Jindřich Chrtek a spoluautoři

Mají se vzácné druhy rostlin bát křížení s hojnějšími příbuznými? I. Kopřiva z hloubi lužního lesa

Mezidruhové křížení je proces, na který můžeme nahlížet z mnoha různých úhlů. Může jít o vcelku bezvýznamný vznik ojedinělých hybridních sterilních jedinců v populacích rodičovských druhů, ale na druhou stranu i o významnou cestu vedoucí k evolučním novinkám. Někdy i ke vzniku nových druhů, a to v případě, kdy se alespoň zčásti plodným hybridním jedincům podaří se reprodukčně oddělit od rodičovských rostlin a vytvořit vlastní novou linii. Nyní se ale budeme věnovat křížením mezi vzácnými, ohroženými a mizejícími druhy rostlin a jejich blízce příbuznými hojnějšími druhy a pokusíme se zhodnotit známé i možné důsledky pro už nyní málopočetné a z řady různých důvodů ohrožené populace vzácných druhů. V prvním dílu se zaměříme na jeden z nejvzácnějších druhů naší květeny, diploidní kopřivu lužní (*Urtica kioviensis*), která v současné době u nás roste pouze v lužních lesích na dolní Svratce a v oblasti soutoku Moravy a Dyje na nejjižnější Moravě, vždy společně s mnohem častější a obecně známou kopřivou dvoudomou (*U. dioica*, diploidní i tetraploidní), se kterou se bez větších obtíží může křížit.

Rozlišení kříženců obou druhů výše zmíněných kopřiv pouze na základě jejich vzhledu (morfologických znaků) není vždy jednoduché a spolehlivé, pro zjištění rozsahu křížení jsme si proto vzali na pomoc metodu průtokové cytometrie a v omezené míře i molekulární markery. A aby to nebylo jednoduché, narazili jsme tu jak na křížení na stejné ploidní úrovni (diploidní kopřivy lužní s diploidní k. dvoudomou) za vzniku diploidních hybridů, tak i na křížení mezi diploidní kopřivou lužní a tetraploidní k. dvoudomou za vzniku triploidních hybridů. Teď už zbývá jen uvažovat o důsledcích těchto křížení pro kopřivu lužní…

Významný evoluční proces, ale i nebezpečí pro vzácné druhy

Mezidruhové křížení je u cévnatých rostlin poměrně běžné. Probíhá nejméně u 25 % druhů, patřících ale pouze k 6–16 % rodů, takže zdaleka není v rostlinné říši rovnoměrně rozšířené. Může k němu přitom docházet mezi druhy se stejnou ploidií (stejným počtem chromozomových sad) a pak jej označujeme homoploidní křížení, ale i mezi druhy s různou ploidií, nejčastěji mezi diploidy (rostlinami se dvěma sadami chromozomů) a tetraploidy (se čtyřmi sadami chromozomů), pak hovoříme o heteroploidním křížení. Výsledkem úspěšného křížení je první generace hybridů. Tím ale celý příběh mnohdy nekončí, naopak spíše začíná.

1

Genom hybridů je tvořen sadami chromozomů od geneticky odlišných rodičů, a párování chromozomů během meiózy je proto často nepravidelné nebo k němu vůbec nedochází. Zcela sterilní hybridi, kteří nejsou schopni tvořit ani vaječné buňky, ani vitální pyl, nemají evoluční potenciál a představují z evolučního pohledu „slepou uličku“ (mohou se ale udržovat nepohlavním množením, např. oddenky nebo nadzemními výběžky). Alespoň částečně fertilní hybridi však mají možnost záchrany, a dokonce mohou přispět ke genovému toku v rámci populace, a to i na meziploidní úrovni. Díky vyšší tvorbě neredukovaných gamet ve srovnání s nehybridními rostlinami mohou splynutím neredukované a redukované gamety diploidů vznikat triploidi a z triploidů dále tetraploidi. Tím se vyřeší několik problémů najednou. Tetraploidi mají větší fertilitu a současně se mohou reprodukčně izolovat od původních diploidních rodičovských druhů (křížením s diploidy vznikají obvykle sterilní triploidní rostliny), což může vést až ke vzniku samostatných alotetraploidních druhů (rostliny mají čtyři sady chromozomů, které pocházejí od dvou různých rodičovských druhů).

