

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologická a evoluční biologie



Lukáš Papoušek

Význam polyploidizace v evoluci trav tribu *Triticeae*
The importance of polyploidization in the evolution of grasses of the tribe *Triticeae*

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Tomáš Urfus, Ph.D.

Poděkování

Děkuji svému školiteli Tomáši Urfusovi za trpělivost a cenné rady, které mi dával. Dále chci poděkovat mojí rodině, která mě podporovala po celou dobu studia.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracoval samostatně s užitím uvedené literatury.

Tato práce nebyla předložena k získání jiného akademického titulu.

V Praze dne 29. 4. 2024

Lukáš Papoušek

Abstrakt

Polyplodizace, proces znásobení sádek chromozomů, představuje jednu z nejvýznamnějších sil, které formovaly evoluci většiny krytosemenných rostlin. Proto je také důležité poznání mechanismů vzniku polyplodie. Ta nejčastěji vzniká prostřednictvím neredukovaných gamet (méně somatickou polyplodizací). Autopolyplodi jsou výsledkem polyplodizace v rámci jednoho druhu, resp. populace, zatímco vzniku alopolyplodů předchází mezidruhovú hybridizace.

Polyplodizace hrála hlavní roli i v tribu *Triticeae* (*Poaceae*), do kterého náleží ekonomicky významné plodiny (pšenice, žito a ječmen). Taxonomie celého tribu, zejména rodový koncept, stojí v posledních desetiletích na genomických konceptech. Taxonomie je však značně komplikovaná zejména díky hybridizaci, resp. alopolyplodizaci. Důsledkem alopolyplodizace a i samotné hybridizace je retikulátní „pattern“ a není vůbec snadné určit hranice mezi taxony, dokonce ani na rodové úrovni. Za modelový druh studia alopolyplodie lze považovat *Triticum aestivum* jednak kvůli ekonomickému významu, ale i kvůli jeho vzniku několika kol hybridizačních a polyplodizačních událostí. Přestože alopolyplodie převládá, lze se v některých „cladech“ tribu setkat v menší míře i s autopolyplody (rody *Hordeum*, *Agropyron* a *Thinopyrum*). Polyplodie je v tribu natolik častá, že se zde vyskytují i celé výlučně polyplodní rody (*Elymus*, *Douglasdeweya* a *Kengyilia*), nicméně se lze setkat s exklusivně diploidním rody (*Psathyrostachys*, *Australopyrum*). Výzkum tribu je natolik intenzivní, že se zde často rozeznává i kategorie segmentálních alopolyplodů, např. v rodech *Hordeum* a *Pseudoroegneria*. Tato práce si proto stanovila za cíl identifikovat jednotlivé polyplodní linie a utřídit informace o klasifikaci těchto linií. Studium tribu *Triticeae* přináší stále nezodpovězené otázky, a to zejména nevyřešenou rekonstrukci fylogeneze. Tímto problémem se zabývalo mnoho odborníků, ale stále nebyla vytvořena ucelená koncepce, a ani nebyla nalezena všeobecná shoda. I přesto, že je alopolyplodie známá a studovaná i v řadě dalších skupin čeledi *Poaceae* (např. *Spartina anglica*, rody *Avenula*, *Poa*), mají *Triticeae* zcela výsadní pozici pro její studium.

Klíčová slova

Triticeae, autopolyplodizace, alopolyplodizace, neredukované gamety, hybridizace

Abstract

Polyplodization, as a process of chromosome set multiplication, represents one of the most significant forces that shaped the evolution of angiosperms. Therefore, understanding the mechanisms of polyplodization is also important. It most often originates through unreduced gametes (less so through somatic polyplodization). Autopolyploids are the result of polyplodization within one species, or population, while the formation of allopolyploids is preceded by interspecific hybridization.

Polyplodization also played a major role in the tribe *Triticeae* (*Poaceae*), which includes economically significant crops (wheat, rye, and barley). The taxonomy of the entire tribe, especially the generic concept, has been based on genomic concepts in recent decades. However, taxonomy is considerably complicated, particularly due to hybridization, or allopolyploidization. The result of allopolyploidization and even hybridization itself is a reticulate pattern, and it is not at all easy to determine the boundaries between taxa, even at the generic level. *Triticum aestivum* can be considered a model species for the study of allopolyploidy, both due to its economic significance and its origin through several rounds of hybridization events. Although allopolyploidy prevails, autopolyploidy can be encountered to a lesser extent in some clades of the tribe (some species in the genera *Hordeum*, *Agropyron*, *Dasyphyrum*, and *Thinopyrum*). Polyplodity is so common in the tribe that there are entirely polyplod genera (*Elymus*, *Douglasdeweya*, and *Kengyilia*), but exclusively diploid genera (*Psathyrostachys*, *Australopyrum*) can also be found. Research on the tribe is so intensive that even the category of segmental allopolyploids is often recognized, which can be encountered, for example, in the genus *Hordeum* and *Pseudoroegneria*. This work, therefore, aimed to identify individual polyplod lines and sort out information about the classification of these lines. The study of the *Triticeae* tribe still brings unanswered questions, especially the unresolved reconstruction of phylogeny. Many experts have dealt with this problem, but a comprehensive concept has not yet been created, nor has a general agreement been found. Even though allopolyploidy is known and studied in many other groups of the *Poaceae* family (e.g., *Spartina anglica*, genera *Avenula*, *Poa*), *Triticeae* have a unique position for its study.

