám. Jedním možným kandidátem je *C. sativa* var. *hardwickii* nalezená v divočině Asie. Další čínský druh *Cucumis hystrix* Chakr. Je morfologicky podobný okurku, ale má odlišný počet chromozomů a odlišná izoenzymová spektra. Meloun ananasový *C. melo* ( $2n = 24$ ) přišel z východní tropické Afriky a vodní meloun *C. lanatus* ( $2n = 22$ ) pochází ze střední Afriky. Oba byly domestikovány v recentní historii z existujících druhů stejného jména.

Pozn.: Tykev je výborným zdrojem beta-karotenu, draslíku, vitamínu B<sub>6</sub>, vitamínu C a luteinu. Obsahuje hodně rozpustné vlákniny, která snižuje hladinu cholesterolu, dále thiamin, jež posiluje činnost mozku, hořčík, s příznivými účinky při alergiích, srdečních onemocněních a ledvinových kamenech.

### Papriky

Papriky patří do čeledě *Solanaceae*. Existuje pět kulturních a více než 20 divokých druhů, které mají stejný počet chromozomů  $2n = 2x = 24$ . Spektra markerů RFLP a RAPD jsou ve shodě s klasickou morfologickou a cytologickou klasifikací. Nejrozšířenější kulturní druh je *Capsicum annuum* L., který obsahuje řadu různých typů jak sladkých tak pálivých paprik. Pěstují se po celém světě. Další druhy *Capsicum baccatum* L., *Capsicum frutescens* L., *Capsicum chinense* Joeg. a *Capsicum pubescent* Ruiz et Pav, se využívají hlavně jako koření a pěstují se především v Jižní Americe a také v Africe.

Hlavní část evoluce rodu *Capsicum* pravděpodobně nastala v jižní a střední Bolívii. Primitivní typy pravděpodobně migrovaly z oblasti And dolů do oblasti Amazonky a v průběhu tohoto šíření se specializovaly. Cytogenetická studia naznačila, že diferenciaci některých druhů byla spojena s malými chromozomovými aberacemi, ačkoli hybridy s různou úrovní fertility lze získat mezi většinou kulturních druhů a řadou divokých typů. *C. pubescent*



je druhem izolovaným od zbylých. Všechny druhy jsou kompatibilní, ačkoli mnoho divokých druhů je cizosprašných v důsledku heterostylie nebo autoinkompatibility.

Papriky se původně pěstovaly na několika izolovaných lokalitách v Americe. Několik tisíc let staré zbytky *C. annuum* byly nalezeny v Tehuacanu, v Mexiku, ale to asi byly divoké rostliny. Nejstarší domestikace proběhla více než 4 000 let před n.l. v Mexiku a Jižní Americe. *C. baccatum* bylo domestikováno v Bolívii, nejstarší zbytky byly nalezeny podél pobřeží Peru v době 5 000 až 4 000 let před n.l. *C. chinense* pocházelo z nížin Brazílie a rozšířilo se do Peru asi 3 000 až 2 000 let před n.l.

Kdysi se předpokládalo, že pět kulturních forem vzniklo z jednoho předka, ale dnes většina vědců předpokládá, že vznikly alespoň tři evoluční linie vedoucí ke kulturním taxonům. *C. annuum*, *C. baccatum* a *C. pubescent* jsou příliš rozdílné druhy, než aby vznikly ze stejného předka v průběhu posledních 2 000 až 3 000 let. Existuje divoká forma *C. baccatum* subsp. *baccatum*, která je velmi podobná kulturnímu *C. baccatum* var. *pendulum*. Kulturní *C. pubescent* vykazuje těsný vztah s divokými druhy *C. eximium*, *C. cardenasii* a *C. tovari*. *C. annuum* var. *annuum*, *C. chinense* a *C. frutescens* mají asi společného předka, kterým je *C. annuum* var. *aviculare*. Většina změn souvisejících s domestikací zahrnuje velikost a barvu plodů, společně s posunem od cizosprašnosti k samosprašnosti.

Podobně jako mnoho dalších plodin z Nového světa poznali Evropané papriky z Kolumbových zámořských cest, ale získaly si pouze mírnou oblibu. Papriky se ve větší míře rozšířily mezi lidmi v Severní Americe a Africe v posledních několika stoletích.