Na hybridizaci je ale možné pohlížet i z úplně jiného úhlu – jako na možné ohrožení většinou málopočetných populací vzácných druhů. Ty jsou přitom často ohrožené i zánikem nebo změnou vhodných stanovišť, omezenou genetickou variabilitou v mnoha případech spojenou s malým počtem jedinců a dalšími vlivy. Nově vzniklé hybridní rostliny mohou být díky kombinaci alel od dvou různě adaptovaných druhů v daném prostředí biologicky zdatnější a začít postupně vytlačovat rostliny rodičovských druhů. Pokud je kříženec navíc fertilní, může docházet i ke zpětným křížením s rostlinami rodičovských druhů. Vzniká tak mozaika zahrnující rostliny rodičovských druhů a hybridní rostliny s různými kombinacemi genů (primární hybridy a křížence primárních hybridů s rodičovskými rostlinami, někdy nazývané introgresanti), které se často říká hybridní roj. V případě rozsáhlejšího a dlouhodobějšího křížení pak mohou rodičovské druhy na lokalitě zcela vymizet (v angličtině genetic swamping). Ohrožující ale může být i křížení, jehož produktem jsou sterilní nebo málo plodní hybridi. Soutěží s rodiči o místo, zdroje (např. vodu, světlo) i třeba opylovače. Populace rodičovských druhů se investováním do sterilního hybridního potomstva oslabují a nevzniká dostatek fertilních potomků pro udržení a obnovu čistých populací (demographic swamping).

Mezidruhové křížení probíhalo vždy, vlivem lidské činnosti se ale jeho rozsah zvětšuje. Mnohé původní i nepůvodní druhy se šíří a dostávají se do kontaktu s populacemi příbuzných vzácných druhů. Člověk v krajině vytváří sekundární biotopy, které umožňují setkání druhů z původně odlišných nik. Může však docházet i k toku genů mezi pěstovanými kulturními rostli-

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2024. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

1 Přírodní rezervace Plačkův les a říčka Šatava blízko Pouzdřan a Vranovic na jižní Moravě, lokalita vzácné kopřivy lužní (*Urtica kioviensis*, na snímku)
2 a 3 Plně kvetoucí kopřiva dvoudomá (*U. dioica*, obr. 2) a k. lužní v pozdní terestrické fázi (3). Rozdíly mezi oběma druhy jsou popsány v textu.
4 a 5 Kopřiva dvoudomá (obr. 4) má na rubu listů aspoň roztroušené jednoduché chlupy, zatímco kopřiva lužní (5) na rubu listů žádné jednoduché (nežahavé) chlupy nemá.

nami a jejich blízce příbuznými, planě rostoucími druhy. Krajním případem je pak tok genů z geneticky modifikovaných plodin především do polních plevelů. Ty mohou díky tomu potenciálně získat vlastnosti zvyšující jejich úspěšnost a možnost šíření, s velkými ekonomickými dopady. V tomto a v následujících dvou příspěvcích se zaměříme na hybridizaci mezi vzácnými a běžnějšími původními druhy v České republice a na Slovensku, zvláště ve vztahu k ohrožení a možné ochraně vzácných druhů.

Křížení mezi vzácnými a běžnými druhy – co je největší nebezpečí?

