

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Chemie (B1407)

Studijní obor: Chemie se zaměřením na vzdělávání - Biologie se zaměřením na vzdělávání (UBCHB)



Markéta Dýbová

Vznik a udržování cytotypů s lichou ploidní úrovní v heteroploidním systému a jejich příspěvek k heteroploidnímu toku genů u vytrvalých invazních druhů

The formation and maintenance of odd ploidy level cytotypes in the heteroploid system and their contribution to the heteroploid gene flow in invasive perennial species

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Marek Slovák, Ph.D.

Praha, 2022

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 3. 5. 2022

Markéta Dýbová

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mgr. Marku Slovákovi, Ph.D. za odborné rady, doporučení, množství věnovaného času a velkou míru trpělivost, jež mé práci věnoval. Stejně tak děkuji i Ing. Jaromíru Kučerovi, Ph.D. za krásné fotografie, které jsem mohla ve své bakalářské práci použít.

Abstrakt

Polyploidie je jedním z klíčových faktorů v evoluci cévnatých rostlin. Polyploidní cytotypy jsou od svých diploidních protějšků většinou reprodukčně izolované, existuje však možnost výměny genů mezi různými ploidiemi/druhy prostřednictvím heteroploidního toku genů. Tato výměna může být zprostředkována pomocí lichých a aneuploidních cytotypů, které se vyvinuly hybridizací, ale také de novo, fúzí redukovaných a nerdukovaných gamet. Primárním zaměřením práce je zhodnotit poznatky o vzniku lichých cytotypů v heteroploidních systémech a zhodnotit jejich příspěvek k výměně genů mezi danými ploidiemi. Zvláštní důraz je kladen na tok genů mezi vyššími úrovněmi ploidie v komplexech vytrvalých invazních druhů, mechanismy umožňující jejich udržení v populaci a důsledky jejich dlouhodobého přetrvávání mezi ploidními (druhovými) hybridizacemi na jejich invazní potenciál.

Klíčová slova: lichá ploidní úroveň, invazní rostliny, hybridizace, životní formy

Abstract

Polyploidy is one of the crucial evolutionary factors in the evolution of vascular plants. Polyploid cytotypes are mostly reproductively isolated from their diploid counterparts; however, there exists the possibility of gene exchange between different ploidies/species via heteroploid gene flow. The heteroploid gene exchange might be mediated through the odd and aneuploid cytotypes, which evolved via hybridisation but also de novo via the fusion of reduced and unreduced gametes. The primary focus of the thesis will be to review knowledge about the formation of odd cytotypes in heteroploid systems and evaluate their contribution to gene exchange between given ploidies. The particular focus will be on gene flow between higher ploidy levels in perennial invasive species complexes. Attention will also be paid to mechanisms enabling their maintenance in the population and the consequence of their long term persistence on between ploidy (species) hybridisation on their invasive potential.

Key words: odd ploidy level, invasive plants, hybridization, life strategy

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Polyploidie	3
2.1. Vznik polyploidie.....	3
2.2. Polyploidii provází změny nejen v počtu chromozomů.....	4
2.2.1. Výhody a nevýhody na genomové úrovni	5
2.3. Projev ve fenotypu	6
2.3.1. Zásadní změny ve fyziologii rostlin a posun ekologické niky	8
2.3.2. Může být polyploidie invazní výhodou?.....	10
3. Genový tok na heteroploidní úrovni a cytotypově smíšené populace.....	13
3.1. Vyloučení minoritního cytotypu a reprodukční bariéry	13
3.2. Role lichých cytotypů ve smíšených populacích	15
3.2.1. Triploidní blok jako reprodukční bariéra u lichých cytotypů	15
3.2.2. Triploidní most umožňuje genový tok mezi ploidiemi	17
3.3. Liché cytotypy ve vyšších ploidních úrovních.....	18
3.3.1. Role lichých cytotypů u invazních rostlin s vyšší ploidií.....	19
4. Závěr	26
5. Použitá literatura	29

1. Úvod

Polyploidie, tedy znásobení genetického materiálu, je fenomén úzce propojen s evolucí a speciací krytosemenných rostlin. Rostliny s více než dvěma chromozomovými sadami mohou být oproti diploidním protějškům zvýhodněny a jsou s nimi spojovány výrazy jako lepší kolonizace či větší schopnost adaptace (P. S. Soltis & Soltis, 2000). Právě na pozadí polyploidie stojí velké množství provázajících genetických změn, jež mohou zásadně ovlivnit fenotyp dané rostliny. V některých oblastech projevů polyploidie ve fenotypu jsou stále nejasnosti, avšak je dobré uvážit, že okamžité změny, jako je například zvětšení rostlinných orgánů, jsou pouze určitým zlomkem změn, ke kterým ve skutečnosti dochází. Polyploidní rostliny mají totiž větší množství alel, které mohou využít a část z nich tedy může pouze čekat na vhodnou příležitost, kdy budou pozitivně selektovány (Nieto Feliner et al., 2020).

Příležitosti pro využití lepší kolonizace či adaptace jsou výhodné za každých okolností, avšak speciálně by se mohly hodit rostlinám, které vstupují do nových ekosystémů. Ty zde úspěšně přetrvávají, a dokonce se mohou stát invazivními, vytlačujícími původní druhy a ohrožujícími místní biodiverzitu. Úspěšnost těchto invazních rostlin lze často propojit s polyploidíí (Pandit et al., 2011), avšak není to všeobecný a jednoznačný trend.

Mnohé rostlinné druhy, včetně těch invazních, jsou z hlediska ploidní úrovně variabilnější a tvoří více než jeden stabilní cytotyp. Takové druhy lze tedy považovat za polyploidní druhové komplexy s větším počtem dominantních cytotypů (Kolář et al., 2017). V rámci polyploidních druhových komplexů, ale také mezi nimi, může docházet ke splývání redukovaných a neredukovaných gamet nebo k hybridizaci mezi jednotlivými cytotypy (heteroploidní hybridizace) jejíž výsledkem je vznik cytotypů s lichou ploidíí. Jedná se o zvláštní jev, jelikož lichý počet chromozomových sad je standardně problematický na udržení kvůli nerovnoměrnému párování chromozomů při meióze a vzniku nefunkčních dceřiných buněk (Ramsey & Schemske, 1998). Polyploidie může ale být propojena s apomixíí, tedy schopností tvořit semena bez oplození a daným druhům je tak dovolena reprodukce nezávislá na pohlavním rozmnožování včetně meiózy. Kombinace apomixie a polyploidie tedy umožňuje efektivní přežívání nejen polyploidům se sudým počtem chromozomových sad, ale také cytotypům s počtem chromozomových sad lichým. Lichý počet chromozomových sad navíc nemusí znamenat úplnou sterilitu ani u sexuálních druhů. Liché cytotypy si často zachovávají alespoň minimální fertilitu, a mohou tak v populacích zprostředkovávat genový tok mezi ploidie a vést k opakovanému vzniku nových diploidních či polyploidních cytotypů.

U rostlin se třemi chromozomovými sadami je role důkladně sledována (Husband, 2004), avšak méně se ví o roli lichého počtu chromozomových sad u vyšších ploidních úrovní, u kterých může být křížení mezi jednotlivými ploidiemi jednodušší (Sutherland & Galloway, 2017). Cílem této bakalářské práce tedy není pouze zhodnotit relevanci vztahu mezi polyploidii a schopností invaze a výhody jež mají při invazi polyploidní rostliny oproti diploidním. Ale především se zaměřit na vymezení možných rolí lichých ploidii v rámci populací s větší pozorností na vyšší liché ploidie invazních rostlin.

2. Polyploidie

Polyploidie, neboli celogenomová duplikace, se řadí mezi nejzávažnější mutace postihující celý genom daného organismu a patří mezi klíčové mechanismy diverzifikace a vzniku nových druhů při sympatrické speciaci (Otto & Whitton, 2000; Sobel et al., 2010). Dochází při ní ke znásobení počtu chromozomových sad, jejichž počet překročí základní číslo dvě a vzniklý jedinec s alespoň třemi chromozomovými sadami se nazývá polyploid. Tradičně jsou polyploidi označováni na základě počtu sad 3x – triploid, 4x – tetraploid, 5x – pentaploid a analogicky dále. Podle původu chromozomových sad můžeme navíc také rozlišovat autopolyploidy, kteří mají obě chromozomové sady vzniklé duplikací v rámci jednoho druhu a alopolyploidy, u nichž duplikace genomu následuje po hybridizaci dvou odlišných druhů (Parisod et al., 2010; Ramsey & Schemske, 1998).

Krytosemenné rostliny prošly v minulosti mnoha evolučními kroky a jedním z nich je právě vznik polyploidie (D. E. Soltis et al., 2008). Nedávné studie prokázaly, že genom modelového druhu rostlinné genetiky *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) a jeho příbuzných, prošel ve své evoluci genomovou duplikací nejen jednou, nýbrž třikrát (Franzke et al., 2011; Simillion et al., 2002). Detekce těchto duplikací je poměrně složitá, protože při zpětné diploidizaci je procento duplikovaných genů ztraceno a značná část důkazů leží v tzv. skrytých duplikacích (Simillion et al., 2002). Polyploidizace a počet chromozomových sad tedy nemusí být zcela jednoznačný jev, jež by zanechal rostlinu ve stoprocentně polyploidním stavu. Dnes je známo, že celogenomové duplikace měly v evoluci významný vliv na vývoj genomu krytosemenných rostlin (Jiao & Paterson, 2014).

2.1. Vznik polyploidie

Polyploid může vzniknout dvěma způsoby. První je prostřednictvím neredukovaných gamet, jež jsou produktem chybného meiotického dělení, při kterém nedojde k oddělení homologních chromozomů, a dceřiné buňky (tedy gamety) jsou tím pádem diploidní. Produkci neredukovaných gamet u původně diploidních rostlin (standardně tvoří redukované haploidní gamety) může dojít ke splynutí diploidní a haploidní gamety, což povede ke vzniku triploidních (3x), a v případě dvou neredukovaných gamet, tetraploidních (4x) potomků (Ramsey & Schemske, 1998).

Frekvence produkce těchto neredukovaných gamet je u jednotlivých rostlin poměrně malá, ale za to velice široce rozšířená a souvisí s mírou kompatibility rodičovských genomů (Sora et al., 2016). Bylo například zjištěno, že hybridní rostliny mají vyšší frekvenci tvorby

neredukovaných gamet. To může souviset s tím, že je u nich přítomen genetický materiál ze dvou odlišných druhů, a snáz tedy dojde k poruchám při meióze (Ramsey & Schemske, 1998; Sora et al., 2016). Více neredukovaných gamet bylo také nalezeno u vegetativně se rozmnožujících zástupců rodu *Cardamine*, což může ale souviset s tím, že neredukované gamety mohou být škodlivé, a tudíž nejsou při nepohlavním rozmnožování vystaveny negativní selekci (Kreiner et al., 2017). Produkce těchto gamet tedy závisí na více faktorech a frekvence není zcela náhodná.

Druhý způsob vzniku polyploidních rostlin je následek chybného mitotického dělení v somatických buňkách, tedy somatická polyploidie. Místo vzniku klonu s identickým počtem sad chromozomů vznikne dceřiná buňka s dvojnásobným množstvím chromozomů. Touto somatickou duplikací v meristematickém pletivu diploidní rostliny může vzniknout tetraploidní část (např. celá vedlejší větev) a celou rostlinu lze označit jako mixoploidní chiméru (Ramsey & Schemske, 1998). Analogicky, somatickou duplikací v zygotě či embryu dojde ke znásobení chromozomových sad v celé rostlině. Celogenomovou duplikací vedoucí ke vzniku polyploidů lze indukovat také v laboratorních podmínkách, pomocí působení specifických chemických látek, jako je např. kolchicin (Blakeslee, 1939; Dhooghe et al., 2011).

Obdobně jako u produkce neredukovaných gamet, i v případě spontánních somatických duplikací dochází ke zvýšení frekvence jejich vzniku u hybridů. Polyploidie je někdy dokonce jediným možným východiskem, jak obejít nekompatibilitu genů při generativním rozmnožování (Ramsey & Schemske, 1998; Simpson, 2006). To znamená, že se do jisté míry musí jednat o výhodný mechanismus, aby proti polyploidním rostlinám neprobíhala negativní selekce.

2.2. Polyploidii provází změny nejen v počtu chromozomů

Zachování heterozygoty a s tím spojená polyploidie jsou mechanismy, jež pomáhají udržovat větší variabilitu v genomu organismů. U diploidní rostliny je jedna polovina F_1 generace homozygotní a druhá polovina heterozygotní, takže se s postupem času může heterozygotita snižovat. Ke snižování může přispívat například příbuzenské křížení (inbreeding) nebo vliv genetického driftu. Naopak, heterozygotita je zvyšována vznikem a akumulací nových mutací. Po alopolyploidizaci dochází k fixaci heterozygoty důsledkem párování homologních chromozomů, které jsou intragenomové, takže nedojde k intergenomové rekombinaci a poměr heterozygotů/homozygotů v F_1 generaci zůstane zachován (Comai, 2005). Například *Tragopogon miscellus* a *Tragopogon mirus* (Apiaceae) jsou alotetraploidi, mající heterozygotních 33 % a 43 % z 21 studovaných genů, a vykazovali

tak vyšší polymorfismus než jejich diploidní protějšky (Roose & Gottlieb, 1976). Ke genetické variabilitě těchto tetraploidů však přispívá i skutečnost, že k alopolyploidizaci u nich došlo nezávisle vícekrát, takže vzniklo více alopolyploidních linií (P. S. Soltis et al., 1995).

Polyploid tedy může mít větší rozsah genů, které exprimuje, ale množství nové genetické variability se výrazně liší v závislosti na mechanismu duplikace genomu (resp. původu rodičovských alel). Ačkoliv nelze jednoznačně říci, že autopolyploidní rostliny jsou v přirozených populacích méně časté (Parisod et al., 2010), v minulosti bylo s takovou myšlenkou pracováno (Richards, 1997). A také u autopolyploidních rostlin dochází k delšímu přetrvání heterozygoty (Mahy et al., 2000) než u jejich diploidních protějšků, a to sice důsledkem polysomie (Moody et al., 1993). Polysomie je u nich výsledkem multivalentního párování a její detekce je dobrou strategií při rozpoznávání alopolyploidů a autopolyploidů (Parisod et al., 2010; P. S. Soltis & Soltis, 2000), ačkoliv to není jediné kritérium pro jejich odlišení (porovnáváno je více parametrů, právě i např. míra fixace heterozygoty) (Eliášová et al., 2014).