Pozn.: Papriky jsou zdrojem vitamínu C, červené papriky obsahují karotenoidy lutein a zeaxantin, které snižují riziko ztráty zraku ve vyšším věku, způsobené degenerací makuly, šedým zákalem a některými druhy rakoviny. Pálivé papriky jsou bohaté na kapsaicin, který se užívá zevně na zmírnění bolesti a zánětu, a snižuje tvorbu cholesterolu. Obsahují chlorofyl, rostlinné barvivo, jež patrně potlačuje negativní vlivy karcinogenů z okolního prostředí.

## Rajče

Rod *Lycopersicon*, rajče, patří do čeledě *Solanaceae*. Existuje devět divokých druhů rozšířených ve Střední a Jižní Americe. Divoká forma *L. esculentum* var. *cesasiforme*, nalezené v Mexiku, Střední Americe a Jižní Americe, je pravděpodobně předkem domestikovaného druhu. Asi neexistují žádné strukturní rozdíly chromozomů separující různé druhy; *L. esculentum* je s různou úspěšností křížitelné se všemi dalšími druhy. Většina druhů je autoinkompatibilních s výjimkou *L. esculentum* a *L. pimpinellifolium*, které jsou autofertilní s různým podílem cizosprašnosti.

Mexiko je místem první domestikace rajčete. Izoenzymové údaje naznačují, že var. *cesasiforme* by mohla pocházet z oblasti Ekvádoru a Peru a potom se rozšířila do Mexika. Druhotným místem domestikace by mohly být Andy. Existuje také domněnka, že první mexické domestikované typy se dostaly do Jižní Ameriky, kam byly introdukovány společně s rasami *L. pimpinellifolium*.

Původní doba domestikace není známa, ale rajče se již pěstovalo, když evropští dobyvatelé dorazili do Mexika a Ameriky. Severoamerická a evropská rajčata pravděpodobně přišla z Mezoameriky, protože jsou více podobná mexickým typům než jihoamerickým. Strach z toxicity zpočátku zpomalil šíření rajčat po Evropě až do začátku 19. století. V Severní Americe se rajče uchytilo o několik desetiletí později.

Pozn.: Rajčata a produkty z nich (kečup, šťáva, protlak, pyré) obsahují hojné množství beta-karotenu, který má protirakovinné účinky, vitamínu C, jenž posiluje imunitu. Jsou zdrojem karotenu lykopenu, který neutralizuje škodlivé účinky volných radikálů, pomáhá snižovat riziko infarktu a rakoviny prostaty, kyseliny kávové a ferulové, jenž zvyšují produkci protirakovinných enzymů. Obsahuje také řadu polyfenolů, které hrají roli v prevenci rakoviny.

## **Přadné plodiny a olejniny**

### **Bavlník**

Rod *Gossypium* patří do čeledě *Malvaceae*. Obsahuje 39 diploidních ( $2n = 2x = 26$ ) a šest alotetraploidních ( $2n = 4x = 52$ ) druhů. Čtyři druhy bavlníku jsou kulturní: diploidi *G. herbaceum* a *G. arboreum*, které mají genom A, a tetraploidi *G. hirsutum* a *G. barbadense*, které mají genomy A a D. Vysoký počet chromozomů tzv. diploidů společně s duplikací DNA naznačuje jeho polyploidní počátky.

Původ různých typů bavlníku se stále diskutuje, ale současné molekulární výsledky jej objasňují. *G. arboreum* bylo dlouho považováno za odvozené od *G. herbaceum*, ale tyto dva druhy jsou tak odlišné geneticky, že je vysoce pravděpodobné, že divergovaly před domestikací. Předek kulturního *G. herbaceum* může být *G. herbaceum* subsp. *africanum*; předek *G. arboreum* zůstává neznámý.

Extenzivní cytologická a genetická data naznačují, že předky tetraploidů (AADD) jsou blíže příbuzné *G. raimondii* (DD) a *G. herbaceum* (AA). Avšak tyto dva druhy se nacházejí na různých kontinentech, z čehož vyplývají dohady, jak se jejich předci křížili. Předpokládá se, že původ genomu A je v Africe a Asii a potom se rozšířil do Ameriky přes Tichý oceán, spíše než přes Atlantik. To dává smysl, protože druhy s genomem D se nacházejí v západní části Nového světa. Pravděpodobně vznikly v severozápadním Mexiku a potom se rozšířily do Peru.