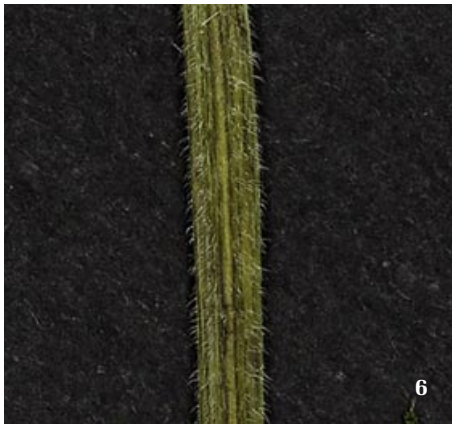
Dosavadní poznatky o hybridních zónách (místech nebo územích společného výskytu dvou či více druhů, kde dochází k jejich křížení) mezi vzácnými a běžnějšími druhy ukazují jejich ohromnou rozmanitost. Již dříve jsme zmínili, že hybridizace může probíhat mezi druhy na stejné ploidní úrovni i mezi druhy s odlišnou ploidií. Zejména z pohledu ochrany vzácných druhů je velmi významný evoluční potenciál hybridů, který můžeme předpovídat na základě jejich fertility, resp. sterility. Nejjednodušší případ představují sterilní hybridi, případně hybridi s významně omezenou plodností, kteří se už neúčastní zpětných křížení s rodiči ani se nekříží mezi sebou. Tito hybridi jsou častější u heteroploidního křížení, v případě křížení mezi diploidy a tetraploidy jde obvykle o sterilní triploidy.

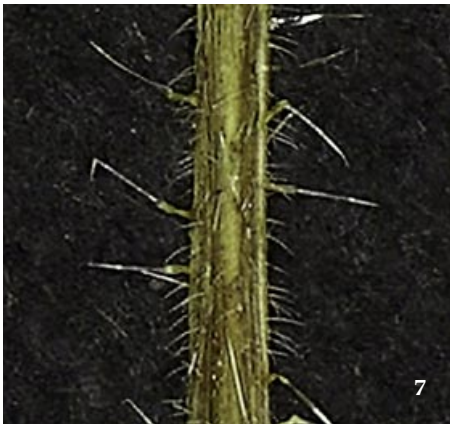
Na našem území může být takovým případem křížení mezi rožcem kuřičkolistým (*Cerastium alsinifolium*), endemitem hadců ve Slavkovském lese v západních Čechách, a běžným r. rolním (*C. arvense*), nebo mezi hvozdíkem písečným českým (*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*), známým pouze z jedné lokality u Roudnice nad Labem, a v okolí poměrně běžným h. kartouzkem (*D. carthusianorum*). Mnohem větší nebezpečí pro malé populace vzácných druhů jsou fertilní hybridi, kteří stojí u vzniku často rozsáhlých hybridních rojů, v nichž se mohou rodičovské rostliny zcela „rozpustit“. Příkladem mohou být hybridní zóny mezi vzácnou třešní křovitou (*Prunus fruticosa*) a pěstovanou višní obecnou (*P. cerasus*) ve střední Evropě. Na horských loukách v Krkonoších pak byla zjištěna a podrobně zkoumána hybridizace a tvorba hybridních rojů mezi původní violkou žlutou sudetskou (*Viola lutea* subsp. *sudetica*) a v. trojbarevnou (*V. tricolor*), zavlečenou do vyšších poloh podél cest zpevňovaných vápencovým štěrkem.

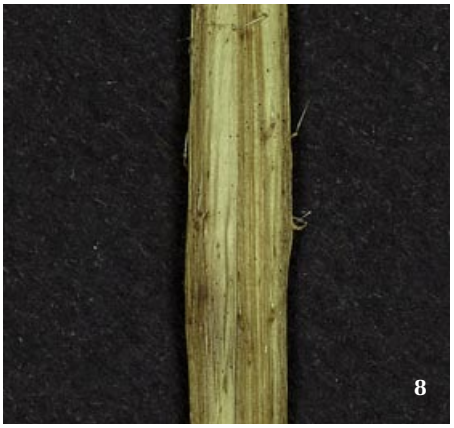
A proč (a jak) hybridní zóny dále zkoumat?

Hybridní zóny jsou dokonalou laboratoří, kde můžeme sledovat evoluci doslova na vlastní oči. Každá hybridní zóna je v něčem jedinečná, neopakovatelná. V tomto seriálu ukážeme několik našich případových studií z posledních let, zaměřených na různé typy hybridních zón z hlediska ploidie rodičů, fertility hybridů a jejich schopnosti se dále křížit s rodičovskými druhy. Představíme zajímavé případy křížení u kopřiv (rod *Urtica*), sítin (*Juncus*), vrbovek (*Epilobium*), řeřišnic (*Cardamine*), omějů (*Aconitum*) a dalších rodů.

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2024. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.