2.2.1. Výhody a nevýhody na genomové úrovni

S výhodami spolu polyploidie přináší i některé nevýhody. Vedle problémů při meióze a tím způsobených reprodukčních bariér může násobná velikost genomu přinést i nestechiometrický poměr mezi objemem a povrchem buňky, což skutečně působí problémy při interakcích chromatinu s proteiny jaderné laminy. Avšak i počet jiných buněčných komponent, jako např. kinetochorů, mikrotubulů, se nemusí přesně zdvojnásobit, potom tedy dochází k nepoměru vycházející v problémy s transportem či mitózou, jejíž výsledkem mohou být např. aneuploidní (některé chromozomy jim chybí nebo přebývají) somatické buňky atd. (Comai, 2005).

Genom nově vzniklých polyploidů je navíc sám o sobě poměrně nestabilní. V duplikovaném genomu může dojít např. k aktivaci transponovatelných elementů (transpozonů), sekvencí DNA, které mohou být přesouvány z jedné části genomu do druhé. Ty pak mohou způsobit další komplikace při rekombinaci, například i delecí některých genů (pokud se při crossing-overu spárují homologní transpozony, může být část genu vystřižena (Simmons & Snustad, 2017). K delecím genů dochází v poměrně velkém měřítku, ale jsou mnohem rozsáhlejší u alopolyploidů. U autopolyploidů při meióze dochází spíše k multivalentnímu párování (Sybenga, 1996), což by znamenalo, že u nich nebude takový tlak na delecí genů kvůli zachování bivalentního párování (Parisod et al., 2010; Te Beest et al., 2012). Tyto delece byly potvrzeny např. ve studii sledující změny v množství metylované DNA

od Wang et al. (2015). Rozdíly v obsahu DNA mezi ploidiemi jednotlivých druhů z rodu *Chrysanthemum* nebyly nijak závratné (variace v rozmezí 10 % mezi dekaploidy až diploidy), ale ve studii bylo potvrzeno, že násobek obsahu DNA neodpovídá přímo násobku ploidie, tedy, že v genomu dochází k přestavbám, inzercím, delecím apod. (Wang et al., 2015).

Další změny nastávají i v expresi genů a epigenetických modifikacích zahrnujících např. změny v metylaci DNA, což bylo ukázáno na hybridních druzích rodu *Spartina*, jež prošly genomovou duplikací a následně byly testovány pro změny v metylacích oproti rodičovským rostlinám. Změny v metylaci byly prokázány ve 30 % fragmentů metylované DNA a zároveň byly prokázány i další delece a změny v genomu, provázející alopolyploidizaci (Salmon et al., 2005). Tyto změny by mohly být pouze produktem hybridizace, ale při testování změn v metylaci DNA u triploidů vzniklých křížením diploidů a triploidů byly také evidovány alternace, což by podpořilo myšlenku, že variace v metylaci neprovází jen hybridizaci, ale i samotné znásobení genomu (Verhoeven et al., 2010).

Všemi těmito změnami v genomu dochází ke zvětšení genetické variability. Pokud tedy polyploidní rostliny v malé, nově utvořené populaci přežijí a následky mutací nejsou letální, může jim polyploidizace skutečně pomoci v evoluci (Otto, 2007). Když se vytvoří stabilní polyploid, mohl by mít oproti svým diploidním protějškům genetické novinky, jež ho zvýhodňují ve fenotypu.

2.3. Projev ve fenotypu

Jak už bylo naznačeno, změny provázející polyploidii nejsou limitované pouze na genomovou úroveň, ale mohou se výrazně manifestovat i v morfologii, fyziologii a ekologii rostlin. Jedním z fenoménů, jež lze u polyploidních rostlin pozorovat je heteroze. Termín byl původně použit pro robustní a fenotypově zvýhodněné jedince vzniklé křížením (outbreedingem) (Simmons & Snustad, 2017). Jedna z novějších teorií o mechanismu heteroze, založená právě na studiu alopolyploidů, upozorňuje na roli metylovaných transpozonů (Hollister & Gaut, 2009; Washburn & Birchler, 2014). Vliv však může mít i samotné množství genetického materiálu, což bylo ukázáno na studii triploidů (Yao et al., 2013) a je dobré brát v potaz i fixaci heteroze, k níž dochází u alopolyploidů obdobně jako k fixaci heterozygoty (Comai, 2005). Původ heteroze není ještě zcela objasněn, ale studium mechanismu právě u polyploidů by mohlo mít díky unikátním a komplexním projevům ve fenotypu polyploidů význam (Washburn & Birchler, 2014). Také některé významné zemědělské plodiny, jako např. některé druhy pšenice, jsou alopolyploidní (Dubcovsky & Dvorak, 2007) a heteroze je u nich tedy poměrně dobře pozorována (Chen, 2010).

Ve změnách některých konkrétních znaků lze nalézt relativně platné trendy a mezi takové patří poměrně dobře sledovaný morfologický znak, velikost rostlinných orgánů. Polyploidní rostliny mohou být celkově větší než jejich diploidní protějšky, což je způsobeno zvětšením somatických buněk (Levin, 2002). Konkrétně bylo zvětšení pozorováno ve stoncích a listech – listy často provází i zvětšení průduchů a jejich řidší rozmístění na listu (Guerra et al., 2014; Zhang & Gao, 2021), kořenech, semenech (Bretagnolle, 1995) a květenstvích (Trojak-Goluch & Skomra, 2013). Ke zvětšení však nedochází po všech stránkách – naopak např. řapíky mohou být delší u diploidních rostlin (Guerra et al., 2014) a tetraploidní rostlina může mít např. kratší, ale širší stonek, a celkově může být tak kompaktnější, což je mimo jiné ovlivněno i rychlostí růstu, jež může být u polyploidů snížena (Levin, 2002; Trojak-Goluch & Skomra, 2013; Zhang & Gao, 2020).

Pomalejší růst může ovlivňovat i dobu kvetení, jež může být posunuta na pozdější dobu a celkově může trvat déle (Levin, 2002). Avšak docházet k posunům v době kvetení může i díky genetickým modifikacím přímo v genech regulující kvetení. Doba kvetení je regulována represivními *květoucími lokusy* FL (flowering locus), takže jejich modifikací dochází k variabilitě v době kvetení (Pires et al., 2004). Samy FL jsou však regulovány epigeneticky (metylací), a jak bylo zmíněno v předchozích kapitolách, po polyploidizaci dochází ke značným změnám v epigenetice, a tak dochází i ke změnám v expresi FL a k rozcházení v době kvetení i v rámci jednoho cytotypu (Cheng et al., 2022).

U květenství pak dále dochází k dalším morfologickým změnám, jako jsou změna barvy nebo tvaru květních obalů (Rezende et al., 2020). Samy o sobě tyto morfologické posuny nemusí působit až tak zásadně, ale ve spojení s fenologickými změnami, zvětšením květů, změnou v jejich četnosti (polyploidní rostliny mohou mít květů méně (Levin, 2002)) a změnou jejich vůně, jež je důsledkem změny v produkci sekundárních metabolitů (Chen et al., 2021) mohou vést, zvláště po hybridizaci, k posunu ve skladbě opylovačů a vzniku reprodukčních bariér mezi diploidy a polyploidy (Rezende et al., 2020).

Polyploidi obecně čelí větším problémům při rozmnožování a vzniku reprodukčních bariér, jejichž mechanismy jsou rozebrány v následujících kapitolách. S polyploidy tak může často souviset i posun ve způsobu rozmnožování – konkrétně menší spoléhání na generativní rozmnožování (Kolář et al., 2017; Levin, 2002). Může tak docházet k apomixii (= agamospermie; semena vznikají nepohlavně), klonálnímu růstu (vytrvalé, klonálně se množící rostliny jsou polyploidní mnohem častěji (Husband et al., 2013)) a k zastavení bariér, které brání samoopylení (Comai, 2005). Ve výsledku je tedy samoopylení polyploidům

umožněno, a mohou např. přecházet i na kleistogamii (tvorba neotevírajících se květů – k samoopylení dochází uvnitř), jež může provázet např. nevhodné nebo stresové abiotické/biotické faktory prostředí (Te Beest et al., 2012). Avšak zda-li je např. konkrétně klonální růst skutečně následkem polyploidie není zcela jasné. Mohlo by tomu totiž být i naopak, tedy, že k polyploidizaci dojde spíše u vegetativně se rozmnožujících druhů a polyploidizace tak nemusí být příčinou, nýbrž následkem (Herben et al., 2017).

2.3.1. Zásadní změny ve fyziologii rostlin a posun ekologické niky

Polyploidní rostliny mohou být oproti svým diploidním protějškům zvýhodněny nejen ve znacích pozorovatelných prakticky ihned po polyploidizaci. Se znásobením genetického materiálu a zvýšenou heterozygotitou přichází i změny ekologické, kdy jsou polyploidi např. lepší kolonizátoři a mohou lépe snášet extrémní klimatické podmínky (Parisod et al., 2010; Soltis & Soltis, 2000). Avšak při položení otázky, jak souvisí polyploidizace s tolerancí a adaptabilitou je dobré podívat se do změn ve fyziologii polyploidních rostlin, které nemusí být na první pohled tak patrné jako změny v morfologii. Mohou však s přežíváním rostlin, morfologií a přizpůsobením vnějším podmínkám úzce souviset.

Zásadním fyziologickým procesem u rostlin je fotosyntéza, jež jim umožňuje přeměňovat energii z dopadajícího slunečního záření na energii v chemických vazbách a její rychlost je ovlivňována různými faktory. Rychlost může být vztažena na buňku, a v tomto případě dochází ke korelaci s množstvím genetického materiálu, tedy s polyploidí se rychlost fotosyntézy na buňku zvyšuje (Warner & Edwards, 1993). Lze ji však měřit i na jednotku plochy listu a zde už to není tak jednoduché. Vedle dalších faktorů je rychlost výrazně ovlivněna např. schopností difuze oxidu uhličitého, jež souvisí i se stavbou listu (Taiz et al., 2014; Warner & Edwards, 1993). Jinými slovy, rychlost fotosyntézy může být ovlivněna i stavbou listu, jež může být díky polyploidizaci změněna, k čemuž také dochází, ale není to pravidlem – rychlost fotosyntézy na jednotku plochu listu může být u polyploidů zvýšena, snížena, ale může zůstat i beze změny (Levin, 2002; Warner & Edwards, 1993). Navíc tyto změny nemusí být stabilní v čase. Rychlost fotosyntézy na jednotku plochy listu se může v pozdějších generacích zvedat, což naznačuje, že během stabilizace genomu může dojít i ke stabilizaci samotné buňky pro navýšení schopnosti fotosyntézy (Vyas et al., 2007). Tento fenomén byl ukázán na 11. generaci autopolyploidů (Vyas et al., 2007), ale na rozdíl bylo poukázáno i mezi nově vzniklými polyploidy a přirozeně se vyskytujícími polyploidy (Warner & Edwards, 1993).

Dalším fyziologickým znakem, jež lze sledovat a souvisí se změnami v anatomii listu je transpirace (Levin, 2002). Transpirace je dějem, jež umožňuje transport vody rostlinou, tedy

gradient vodního potenciálu (Taiz et al., 2014) a jakékoliv změny související s transportem vody a vodním potenciálem mohou mít na rostlinu a její ekologický vztah k vodě poměrně rozsáhlý vliv. Již bylo zmíněno, že při polyploidizaci dochází ke změnám v rozmístění a stavbě průduchů, konkrétněji, že se zvětšením buněk může dojít k celkovému zvětšení průduchů, vyššímu množství obsažených chloroplastů a řidšímu rozmístění průduchů na spodní straně listu (Zhang & Gao, 2021). Díky řidšímu rozmístění nemusí mít zvětšení takový vliv a štěrbina mezi svěřacími buňkami nemusí být u polyploidů ve skutečnosti větší než u diploidů (vztaženo opět na jednotku plochy listu). Tudíž nemusí dojít ke zvýšení transpirace, ale naopak, díky změnám v anatomii listu může dojít k jejímu snížení (Levin, 2002).

Při porovnávání vodního potenciálu polyploidních zástupců rodu *Cenchrus* L. byly rostliny postupně vystavovány nedostatku vody. Voda proudí od míst s vyšším vodním potenciálem do míst s nižším vodním potenciálem, takže čím nižší vodní potenciál rostlina má, tím lépe může natáhnout vodu z půdy (Taiz et al., 2014). Při prvotním měření, před vlivem vodního stresu, nebyly rozdíly ve vodním potenciálu nijak signifikantní, kdežto po osmém dni vodního stresu došlo u všech rostlin ke snížení průměrného vodního potenciálu s jasnou diferenciací dle cytotypové úrovně (Chandra & Dubey, 2009). Pro snížení vodního potenciálu u polyploidů však nemusí docházet k působení vodního stresu, nižší vodní potenciál mohou mít polyploidní rostliny i při normální závlivce (Levin, 2002; Li et al., 1996). A vzhledem k tomu, že fotosyntéza je vázána na průduchy a stav vody, u polyploidních rostlin může docházet k celkovému zvednutí tolerance vodního stresu, k čemuž mohou přispívat právě i řidší rozmístění průduchů a tloušťka epidermis listů (Li et al., 1996). Při takovém srovnání diploidů a polyploidů by se tedy mohlo zdát, že by mohly diploidní rostliny preferovat spíše vlhčí půdy, kdežto u polyploidů by mohla být možnost posunu směrem k sušším a teplejším habitatům. K těmto posunům skutečně docházet může a změna ve fyziologii a anatomii vliv do jisté míry má (Li et al., 1996; Thompson et al., 2014), ale nemusí se jednat o všeobecně platný trend.