Key words

Triticeae, autopolyploidization, allopolyploidization, unreduced gametes, hybridization,

Obsah

Úvod.....	1
1 Obecné vlastnosti tribu <i>Triticeae</i>	2
1.1 Stavba genomu	2
1.2 Taxonomie tribu <i>Triticeae</i>	2
1.3 Hybridizace	6
2 Polyploidizace tribu <i>Triticeae</i>	7
2.1 Klasifikace a identifikace polyploidních linií trav tribu <i>Triticeae</i>	7
2.2 Mechanismy vzniku polyploidie v tribu <i>Triticeae</i>	15
2.2.1 Somatická polyploidizace.....	15
2.2.2 Neredukované gamety	16
2.2.3 Vznik autopolyploidů a alopolyploidů.....	16
.....	17
3 Diskuse.....	19
3.1 Polyploidizace v jiných skupinách rostlin.....	19
3.2 Polyploidizace v jiných skupinách čeledi Poaceae	20
3.3 Problémová fylogeneze	21
3.4 Vlastní zhodnocení.....	22
4 Závěr	23
Seznam literatury.....	24

Úvod

Polyploidizace, proces znásobení sady chromozomů v buňce, patří mezi klíčové mechanismy v evoluci rostlin. Tento fenomén zásadně ovlivnil evoluci mnoha skupin krytosemenných rostlin včetně trav tribu *Triticeae*.

Trávy z tohoto tribu představují jednu z ekonomicky nejvýznamnějších skupin *Poaceae*, jelikož do této skupiny náleží významné plodiny, jako jsou pšenice (*Triticum*), ječmen (*Hordeum*) a žito (*Secale*). Pšenice všeobecně patří mezi nejpěstovanější plodiny na světě, jenom v České republice bylo vypěstováno 5262361,17 t pšenice (Zemědělství - časové řady | ČSÚ, n.d., 2023). Do tribu *Triticeae* patří i některé píce, které jsou významné nejen ve šlechtitelství, ale i jako krmivo pro dobytek.

Hlavním záměrem této bakalářské práce bylo zjistit, jakým způsobem ovlivnila polyploidizace evoluci tribu *Triticeae*. První kapitola poskytuje obecný přehled o tribu *Triticeae*, o významných vlastnostech tohoto tribu, genomové struktuře, problematice taxonomii a hybridizaci, resp. polyploidizaci. Dále jsou v textu shrnuty informace o klasifikaci a identifikaci jednotlivých polyploidních linií tribu *Triticeae* a v závěru textu práce se uvádí možné mechanismy vedoucí k polyploidizaci v tribu *Triticeae*.

Cílem bakalářské práce je rešerše zaměřená na výskyt a mechanismy vzniku polyploidie v rámci tribu *Triticeae*, na jejímž základě budou zodpovězeny následující otázky:

- 1. Setkáme se s podobným zastoupením diploidů a polyploidů u všech významných cladů/rodů tribu *Triticeae*?**
- 2. Jaké jsou mechanismy vzniku polyploidie v rámci tribu?**

1 Obecné vlastnosti tribu *Triticeae*

Trávy z tribu *Triticeae* představují jednu z ekonomicky nejvýznamnějších skupin *Poaceae* patřících do podčeledi Pooideae (Kellogg, E. A., Appels, R., & Mason-Gamer, R. J., 1996). Tribus zahrnuje 350 až 500 jednoletých nebo vytrvalých druhů (Dewey, 1984). Jednoletí zástupci se vyskytují zejména v západní Asii a Mediteránu, zatímco vytrvalé druhy rostou hlavně v oblastech centrální Asie (Löve, 1984). V tribu se lze setkat jak se samosprašnými, tak s cizosprašnými druhy (Jensen et al., 1990). Kromě ekonomicky významných taxonů (př. *Triticum*, *Hordeum*, *Secale*) do tribu patří i pícniny, které mají nezanedbatelně vysoký užitek (př. *Aegilops*, *Thinopyrum*, *Elymus*). Řadu druhů je možné také využít k dalšímu šlechtění zejména s ohledem na rezistenci vůči různým virovým a houbovým chorobám (Dewey, 1984).

1.1 Stavba genomu

Základní chromozomové číslo u druhů z tribu *Triticeae* nabývá hodnot $x=7$ a běžně se lze setkat s rozmezím diploidních ($2x=14$) až dodekaploidních cytotypů ($2n=94$) (Bowden, 1966). Jejich metacentrické nebo sub-metacentrické chromozomy se vyznačují značnou velikostí a jejich karyotyp se dá charakterizovat jako symetrický (Akpınar et al., 2018, Appels et al., 1980). Obecně trávy z tohoto tribu mají obrovské genomy, což může být bráno za charakteristickou vlastnost celého cladu (Eilam et al. 2007; Dvořák, 2009). Rozdíly ve velikostech na mezirodové úrovni jsou způsobeny zejména lišícím se množstvím transponovatelných elementů v genomech (Fedoroff, 2000). Genomy obsahují velké množství repetitivní DNA, která zde představuje jednu z dominantních složek. Tyto repetitivní sekvence se rozdělují na rozptýlené sekvence (transponovatelné elementy) a tandemové repetitivní sekvence (satelity) (Dvořák, 2009).