Diploidní druhy mají dlouhou historii pěstování alespoň 5 000 let před n.l. *G. herbaceum* jako první zdomácnělo v Arábii a Sýrii, zatímco pěstování *G. arboreum* pravděpodobně začalo v Indii. *G. arboreum* začalo převládat po celé Africe a Asii, dokud nebylo v průběhu posledních sta let nahrazeno tetraploidy. V současné době se *G. arboreum* pěstuje pouze v omezeném rozsahu v Indii, a pěstování *G. herbaceum* je pouze roztroušené v Africe a Asii.

Důkaz pěstování tetraploidů spadá až do starověku. Bavlníkové paličky a vlákna zdomácnělého *G. barbadense* byly nalezeny v pobřežní oblasti středního Peru kolem r. 4 500 před n.l. Nejstarší důkazy pěstování *G. hirsutum* byly nalezeny v Mexiku z doby kolem 5 500 před n.l., ačkoli pravděpodobně nepředstavují úplně nejstarší zdomácnělé pozůstatky. Na základě spekter RFLP je poloostrov Yucatan prvním místem domestikace *G. hirsutum*.

Španělští a portugalské kolonisté a obchodníci rozšířili tetraploidy do Španělska, Afriky a Indie přes Kubu a Brazílii. *G. hirsutum* bylo introdukováno na jihovýchod USA v polovině 18. století z Mexika. *G. barbadense* dorazilo do Karolíny a Georgie z Jižní Ameriky koncem 18. století. *G. hirsutum* nyní představuje asi 95% světového pěstování plodiny, zatímco *G. barbadense* zaujímá 4%.

### **Podzemnice olejná**

Výskyt rodu *Arachis* (leguminózy) je omezen na Jižní Ameriku a tvoří jej desítky druhů v sedmi sekcích. Pěstují se po celém světě v teplých mírných a tropických oblastech. Různé druhy jsou většinou samosprašné, ale značná část je také křížitelná. Centrum diverzity je Bolívie podobně jako u paprik. Většina druhů jsou diploidi  $2n = 2x = 20$ , ale existují alespoň dva alotetraploidi s  $2n = 2x = 40$  včetně kulturního *Arachis hypogea* L. a divokého *Arachis monticola* Krop. et Rig.

Kulturní podzemnice olejná byla pravděpodobně odvozena z divokého tetraploida *A. monticola*, který je původní v severozápadní Argentině, a je s ní volně křížitelný. Dlouho se předpokládalo, že nejpravděpodobnějšími diploidními předky jsou *A. cardenasii* a *A. batizocoi*, ale nedávné molekulární a cytogenetické údaje naznačily, že předci jsou mnohem

těsněji příbuzní s *A. duranensis* a *A. ipaensis*. *A. duranensis* má genom A, zatímco *A. ipaensis* má genom B.

Nejstarší archeologické nálezy podzemnice olejně pocházejí z Peru o doby 5 000 až 4 000 let před n.l. avšak jejich předek je mnohem starší a jejich pěstování začalo v Bolívii, kde byly selektovány mnohem robustnější typy z *A. monticola*. Během 1 500 let se podzemnice olejná rozšířila po Jižní Americe, v oblasti Karibiku a v Mexiku. Španělští cestovatelé ji dovezli z Mexika do východní Asie, a portugalská námořníci ji přivezli do Afriky z Brazílie. Do Indie a Severní Ameriky se dostaly první rostliny z Afriky v 17. století.

### **Slunečnice**

Dva druhy *Helianthus* jsou kulturní; slunečnice *H. annuus* L. a jeruzalémský artyčok *H. tuberosum* L. Slunečnice se pěstuje převážně jako olejnina, zatímco jeruzalémský artyčok má mnohem omezenější využití jako hlíznatá rostlina – okopanina. Rod *Helianthus* patří do čeledě *Asteraceae*, která se dělí na čtyři sekce. *H. annuus* patří do sekce *Annui*, jejíž 13 druhů je lokalizováno v západní části USA. Všechny jsou popsány jako diploidi, ale cytologie naznačuje, že jde pravděpodobně o původní polyploidy. Slunečnice je křížitelná s většinou druhů ze sekce, i když hybridy mají sníženou fertilitu.