Ve studii zaměřující se na vrbovku úzkolistou (*Chamerion angustifolium* (L.) Holub, Onagraceae) byli porovnáváni diploidi, autotetraploidi a neotetraploidi (synteticky vytvoření tetraploidi). Nejlepší schopnost vést vodu stonkem měli skutečně etablovaní autotetraploidi, kteří zároveň prokázali lepší životaschopnost při indukovaném vodním stresu, ačkoliv zlepšení v reakci na vodní stres bylo značně menší než zlepšení ve schopnosti vést vodu (Maherali et al., 2009). A i rozdíly mezi etablovanými a syntetickými tetraploidy naznačovaly, že ačkoliv primárním krokem při vzniku zvýšené tolerance mohla skutečně být polyploidizace, zásadní jsou i navazující procesy, jako např. selekce ve prospěch větší tolerance sucha, tedy

v hypotetické populaci etablovaných tetraploidů v habitatu s odlišnými abiotickými podmínkami by byli selektováni tetraploidi s jinými vlastnostmi (Maherali et al., 2009).

Posuny v ekologické nise navíc nemusí být tak jednoznačně ve prospěch tolerance u polyploidů a nemusí být výsledkem pouze fyziologických změn po polyploidizaci. Změna obývané niky byla zaznamenána např. u rodu *Tolmiea* Hook. (Saxifragaceae) v S. Americe, kde se výrazně diferencovala nika autotetraploidních a diploidních rostlin bez vztahu na změny vodního potenciálu, a diploid měl dokonce vyšší toleranci vodního stresu (Visger et al., 2016). Nelze tedy dělat obecné závěry, jež by jednoznačně obhajovaly trendy v posunu niky u polyploidů směrem k větší toleranci sucha. Reakce rostlin na polyploidizaci jsou z hlediska posunu niky poněkud různorodé (Li et al., 1996; Theodoridis et al., 2013; Visger et al., 2016) a ačkoliv nelze najít zcela jasný trend, je vhodné uvážit možnost zvýšení tolerance některých polyploidních druhů a možnosti jejich adaptace. Zvýšená tolerance stresových faktorů u některých polyploidních druhů mohla totiž významně ovlivnit evoluci kvetoucích rostlin a jejich adaptaci na změny abiotických podmínek (Fawcett et al., 2009). Celkově je dobré si uvědomit, že některé následky genomové duplikace jsou až evolučního rázu, kdy jsou různé alely prakticky latentní a projeví se až ve vhodný okamžik (Nieto Feliner et al., 2020).

2.3.2. Může být polyploidie invazní výhodou?

Už bylo zmíněno, že při polyploidizaci se zvedá genová variabilita. Je dobré zdůraznit, že právě ona variabilita je spojována s úspěšností při kompetici a tím provázanou lepší schopností kolonizovat nová území, čehož by mohly využívat invazní rostliny (Moura et al., 2021).

Analýza od Pandit et al. (2011) se pokusila dát polyploidii do spojitosti s invazními rostlinami a jejich protějškem, ohroženými rostlinami, pomocí biologických databází. Polyploidní cytotypy jednotlivých druhů byly vybírány náhodně a bylo zahrnuto 81 druhů invazních rostlin (ze 70 rodů a 40 čeledí). Potvrdili, že s polyploidii roste pravděpodobnost invazního chování o 20 % (Pandit et al., 2011). Také studie úzce zaměřená na invazní druhy Singapuru obdobně ukázala, že všechny studované druhy (5) byly polyploidní a vykazovaly výraznou genomovou plasticitu (Pandit et al., 2006), jež je ve shodě s teorií, že pro invazní rostliny není důležitá jen už předem získaná veliká tolerance podmínek apod. (už jen z toho důvodu, že se liší u individuálních rostlin), ale opravdu podstatná je i genetická výbava, dovolující rostlině reagovat na selekční tlaky (Lee, 2002).

Učebnicovým příkladem, který propojuje polyploidii a invazivní chování je chrpa latnatá (*Centaurea stoebe* L., Asteraceae). Tento druh je původní v Evropě, avšak byl introdukovan

v Severní Americe, kde se nekontrolovatelně šíří a je považován za invazní rostlinu (Sheley et al., 1998). Ve studii Treier et al. (2009), jež analyzovala ploidní úrovně 48 invazních a 93 nativních populací bylo dokázáno, že mezi invazními populacemi drtivě převažovali tetraploidní zástupci (většinou se jednalo o čistě tetraploidní populace). Introdukovány byly oba cytotypy, ale v kompetici zvítězily tetraploidní rostliny, a navíc došlo opět k posunu obývané niky a odlišení životního cyklu. V Evropě tetraploidní rostliny inklinovaly spíše k teplejšímu klimatu a invazní tetraploidní rostliny vyloženě preferovaly kontinentálnější klima a lokality s nižší primární produkcí, kde rostly v hustějších a rozsáhlejších populacích s tendencí k polykarpíi. Je tedy možné diskutovat o existenci jistých preadaptací, jež umožnily tetraploidům úspěšné rozšíření (Treier et al., 2009).

V další studii od Schlaepfer et al. (2010), jež se zabývala invazním zlatobýlem obrovským (*Solidago gigantea* Ait., Asteraceae) bylo sledováno několik znaků spojených přímo s polyploidíí a invazními rostlinami. Zlatobýl obrovský je původní v Severní Americe, introdukovaný v Evropě v 18. stol. a v dnešní době se jedná o agresivně se šířící invazní rostlinu (Weber, 1998). Ve studii bylo použito 24 populací ze Severní Ameriky a 12 populací z introdukovaného areálu. Nativní populace jsou tvořeny cytotypy 2x, 3x, 4x, 5x a 6x, ale ve studii byly použity pouze 2x a 4x a v invadovaných areálech byly zaznamenány pouze tetraploidní rostliny (Schlaepfer et al., 2008). Hlavní rozdíl mezi tetraploidy a diploidy v nativním areálu byl ve větší schopnosti produkce biomasy u tetraploidů z dlouhodobého hlediska (v první sezóně byli větší diploidi, ale ve druhé už tetraploidi) a v jejich schopnosti klonálního růstu. Tetraploidi měli tendenci vytvářet rozsáhlý rhizomový systém s dlouhými výhonky, což je skutečně dobrá preadaptace pro případnou kolonizaci a invazi (Schlaepfer et al., 2010). A opravdu při porovnání invazních a nativních *S. gigantea*, invazní rostliny mají tendenci spoléhat se hlavně na klonální růst a upouštět od generativního rozmnožování (Hull-Sanders et al., 2009; Schlaepfer et al., 2010).

Možný vliv preadaptací na invazivní chování rostlin byl nezávisle testován na invazních druzích s nativním areálem v Evropě a invadovaným areálem v Severní Americe. Jednalo se o 14 převážně vytrvalých rostlin z různých rodů a bylo potvrzeno, že invazní rostliny reagovaly lépe na menší přístup světla. Autoři studie došli k závěru, že schopnost produkce biomasy v různých světelných podmínkách může opravdu být jistou preadaptací pro invazní rostliny, avšak vliv polyploidie nebyl brán ve studii v potaz (Schlaepfer et al., 2011). Hypotézu o preadaptaci ale nepodporuje např. studie polyploidního druhového komplexu vikve ptačí (*Vicia cracca* L., Asteraceae). Jedná se o druh nativní v Eurasii, kde se vyskytuje jako diploid

a tetraploid, avšak v invadovaném areálu, v Severní Americe, se dle očekávání vyskytuje pouze tetraploid. Malé rozdíly ve výkonu mezi cytotypy v nativním areálu nepodporují myšlenku, že by byly tetraploidní rostliny preadaptované. Tetraploidní rostliny ze Severní Ameriky se v některých znacích poměrně odlišovaly (jak v rámci SA, tak od Evropských zástupců), což mohlo být způsobeno právě vývojem adaptací až po introdukci (Líblová et al., 2017). Preadaptace tedy může, ale také nemusí hrát klíčovou roli v invazním chování polyploidních invazních rostlin.

Z výše uvedeného je zjevné, že polyploidie s ekologickými strategiemi rostlin souvisí, otázkou však je, ve kterých konkrétních vlastnostech se invazní rostliny shodují? Bylo prokázáno, že k evoluční výhodě může dojít v reakcích na stresové podmínky, jež mohou mít vliv na růst, vývoj i rozšíření rostlin. Vedle zmíněného vodního stresu to může být například stres spojený se salinitou nebo teplotními změnami (Liu et al., 2011). Například u invazních, polyploidních zástupců rodu *Spartina* dochází k vysoké toleranci salinity, jež jim může pomoci při invazi, jelikož mají v určitých nikách kompetiční výhodu oproti přítomné vegetaci (Bortolus, 2006).

Zlepšenou odpověď na stres však nelze ve vztahu k polyploidii a invazním rostlinám aplikovat globálně, jelikož spojitost může být poměrně specifická v závislosti na druhu (Te Beest et al., 2012), tedy zlepšené reakce v jedné studii neukazují obecný trend kvetoucích rostlin a nedá se např. jednoznačně říct, že by měly polyploidní rostliny obecně větší ekologickou toleranci. Například ve studii, jež porovnávala invazní, hexaploidní populace zlatobýlu kanadského (*Solidago canadensis* L., Asteraceae) v Číně s diploidními, triploidními a hexaploidními populacemi v Severní Americe, byl dokázán pravý opak, tedy že rozpětí jejich klimatické tolerance bylo mnohem větší u nativních populací, než u invazních (vč. porovnání pouze nativních vs. invazních hexaploidů) (Wan et al., 2020). Zároveň u zlatobýlu kanadského byla hodnocena i tolerance vůči chladu, a bylo ukázáno, že k diferenciaci tolerance podmínek došlo už v nativním areálu, a to tak, že diploidní rostliny měly vyšší toleranci než polyploidní (Lu et al., 2020). Opačně tedy, než tomu bylo v již zmíněných studiích, kde měl při ekologických změnách zlepšenou odpověď polyploid.

Představené studie skutečně naznačují, že konkrétní projevy polyploidizace ve fenotypu, morfologii a ekologii a propojení s invazními rostlinami jsou druhově specifické. Komplexnost problematiky, především v rozsahu tolerance abiotických faktorů a ekologické niky, kde se studie relativně rozcházejí (Lowry & Lester, 2006; Wan et al., 2020), je zjevná a najít jednotný trend není jednoduché. Polyploidizace však může u některých druhů poskytnout dané preadaptace, výhody, jež jim mohou pomoci při kolonizaci nového prostředí a rozhodně je tedy

dobré brát ploidy úroveň při studiu invazních rostlin v potaz i když se na úspěšnosti invazních rostlin pravděpodobně podílí více faktorů (Te Beest et al., 2012).

3. Genový tok na heteroploidní úrovni a cytotypově smíšené populace

Druh je dle obecně přijímaných definic chápán jako reprodukčně izolovaná jednotka, v rámci které je možné křížení s jinými příbuznými taxony (Simpson, 2006). Duplikace genomu ve většině případů vede ke vzniku okamžité reprodukční bariéry mezi nově vzniklým polyploidním cytotypem a jeho diploidním protějškem, takže díky polyploidizaci může skutečně docházet ke speciálním událostem. V tomto ohledu je dobré zdůraznit, že polyploidizace patří mezi nejčastější mechanismy právě sympatrické speciace (Otto & Whitton, 2000; Rieseberg & Willis, 2007). Avšak pro úspěšné etablování nového polyploidního cytotypu a také pro koexistenci více cytotypů v jedné populaci může být genový tok mezi ploidy úrovněmi jedním z faktorů, jež ovlivňuje budoucnost daného cytotypu či cytotypově smíšené populace.

3.1. Vyloučení minoritního cytotypu a reprodukční bariéry

Po vzniku polyploidní rostliny v dané populaci může nastat několik různých situací a stabilizace nového cytotypu není vůbec jednoduchá záležitost. Daný neopolyploid může poměrně snadno zaniknout, nedejde-li k mechanismům vedoucím ke zmírnění efektu tzv. vyloučení minoritního cytotypu (minority cytotype exclusion) (Levin, 1975; Sobel et al., 2010). Tento handicap spočívá v náhodném párování gamet a skutečnosti, že nově utvořený polyploid je ve značné nevýhodě oproti svým diploidním protějškům, které jsou v populaci v převaze a frekvence jejich gamet je mnohem vyšší. V důsledku by tedy mělo dojít k vyloučení onoho cytotypu, který je v početné nevýhodě, ačkoliv má ze začátku podobný fitness jako většinový cytotyp (Levin, 1975). Pro dlouhodobější koexistenci několika ploidy úrovní vedle sebe tedy musí docházet k překonávání vyloučení minoritního cytotypu, jinak vznikají populace cytotypově homogenní (Castro et al., 2012). Reálný rozsah vlivu vyloučení minoritního cytotypu v přirozených populacích je poměrně nejasný (Kolář et al., 2017) a lze tedy těžko dokumentovat, jelikož zánik daného polyploida bude pravděpodobně poměrně rychlý (Sobel et al., 2010). Avšak vzhledem k vysokému počtu stabilních smíšených populací k jeho obcházení dochází (Čertner et al., 2017; Diallo et al., 2022; Schinkel et al., 2017). Jedním z jeho mírnějších následků může být i ustanovení dominantních cytotypů (Kolář et al., 2017)

Pravděpodobnost vyloučení minoritního cytotypu musí být tedy pro stabilizaci polyploida snížena, čehož může být dosaženo pomocí různých mechanismů, které je možné rozdělit na dvě hlavní skupiny. Za první mechanismy, při kterých dochází k interakcím mezi diploidními a polyploidními cytotypy a následně ke stabilizaci nového polyploidního cytotypu, a za druhé mechanismy bránící interakcím mezi ploidiemi, ale napomáhající k úspěšnému etablování nového cytotypu.

Do první skupiny patří vznik a přežívání tzv. lichých cytotypů, jež mohou figurovat jako mediátory genového toku, a tím pádem zvyšovat pravděpodobnost vzniku daného polyploida zvyšováním frekvence jeho gamet (Čertner et al., 2017; Husband, 2004; Ramsey & Schemske, 1998).