6 až 9 Odění střední části lodyhy u kopřivy dvoudomé (obr. 6), diploidního hybrida mezi k. lužní a k. dvoudomou (7), letní rostliny k. lužní (8) a na podzim vyrostlé rostliny k. lužní (9). V detailu – ve skutečnosti je lodyha podobně široká jako na ostatních snímcích. Kopřiva lužní má na lodyze pouze žahavé chlupy, k. dvoudomá a jejich hybrid mají kromě žahavých i jednoduché chlupy. Snímky herbářových položek

10 a 11 Palisty u kopřivy lužní (obr. 10) v dolní části srůstají, u k. dvoudomé (11) jsou volné, navzájem nesrůstající. Foto T. Urfus (obr. 1–3 a 10), Z. Vaněček (4–9) a J. Chrtek (11)

12 Relativní velikost genomu diploidních rostlin kopřivy dvoudomé (2x UD), diploidních kříženců diploidní k. dvoudomé a k. lužní (2x H), k. lužní (UK), triploidních kříženců tetraploidní k. dvoudomé a k. lužní (3x H) a tetraploidních rostlin k. dvoudomé (4x UD) v PR Plačkův les a říčka Šatava na jižní Moravě. Jedinci jsou seřazeni za sebou podle vzrůstající hodnoty relativní velikosti genomu na ose y. Orig. T. Urfus

Všechny studie mají přitom jedno pojítko – pro ověření hybridního původu jsme využili analýzu velikosti genomu metodou průtokové cytometrie (podrobně o této metodě v Živě 2005, 1: 46–48). Na základě velikosti genomu je nejjednodušeji interpretovatelná hybridizace mezi druhy s odlišným počtem chromozomových sad – výše zmíněná heteroploidní hybridizace. V takovém případě má hybridní jedinec nejen počet chromozomů, ale i velikost genomu přechodnou mezi oběma rodiči. Analýza velikosti genomu je použitelná i při homoploidní hybridizaci, vyžaduje však dostatečný rozdíl ve velikosti rodičovských genomů. Jako každá jiná má ale i tato metoda různá omezení, např. omezenou citlivost rozpoznat aneuploidní jedince (se ztrátou nebo přebýváním jednoho či více chromozomů) nebo potřebu analyzovat živý materiál (i když u mnoha skupin lze využít také vysušený materiál uložený v silikagelu). Překážkou mohou být i některé sekundární metabolity, zejména taniny, které negativně ovlivňují vazbu fluorescenčního barviva na dvoušroubovici DNA, např. u kakostovitých (*Geraniaceae*) a růžovitých (*Rosaceae*). Nepopiratelnými výhodami jsou však rychlost, technická nekomplikovanost, nízká finanční náročnost a nedestruktivnost. Na další problémy spojené především s interpretací cytometrických dat upozorňujeme v jednotlivých případových studiích.

Kopřiva lužní – záhada ukrytá v jihomoravských lužních lesích

Kopřiva lužní je ponticko-panonský druh, vázaný většinou na zaplavované lužní lesy a rákosiny v nivách velkých řek (obr. 1 a na 4. str. obálky). Značně nespojitý (disjunktní) areál zasahuje na východ do povodí řek Chopjor a Don v evropské části Ruska, na jih do Bulharska, na západ do nejvýchodnější panonské části Rakouska a na jižní Moravu a na sever do severovýchodního Německa a Dánska na ostrov Sjælland. Je blízce příbuzná a alespoň na první pohled podobná obecně rozšířené kopřivě dvoudomé (obr. 2 a 3), od které se dá spolehlivě odlišit absencí jednoduchých nežahavých chlupů na listech (obr. 4 a 5) a lodyhách (obr. 6–9), v horní části lodyhy často aspoň na bázi srostlými palisty sousedních listů (obr. 10 a 11), dutou, nápadně tenkostěnnou, plazivou a na bázi kořenující lodyhou a na líci lesklou listovou čepelí. Kopřiva dvoudomá má na listech i lodyhách kromě žahavých často i četné jednoduché nežahavé chlupy, palisty nikdy nesrůstají, lodyha je přímá, na bázi obvykle nekořenující, víceméně plná a čepel listů je matná. Oba druhy mají nenápadné jednopohlavné květy, u kopřivy lužní ale najdeme samčí i samičí květy na jedné rostlině (je jednodomá), zatímco u k. dvoudomé jsou na jedné rostlině zpravidla buď jen samčí, nebo jen samičí květy (jednodomých je pouze malá část). V neposlední řadě se druhy liší také velikostí semen.