Slunečnice byla sklízena původními obyvateli obývajícími západ USA. Byla introdukována kočovnými kmeny do střední USA, kde byla poprvé zcela domestikována. Biochemické a molekulární důkazy naznačují, že současné kultivary vznikly z relativně malého počtu genotypů. Přesná doba vzniku není známá, ale odhad je 2 000 až 3 000 let před n.l.. Pěstování slunečnice předcházelo příchodu kukuřice, bobu a dýně z Mexika.

V době, kdy se Evropané dostali do Nového světa, pěstovala se slunečnice v širokém pásu od Mexika po jižní Kanadu. Evropané přivezli slunečnici do Španělska v 16. století z Mexika. Oblíbenost slunečnice jako potravinové rostliny v Evropě velmi pomalu, dokud se nedostala do Ruska, kde se rychle stala důležitou olejninou. Její oblíbenost postupně zaznamenala obrovský rozmach, protože nebyla na seznamu olejnin zakázaných v určitých svatých dnech.

## Přehled center původu kulturních rostlin

### Východoasijské centrum

Východoasijské centrum zahrnuje povodí velkých řek Číny a Korejský poloostrov. Do této oblasti umístil Vavilov centrum původu následujících kulturních plodin: ječmen čtyřřadý (*Hordeum vulgare*, subsp. *tetrastichon*), oves setý (*Avena sativa*, var. *dienensis*), pohanka (*Fagopyrum esculentum*), proso (*Panicum miliaceum*), soja (*Glycine max*), fazol zahradní (*Phaseolus vulgaris*), čínské zelí (*Brassica chinensis*) a další druhy rodu *Brassica*, z ovocných dřevin různé druhy rodů *Pyrus*, *Malus* a *Prunus*, dále pomerančovník síťkovaný (mandarinka - *Citrus reticulata*), pomerančovník královský (*Citrus nobilis*), čajovník čínský (*Thea chinensis*), mák snodárný (*Papaver somniferum*) a některé druhy zeleniny jako např. cibule hlíznatá (*Allium tuberosum*), česnek čínský (*Allium macrostemon*) a další.

### Indické centrum

Indické centrum zahrnuje indický subkontinent a přilehlé hornaté oblasti Nepálu a Číny. Významné plodiny tohoto centra jsou rýže (*Oryza sativa*), čirok (*Sorghum bicolor*), okurka (*Cucumis sativus*), ředkev setá (*Raphanus sativus* var. *mongri*), salát indický (*Lactuca indica*), mangovník (*Mangifera indica*), citroník (*Citrus limon*), datlovník (*Phoenix sylvestris*), cukrová třtina (*Saccharum officinarum*), hořčice (*Brassica juncea*), bavlník (*Gossypium arboreum*), konopí indické (*Cannabis indica*), kmín římský (*Cuminum cyminum*) a další.

### Indočína

Z tropické oblasti Indočíny pochází zázvor (*Zingiber officinale*), banánovník (*Musa x sapientum*, *Musa x paradisiaca*, *Musa x cavendishii*), mangovník (*Mangifera caesia*, *M. odorata*, *M. foetida*), kokosovník (*Cocos nucifera*), cukrová třtina (*Saccharum officinarum*), pepřovník černý (*Piper nigrum*) a další.

### Středoasijské centrum

Středoasijské centrum zahrnuje hornaté oblasti severozápadní Indie, Pákistánu, Afghánistánu, Tádžikistánu a Uzbekistánu. Je významné zejména jako centrum původu významných obilovin, luštěnin a zeleniny. Patří sem především pšenice setá (*Triticum aestivum*), pšenice okrouhlá (*Triticum sphaerococcum*), žito (*Secale cereale*), hrách setý (*Pisum sativum*), čočka setá (*Lens esculenta*), bob obecný (*Faba vulgaris*), meloun (*Cucumis melo*), vodnice (*Brassica rapa*, var. *rapa*), mrkev (*Daucus carota*), cibule kuchyňská (*Allium cepa*), česnek (*Allium sativum*), špenát (*Spinacia oleracea*), z ovocných dřevin meruňka (*Armeniaca vulgaris*), réva vinná (*Vitis vinifera*), ořešák vlašský (*Juglans regia*) a další.