1.2 Taxonomie tribu *Triticeae*

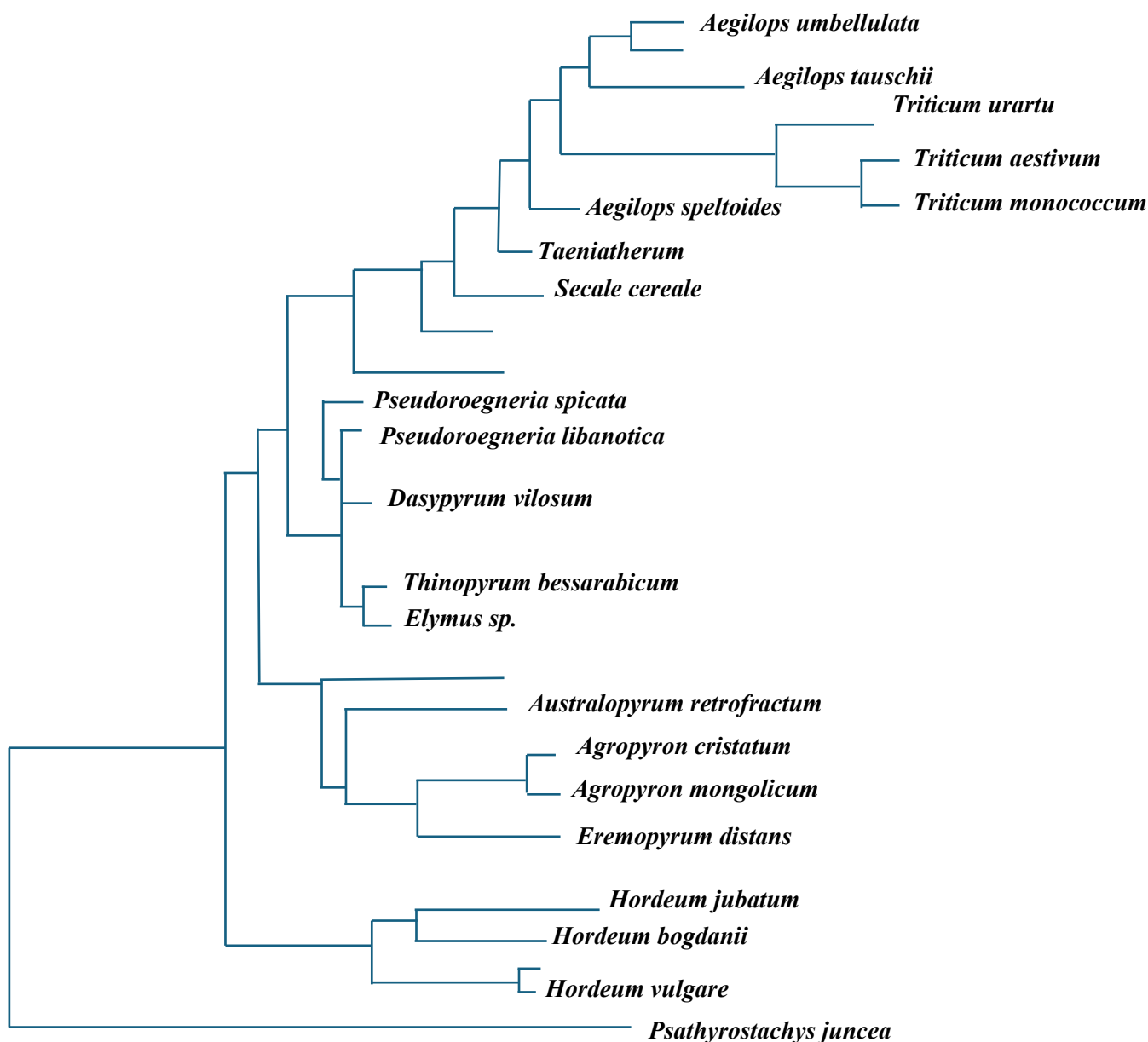
Kvůli svému ekonomickému a ekologickému významu se staly příbuzenské vztahy *Triticeae* předmětem mnoha studií za užití různých přístupů a metod (Bernhardt et al., 2016, Chen et al., 2021, Löve, 1984). Taxonomie celého tribu, zejména rodový koncept, stojí v posledních desetiletích na genomických konceptech (Dewey 1984;). První klasifikaci tribu založenou na karyologii definovali nezávisle na sobě Löve a Dewey (Löve, 1984; Dewey 1984). Dewey a Löve se zaměřili na studium karyotypů jednotlivých taxonů. Jejich přístup byl jedinečný v tom, že se soustředili na genomy jako celek místo zaměření se na jednotlivé geny či chromozomy. Analyzovali párování homologních chromozomů v mezidruhových hybridech