Na území České republiky objevil kopřivu lužní v r. 1947 Stanislav Staněk v mokřadní olšině Olšový les jihovýchodně od Moravského Písku, doklady jsou uložené ve sbírkách Moravského zemského muzea v Brně a Ústavu botaniky a zoologie Přírodovědecké fakulty Masarykovy univerzity. Tím ale na dlouhou dobu dění kolem tohoto pozoruhodného druhu utichlo. V 80. letech 20. století a opakovaně na počátku 21. století se ani při podrobném průzkumu nepodařilo druh na zmíněné lokalitě ověřit; v Květeně ČR (1. svazek, 1988) je vyjádřena naděje, že by kopřiva lužní mohla být nalezena i na dalších místech při dolním toku řeky Moravy a při soutoku Moravy a Dyje. A šťastnou náhodou se tak opravdu stalo, během exkurze muzejních botaniků v r. 2001 byla objevena na břehu periodické lesní tůně v národní přírodní rezervaci Ranšpurk při soutoku Moravy a Dyje. Další lokalita byla zjištěna v r. 2012 nedaleko, v NPR Cahnov-Soutok (tam už ale nověji nebyla ověřena) a poté v r. 2013 v přírodní rezervaci Plačkův les a říčka Šatava na dolní Svratce.

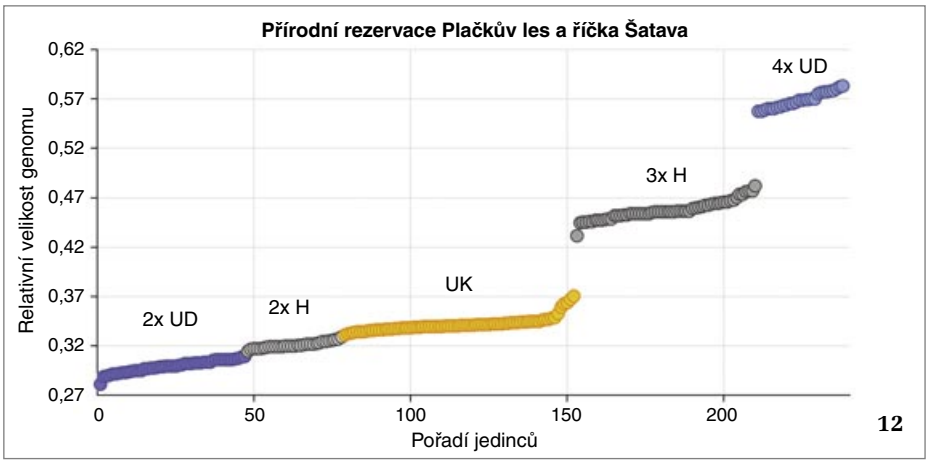
Přibližně v té době jsme se začali zabývat mnohem známějším a běžnějším druhem, kopřivou dvoudomou, u které byly již dříve zjištěny dvě ploidní úrovně (cytotypy) – diploidní (s počtem chromozomů 2n = 2x = 26) a tetraploidní (2n = 4x = 52). Zaměřili jsme se na rozšíření a ekologické vazby cytotypů. Záhy se ukázalo, že diploidní rostliny se většinou vyskytují v zachovalejších částech lužních lesů, zatímco tetraploidi rostou kromě lužních lesů i na celé řadě stanovišť vytvořených nebo výrazně ovlivněných člověkem. Rostliny pro cytometrické analýzy jsme sbírali mimo jiné v lužních lesích na jižní Moravě, a právě tím jsme nechtěně vstoupili do příběhu kopřivy lužní. Během návštěvy výše zmíněného Plačkova lesa, kde byla v té době už známá, jsme si všimli rostlin, které byly na první pohled morfologicky přechodné mezi kopřivou lužní a k. dvoudomou. Vše nasvědčovalo probíhajícímu křížení mezi oběma druhy. Byli jsme si ale současně vědomi, že k. dvoudomá je morfologicky mimořádně proměnlivá a může jít jen o krajní projevy variability nebo plasticity tohoto druhu. Průtoková cytometrie navíc záhy ukázala, že se tu v jedné populaci vyskytují diploidní i tetraploidní rostliny k. dvoudomé, což by mohlo zčásti vysvětlovat jejich morfologickou proměnlivost.