Do druhé skupiny lze řadit mechanismy bránící genovému toku mezi jednotlivými cytotypy, ale zároveň umožňující obcházení vyloučení minoritního cytotypu. Ty mohou být způsobeny okamžitou a zásadní změnou v morfologii či fyziologii rostliny, která povede k tak velké diferenciaci, že se nově vzniklý polyploidní cytotyp nebude moct křížit s rodičovským diploidem, ale zároveň získá evoluční výhodu, která mu umožní přežít a konkurovat diploidnímu cytotypu. Takové mechanismy lze nazvat jako pre-zygotické reprodukční bariéry a kromě už výše zmíněných změn k nim patří například i posun v době kvetení (fenologii) a s tím spojením opylovači, jež se následně mohou specifikovat pouze na jeden cytotyp (Husband & Schemske, 2000). Dále vyloučení minoritního cytotypu oddaluje také samoopylení (Husband & Sabara, 2004; Levin, 1975), jelikož při tomto způsobu opylení nezáleží na náhodném setkání dalšího individua. A v neposlední řadě geografická izolace která umožní prostorové oddělení nově vzniklého polyploida, a tak zabrání potenciálním interakcím s diploidním cytotypem, který mu již není konkurencí. Takový případ byl zdokumentován například u tetraploidních rostlin zástupce *Ranunculus adoneus* A. Gray (Ranunculaceae) (Baack, 2004).

Významným mechanismem je ale také selekce gamet (Husband & Sabara, 2004), jejíž princip spočívá v cytotypovém složení pylu, jež má rostlina k dispozici, jelikož při oplození pylem s různými cytotypy dochází k selekci ve prospěch samičího cytotypu a tím pádem zastavení heteroploidního genového toku (Castro et al., 2020).

Tyto bariéry, zastavující genový tok mezi cytotypy, nejsou výsledkem sníženého fitnessu či vitality nových polyploidů, a naopak mohou polyploidům nabízet výhody v podobě překonávání početní převahy původního cytotypu a jak už bylo zmíněno, v závislosti na jejich

síle a kombinaci může docházet díky polyploidizaci ke speciaci (Rieseberg & Willis, 2007; Sobel et al., 2010). Pre-zygotické bariéry pochopitelně nejsou jediné možné a ty u nichž dochází ke splnutí gamet a snížení vitality či fitnessu nově vzniklého embrya se nazývají post-zygotické a patří mezi ně i sterilita heteroploidních hybridů či jev zvaný triploidní blok (Husband & Sabara, 2004; Ramsey & Schemske, 1998).

3.2. Role lichých cytotypů ve smíšených populacích

Jak již bylo řečeno v úvodu, cytotypy se sudým počtem chromozomových sad samozřejmě nejsou jediné, které mohou vznikat v populacích, a vedle nich může vzniknout ještě množství tzv. lichých cytotypů. Liché cytotypy, tedy cytotypy s lichým počtem chromozomových sad, jsou díky svému genomu poměrně specifické.

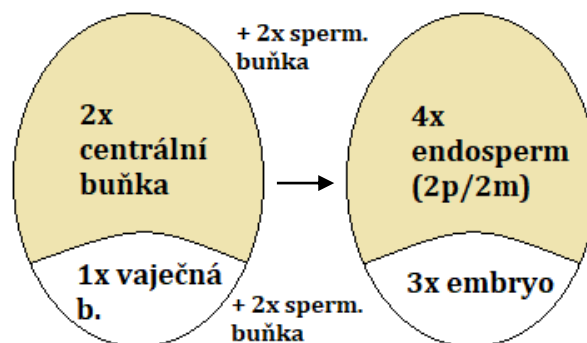
Vznikat mohou splnutím redukované a neredukované gamety (při vzniku triploidní rostliny) či heteroploidní hybridizací, kdy dochází ke splývání redukovaných gamet různých cytotypů (tedy při vzniku triploidní rostliny dochází ke křížení tetraploidních a diploidní rostlin). Oproti cytotypům se sudým počtem chromozomových sad u nich dochází ke zvýšení ve variabilitě vznikajících gamet, jelikož u nich dochází k větším nepravidelnostem při meióze (Ramsey & Schemske, 1998). V první profázi meiotického dělení např. u triploidního cytotypu dochází k mnohem častějšímu vzniku univalentů a trivalentů než u tetraploidů, u kterých mohou také vznikat, ale mnohem pravděpodobnější je u nich vznik bivalentů či tetravalentů (Ramsey & Schemske, 2002). To právě odráží skutečnost, že u lichých cytotypů dochází k problémům při meióze a rostliny s lichým počtem chromozomových sad čelí překážkám v generativním rozmnožování (Ramsey & Schemske, 1998). Navíc jejich vznik závisí na produkci neredukovaných gamet a heteroploidním křížení, mohou být tedy považovány za neobvyklé cytotypy (Husband et al., 2013) a čistě teoreticky by nemusely mít velkou pravděpodobnost zakládání stabilních populací. Liché cytotypy obecně tvoří kolem 11,6 %, což je poměrně vysoké číslo, které ale pravděpodobně neodpovídá realitě. Je totiž zvedáno druhy, jež si udržují liché cytotypy v populaci pomocí vegetativního rozmnožování (Kolář et al., 2017). Např. z 55 vzorků tropického druhu *Brachiaria humidicola* (Rendle) Schweick (Poaceae) bylo necelých 50 % nonaploidních, udržujících se v populaci pomocí apomixie (Boldrini et al., 2011). Za jistých podmínek mohou v populaci vznikat liché cytotypy opakovaně a mohou být tedy v populacích přítomny relativně dlouhodobě (Kolář et al., 2017).

3.2.1. Triploidní blok jako reprodukční bariéra u lichých cytotypů

Nejnižším možným lichým cytotypem, který vzniká splnutím redukované a neredukované ($n = 2n$) gamety, je triploid ($2n = 3x$). Avšak vznik takového jedince je provázen velice nízkou

životaschopností (v porovnání s rodičovskými rostlinami) (Kolář et al., 2017; Ramsey & Schemske, 1998). Problémy se životaschopností jedince s lichou ploidií vyplývají z komplikací spojených se změnou poměru samčího a samičího materiálu v semeni a k pochopení daného jevu je nutné vrátit se k samotné podstatě sexuálního rozmnožování kvetoucích rostlin (Richards, 1997; Simpson, 2006). U většiny kvetoucích rostlin dochází ke dvojitému oplození, tedy k tomu, že pylové zrno obsahuje kromě vegetativní buňky dvě spermatické buňky. Jedna splyne s haploidním vajíčkem, a vytvoří diploidní embryo, jež se následně vyvine v diploidní rostlinu. Druhá spermatická buňka splývá s diploidní centrální buňkou (ta vznikla splynutím haploidních středových jader přímo v samičím zárodečném vaku), takže vzniká triploidní endosperm, jež vyživuje embryo (Richards, 1997; Simpson, 2006).

K problému ve vzniku a úspěšném vývoji triploidní rostliny, jevu který je známý také jako „triploidní blok“, vede právě abnormální poměr samčího a samičího genetického materiálu v endospermu. U oplození prostřednictvím normálních gamet vzniká triploidní endosperm s poměrem $2m/1p$ – 2 samičí ku 1 samčí. Tento poměr se ale v případě oplození neredukovanou gametou změní (znázorněno na 1. Obr. na str. 16), což působí destabilizačně a vede k zániku embrya (Köhler et al., 2010). Dané tvrzení vysvětluje tzv. EBN hypotéza (endosperm balance number hypothesis), která říká, že úspěšnost oplození při křížení závisí na poměru samčího a samičího genomu v endospermu, který je tedy pro vývin embrya důležitější, než samotná úroveň ploidiie (Carputo et al., 1999). Nefunkčnost endospermu souvisí s tzv. PcG proteiny (Polycomb group proteins), které patří mezi hlavní regulátory genové exprese, jejichž vlastní exprese je vázána na samičí genom, takže pokud je samčí genom v jiném poměru ku samičímu, dochází k chybám v jejich expresi (Köhler et al., 2010).



1. Obr. Schematické znázornění oplození samičí diploidní rostliny samčí tetraploidní rostlinou a vznik triploida. Podle (Ortiz & Ehlenfeldt, 1992).

Na triploidních rostlinách řeřišničníku písečného (*Arabidopsis arenosa* (L.) Lawalree, Brassicaceae) byla ukázána konsekvence křížení tetraploidních a diploidních rodičovských rostlin s pozorností právě na poměr rodičovských gamet. U tetraploidních samičích rostlin oplozených diploidními samčími rostlinami vzniklo 94 % triploidních potomků, kdežto v opačném případě, tedy u oplození diploidní samičí rostliny tetraploidní samčí rostlinou, vzniklo necelých 29 % triploidních rostlin (E. J. Morgan et al., 2021). Triploidní blok tedy skutečně souvisí s nadbytkem samčího genetického materiálu a tlačí na přednostní vznik sudých ploidí.

3.2.2. Triploidní most umožňuje genový tok mezi ploidiemi

Pokud triploidní rostlina vyklíčí, dochází většinou ke snížení fitnessu (Ramsey & Schemske, 1998). Lichý počet chromozomových sad znamená skutečnou potíž při rozdělování chromozomů do dceřiných buněk. Při normální meióze dochází při prvním dělení k bivalentnímu párování homologních chromozomů a následnému crossing-overu. U lichých cytotypů však nelze spárovat lichý počet homologních chromozomů. Meióza je z toho důvodu poměrně komplikovaná vznikem multivalentů a univalentů, které znemožňují rovnoměrné rozdělení do dceřiných buněk a zajišťují vznik velkého množství aneuploidních gamet (gamet s necelým chromozomovým číslem, tedy některé chromozomy jim chybí nebo přebývají) (Ramsey & Schemske, 1998). Avšak gamety triploidních rostlin mají velikou cytotypovou variabilitu, a kromě gamet s aneuploidním počtem chromozomů vzniká i množství gamet euploidních. Euploidní gamety mohou následně splývat s gametami přítomných euploidních cytotypů za vzniku nových diploidních, ale také polyploidních jedinců (Kolář et al., 2017; Ramsey & Schemske, 1998). Tento triploidní most v závěru umožňuje genový tok oběma směry, jelikož genový tok přímo z tetraploidů k diploidům možný není. Hypotetická alela z tetraploidní rostliny se tak může dostat do triploidní dceřiné rostliny, jež může produkovat euploidní, haploidní gamety, jež dají za vznik diploidní rostlině, která tak zdědí alelu po původní tetraploidní rostlině (Kolář et al., 2017; Ramsey & Schemske, 1998). V teorii by měl tedy triploidní most zvedat pravděpodobnost udržení tetraploidních rostlin v kompetici se svými diploidními protějšky a může hrát klíčovou roli při přežití a etablování nově vzniklého polyploidního cytotypu v diploidní populaci, protože mu může napomoci překonat fenomén vyloučení minoritního cytotypu (Husband, 2004).

Stabilizace polyploidů prostřednictvím triploidního mostu byla prokázána například u diploid-tetraploid druhových komplexů heřmánkovce nevonného (*Tripleurospermum inodorum* (L.) Sch. Bip.) (Čertner et al., 2017) a vrbovky úzkolisté (*Chamerion*

angustifolium (L.) Holub) (Burton & Husband, 2001). To, jak velkou roli bude mít triploid v daném komplexu je vázáno na jeho vitalitu a fekunditu (plodnost rostliny), jelikož bez produkce gamet pochopitelně nemůže fungovat jako prostředník mezi jednotlivými cytotypy.

3.3. Liché cytotypy ve vyšších ploidních úrovních

Cytotypy s vyšší lichou ploidí (tj. pentaploidi či heptaploidi) vznikají, rovněž jako triploidi, pomocí neredukovaných gamet nebo heteroploidní hybridizací (Jiajun et al., 2005; Ramsey & Schemske, 1998). A stejně jako v předchozím případě, čelí problému s lichým počtem chromozomových sad, působící problémy při produkci gamet (Ramsey & Schemske, 1998). Může u nich opět docházet k nerovnoměrnému párování chromozomů při meióze, produkující gamety $5x/2$ (Peskoller et al., 2021), ale například i k tomu, že se budou u pentaploidní rostliny bivalentně párovat jen některé chromozomy a univalentní budou u samčího rodiče ztraceny. V pylu je v závěru mnohem méně chromozomů než ve vajíčku (u samičí rostliny jsou univalenty zachovány) a v zachovaných univalentních chromozomech nedojde k rekombinaci, takže se postupně mohou hromadit škodlivé mutace (Lim et al., 2005). Toto samozřejmě není standard, ale jedná se o funkční odklon od klasické meiózy, jež je dokumentován v přirozeném systému.

Již bylo rozebráno, že jednotlivé cytotypové úrovně se od sebe mohou poměrně významně lišit. Na možnost heteroploidního genového toku může mít vliv právě výška ploidních úrovní v rámci daného polyploidního komplexu a křížení mezi příbuznými druhy s odlišnou ploidní úrovní. Nejsilnější blok je nejčastěji zaznamenáván mezi základním diploidním a tetraploidním stupněm (Sutherland & Galloway, 2017, 2021) a heteroploidní genový tok tak může být u vyšších cytotypů díky snížení efektivity reprodukčních bariér snazší a může tak výrazněji zasahovat do míry genového toku v celé populaci. Například u chrastavce rolního (*Knautia arvensis* (L.) Coulter, Caprifoliaceae) byla potvrzena koexistence diploidů a tetraploidů i bez přítomnosti triploidních rostlin jako mediátorů genového toku. Odlišné složení bylo však nalezeno u smíšených populací tetraploid-hexaploid (*K. arvensis* (4x)-*K. dipsacifolia* (6x)), u kterých již tvořily pentaploidní rostliny značnou část a mohly by tak v případě produkce euploidních gamet opět vystupovat jako mediátory genového toku (Kolář et al., 2009). U zvonku okrouhlostého (*Campanula rotundifolia* L. subsp. *rotundifolia*, Campanulaceae) byl pozorován snížený vliv post-zygotických bariér na heteroploidním hybridu v rámci kombinací tetraploid-hexaploid oproti tetraploid-diploid. Vzniklé cytotypy byly u hybridů tetraploid-diploid mnohem variabilnější – vznikaly hlavně triploidní a tetraploidní rostliny, avšak i diploidní a malé množství pentaploidních. Hybridi tetraploid-hexaploid byli oproti

tomu zcela uniformní – pentaploidní, ale vykazovali lepší fitness (Sutherland & Galloway, 2017). Se zvedající se ploidií mohou mít tedy reprodukční bariéry menší vliv a k heteroploidnímu genovému toku dochází s větší pravděpodobností (Hersch-Green, 2012; Sutherland & Galloway, 2017).