během metafáze meiózy a zaznamenali množství chiasmat v určitém počtu buněk. Schopnost párování homologních chromozomů sloužila jako důkaz shody genomů, proto oba autoři umístili hybridy sdílející stejný genom do jednoho rodu. Každému taxonu následně přiřadili specifické označení genomu (př. *Hordeum* – **H**; *Pseudoroegneria* – **St**) (Löve, 1984; Dewey 1984; Bernhardt et al., 2016; Barkworth & Bothmer R, 2012). Löveho a Deweyho systém hluboce ovlivnil řadu navazujících odborníků zabývajících se taxonomií tribu a na jejich základě odvodili řadu fylogenetických hypotéz (Barkworth & Dewey 1985; Zhang & Dvořák, 1990; Salomon & Lu, 1992). Genomický systém např. použila Kellog (1989) jako výchozí bod pro svoji kladistickou analýzu, avšak do své kladistické analýzy přidala informace z jiných zdrojů k dosažení téměř kompletní datové matice (Kellog, 1989). Löveho a Deweyho genomický systém byl posléze podroben značné kritice, jelikož neodpovídal novějším rekonstrukcím fylogeneze (Barkworth & von Bothmer R 2009; Mason-Gamer, 2005; Mason-Gamer, 2004; Seberg & Frederiksen, 2001). I přes zmíněnou kritiku se stále data o genomickém složení využívají jako zdroj informací pro potenciální křížení (Barkworth & Bothmer R, 2012). Dnešní fylogeneze by měly odrážet skutečné příbuzenské vztahy (Bernhardt et al., 2016). Musí však být založeny na analýzách různých částí genomu a zahrnovat taxony všech rodů, respektive „cladů“, a musí pokrývat areály rozšíření (Mason-Gamer, 2005).

V tribu *Triticeae* neexistují patrné hranice mezi taxony, někdy dokonce i na rodové úrovni (Urfusová et al., 2020). Komplikovaná taxonomie tribu *Triticeae* je zapříčiněna zejména vysokou měrou dávné nebo současné mezidruhové nebo mezirodové hybridizace a introgrese, která je navíc umocněna alopolyploidizací, a důsledkem toho je retikulární „pattern“ evoluce tribu (Mason-Gamer, 2004).

Jako sesterská skupina všech *Triticeae* byl označen tribus *Bromeae* s jediným rodem *Bromus* (Kellogg, 1992). Na bázi fylogenetického stromu podle většiny studií sedí rody *Psathyrostachys* a *Hordeum* (Chen et al., 2021; Chen et al., 2020; Escobar et al., 2011; Bernhardt et al., 2017; Chen, Sha, et al., 2021; Wu et al. 2023; Feldman, M., & Levy, A. A. 2023; Fan et al., 2013 viz. Obr. 1). Od fylogenetického stromu se dále většinou odděluje clád zahrnující rody *Elymus*, *Pseudoroegneria*, *Thinopyrum*, *Dasypyrum*, *Agropyron*, *Australopyrum* (Chen et al., 2021; N. Chen et al., 2020; Escobar et al., 2011; Bernhardt et al., 2017; N. Chen, Sha, et al., 2021; Sato et al., 2021; Feldman, M., & Levy, A. A. 2023; Fan et al., 2013). Od korunových cladů fylogenetického stromu se možná nejdříve oddělil rod *Secale* a následně rod *Taeniatherum*. Za korunové clady byly povětšinou označeny rody *Aegilops* a *Triticum*, což naznačuje možný mladší původ obou rodů. (Chen et al., 2021; N. Chen et al.,

2021; Escobar et al., 2011; Bernhardt et al., 2017; Sato et al., 2021; Feldman, M., & Levy, A. 2023; viz Obr. 1). Nicméně bylo dokázáno, že spolu *Triticum* a *Aegilops* tvoří monofylum, a dokonce je pravděpodobně nemonofyletický i každý z obou rodů sám o sobě. (Petersen et al., 2006; Kellogg et al., 1996). Rod *Triticum* není geneticky více odlišný od většiny druhů rodu *Aegilops*, než je např. *Ae. speltoides* odlišný od všech ostatních druhů rodu *Aegilops*. Z tohoto důvodu se uvažuje o sloučení rodů *Triticum* a *Aegilops* do jednoho rodu. (Bernhardt et al., 2016) (viz . Nesoulady mezi fylogenetickými stromy se dají vysvětlit rozsáhlou mezirodovou hybridizací a také sekvenováním nedostatečného počtu genů k rekonstrukci fylogeneze. (Chen et al., 2021; N. Chen et al., 2020; Escobar et al., 2011; Bernhardt et al., 2017; N. Chen, Sha, et al., 2021; Sato et al., 2021)



Obr. 1 Fylogenetický strom tribu *Triticeae*. Jako sesterská skupina pro tribus *Triticeae* byl označen tribus *Bromeae*. Na bázi fylogenetického stromu se nejčastěji nacházejí rody *Psathyrostachys* a *Hordeum*. Od bazálního cladu se následně oddělil clade, který zahrnuje rody *Agropyron*, *Australopyrum*, *Elymus*, *Eremopyrum*, *Dasypyrum*, *Pseudoroegneria* a *Thinopyrum*. Rody *Secale* a *Taeniatherum* se patrně odloučily od korunového cladu nejdříve. Do korunového cladu tribu *Triticeae* patří rody *Aegilops* a *Triticum*. O přesném postavení rodů ve fylogenetickém stromu se nadále vedou diskuse, jelikož lze v publikovaných fylogenetických stromech najít značné rozdíly, které jsou způsobeny významnou mezirodovou hybridizací. Převzato od N. Chen et al. (2021).