Rozhodli jsme se proto využít průtokovou cytometrii k ověření nebo vyvrácení hybridního původu morfologicky přechodných rostlin. Vycházeli jsme z toho, že může jít o kříženec výhradně diploidní kopřivy lužní buď s diploidním, nebo s tetraploid-

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2024. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.

10

11



12

ním cytotypem k. dvoudomé. Ve druhém případě by měl být předpokládaný hybrid triploidní a velmi snadno cytometricky prokazatelný. V prvním případě, u homoploidního křížení, nás zachránila různá velikost jaderných genomů k. lužní a diploidní k. dvoudomé (u první větší zhruba o 19 %). Morfologicky přechodné rostliny měly hodnoty velikosti genomu přesně mezi hodnotami rodičů, což zcela jasně prokázalo jejich hybridní původ. Stále to byla ale spíše pilotní studie, založená na několika málo rostlinách. Z hlediska ochrany mimořádně vzácné kopřivy lužní se však nabízelo hned několik dalších otázek.

- Jaké je zastoupení kříženců ve smíšených populacích k. lužní a k. dvoudomé?
- Jsou kříženci alespoň částečně fertilní, a mohou se tak dále křížit mezi sebou nebo s rodičovskými druhy za vzniku hybridních rojů?
- Jaké je zastoupení homoploidního (mezi k. lužní a diploidním cytotypem k. dvoudomé) a heteroploidního křížení (mezi k. lužní a tetraploidním cytotypem k. dvoudomé)?

K zodpovězení těchto otázek jsme se ve smíšené populaci kopřivy lužní a obou cytotypů k. dvoudomé (na ploše asi 8 × 8 m) v Plačkově lese snažili sebrat list z každého jedince kopřivy. To bohužel v případě těchto druhů není vůbec jednoduché, oba mají dlouhé podzemní výběžky a sousední rostliny tak často tvoří jednoho genetického jedince (genetu). Navíc bývají lokality téměř polovinu roku zcela zatopené. Celkem jsme odebrali listy z 238 rostlin a analyzovali je metodou průtokové cytometrie. Výběrově jsme pořizovali i herbářové doklady. Pro úplnost musíme dodat, že jsme podobným postupem zkoumali dalších pět směsných populací v Německu, na Slovensku a v Maďarsku i další populaci na jižní Moravě, v NPR Ranšpurk. Tady se ale budeme podrobně zabývat pouze populací z Plačkova lesa.

Podle očekávání se ukázalo, že mnohem jednoznačněji jde odhalit heteroploidní křížení mezi kopřivou lužní a tetraploidním cytotypem k. dvoudomé za vzniku triploidních hybridů, kterých jsme zjistili celkem 58 (24 %; obr. 12). Tvoří samostatnou skupinu, nezaznamenali jsme jedince s velikostí genomu přechodnou mezi triploidy a diploidy a/nebo tetraploidy, což naznačuje, že zpětné křížení s rodiči neprobíhá. Horší to bylo s homoploidním křížením mezi k. lužní a diploidním cytotypem k. dvoudomé. Jednoduché grafické zobrazení hodnot relativní velikosti genomu ukazuje spojitou variabilitu, zahrnující oba rodičovské druhy a křížence. Jako první se nabízí vysvětlení, že primární (F_1) hybridi mají intermediární velikost genomu, jsou ale částečně fertilní a mohou se zpětně křížit s rodičovskými druhy za vzniku rostlin s velikostí genomu přechodnou mezi hybridy a rodičovskými druhy. To se už ale dokazuje velmi obtížně – kde je v této spojité řadě hodnot hranice mezi hybridy a „čistými“ druhy? Něco by zřejmě odhalily molekulární analýzy, na ty jsme ale ve větším rozsahu neměli finanční prostředky a jen se nám podařilo potvrdit (s využitím sekvencí ITS úseku ribozomální jaderné DNA) hybridní původ několika rostlin s víceméně intermediární velikostí genomu. Další možností je zjistit rozpětí velikosti genomu u rostlin obou rodičovských druhů z geograficky blízkých, ale „čistých“ populací, tato rozpětí následně vynést do našeho grafu a jako hybridy pak brát jedince, kteří stojí mezi těmito rozpětími. Mezi další možnosti patří např. využití pravděpodobnostních funkcí. Tak či tak je stanovení hranice vždy arbitrární…