### Předoasijské centrum

Předoasijské centrum leží v oblasti malé Asie, Zakavkazí, Íránu a sahá až do hornatých částí Turkménie. Je bohatým genetickým zdrojem obilovin, píceňin a zelenin: pšenice jednozrnka



(*Triticum monococcum*), pšenice tvrdá (*Triticum durum*), pšenice naduřelá (*Triticum turgidum*), pšenice špalda (*Triticum spelta*) a další polokulturní a kulturní druhy pšeníc jako *T. turanicum*, *T. carthlicum*, *T. timopheevi*, *T. macha*, *T. vavilovii*, ječmen dvouřadý (*Hordeum vulgare* conv. *distichon*), žito (*Secale cereale*), oves setý (*Avena sativa*), oves byzantský (*Avena byzantina*), čočka (*Lens culinaris*), hrách setý (*Pisum sativum*), vojtěška (*Medicago sativa*), vikev setá (*Vicia sativa*), vikev panonská (*Vicia pannonica*), okurka (*Cucumis sativus*), tykev (*Cucurbita pepo*), mrkev (*Daucus carota*), cibule kuchyňská (*Allium cepa*), pór (*Allium porrum*), petržel (*Petroselinum crispum*), locika salátová (*Lactuca sativa*), hrušeň (*Pirus communis*), jabloň (*Malus pumila*), meruňka (*Armeniaca vulgaris*), réva vinná (*Vitis vinifera*).

### Středomořské centrum

Mediterránní (středomořské) centrum zahrnuje oblasti přiléhající ke Středozemnímu moři, tj. evropské, asijské i africké pobřeží. Je to důležité centrum luštěnin, zelenin a píce: čočka (*Lens culinaris*), hrách setý (*Pisum sativum*), brukev zelná (*Brassica oleracea*), petržel (*Petroselinum crispum*), tuřín (*Brassica napus*), locika salátová (*Lactuca sativa*), celer (*Apium graveolens*), chřest (*Asparagus officinalis*), jetel plazivý (*Trifolium repens*), jetel inkarnát (*Trifolium incarnatum*), vikev setá (*Vicia sativa*), hořčice bílá (*Sinapis alba*), řepka olejná (*Brassica napus* var. *Napus*), dále rostliny používané jako koření, především kmín (*Carum carvi*), anýz (*Pimpinella anisum*), fenykl (*Foeniculum vulgare*), šalvěj lékařská (*Salvia officinalis*), máta peprná (*Mentha piperita*) aj. Kromě toho sem patří také některé obiloviny jako pšenice dvouzrnka (*Triticum dicoccum*) a především je to hlavní centrum původu řepy (*Beta vulgaris*).

### Etiopské centrum

I když je etiopské centrum poměrně malé, je to bohatý genový zdroj obilovin, zejména různých barevných forem ječmene (*Hordeum vulgare*), dále sem patří čirok (*Sorghum bicolor*), různé druhy rodu *Triticum*, len setý (*Linum usitatissimum*), kávovník arabský (*Coffea arabica*) atd.

### Jihomexické a středoamerické centrum

Jihomexické a středoamerické centrum je především oblastí původu kukuřice (*Zea mays*), různých druhů paprik (*Capsicum annum*, *C. frutescens*, *C. pubescens*), mnoha druhů fazolu (*Phaseolus vulgaris*, *P. coccineus*, *P. lunatus*, *P. acutifolius*), kakovníku (*Theobroma cacao*), tabáku setého (*Nicotiana rustica*) a dalších.

### Jihoamerické centrum

Jihoamerické centrum (oblast Peru) je střediskem původu různých druhů rodu *Solanum*, dále rodu *Phaseolus*, pochází odtud rajče (*Lycopersicon esculentum*), tykev obrovská (*Cucurbita maxima*), tabák (*Nicotiana tabacum*) ale také laskavec ocasatý (*Amaranthus caudatus*) a merlík chilský (*Chenopodium quinoa*). Z chilské části dále pochází podzemnice olejná (*Arachis hypogea*) a z brazilské části kaučukovník (*Hevea brasiliensis*).