1.3 Hybridizace

Tribus *Triticeae* se vyznačuje oproti ostatním skupinám *Poaceae* nízkou úrovní hybridizačních bariér, a proto se hybridizace (včetně introgrese) stala pro tento tribus příznačnou vlastností (Bernhardt et al., 2016; Bernhardt et al., 2017; Luo et al., 2017). Hybridizace představuje jednu z hlavních evolučních sil v přirozených populacích a často může vést ke speciaci (Soltis & Soltis, 2009). Příkladem může být komplex genomů *Triticum aestivum* vzniklý hybridizací tří blízko příbuzných diploidů (Li et al 2023, Feldman & Levy, 2012; viz Obr. 2). Po hybridizaci mezi geneticky rozdílnými taxony mají nově vzniklí hybridi méně spolehlivou meiózu, což může vést i k úplné sterilitě. Pokud se dokáží aspoň částečně rozmnožovat, dochází k zpětnému křížení s rodičovskými druhy (introgresi). U těchto hybridů však může docházet k zdvojnásobení chromozomů a následné stabilizaci genomu (Wu et al., 2023; Zaharieva & Monneveux, 2006).

Příkladem přirozené hybridizace může být studie Chen et al. (2022), kde se zaměřili na rostliny s nízkou plodností a morfologickými přechody mezi *Roegneria stricta* a *Roegneria turczaninowii*. Následně zjistili, že se jedná o přirozené hybridy mezi těmito druhy na základě analýzy jaderného genu *DMC1* a chloroplastového genu *rps16* rodičů a hybridů podpořené morfologickými i cytologickými daty (C. Chen et al., 2022). Luo et al. (2023) objevili tři hybridy morfologicky podobné *Kengyilia melanthera* ($2n = 6x = 42$; **StStYYPP**) a *Campeiosachys dahurica* var. *tangutorum* ($2n = 6x = 42$; **StStYYHH**). Jednalo se o hexaploidy se **StStYYHP** genomem. Jejich molekulární, cytologické a morfologické analýzy by mohly potvrzovat, že se jedná o přirozené hybridy *Kengyilia melanthera* a *Campeiosachys dahurica* var. *tangutorum* (Luo et al., 2023). Bernhardt et. al (2020) ve studii navrhuje, že většina druhů ze skupiny pšenice vznikla v důsledku hybridizace, do níž byly zapojeny předkové linií *Triticum* a *Amblyopyrum muticum*, a vznikly tak všechny druhy kromě *Aegilops speltoides*. Po této hybridizaci následovalo několik introgresních událostí, které postihly všechny taxony kromě *Triticum*. Tato hybridizace je patrná na složených genomech tetraploidních a hexaploidních pšenic (N. Bernhardt et. al, 2020; viz Obr. 2)

2 Polyploidizace tribu *Triticeae*

2.1 Klasifikace a identifikace polyploidních linií trav tribu *Triticeae*

V tribu *Triticeae* lze definovat 24 základních genomů, které pocházejí z diploidních druhů a byly rozpoznány v 18 monogenomových rodech (Wang et al. 1994; Dewey, 1984). Na vzniku polyploidních linií se pomocí hybridizace podílelo v různých kombinacích mnoho těchto základních genomů (př. **A, S, D, Ns, Xm, E, St, Y, H, St**, viz Tabulka 1) (Dewey, 1984; Löve 1984). Genomické vztahy však nemusí úplně odrážet skutečné procesy polyploidizace, neboť nelze přesně určit, zda se na speciaci polyploidů podílelo mnoho dárců základních genomů, nebo pouze několik dárců klíčových genomů (Chen et al. 2020; Mason-Gamer 2010). K úplnému pochopení polyploidizace v tribu *Triticeae* také úplně nepřispívá nevyřešená fylogeneze. (Chen et al., 2020; Bernhardt et al., 2017; Mason-Gamer, 2010; Fan et al. 2013.) Tribus *Triticeae* je zářným příkladem, jak ovlivňuje polyploidizace evoluci druhů, jelikož okolo 75 % druhů z tohoto tribu má polyploidní cytotypy (Bernhardt et al., 2017; He et al., 2003). Na základě různých klasifikací (Mason-Gamer 2004; Yen, 2005) lze polyploidní druhy samostatně zařadit do 14 polyploidní rodů s různou kombinací základních genomů a různými stupni ploidie (Wang et. al, 2014, viz Tabulka 1).

V cladu zahrnující rody *Hordeum* a *Psathyrostachys* lze najít zejména taxony s diploidními cytotypy (Baden et al. 1991; Blattner 2010). Do rodu *Hordeum* náleží okolo 33 ekonomicky významných druhů, které mají z poloviny případů diploidní cytotypy. Objevují se zde však i druhy s hexaploidními cytotypy ($2n=6x=42$) i druhy s tetraploidními cytotypy ($2n=4x=28$) (Baden & Bothmer, 1994; Blattner, 2006). Na základě karyologických analýz meiotického párování chromozomů hybridů byly definovány 4 základní genomy rodu *Hordeum* (**H, I, X_a, X_u**; viz Tabulka 1) (Wang et al., 1994; Brassac et al., 2012; Blattner, 2004). Většina polyploidů rodu *Hordeum* je považována za autopolyploidy nebo segmentální alopolyploidy (Wang & Sun, 2011; Brassac et al., 2012) (viz Tabulka 2). Taketa et al. (2002) však zjistili, že tetraploidi *H. secalinum* mohli vzniknout hybridizací *H. marinum* (**X_a**) a neznámého diploida z rodu *Hordeum* (**I**). *Hordeum secalinum* by byl tedy možný alotetraploid s genomovou stavbou **X_aI** (Taketa et al. 2002). Podobný vznik pravděpodobně sdílí i *H. capense* (Cuadrado et al., 2016). Rod *Psathyrostachys* představuje malý, poměrně

vzácný rod, který obsahuje pouze 8 druhů s výhradně diploidními cytotypy ($2n=2x=14$, **Ns**; viz Tabulka 1) (Baden et al. 1991; Dewey, 1984; viz Tabulka 2).