Při uplatnění hodně „přísného“ kritéria stanoveného na základě pravděpodobnostních funkcí a rozpětí velikostí genomu rodičovských druhů jsme dospěli k závěru, že z celkového počtu 238 rostlin (nebo lépe z celkem 152 diploidních rostlin) můžeme jako diploidní hybridy označit 31 z nich (13 % ze všech rostlin, 20 % z diploidních), ve skutečnosti jich ale může být více. V každém případě naše studie prokázala vznik homoploidních hybridů, a to na základě sekvencí ITS úseku ribozomální jaderné DNA, velikosti genomu (hybridi mají velikost genomu mezi rozpětím velikostí genomu obou rodičovských druhů) a morfologie. Spojitá povaha cytometrických dat pak naznačuje, že může docházet ke zpětnému křížení hybridů s rodičovskými druhy. Tuto hypotézu podporují i výsledky morfometrických analýz, v nichž hybridi netvoří jasně ohraničenou skupinu.

Jako v mnoha jiných případech se ale ani zde nemůžeme ubránit pochybnostem o správné interpretaci našich výsledků. Co když triploidní rostliny nejsou výsledkem heteroploidních křížení, ale vznikají splynutím neredukované a redukované gamety diploidních rostlin (což se u diploidních druhů občas děje)? Vyvrátit to nemůžeme, ale během podrobného studia mnoha čistě diploidních populací kopřivy dvoudomé a k. lužní jsme nenarazili na žádnou triploidní rostlinu. A co když triploidi nejsou mezidruhoví kříženci mezi kopřivou lužní a k. dvoudomou, ale „pouze“ kříženci mezi diploidním a tetraploidním cytotypem k. dvoudomé, případně mezi diploidním hybridem a tetraploidním cytotypem? V tomto případě může být určitým vodítkem bližší pohled na variabilitu ve velikosti genomu triploidů (obr. 12). Snad oprávněně se můžeme domnívat, že triploidi s menší velikostí genomu by mohli být výsledkem křížení mezi cytotypy kopřivy dvoudomé a triploidi s větší velikostí genomu pocházet z mezidruhového křížení mezi k. lužní a k. dvoudomou.

Z metodického hlediska se průtoková cytometrie i přes jistá omezení ukázala jako vhodný nástroj k ověření hybridizace mezi kopřivou lužní a k. dvoudomou v přirozených populacích. Z pohledu ochrany u nás kriticky ohrožené kopřivy lužní se bohužel zdá, že by kromě jiných faktorů mohla být ohrožena i introgresivní hybridizací ze strany mnohem hojnější k. dvoudomé, a to nejen na výše popsané lokalitě v Plačkově lese, ale i na další jihomoravské lokalitě, v NPR Ranšpurk v oblasti soutoku Moravy a Dyje, kde je navíc ohrožena i nadměrným spásáním vysokou zvěří.

V příštím dílu se zaměříme na mezidruhové křížení u sítin.

Spoluautoři: Tomáš Urfus, Michaela Pekařová, Zdeněk Kaplan, Marek Slovák a Jan Prančl

Článek vznikl s podporou Technologické agentury ČR v programu Prostředí pro život (č. SS05010035).

Použitou literaturu uvádíme na webové stránce Živy.

© Nakladatelství Academia, SSČ AV ČR, v. v. i., 2024. Přetisk článků včetně obrázků se výslovně zapovídá. Veškerá práva včetně práva reprodukce jsou vyhrazena.