## Charakteristické rysy genových center

Existuje mnoho kulturních rostlin, které projevují vysokou variabilitu v několika centrech. Např. kulturní ječmen se vyskytuje v četných formách ve východoasijském, středoasijském a předoasijském centru, ale také v Etiopii a v oblasti Středomoří. Příčinou tohoto jevu může být to, že kulturní formy vznikly v různých centrech nezávisle na sobě ze stejných nebo blízké příbuzných druhů. Druhým důvodem rozšíření některých kulturních druhů ve více centrech je introdukce kulturních forem do jiných oblastí, které se potom staly pro daný druh sekundárními genovými centry. Vznik sekundárních genových center je zřejmý zvláště tam, kde se v Euroasii vytvořila centra variability rostlin pocházejících nepochybně z Ameriky. Je to například rozšíření druhu *Phaseolus vulgaris* ve východoasijském centru. Další příklad sekundárního genového centra je rozšíření tykve (*Cucurbita pepo*) v přední Asii.

U některých rostlin se v různých genových centrech vyvinuly různé formy. Např. len se v přední Asii vyvinul v drobnosemenný len přadný, zatímco v oblasti Středomoří je rozšířen velkosemenný len olejný. Pro středomořské centrum je charakteristické, že četné druhy jsou zde zastoupeny zvláště vzrostlými a velkosemennými formami, ve východoasijském centru se zase často objevují u obilovin formy s nahými obilkami a pro etiopské centrum jsou typické velmi rané formy pšenice, ječmene, čočky a vojtěšky.

Podle Vavilova je primární genové centrum charakteristické tím, že se zde vedle kulturní formy vyskytuje i planý druh, nebo plané druhy, z nichž kulturní druh vznikl. Dále je charakteristické, že se zde vyskytují i velmi primitivní polokulturní formy tohoto druhu. U planých druhů je charakteristické, že většina znaků se dědí dominantně, zatímco u kulturních druhů, které z planých vznikaly mnohými postupnými mutacemi, se mnoho znaků dědí recesivně. Primární genová centra jsou dále charakteristická tím, že ve středu převládají genotypy s většinou dominantních alel, zatímco směrem k periférii areálu přibývá recesivních alel. Jinými slovy, ve středu oblasti nacházíme plané druhy a nejprimitivnější kulturní formy, zatímco na okrajích areálu se vyskytují progresivnější kulturní formy.

Rozšiřuje-li se rostlina ze své původní oblasti ve středu genového centra směrem k periferním částem, musí nutně nastat v genových oblastech osídlení ochuzení genové skladby genetickým driftem. Kulturní rostlina se do nových areálů rozšiřuje vždy jen nepatrnou částí své původní populace, která samozřejmě může obsahovat také malou část genového fondu populace. Na perifériích přecházejí genová centra často z hornatých oblastí do rovin se stejnými a jednotvárnými klimatickými a edafickými podmínkami, a tak mají subpopulace, které sem pronikly, jen malou naději na obnovu původní bohatosti forem. Dospěje-li však taková populace do jiného genového centra, ocitne se pod vlivem sil, které podporují vznik rozmanitých forem a v krátké době se zde pro daný druh vytvoří nové sekundární genové centrum.

Na vznik genových center kulturních rostlin mělo mimo klimatických a edafických podmínek vliv také to, že leží v oblastech, kde se rozvíjely nejstarší lidské kultury. V těchto oblastech je tedy pěstování kulturních rostlin starší než kdekoliv jinde, takže se zde mohly nashromáždit bohaté genové fondy. To však není jedinou příčinou rozmanitosti forem v těchto areálech. Mnohem důležitější bude také to, že zde zůstalo zemědělství a zahradnictví na velmi primitivní úrovni, bez organizovaného semenářství a moderního šlechtění rostlin. Zavádění moderních výkonných odrůd zemědělských plodin do těchto oblastí postupně vytlačuje původní krajové formy, proto je nutné zachránit nesmírné bohatství genů, které zde za

tisíciletí vzniklo, zakládáním genových bank. Jako první si tuto nutnost uvědomil právě Nikolaj Ivanovič Vavilov a shromáždil v Leningradě (dnešním Sankt Petersburgu) bohatou sbírku druhů a forem kulturních rostlin.