Clad, do kterého patří rody *Elymus*, *Dasypyrum*, *Pseudoroegneria*, *Agropyron*, *Thinopyrum* a *Australopyrum*, je naopak značně polyploidní. Rod *Elymus* pojímá přibližně 150 druhů, přičemž naprostá většina zahrnuje polyploidní cytotypy (Dewey, 1984; Ni et al., 2011; Mason-Gamer, 2008). Rod *Elymus* vznikl pravděpodobně hybridizací několika rodičovských druhů. Dokladem této hybridizace může být stavba genomu tohoto rodu, jelikož se druhy rodu *Elymus* skládají z různých kombinací subgenomů, které pocházejí pravděpodobně od rodů *Pseudoroegneria* (**St**), *Hordeum* (**H**), *Agropyron* (**P**), *Australopyrum* (**W**) a od dosud neznámého dárce (**Y**) (Dewey, 1984; Löve, 1984; Zhang, 2007; Mason-Gamer 2013; Mason-Gamer, 2004) (viz Tabulka 1). Podle Liu et al. (2020) by subgenom Y mohl mít endo-alopolyploidní původ z autotetraploidních druhů rodu *Pseudoroegneria*, což by znamenalo, že by pravděpodobně vznikala v hybridech modifikace genomu **St**. Následně tyto modifikované verze genomů **St** se mohou u některých druhů rodu *Elymus* diferencovat na genomy **StY** (Liu et al., 2020). Mezi běžně rostoucí druhy tohoto rodu patří *Elymus repens*, který obsahuje nejčastěji hexaploidní cytotypy ($2n=6x=42$). Genomy *Elymus repens* se skládají ze dvou **St** subgenomů a jednoho **H** subgenomu (Mason-Gamer, 2008; Ørgaard & Anamthawat-Jónsson, 2001). Mahelka & Kopecký (2010) však v genomu *Elymus repens* objevili přídavný genetický materiál, který pravděpodobně pochází od druhů blízkých rodu *Panicum* (*Paniceae*) a rodu *Bromus* (*Bromeae*). Dále potvrdili, že hlavní složku genomu tvoří subgenomy **St** a **H**. Nalezený malý chromozomální segment blízký rodu *Panicum* objevený v subgenomu **H** možná představuje dávný příspěvek předka rodu *Hordeum* a segmenty blízké rodu *Bromus* by mohly pocházet z nedávné hybridizace nebo jsou alopolyploidního původu *E. repens* (Mahelka & Kopecký, 2010). Mezi alotetraploidní zástupce rodu *Elymus* ($2n=4x=28$) se dá zařadit *Elymus caninus*. Jedná se alotetraploidy, v jejichž genomech lze najít subgenomy **St** a **H** (Ørgaard & Anamthawat-Jónsson, 2001; viz Tabulka 2).

Do rodu *Dasypyrum* přísluší pouze jednoletý *Dasypyrum vilosum* a vytrvalý, poměrně vzácný *Dasypyrum breviaristatum* (Grządzielewska, 2006; Frederiksen, 1991). *Dasypyrum vilosum* má pouze diploidní cytotypy ($2n=2x=14$) na rozdíl od *Dasypyrum breviaristatum*, který obsahuje jak diploidní, tak tetraploidní cytotypy ($2n=2x=14$ a $2n=4x=28$) (Frederiksen, 1991). Ve většině případů se autoři shodují na odlišnosti cytotypů diploidů *D. vilosum* (**VV**) a *D. breviaristatum* (**V_bV_b**) (Li et al., 2016; Yang et al., 2006; Baum et al. 2015), avšak zatím není vyřešené genomické složení tetraploidů *Dasypyrum breviaristatum* (Yu et al., 2021; De

Pace et al., 2011, Grądzielewska, 2006; Liu et al, 2010; Ohta & Morishita, 2004; Yang et al., 2006) (viz Tabulka 1). Baum et al. (2015) navrhuji, že se jedná o možné alotetraploidy s genomickým složením **VVV_bV_b** (Baum et al., 2015; viz Tabulka 2).

Rod *Pseudoroegneria* obsahuje okolo 15 druhů, které se při hybridizaci podílely na vzniku druhů rodů *Douglasdeweya* (StP), *Roegneria* (StY), *Elytrigia* (ESt), *Elymus* (StH), *Kengyilia* (StYP) a *Pascopyrum* (StHNSXm) darováním jejich St genomů (Dewey, 1984; Löve 1984; Yen et al., 2005; Yen, 1990) (viz Tabulka 1). Mezi druhy rodu *Pseudoroegneria* lze najít většinou diploidy nebo tetraploidy (**StSt**, **StP**, **E^cSt**) (Dewey, 1984; Jensen et al., 1993, Yen et al., 2005). Příkladem tetraploida rodu *Pseudoroegneria* může být *P. geniculata*, jedná se o segmentálního alotetraploida s genomovým složením **StSt^g** (Yu, 2008). Mezi výjimky stupňů ploidie v rodu *Pseudoroegneria* může patřit octoploid *P. kosaninii* (2n=8x=56) (Yu, 2009; viz Tabulka 2).