Experimentálně bylo prokázáno, že cytotypy s vyšší lichou ploidií mohou efektivně umožňovat heteroploidní genový tok prostřednictvím introgrese – zpětného křížení s rodičovskými cytotypy se sudou ploidií. Například studie zaměřená na polyploidní druhový komplex starčku šedého kraňského (*Senecio incanus subsp. Carniolicus* (Willd.) Braun-Blanq., Asteraceae) ukázala, že semena vzniklá zpětným heteroploidním křížením s rodičovskými cytotypy měla relativně vysokou viabilitu. Homoploidní hybridizací dvou pentaploidů sice také vznikala semena, ale měla výrazně nižší životaschopnost než semena z heteroploidního křížení. Dané výsledky tedy naznačují, že také pentaploidi mohou hrát důležitou roli jako mediátory genového toku, avšak jejich schopnost vytvořit stabilní pentaploidní populaci je výrazně omezena (Peskoller et al., 2021). To dokazují i detekce těchto vyšších, lichých ploidií v rámci populací, jelikož jejich četnost bývá spíše menší (Chehregani & Hajisadeghian, 2009; Olanj et al., 2015; Suda et al., 2007).

3.3.1. Role lichých cytotypů u invazních rostlin s vyšší ploidií

Není překvapivé, že vyšší liché ploidie lze nalézt i u invazních polyploidních taxonů, kde může být jejich četnost analogicky poměrně nízká. I zde mohou fungovat v rámci smíšených populací jako mediátory genového toku a prostředky heteroploidní hybridizace a celkový přehled většiny diskutovaných druhů a jejich cytotypů je shrnut v tabulce č. 1 na str. 25. V rámci invazního druhu křídlatky japonské (*Reynoutria japonica* Houtt., syn. *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decr., Polygonaceae) byly v nativním areálu v Asii zjištěny tetraploidní, hexaploidní a oktaploidní cytotypy (Iwatsubo et al., 2004). V invadovaných areálech v Evropě a v Severní Americe dominuje oktaploid (Gammon et al., 2010), avšak situace je o něco komplikovanější, než se může na první pohled zdát. Spolu s křídlatkou japonskou totiž došlo i k introdukci křídlatky sachalinské (*Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai), jež má sice menší schopnost invaze, ale může se křížit s jinak klonálně se množící *R. japonicou* a hybrid mezi těmito dvěma druhy, křídlatka česká (*Reynoutria × bohemica* Chrtěk et Chrtková) má dokonce lepší kompetiční schopnosti než rodičovské rostliny a může se křížit zpětně (Bímová et al., 2004). U křídlatky japonské převládá, jak už bylo řečeno, i v S. Americe oktaploid, avšak potvrzené byly i jiné cytotypy, a to sice tetraploidní, pentaploidní, hexaploidní a nonaploidní (Gammon et al., 2010).

U hybrida převládá v populacích hexaploid, ale dokumentovány byly opět i oktaploidní, tetraploidní, heptaploidní a nonaploidní cytotypy, přičemž zmíněné liché cytotypy se celkově ve schopnosti růstu od sudých ploidí nijak zásadně nelišily (Gammon et al., 2010). V Severní Americe dochází u křídlatky k poměrně velké míře hybridizace a k introgresi, čímž se zvedá genetická variabilita populací (Gammon et al., 2010; Grimsby et al., 2007) a ačkoliv přesná role lichých cytotypů musí být u křídlatky ověřena, při neúplné sterilitě by šlo opět předpokládat, že přispívají ke genovému toku v rámci populací. Fertilita lichých cytotypů a jejich role nebyla důkladně ověřena. Zpětné křížení bylo u heptaploidů a nonaploidů křídlatky japonské nejméně úspěšné (ve srovnání se sudými cytotypy), ale liché ploidie zcela sterilní nebyly (Gammon et al., 2010). Dalo by se tedy předpokládat, že mohou hrát roli v heteroploidní hybridizaci jako mediátory genového toku.

K heteroploidní hybridizaci může docházet i v případě, že se kříží nativní a introdukované cytotypy a při introgresi pak může docházet ke zvyšování genetické variability v nativní populaci. Z tohoto hlediska je tedy dobré brát v potaz nejen cytotypy invazních rostlin, ale i cytotypy rostlin, se kterými se mohou invazní rostliny potencionálně křížit v invadovaném prostředí, jelikož jak už bylo řečeno, při efektivnosti heteroploidního křížení záleží i na ploidní úrovni (Sutherland & Galloway, 2021). V rámci rodu *Roripa* Scop. dochází ke křížení polyploidní rukve obecné (*Rorippa sylvestris* (L.) Besser), jež je v Evropě nativní a rukve rakouské (*R. austriaca* (Crantz) Besser), což je v Německu invazní diploid. Právě na území Německa byly porovnávány dvě kontaktní zóny, přičemž v jedné byly přítomné triploidní cytotypy a v druhé byly pentaploidní cytotypy u kterých dochází na rozdíl od triploidů k vysoké produkci semen a mohly by tak opět přispívat k hybridizaci a introgresi, ke kterým v kontaktních zónách dochází (Bleeker & Matthies, 2005). Je tedy vhodné uvážit roli pentaploidů nejen v rámci invazních rostlin, ale také obecně jejich přítomnost v kontaktních zónách nativních a invazních druhů.

Neúspěšnost při kontrole některých invazních rostlin je podporována právě velkou mírou hybridizace, velkou fenotypovou variabilitou, a tudíž problémy s identifikací invazních rostlin v rámci druhových komplexů (Goyal & Sharma, 2015). Jedním z takových komplexů je díky introdukci člověkem globálně rozšířená libora měňavá (*Lantana camara* L., Verbenaceae, na obr. č. 2), původní s jistou pravděpodobností v Jižní či Střední Americe či v Indii (Goyal & Sharma, 2015). Jedná se o komerční rostlinu, často unikající z kultivarů či šlechtitelských linií, hybridizující s nativními populacemi druhů rodu *Lantana*, označenou za invazní na Floridě, v jižní Americe, Indii či Austrálii (Czarnecki & Deng, 2009). V kultivarech i přirozeně byly

nalezeny ploidy úrovně od diploidních až po hexaploidní včetně lichých cytotypů (Goyal & Sharma, 2015), přičemž různé cytotypy v Indii se od sebe poměrně významně lišily, například zrovna pentaploidní rostliny vynikaly schopností růst ve větších nadmořských výškách (Ojha & Dayal, 1992). V produkci životaschopných semen vyšly pentaploidní rostliny jako nejhorší ve srovnání s diploidními až tetraploidními, avšak studie nepracovala s invazními populacemi, nýbrž s kultivary a šlechtitelskými liniemi (Czarnecki & Deng, 2020).

Podobně komplikovaným taxonem s polyploidními zástupci a variabilními základními chromozomovými čísly je *Symphotrichum* Nees (Asteraceae), jež je původní v Americe, ale naturalizované populace druhů *Symphotrichum* amerického původu lze nalézt

i v Evropě (Dirkse et al., 2014; D. R. Morgan & Holland, 2012; Semple et al., 1983). V rámci rodů dochází k velké morfologické variabilitě a rozlišování jednotlivých druhů není jednoduché i díky vlivu vysoké míry hybridizace. Vznikají tak kromě tetraploidních, oktaploidních a hexaploidních cytotypů také liché cytotypy (v tab. č. 1 na str. 25), které mohou být jak introdukovány, tak vznikat heteroploidní hybridizací až po introdukci, přičemž počet zaznamenaných heptaploidních cytotypů v Nizozemsku byl neočekávaně vysoký (Dirkse et al., 2014). Původ těchto lichých cytotypů nelze jasně připsat k jednomu druhu, jelikož není objasněn jejich vznik z hlediska potenciálních rodičovských cytotypů a druhů. Kupříkladu u pentaploidů může jít o hybridy jak *S. ontarionis* (4x) a *S. lanecolatum* (6x), tak *S. ontarionis* (4x) a *S. aff. lateriflorum* (6x) (Dirkse et al., 2014). Je vhodné uvážit možnost introgrese, ačkoliv zpětné křížení nebylo testováno, a brát v potaz možnost podílu lichých cytotypů na udržování smíšených populací. Stejně jako v předchozím případě komerční libory měňavé jsou však dostupné informace o lichých cytotypech v introdukovaných areálech poněkud nedostatečné.

Vytrvalým druhem s velkou cytotypovou variabilitou je také v Americe, Africe, Austrálii a na Novém Zélandu introdukovaná a invazní kyprej vrvice (*Lythrum Salicaria* L., Lythraceae). Původní areál má v Eurasii, kde se však na rozdíl od areálu v Severní Americe málokdy vyskytuje jako dominantní druh daného stanoviště. Při sledování cytotypové variability je mezi



2. Obr. *Lantana Camara*; Foto: Ing. Jaromír Kučera, Ph.D.

invazními a nativními populacemi jasný rozdíl – v nativním areálu byly přítomné populace tvořeny diploidy, triploidy, tetraploidy a hexaploidy, přičemž zaznamenány byly i smíšené populace vč. smíšené populace $4x + 6x$ v Turecku. Na druhou stranu v Severní Americe byly populace cytotypově uniformní, tvořené pouze tetraploidními rostlinami (Kubátová et al., 2008). Podobný jev, kdy rostliny cytotypovou variabilitu v invadovaném areálu naopak ztratily byl zaznamenán i u zlatobýlu obrovského (*Solidago gigantea* Ait., Asteraceae), který je v nativním areálu opět poměrně variabilní včetně lichých ploidií a v areálech v Evropě byl zatím nalezen pouze tetraploid (Schlaepfer et al., 2010). Je složité najít jedno odůvodnění pro uniformitu úspěšných invazních cytotypů, v případě zlatobýlu se může jednat o spoléhání na vegetativní rozmnožování, avšak to bylo zaznamenáváno i u nativních populací (Schlaepfer et al., 2010). Je tedy dobré stále brát v potaz nejen zvýšenou variabilitu díky heteroploidnímu křížení, ale kombinace více introdukcí a pre-adaptací cytotypů už v nativním areálu (Kubátová et al., 2008; Schlaepfer et al., 2010).

Vedle minoritně se vyskytujících lichých ploidií se může za jistých okolností stát, že invazní taxon budou z větší části (ne-li většinou) tvořit právě liché cytotypy a nebudou tak pouze doprovázet genový tok smíšené populace. V takovém případě je nutné zaměřit se i na způsob rozmnožování, jelikož populace tvořené převážně lichými cytotypy jsou zpravidla doprovázené nepohlavním způsobem rozmnožování (apomixie, vegetativní růst), jež jim umožňuje vyhnout se některým nevýhodám spojeným s problematickou meiózou a následně částečnou až úplnou sterilitou.

Studie zaměřená na komplikovaný taxon jestrábník chlupáček (*Pilosella officinarum* F. W. Schultz & Sch. Bip.; syn. *Hieracium pilosella* L.) (Asteraceae) s apomiktickými populacemi ukázala poměrně častou přítomnost pentaploidních cytotypů. Měřeny byly rostliny z 665 lokalit a z toho pentaploidní cytotypy byly detekovány na 40 % a to i navzdory tomu, že v rámci studie bylo sbíráno vždy méně než 5 rostlin za populaci (Mráz et al., 2008). Na území Slovenska byly pentaploidní cytotypy dokonce nejčastější a oproti svým hexaploidním protějškům se překvapivě lišily v genetické variabilitě mezi populacemi i když jsou oba cytotypy apomiktické (Krahulcová & Krahulec, 2020; Mráz et al., 2008). Jedním z možných důvodů pro tuto variabilitu je přetrvávající možnost pohlavního rozmnožování a jestrábníky se tedy staly fakultativně apomiktickými. Jedná se však o jedno z více vysvětlení – důvodem by mohlo být např. i více počátků pentaploidního cytotypu (Krahulcová & Krahulec, 2020).

Důležité však je, že se jestřábník chlupáček šíří invazně na Novém Zélandu, kde byl introdukovan v 19. stol. a v současnosti přežily pouze apomikticky se rozmnožující, polyploidní populace. Důkazy o různorodosti genetické variability i v těchto převážně pentaploidních populacích opět podporují myšlenku, že do jisté míry k sexuální reprodukci dochází i zde a je zde tedy jistá podobnost mezi nativními a invazními populacemi (Chapman et al., 2000). K podobnému fenoménu dochází i u šťavelu kozí nohy (*Oxalis pes-caprae* L., Oxalidaceae, na obr. č. 3), který je původně z Jižní Afriky. Na rozdíl od jestřábníku jsou však populace v původním areálu převážně diploidní či tetraploidní, kdežto do invadovaných areálů ve Středomoří, Austrálii a Americe se invazně rozšířil hlavně pentaploidní cytotyp. Pentaploidní populace se spoléhají na klonální růst pomocí hlízek, ačkoliv do jisté míry dochází k pohlavnímu rozmnožování pravděpodobně také u nich, jelikož se nejedná o populace geneticky uniformní. Variabilita je u nich však skutečně oproti tetraploidním rostlinám v nativním areálu snížena (Ferrero et al., 2015).



3. Obr. *Oxalis pes-caprae*; Foto: Ing. Jaromír Kučera, Ph.D.

To lze samozřejmě předpokládat, protože při spoléhání na nepohlavní rozmnožování nedochází k rekombinaci.

Avšak se sníženou genetickou variabilitou nepohlavně se rozmnožujících populací nemusí nutně přicházet i snížení variability ve fenotypu.

U invazního, dodekaploidního druhu *Spartina anglica* C. E. Hubb. (Poaceae), jež vznikl alopolyplloidizací na Britských ostrovech, odkud se invazně rozšířil, je genetická variabilita také poměrně malá, ale kontrastuje s významnou morfologickou plasticitou (Ainouche et al., 2008; Huska et al., 2016). Ve smíšených populacích ve Velké Británii byly nalezeny hexaploidní, dodekaploidní a nonaploidní cytotypy a opět je tedy dobré brát v potaz možnost jejich výstupu jako mediátorů genového toku, podílejících se na vzniku neopolyplloidů (Renny-Byfield et al., 2010).

Z hlediska lichých ploidních úrovní je však nejzajímavějším velice fenotypově variabilní, invazní druh *Spartina densiflora* Brongn. (Castillo et al., 2018). Jedná se o heptaploida alopolyplloidního původu z Jižní Ameriky s velice dobrou schopností invaze (dnes rozšířen u pobřeží v Severní Americe, Evropě i Africe), jež je u něj spojena s významnou tolerancí

rozsáhlých ekologických podmínek – roste v různých typech habitatů (Ainouche et al., 2008; Bortolus, 2006). Ačkoliv se jedná o rostlinu přirozeně obývající zaplavovaná přímořská slaniska, nejlepší schopnost kolonizace prokazuje v brakických a sladkých mokřadech a porosty může tvořit i v oblastech, kterých se příliv téměř nedotkne (Bortolus, 2006). U *S. densiflora* bylo zaznamenáno jak pohlavní, tak nepohl. rozmnožování, přičemž v porovnání s ostatními invazními druhy rodu *Spartina* tvoří menší množství drobnějších květů. Sledované znaky se liší nejen díky fenotypové variabilitě, ale i v závislosti na lokalitě pozorování (např. USA vs. Španělsko). Je tedy zajímavé, že i přes předpokládanou neúspěšnost lichých cytotypů se stal tento heptaploid silně invazním a při introdukci v areálu společně s dalšími zástupci rodu *Spartina* (*S. alterniflora* Loisel, *S. anglica* C. E. Hubb.) může mezi nimi docházet k hybridizaci a masivní kolonizaci za současného snížení místní biodiverzity a ohrožení příslušných ekosystémů (Bortolus, 2006).

Liché cytotypy tedy nemusí být vždy pouze minoritní, mohou být až majoritní, a ačkoliv jsou vázány spíše na apomixii a vegetativní rozmnožování, ani to nemusí být pravidlem. Při malém vlivu reprodukčních bariér může docházet ke zvýšení heteroploidní hybridizace a genového toku, a tím pádem i většímu výskytu lichých ploidii. Za určitých podmínek se pak mohou stát vyloženě invazními, nepohlavně se rozmnožujícími cytotypy. Avšak stále nelze opomínat potíže při párování lichého počtu homologních chromozomů a tím způsobenou skutečně reálnou nevýhodu v pohlavním rozmnožování. I přes tento handicap však mají liché cytotypy význam ve smíšených populacích i jako nedominantní cytotypy podporující koexistenci vícero ploidii.

1. Tab.: Vybrané druhy a jejich cytotypy v nativním a invadovaném areálu zkoumaném v použitých studiích

Druh	Cytotypy v nativním areálu		Cytotypy ve studovaném areálu		Použité studie
<i>Reynoutria japonica</i>	Asie	4x, 6x, 8x, 10x	S. Amerika	4x, 5x, 6x, 8x, 9x	(Gammon et al., 2010; Kim & Park, 2000; Mandák et al., 2003)
<i>Reynoutria sachalinensis</i>	Asie	12x, 4x	S. Amerika	4x	(Gammon et al., 2010; Kim & Park, 2000)
<i>Reynoutria x bohemica</i>			S. Amerika, Evropa	4x, 6x, 7x, 8x, 9x, 10x	(Bailey & Wisskirchen, 2004; Gammon et al., 2010)
<i>Symphytotrichum lanceolatum</i>	S. Amerika	4x, 5x, 6x, 7x, 8x	Nizozemsko	5x, 6x, 7x, 8x	(Dirkse et al., 2014; Semple et al., 1983)
<i>Rorippa austriaca</i>	v. Evropa	2x	Německo	2x, 3x, 5x	(Bleeker & Matthies, 2005)
<i>Pilosella officinarum</i>	Evropa	4x, 5x, 6x	Nový Zéland	4x, 5x	(Chapman et al., 2000; Mráz et al., 2008)
<i>Oxalis pes-caprae</i>	Kapsko	2x, 4x, 5x	JZ Evropa	4x, 5x	(S. Castro et al., 2013; Ferrero et al., 2015)
<i>Spartina densiflora</i>	J. Amerika	7x	S. Amerika	7x	(Ainouche et al., 2008; Castillo et al., 2018)

4. Závěr

Polyploidie je komplikovaný fenomén doprovázený mnoha změnami, z čehož některé nemusí být na první pohled u neopolyploidů tak zřetelné. Se zdvojnásobením genetického materiálu přichází i velké množství epigenetických změn, které mohou ovlivňovat například fenologii, ekologii či rozmnožovací strategie, a tím pádem dochází k posunům ve fenotypu, jež mohou nově vzniklé polyploidy reprodukčně izolovat od svých diploidních protějšků. Tato izolace může být dobrým mechanismem předcházení jevu vyloučení minoritního cytotypu, jež má za následek, že nově vzniklé cytotypy jsou oproti diploidům v početní nevýhodě co se produkce gamet týče, a může tedy dojít k jejich vyloučení. Nejsou to však jediné mechanismy, které podporují udržování polyploidů. Druhou cestou, jež podporuje vznik a přetrvávání nově vzniklých polyploidů, je zachování genového toku pomocí lichých cytotypů (tj. pomocí triploidního mostu, ale mohou tak působit i vyšší liché ploidie). Dochází tak ke zvyšování frekvence gamet, ze kterých daný neopolyploid vzniká a podporuje se tak tím jeho přetrvání, což působí jako protiváha početní nevýhody v produkci gamet a vyloučení minoritního cytotypu.

Liché cytotypy však mají i své vlastní problémy, z čehož nejzásadnějším je jev, popsáný na triploidních cytotypech, tzv. triploidní blok. Problém spočívá ve špatném poměru samčího a samičího genetického materiálu v endospermu, jež vyživuje embryo a je tedy pro vznik rostliny poměrně zásadní. Pokud rostlina s lichým počtem chromozomových sad i přes to vyklíčí a má normální fitness, stále nemusí působit jako mediátor genového toku. Není-li rostlina schopna produkce gamet, nemůže zvyšovat frekvenci gamet jiného neopolyploida a tím pádem ani jeho vznik. U lichých cytotypů dochází k problémům při párování homologních chromozomů při meióze a ke vzniku velkého počtu aneuploidních dceřiných buněk. Avšak variabilita gamet, které mohou liché cytotypy produkovat může být dostatečně vysoká na to, aby docházelo i k produkci gamet euploidních, takže mohou být skutečně mediátory genového toku podporující vznik neopolyploidů a jejich uchování v populacích.

Relevance polyploidie je stále diskutována u invazních rostlin, které mohou využívat lepší schopnost adaptace či kolonizace, které s sebou může znásobení genetického materiálu přinést. Prokazatelně mezi invazními rostlinami a polyploidii jistý vztah je, avšak určení jednotných trendů není jednoduché, protože projevy ve fenotypu se zdají být poměrně individualizované vůči jednotlivým druhům. Následky polyploidizace mohou být svým způsobem také oportunního charakteru, tedy ačkoliv nemusí dojít k okamžitému zlepšení konkrétního znaku například v toleranci klimatických podmínek, díky větší genetické variabilitě může časem dojít

k vyselektování rostlin s adaptací na daný areál, takže v závěru u nich ke zlepšení dojde. Tím pádem rostliny v introdukovaném areálu zkrátka mohou pouze využít jistých pre-adaptací, které mohly získat už v nativním areálu. Ani to ale není jasným trendem a stále platí, že vztah mezi polyploidii a invazivitou je vázán i na individuální taxony. K navýšení invazního potenciálu u polyploidních druhů může docházet také prostřednictvím introgrese a genového toku mezi různými cytotypy. Invazních rostlin, jež mají více než základní počet dvou chromozomových sad je poměrně dost a nevyhýbají se jim ani liché cytotypy, jejichž role v rámci populací rozhodně není černobílá. Například v České republice invazní, křídlatka japonská či naopak původní v Evropě a invazní na Novém Zélandu jestřábník chlupáček mají společný invazní charakter a existenci polyploidů, avšak role lichých cytotypů je u nich diametrálně odlišná.

Liché cytotypy se mohou v rámci invazních polyploidních komplexů vyskytovat pouze minoritně, ale i v takovém případě je dobré uvážit jejich roli v genovém toku smíšených populací. Vezmeme-li v potaz možnost projevu nějaké skutečně výhodné ekologické adaptace u polyploida, právě liché cytotypy mohou tuto výhodu přenést z vyšších ploidií směrem k diploidům a tím pádem by mohly teoreticky zvyšovat např. kolonizační schopnosti cytotypů napříč celým polyploidním komplexem. Tato možnost je při zvýšené cytotypové a genomové variabilitě jen další možnou zbraní invazních rostlin a pro úspěšnou kontrolu a ochranu biodiverzity je vhodné brát takové mechanismy v potaz. Zda jsou tyto cytotypy skutečně mediátory genového toku je navíc u některých taxonů stále otázkou, například u rodu *Symphyotrichum* se o jejich existenci ví, avšak jejich původ či role zcela objasněny nejsou. Vždy se nemusí jednat o významnou roli a nelze zapomínat ani na možnost výskytu jednotlivých rostlin s lichým počtem chromozomových sad, které postupně vymizí bez většího vnějšího či vnitřního vlivu.

Na druhé straně navíc stojí nepohlavně se rozmnožující invazní rostliny, u kterých může docházet k naprostému obcházení všech nevýhod spojených se vznikem lichých cytotypů a generativním rozmnožováním, a tím pádem k přetrvávání celých populací, tvořených pouze lichými cytotypy. Ohrožené by mohly být v tu chvíli snížením genetické variability, avšak u fakultativně apomiktických druhů si mohou rostliny občasným pohlavním rozmnožováním tuto variabilitu zvedat za současného zachování početní převahy pomocí nepohlavního rozmnožování. Vznikají tak stabilní, na nepohlavní rozmnožování spoléhající, populace, které obchází nejen problémy typické pro liché cytotypy, ale i problémy s příliš nízkou genetickou variabilitou. Na vrcholku poté stojí invazní trávy rodu *Spartina*, u kterých došlo dokonce

k rozšíření invazního heptaploidního cytotypu, jež nemusí spoléhat pouze na produkci klonů, není apomiktický a nese vlastní druhové jméno.

Není tedy jednoduché určit či odhadnout roli lichých cytotypů v rámci invazních polyploidních taxonů. Pro přesné znalosti o jejich vlivu na smíšené populace jsou vedle cytogeografických studií ještě potřeba informace o možnostech heteroploidní hybridizace, přenosu genetického materiálu skrze funkční, euploidní gamety produkované rostlinami s lichou ploidí a o způsobu rozmnožování, jelikož při spoléhání na nepohlavní rozmnožování v kombinaci s fenotypovými výhodami mohou liché cytotypy své protějšky se sudým počtem chromozomových sad v invazi dokonce předčít.

5. Použitá literatura

- Ainouche, M. L., Fortune, P. M., Salmon, A., Parisod, C., Grandbastien, M.-A., Fukunaga, K., Ricou, M., & Misset, M.-T. (2008). Hybridization, polyploidy and invasion: Lessons from *Spartina* (Poaceae). *Biological Invasions*, *11*(5), 1159. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9383-2>
- Baack, E. J. (2004). Cytotype segregation on regional and microgeographic scales in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*: Ranunculaceae). *American journal of botany*, *91*(11), 1783–1788.
- Bímová, K., Mandák, B., & Kašparová, I. (2004). How does *Reynoutria* invasion fit the various theories of invasibility? *Journal of Vegetation Science*, *15*(4), 495–504. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2004.tb02288.x>
- Blakeslee, A. F. (1939). The Present and Potential Service of Chemistry to Plant Breeding. *American Journal of Botany*, *26*(3), 163–172. <https://doi.org/10.2307/2436533>
- Bleeker, W., & Matthies, A. (2005). Hybrid zones between invasive *Rorippa austriaca* and native *R. sylvestris* (Brassicaceae) in Germany: Ploidy levels and patterns of fitness in the field. *Heredity*, *94*(6), 664–670. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800687>
- Boldrini, K. R., Adamowski, E. V., Silva, N., Pagliarini, M. S., & Valle, C. B. (2011). Meiotic behavior in nonaploid accessions of *Brachiaria humidicola* (Poaceae) and implications for breeding. *Genetics and Molecular Research: GMR*, *10*(1), 169–176. <https://doi.org/10.4238/vol10-1gmr990>
- Bortolus, A. (2006). The austral cordgrass *Spartina densiflora* Brong.: Its taxonomy, biogeography and natural history. *Journal of Biogeography*, *33*(1), 158–168. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01380.x>
- Bretagnolle, F. (1995). The Influence of Seed Size Variation on Seed Germination and Seedling Vigour in Diploid and Tetraploid *Dactylis glomerata* L. *Annals of Botany*, *76*(6), 607–615. <https://doi.org/10.1006/anbo.1995.1138>
- Burton, T. L., & Husband, B. C. (2001). Fecundity and offspring ploidy in matings among diploid, triploid and tetraploid *Chamerion angustifolium* (Onagraceae): Consequences for tetraploid establishment. *Heredity*, *87*(5), 573–582. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2001.00955.x>
- Carputo, D., Monti, L., Werner, J. E., & Frusciant, L. (1999). Uses and usefulness of endosperm balance number: *Theoretical and Applied Genetics*, *98*(3–4), 478–484. <https://doi.org/10.1007/s001220051095>
- Castillo, J. M., Gallego-Tévar, B., Figueroa, E., Grewell, B. J., Vallet, D., Rousseau, H., Keller, J., Lima, O., Dréano, S., Salmon, A., & Ainouche, M. (2018). Low genetic diversity contrasts with high phenotypic variability in heptaploid *Spartina densiflora* populations invading the Pacific coast of North America. *Ecology and Evolution*, *8*(10), 4992–5007. <https://doi.org/10.1002/ece3.4063>
- Castro, M., Loureiro, J., Husband, B. C., & Castro, S. (2020). The role of multiple reproductive barriers: Strong post-pollination interactions govern cytotypic isolation in a tetraploid–