Do rodu *Agropyron* náleží 10 ekonomicky významných druhů, mezi kterými lze najít druhy s diploidními cytotypy (**PP**, 2n=2x=14), s tetraploidními cytotypy (**PPPP**, 2n=4x=28) i s hexaploidními cytotypy (**PPPPPP**, 2n=6x=42) (Dewey 1984; Fordlloyd et al., 2011) (viz Tabulka 1). Většina polyploidů z rodu *Agropyron* má autopolyploidní původ, až na *Agropyron desertorum*, který podle Mellish et al. (2002) vznikl pravděpodobně alopolyploidizací *Agropyron cristatum* a *Agropyron mongolicum* (Dewey 1984; Mellish et al., 2002;). Nejčastěji se vyskytujícím cytotypem rodu *Agropyron* může být tetraploid *Agropyron cristatum*, který je významný zejména díky možnosti křížení s pšenicí a ječmenem za účelem vylepšování jejich vlastností (Li et al, 2020; Sharma et al., 1984; Han et al., 2022; Zhang et al., 2015; viz Tabulka 2).

Do rodu *Australopyrum* patří 8 druhů, mezi kterými lze najít výlučně diploidy s genomickým složením **WW** (Dewey 1984; Barkworth, 2011; Liu et al. 2006) (viz Tabulka 1). Podle Liu et al. (2006) se na vzniku řady druhů rodu *Elymus* možná podílely i diploidní druhy rodu *Australopyrum* (viz Tabulka 2).

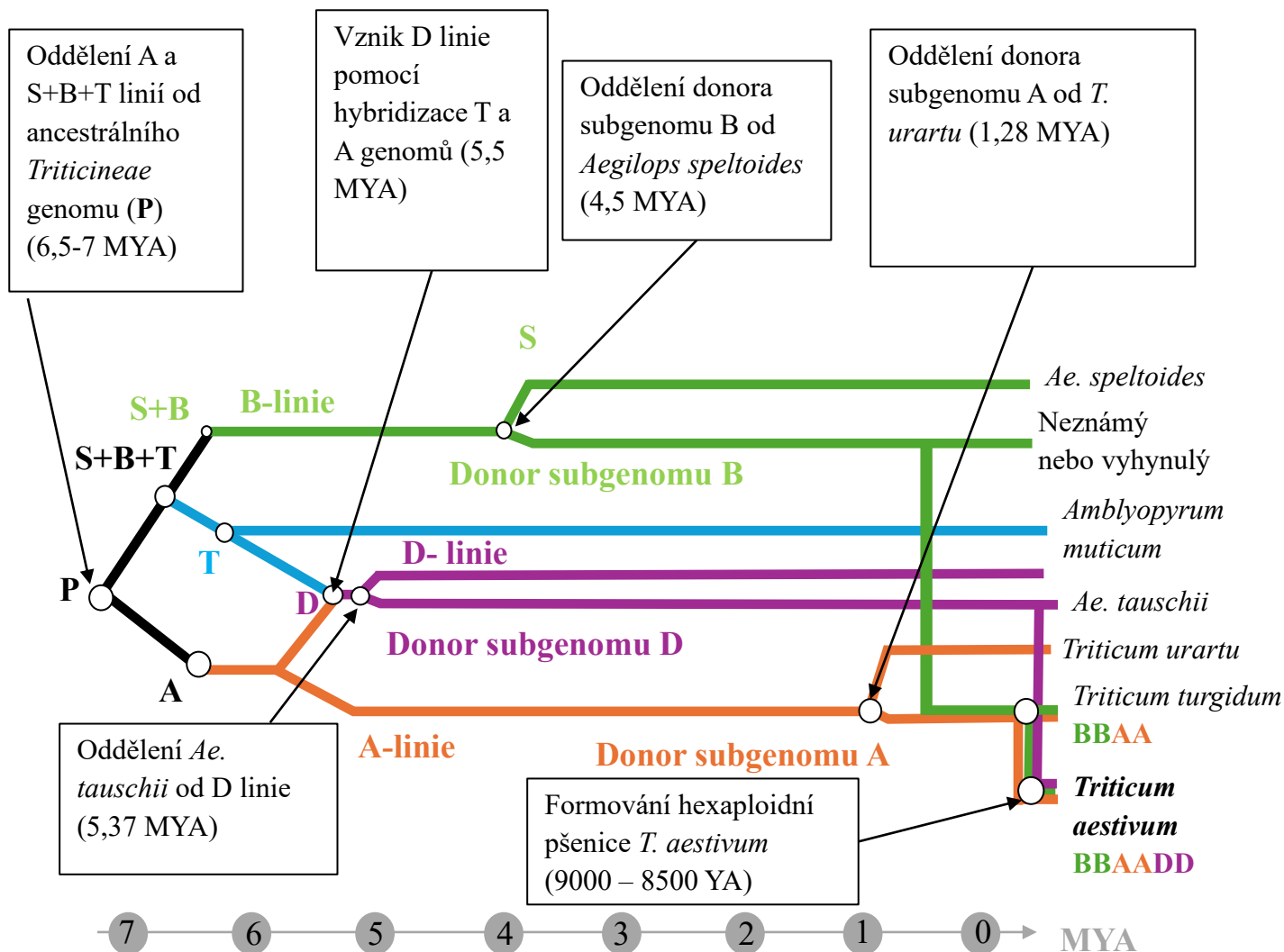
V rodu *Thinopyrum* lze najít druhy, které mají diploidní (2n=2x=14), tetraploidní (2n=4x= 28) až dekaploidními cytotypy (2n=10x=70) (Dewey, 1984; Hsiao et al., 1986) (viz Tabulka 2. Příkladem tetraploidního druhu rodu *Thinopyrum* může být *Thinopyrum elongatum* (2n =4x=28, **E₁E₁E₂E₂**) (viz Tabulka 1). Vznikem tohoto druhu se zabývala řada studií a stále není úplně jeho vyřešený původ (Li et al, 2005; Pienaar et al., 1988; Dewey 1984).