- octoploid contact zone. *Annals of Botany*, 126(6), 991–1003.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcaa084>
- Castro, S., Loureiro, J., Procházka, T., & Münzbergová, Z. (2012). Cytotype distribution at a diploid–hexaploid contact zone in *Aster amellus* (Asteraceae). *Annals of Botany*, 110(5), 1047–1055.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcs177>
- Comai, L. (2005). The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews Genetics*, 6(11), 836–846. <https://doi.org/10.1038/nrg1711>
- Czarnecki, D. M., & Deng, Z. (2009). Occurrence of Unreduced Female Gametes Leads to Sexual Polyploidization in *Lantana*. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 134(5), 560–566. <https://doi.org/10.21273/JASHS.134.5.560>
- Czarnecki, D. M., & Deng, Z. (2020). Assessment of the Female Fertility of 26 Commercial *Lantana camara* Cultivars and Six Experimental Lines. *HortScience*, 55(5), 709–715.
<https://doi.org/10.21273/HORTSCI14963-20>
- Čertner, M., Fenclová, E., Kúr, P., Kolář, F., Koutecký, P., Krahulcová, A., & Suda, J. (2017). Evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations in an annual herb: Dispersal, local persistence and recurrent origins of polyploids. *Annals of Botany*, 120(2), 303–315.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcx032>
- Dhooghe, E., Van Laere, K., Eeckhaut, T., Leus, L., & Van Huylenbroeck, J. (2011). Mitotic chromosome doubling of plant tissues in vitro. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 104(3), 359–373. <https://doi.org/10.1007/s11240-010-9786-5>
- Diallo, A. M., Kjær, E. D., Ræbild, A., & Nielsen, L. R. (2022). Coexistence of diploid and polyploid *Acacia senegal* (L. Willd.) and its implications for interploidy pollination. *New Forests*.
<https://doi.org/10.1007/s11056-021-09901-x>
- Dirkse, G. M., Duistermaat, H., & Zonneveld, B. J. M. (2014). Morphology and genome weight of *Symphotrichum* species (Asteraceae) along rivers in The Netherlands. *New Journal of Botany*, 4(3), 134–142. <https://doi.org/10.1179/2042349714Y.0000000049>
- Dubcovsky, J., & Dvorak, J. (2007). Genome Plasticity a Key Factor in the Success of Polyploid Wheat Under Domestication. *Science*, 316(5833), 1862–1866.
<https://doi.org/10.1126/science.1143986>
- Eliášová, A., Trávníček, P., Mandák, B., & Münzbergová, Z. (2014). Autotetraploids of *Vicia cracca* show a higher allelic richness in natural populations and a higher seed set after artificial selfing than diploids. *Annals of Botany*, 113(1), 159–170. <https://doi.org/10.1093/aob/mct252>
- Fawcett, J. A., Maere, S., & Van de Peer, Y. (2009). Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous–Tertiary extinction event. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(14), 5737–5742.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0900906106>

- Ferrero, V., Barrett, S. C. H., Castro, S., Caldeirinha, P., Navarro, L., Loureiro, J., & Rodríguez-Echeverría, S. (2015). Invasion genetics of the Bermuda buttercup (*Oxalis pes-caprae*): Complex intercontinental patterns of genetic diversity, polyploidy and heterostyly characterize both native and introduced populations. *Molecular Ecology*, *24*(9), 2143–2155. <https://doi.org/10.1111/mec.13056>
- Franzke, A., Lysak, M. A., Al-Shehbaz, I. A., Koch, M. A., & Mummenhoff, K. (2011). Cabbage family affairs: The evolutionary history of Brassicaceae. *Trends in Plant Science*, *16*(2), 108–116. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.11.005>
- Gammon, M. A., Baack, E., Orth, J. F., & Kesseli, R. (2010). Viability, Growth, and Fertility of Knotweed Cytotypes in North America. *Invasive Plant Science and Management*, *3*(3), 208–218. <https://doi.org/10.1614/IPSM-D-10-00018.1>
- Goyal, N., & Sharma, G. P. (2015). *Lantana camara* L.(sensu lato): An enigmatic complex. *NeoBiota*, *25*, 15.
- Grimsby, J. L., Tsirelson, D., Gammon, M. A., & Kesseli, R. (2007). Genetic diversity and clonal vs. Sexual reproduction in *Fallopia* spp. (Polygonaceae). *American Journal of Botany*, *94*(6), 957–964. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.6.957>
- Guerra, D., Wittmann, M. T. S., Schwarz, S. F., Souza, P. V. D. de, Gonzatto, M. P., & Weiler, R. L. (2014). Comparison between diploid and tetraploid citrus rootstocks: Morphological characterization and growth evaluation. *Bragantia*, *73*(1), 1–7.
- Herben, T., Suda, J., & Klimešová, J. (2017). Polyploid species rely on vegetative reproduction more than diploids: A re-examination of the old hypothesis. *Annals of Botany*, *120*(2), 341–349. <https://doi.org/10.1093/aob/mcx009>
- Hersch-Green, E. I. (2012). Polyploidy in Indian paintbrush (*Castilleja*; Orobanchaceae) species shapes but does not prevent gene flow across species boundaries. *American Journal of Botany*, *99*(10), 1680–1690. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200253>
- Hollister, J. D., & Gaut, B. S. (2009). Epigenetic silencing of transposable elements: A trade-off between reduced transposition and deleterious effects on neighboring gene expression. *Genome Research*, *19*(8), 1419–1428. <https://doi.org/10.1101/gr.091678.109>
- Hull-Sanders, H. M., Johnson, R. H., Owen, H. A., & Meyer, G. A. (2009). Effects of polyploidy on secondary chemistry, physiology, and performance of native and invasive genotypes of *Solidago gigantea* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, *96*(4), 762–770. <https://doi.org/10.3732/ajb.0800200>
- Husband And, B. C., & Schemske, D. W. (2000). Ecological mechanisms of reproductive isolation between diploid and tetraploid *Chamerion angustifolium*. *Journal of Ecology*, *88*(4), 689–701. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2000.00481.x>

- Husband, B. C. (2004). The role of triploid hybrids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(4), 537–546.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00339.x>
- Husband, B. C., Baldwin, S. J., & Suda, J. (2013). The Incidence of Polyploidy in Natural Plant Populations: Major Patterns and Evolutionary Processes. In J. Greilhuber, J. Dolezel, & J. F. Wendel (Ed.), *Plant Genome Diversity Volume 2* (s. 255–276). Springer Vienna.
https://doi.org/10.1007/978-3-7091-1160-4_16
- Husband, B. C., & Sabara, H. A. (2004). Reproductive isolation between autotetraploids and their diploid progenitors in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *New Phytologist*, 161(3), 703–713. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.2004.00998.x>
- Huska, D., Leitch, I. J., de Carvalho, J. F., Leitch, A. R., Salmon, A., Ainouche, M., & Kovarik, A. (2016). Persistence, dispersal and genetic evolution of recently formed *Spartina* homoploid hybrids and allopolyploids in Southern England. *Biological Invasions*, 18(8), 2137–2151.
<https://doi.org/10.1007/s10530-015-0956-6>
- Chandra, A., & Dubey, A. (2009). Assessment of ploidy level on stress tolerance of *Cenchrus* species based on leaf photosynthetic characteristics. *Acta Physiologiae Plantarum*, 31(5), 1003–1013.
<https://doi.org/10.1007/s11738-009-0317-0>
- Chapman, H. M., Parh, D., & Oraguzie, N. (2000). Genetic structure and colonizing success of a clonal, weedy species, *Pilosella officinarum* (Asteraceae). *Heredity*, 84(4), 401–409.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.2000.00657.x>
- Chehregani, A., & Hajisadeghian, S. (2009). New chromosome counts in some species of Asteraceae from Iran. *Nordic Journal of Botany*, 27(3), 247–250. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2009.00347.x>
- Chen, Y., Xu, S., Meng, L., Wang, S., Chen, Y., & Gong, W. (2021). Ploidy differentiation and floral scent divergence in *Buddleja macrostachya* (Scrophulariaceae) complex. *Biochemical Systematics and Ecology*, 96, 104271. <https://doi.org/10.1016/j.bse.2021.104271>
- Chen, Z. J. (2010). Molecular mechanisms of polyploidy and hybrid vigor. *Trends in Plant Science*, 15(2), 57–71. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.12.003>
- Cheng, J., Zhang, G., Xu, L., Liu, C., & Jiang, H. (2022). Altered H3K27 trimethylation contributes to flowering time variations in polyploid *Arabidopsis thaliana* ecotypes. *Journal of Experimental Botany*, 73(5), 1402–1414. <https://doi.org/10.1093/jxb/erab470>
- Iwatsubo, Y., Kodate, G., & Naruhashi, N. (2004). Polyploidy of *Reynoutria japonica* var. *Japonica* (Polygonaceae) in Japan. *Journal of Phytogeography and Taxonomy*, 52(2), 137–142.
- Jiajun, L., Yuhua, L., Guodong, D., Hanping, D., & Mingqin, D. (2005). A Natural Pentaploid Strawberry Genotype from the Changbai Mountains in Northeast China. *HortScience*, 40(5), 1194–1195. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI.40.5.1194>

- Jiao, Y., & Paterson, A. H. (2014). Polyploidy-associated genome modifications during land plant evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 369(1648), 20130355. <https://doi.org/10.1098/rstb.2013.0355>
- Köhler, C., Mittelsten Scheid, O., & Erilova, A. (2010). The impact of the triploid block on the origin and evolution of polyploid plants. *Trends in Genetics*, 26(3), 142–148. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2009.12.006>
- Kolář, F., Čertner, M., Suda, J., Schönswetter, P., & Husband, B. C. (2017). Mixed-Ploidy Species: Progress and Opportunities in Polyploid Research. *Trends in Plant Science*, 22(12), 1041–1055. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.09.011>
- Kolář, F., Štech, M., Trávníček, P., Rauchová, J., Urfus, T., Vít, P., Kubešová, M., & Suda, J. (2009). Towards resolving the *Knautia arvensis* agg. (Dipsacaceae) puzzle: Primary and secondary contact zones and ploidy segregation at landscape and microgeographic scales. *Annals of Botany*, 103(6), 963–974. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp016>
- Krahulcová, A., & Krahulec, F. (2020). Ploidy level and breeding system in some populations of *Pilosella* (Asteraceae) in eastern and southern Slovakia. *Thaiszia – Journal of Botany*, 30/2020(1). <https://doi.org/10.33542/TJB2020-1-04>
- Kreiner, J. M., Kron, P., & Husband, B. C. (2017). Frequency and maintenance of unreduced gametes in natural plant populations: Associations with reproductive mode, life history and genome size. *New Phytologist*, 214(2), 879–889. <https://doi.org/10.1111/nph.14423>
- Kubátová, B., Trávníček, P., Bastlová, D., Čurn, V., Jarolímová, V., & Suda, J. (2008). DNA ploidy-level variation in native and invasive populations of *Lythrum salicaria* at a large geographical scale. *Journal of Biogeography*, 35(1), 167–176. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01781.x>
- Lee, C. E. (2002). Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8), 386–391. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02554-5](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02554-5)
- Levin, D. A. (1975). Minority Cytotype Exclusion in Local Plant Populations. *Taxon*, 24(1), 35–43. <https://doi.org/10.2307/1218997>
- Levin, D. A. (2002). *The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution*. Oxford University Press.
- Li, W.-L., Berlyn, G. P., & Ashton, P. M. S. (1996). Polyploids and their structural and PHYSIOLOGICAL CHARACTERISTICS RELATIVE TO WATER DEFICIT IN *BETULA PAPHYRIFERA* (Betulaceae). *American Journal of Botany*, 83(1), 15–20. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb13869.x>
- Líblová, Z., Eliášová, A., & Münzbergová, Z. (2017). Divergent adaptations in different parts of introduced range in tetraploid *Vicia cracca*. *Flora*, 234, 245–255. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2017.07.010>
- Lim, K. Y., Werlemark, G., Matyasek, R., Bringle, J. B., Sieber, V., El Mokadem, H., Meynet, J., Hemming, J., Leitch, A. R., & Roberts, A. V. (2005). Evolutionary implications of permanent

- odd polyploidy in the stable sexual, pentaploid of *Rosa canina* L. *Heredity*, *94*(5), 501–506.
<https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800648>
- Liu, S., Chen, S., Chen, Y., Guan, Z., Yin, D., & Chen, F. (2011). In vitro induced tetraploid of *Dendranthema nankingense* (Nakai) Tzvel. Shows an improved level of abiotic stress tolerance. *Scientia Horticulturae*, *127*(3), 411–419.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2010.10.012>
- Lowry, E., & Lester, S. E. (2006). The biogeography of plant reproduction: Potential determinants of species' range sizes. *Journal of Biogeography*, *33*(11), 1975–1982.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01562.x>
- Lu, H., Xue, L., Cheng, J., Yang, X., Xie, H., Song, X., & Qiang, S. (2020). Polyploidization-driven differentiation of freezing tolerance in *SOLIDAGO CANADENSIS*. *Plant, Cell & Environment*, *43*(6), 1394–1403. <https://doi.org/10.1111/pce.13745>
- Maherali, H., Walden, A. E., & Husband, B. C. (2009). Genome duplication and the evolution of physiological responses to water stress. *New Phytologist*, *184*(3), 721–731.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02997.x>
- Mahy, G., Bruederle, L. P., Connors, B., Van Hofwegen, M., & Vorsa, N. (2000). Allozyme evidence for genetic autopolyploidy and high genetic diversity in tetraploid cranberry, *Vaccinium oxycoccos* (Ericaceae). *American Journal of Botany*, *87*(12), 1882–1889.
<https://doi.org/10.2307/2656840>
- Moody, M. E., Mueller, L. D., & Soltis, D. E. (1993). Genetic variation and random drift in autotetraploid populations. *Genetics*, *134*(2), 649–657.
<https://doi.org/10.1093/genetics/134.2.649>
- Morgan, D. R., & Holland, B. (2012). Systematics of Symphyotrichinae (Asteraceae: Astereae): Disagreements Between Two Nuclear Regions Suggest a Complex Evolutionary History. *Systematic Botany*, *37*(3), 818–832. <https://doi.org/10.1600/036364412X648760>
- Morgan, E. J., Čertner, M., Lučanová, M., Deniz, U., Kubíková, K., Venon, A., Kovářík, O., Lafon Placette, C., & Kolář, F. (2021). Disentangling the components of triploid block and its fitness consequences in natural diploid–tetraploid contact zones of *Arabidopsis arenosa*. *New Phytologist*, *232*(3), 1449–1462. <https://doi.org/10.1111/nph.17357>
- Moura, R. F., Queiroga, D., Vilela, E., & Moraes, A. P. (2021). Polyploidy and high environmental tolerance increase the invasive success of plants. *Journal of Plant Research*, *134*(1), 105–114.
<https://doi.org/10.1007/s10265-020-01236-6>
- Mráz, P., Šingliarová, B., Urfus, T., & Krahulec, F. (2008). Cytogeography of *Pilosella officinarum* (Compositae): Altitudinal and Longitudinal Differences in Ploidy Level Distribution in the Czech Republic and Slovakia and the General Pattern in Europe. *Annals of Botany*, *101*(1), 59–71. <https://doi.org/10.1093/aob/mcm282>

- Nieto Feliner, G., Casacuberta, J., & Wendel, J. F. (2020). Genomics of Evolutionary Novelty in Hybrids and Polyploids. *Frontiers in Genetics, 11*, 792.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00792>
- Ojha, B. M., & Dayal, N. (1992). Cytological Investigations in the Genus *Lantanain* India. *Cytologia, 57*(1), 9–13. <https://doi.org/10.1508/cytologia.57.9>
- Olanj, N., Garnatje, T., Sonboli, A., Vallès, J., & Garcia, S. (2015). The striking and unexpected cytogenetic diversity of genus *Tanacetum* L. (Asteraceae): A cytometric and fluorescent in situ hybridisation study of Iranian taxa. *BMC Plant Biology, 15*(1), 174.
<https://doi.org/10.1186/s12870-015-0564-8>
- Ortiz, R., & Ehlenfeldt, M. K. (1992). The importance of Endosperm Balance Number in potato breeding and the evolution of tuber-bearing *Solanum* species. *Euphytica, 60*(2), 105–113.
<https://doi.org/10.1007/BF00029665>
- Otto, S. P. (2007). The Evolutionary Consequences of Polyploidy. *Cell, 131*(3), 452–462.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2007.10.022>
- Otto, S. P., & Whitton, J. (2000). POLYPLOID INCIDENCE AND EVOLUTION. *Annual Review of Genetics, 34*(1), 401–437. <https://doi.org/10.1146/annurev.genet.34.1.401>
- Pandit, M. K., Pockock, M. J. O., & Kunin, W. E. (2011). Ploidy influences rarity and invasiveness in plants. *Journal of Ecology, 99*(5), 1108–1115. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01838.x>
- Pandit, M. K., Tan, H. T. W., & Bischt, M. S. (2006). Polyploidy in invasive plant species of Singapore. *Botanical Journal of the Linnean Society, 151*(3), 395–403.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2006.00515.x>
- Parisod, C., Holderegger, R., & Brochmann, C. (2010). Evolutionary consequences of autopolyploidy. *New Phytologist, 186*(1), 5–17. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03142.x>
- Peskoller, A., Silbernagl, L., Hülber, K., Sonnleitner, M., & Schönswetter, P. (2021). Do pentaploid hybrids mediate gene flow between tetraploid *Senecio disjunctus* and hexaploid *S. carniolicus* s. Str. (*S. carniolicus* aggregate, Asteraceae)? *Alpine Botany, 131*(2), 151–160.
<https://doi.org/10.1007/s00035-021-00254-x>
- Pires, J. C., Zhao, J., Schranz, M. E., Leon, E. J., Quijada, P. A., Lukens, L. N., & Osborn, T. C. (2004). Flowering time divergence and genomic rearrangements in resynthesized *Brassica* polyploids (Brassicaceae). *Biological Journal of the Linnean Society, 82*(4), 675–688.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00350.x>
- Ramsey, J., & Schemske, D. W. (1998). PATHWAYS, MECHANISMS, AND RATES OF POLYPLOID FORMATION IN FLOWERING PLANTS. *Annual Review of Ecology and Systematics, 29*(1), 467–501. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.29.1.467>

- Ramsey, J., & Schemske, D. W. (2002). Neopolyploidy in Flowering Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33(1), 589–639.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150437>
- Renny-Byfield, S., Ainouche, M., Leitch, I. J., Lim, K. Y., Le Comber, S. C., & Leitch, A. R. (2010). Flow cytometry and GISH reveal mixed ploidy populations and *Spartina* nonaploids with genomes of *S. alterniflora* and *S. maritima* origin. *Annals of Botany*, 105(4), 527–533.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq008>
- Rezende, L., Suzigan, J., Amorim, F. W., & Moraes, A. P. (2020). Can plant hybridization and polyploidy lead to pollinator shift? *Acta Botanica Brasílica*, 34, 229–242.
<https://doi.org/10.1590/0102-33062020abb0025>
- Rieseberg, L. H., & Willis, J. H. (2007). Plant Speciation. *Science*, 317(5840), 910–914.
<https://doi.org/10.1126/science.1137729>
- Richards, A. J. (1997). *Plant Breeding Systems* (Second). Chapman & Hall.
- Roose, M. L., & Gottlieb, L. D. (1976). Genetic and Biochemical Consequences of Polyploidy in *Tragopogon*. *Evolution*, 30(4), 818–830. <https://doi.org/10.2307/2407821>
- Salmon, A., Ainouche, M. L., & Wendel, J. F. (2005). Genetic and epigenetic consequences of recent hybridization and polyploidy in *Spartina* (Poaceae). *Molecular Ecology*, 14(4), 1163–1175.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2005.02488.x>
- Semple, J., Chmielewski, J., Rao, S., & Allen, G. (1983). The cytogeography of *Aster lanceolatus*. II. A preliminary survey of the range including *A. hesperius*. *Canadian Journal of Botany*, 61, 434–441. <https://doi.org/10.1139/b83-050>
- Sheley, R. L., Jacobs, J. S., & Carpinelli, M. F. (1998). Distribution, Biology, and Management of Diffuse Knapweed (*Centaurea diffusa*) and Spotted Knapweed (*Centaurea maculosa*). *Weed Technology*, 12(2), 353–362. <https://doi.org/10.1017/S0890037X00043931>
- Schinkel, C. C. F., Kirchheimer, B., Dullinger, S., Geelen, D., De Storme, N., & Hörandl, E. (2017). Pathways to polyploidy: Indications of a female triploid bridge in the alpine species *Ranunculus kuepferi* (Ranunculaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 303(8), 1093–1108.
<https://doi.org/10.1007/s00606-017-1435-6>
- Schlaepfer, D. R., Edwards, P. J., & Billeter, R. (2010). Why only tetraploid *Solidago gigantea* (Asteraceae) became invasive: A common garden comparison of ploidy levels. *Oecologia*, 163(3), 661–673. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1595-3>
- Schlaepfer, D. R., Edwards, P. J., Semple, J. C., & Billeter, R. (2008). Cytogeography of *Solidago gigantea* (Asteraceae) and its invasive ploidy level. *Journal of Biogeography*, 35(11), 2119–2127. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01937.x>
- Schlaepfer, D. R., Glaettli, M., Fischer, M., & Kleunen, M. van. (2011). Preadapted for invasiveness: Do species traits or their plastic response to shading differ between invasive and non-invasive

- plant species in their native range? *Journal of Biogeography*, 38(7), 1294–1304.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02495.x>
- Simillion, C., Vandepoele, K., Van Montagu, M. C. E., Zabeau, M., & Van de Peer, Y. (2002). The hidden duplication past of *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(21), 13627–13632. <https://doi.org/10.1073/pnas.212522399>
- Simmons, M. J., & Snustad, D. P. (2017). *GENETIKA* (Roč. 2). Masarykova univerzita.
- Simpson, M. G. (2006). *Plant Systematics*. Academic Press.
- Sobel, J. M., Chen, G. F., Watt, L. R., & Schemske, D. W. (2010). The Biology of Speciation. *Evolution*, 64(2), 295–315. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00877.x>
- Soltis, D. E., Bell, C. D., Kim, S., & Soltis, P. S. (2008). Origin and Early Evolution of Angiosperms. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1133(1), 3–25.
<https://doi.org/10.1196/annals.1438.005>
- Soltis, P. S., Plunkett, G. M., Novak, S. J., & Soltis, D. E. (1995). GENETIC VARIATION IN *TRAGOPOGON* SPECIES: ADDITIONAL ORIGINS OF THE ALLOTETRAPLOIDS *T. MIRUS* AND *T. MISCELLUS* (COMPOSITAE). *American Journal of Botany*, 82(10), 1329–1341. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12666.x>
- Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2000). The role of genetic and genomic attributes in the success of polyploids. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(13), 7051–7057.
<https://doi.org/10.1073/pnas.97.13.7051>
- Sora, D., Kron, P., & Husband, B. C. (2016). Genetic and environmental determinants of unreduced gamete production in *Brassica napus*, *Sinapis arvensis* and their hybrids. *Heredity*, 117(6), 440–448. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.69>
- Suda, J., Weiss-Schneeweiss, H., Tribsch, A., Schneeweiss, G. M., Trávníček, P., & Schönswetter, P. (2007). Complex distribution patterns of di-, tetra-, and hexaploid cytotypes in the European high mountain plant *Senecio carniolicus* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 94(8), 1391–1401. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.8.1391>
- Sutherland, B. L., & Galloway, L. F. (2017). Postzygotic isolation varies by ploidy level within a polyploid complex. *New Phytologist*, 213(1), 404–412. <https://doi.org/10.1111/nph.14116>
- Sutherland, B. L., & Galloway, L. F. (2021). Variation in heteroploid reproduction and gene flow across a polyploid complex: One size does not fit all. *Ecology and Evolution*, 11(14), 9676–9688. <https://doi.org/10.1002/ece3.7791>
- Sybenga, J. (1996). Chromosome pairing affinity and quadrivalent formation in polyploids: Do segmental allopolyploids exist? *Genome*, 39(6), 1176–1184. <https://doi.org/10.1139/g96-148>
- Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I. M., & Murphy, A. (2014). *Plant Physiology and Development* (6. vyd.). Sinauer.

- Te Beest, M., Le Roux, J. J., Richardson, D. M., Brysting, A. K., Suda, J., Kubešová, M., & Pyšek, P. (2012). The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions. *Annals of Botany*, *109*(1), 19–45. <https://doi.org/10.1093/aob/mcr277>
- Theodoridis, S., Randin, C., Broennimann, O., Patsiou, T., & Conti, E. (2013). Divergent and narrower climatic niches characterize polyploid species of European primroses in *Primula* sect. *Aleuritia*. *Journal of Biogeography*, *40*(7), 1278–1289. <https://doi.org/10.1111/jbi.12085>
- Thompson, K. A., Husband, B. C., & Maherali, H. (2014). Climatic niche differences between diploid and tetraploid cytotypes of *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *American Journal of Botany*, *101*(11), 1868–1875. <https://doi.org/10.3732/ajb.1400184>
- Treier, U. A., Broennimann, O., Normand, S., Guisan, A., Schaffner, U., Steinger, T., & Müller-Schärer, H. (2009). Shift in cytotype frequency and niche space in the invasive plant *Centaurea maculosa*. *Ecology*, *90*(5), 1366–1377. <https://doi.org/10.1890/08-0420.1>
- Trojak-Goluch, A., & Skomra, U. (2013). Artificially induced polyploidization in *Humulus lupulus* L. and its effect on morphological and chemical traits. *Breeding Science*, *63*(4), 393–399. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.63.393>
- Verhoeven, K. J., Van Dijk, P. J., & Biere, A. (2010). Changes in genomic methylation patterns during the formation of triploid asexual dandelion lineages: EPIGENETIC VARIATION IN ASEXUAL DANDELIONS. *Molecular Ecology*, *19*(2), 315–324. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04460.x>
- Visger, C. J., Germain-Aubrey, C. C., Patel, M., Sessa, E. B., Soltis, P. S., & Soltis, D. E. (2016). Niche divergence between diploid and autotetraploid *Tolmiea*. *American Journal of Botany*, *103*(8), 1396–1406. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600130>
- Vyas, P., Bisht, M. S., Miyazawa, S.-I., Yano, S., Noguchi, K., Terashima, I., & Funayama-Noguchi, S. (2007). Effects of polyploidy on photosynthetic properties and anatomy in leaves of *Phlox drummondii*. *Functional Plant Biology*, *34*(8), 673. <https://doi.org/10.1071/FP07020>
- Wan, J., Oduor, A. M. O., Pouteau, R., Wang, B., Chen, L., Yang, B., Yu, F., & Li, J. (2020). Can polyploidy confer invasive plants with a wider climatic tolerance? A test using *Solidago canadensis*. *Ecology and Evolution*, *10*(12), 5617–5630. <https://doi.org/10.1002/ece3.6303>
- Wang, H., Qi, X., Chen, S., Fang, W., Guan, Z., Teng, N., Liao, Y., Jiang, J., & Chen, F. (2015). Limited DNA methylation variation and the transcription of MET1 and DDM1 in the genus *Chrysanthemum* (Asteraceae): Following the track of polyploidy. *Frontiers in Plant Science*, *6*. <https://www.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2015.00668>
- Warner, D. A., & Edwards, G. E. (1993). Effects of polyploidy on photosynthesis. *Photosynthesis Research*, *35*(2), 135–147. <https://doi.org/10.1007/BF00014744>
- Washburn, J. D., & Birchler, J. A. (2014). Polyploids as a “model system” for the study of heterosis. *Plant Reproduction*, *27*(1), 1–5. <https://doi.org/10.1007/s00497-013-0237-4>

- Weber, E. (1998). The dynamics of plant invasions: A case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *Journal of Biogeography*, 25(1), 147–154.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.1998.251119.x>
- Yao, H., Dogra Gray, A., Auger, D. L., & Birchler, J. A. (2013). Genomic dosage effects on heterosis in triploid maize. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(7), 2665–2669.
<https://doi.org/10.1073/pnas.1221966110>
- Zhang, X., & Gao, J. (2020). In vitro tetraploid induction from multigenotype protocorms and tetraploid regeneration in *Dendrobium officinale*. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 141(2), 289–298. <https://doi.org/10.1007/s11240-020-01786-6>
- Zhang, X., & Gao, J. (2021). Colchicine-induced tetraploidy in *Dendrobium cariniferum* and its effect on plantlet morphology, anatomy and genome size. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 144(2), 409–420. <https://doi.org/10.1007/s11240-020-01966-4>