Výsledky studie Shi et al. (2023) naznačují možný autopolyploidní původ *Th. elongatum*, který snad už v prvních generacích prošel rychlou diploidizací (Shi et al., 2023, viz Tabulka 2).

Korunový clad zahrnující rody *Aegilops* a *Triticum* představuje velice komplikovanou skupinu, ve které došlo k řadě hybridizačních událostí vedoucích ke vzniku velkého množství polyploidních linií (van Slageren, 1994; Dewey, 1984; Bernhardt et al., 2016; Kellogg et al., 1996).

V rodu *Aegilops* se z poloviny objevují druhy s diploidními cytotypy a zbytek tvoří druhy s tetraploidními i hexaploidními cytotypy (genomicky definované jako **D**, **B**, **X**, **A**, **C**; viz Tabulka 1) (van Slageren, 1994). Většina polyploidních druhů rodu *Aegilops* vznikla pravděpodobně alopolyploidizací různých diploidních rodičovských předků (Kihara et al., 1954; Dvořák, 1998). Příkladem může být tetraploid *Aegilops triuncialis*, který podle Vanichanon et al. (2002) dokonce mohl vzniknout alopolyploidizací mnoha rodičovských druhů, zároveň po této události došlo k minimálním genomovým změnám (Vanichanon et al. 2002). Badaeva et al. (2021) uvádějí, že *Aegilops vavilovii* pravděpodobně vznikl hybridizací tetraploida *Aegilops crassa* a *Aegilops searsii*. Dále potvrdili, že genom **D** *Aegilops tauschii* pochází z *Aegilops crassa* ($2n=4x=28$, D1D1XcrXcr) a že genom **X** možná pochází od diploidních předků s genomem **S** (Badaeva et al., 2021; viz Tabulka 2).

Druhy rodu *Triticum* mají také alopolyploidní původ, díky čemuž lze najít mezi druhy tetraploidní i hexaploidní cytotypy (Dubcovsky & Dvorak, 2007; He et al., 2019) (viz Tabulka 2). Typickým příkladem může být *Triticum aestivum* ($2n=6x=42$, **BBAADD**, viz Tabulka 1), který vznikl pravděpodobně dvěma sériemi hybridizací (Glémin et al., 2019; Li et al. 2022). Při první mohlo dojít k formování tetraploida, který se zformoval hybridizací *Triticum urartum* (subgenom **A**) a *Aegilops speltoides* (subgenom **B**) (Ling et al., 2018; Marcussen et al., 2014; Li et al. 2022). Následně mohlo dojít k hybridizaci tetraploida (**AABB**) s *Aegilops tauschii* (**DD**), díky čemuž mohla zformovat hexaploidní pšenice (**BBAADD**) (Luo et al., 2017; Li et al. 2022; Petersen et al. 2006; viz Obr. 2).



Obr. 2 Fylogenetické schéma vzniku druhů rodu *Triticum* a blízko příbuzných rodů. Vývoj pšenice je znázorněn od 7 MYA z předka, který dal vzniknout liniím A, B a D. Následně po několika kolech hybridizace linií A, B a D mohl vzniknout hexaploid *Triticum aestivum* (BBAADD). Relativní časové speciální události jsou znázorněny na vodorovné ose (udáváno v milionech let) a popsány v rámečcích výše. Do diploidní D-linie náleží druhy *Aegilops bicornis*, *Ae. longissima*, *Ae. searsii*, *Ae. sharonensis*, *Ae. caudata*, *Ae. comosa*, *Ae. umbellulata*, a *Ae. uniariastata*. Donor subgenomu B by pravděpodobně měl být druh blízko příbuzný *Aegilops speltoides*. Převzato od Glémin et al. (2019); Li et al. (2022)

Tabulka 1 Přehled rodů a jejich možných genomických složení. Modifikováno Barkworth & von Bothmer (2009)

	Rod	Genomické značky rodu	Příklad genomického složení vybraných zástupců
Monogenomové rody	<i>Agropyron</i>	P	<i>Agropyron cristatum</i> PPPP
	<i>Dasypyrum</i>	V	<i>Dasypyrum villosum</i> VV
	<i>Psathyrostachys</i>	Ns	<i>Psathyrostachys juncea</i> NsNs
	<i>Secale</i>	R	<i>Secale cereale</i> RR
	<i>Pseudoroegneria</i>	St	<i>Pseudoroegneria spicata</i> StSt
	<i>Taeniatherum</i>	Ta	<i>Taeniatherum caput-medusae</i> TaTa
	<i>Australopyrum</i>	W	<i>Australopyrum retrofractum</i> WW
	<i>Crithopsis</i>	K	<i>Crithopsis delileana</i> KK
Vícegenomové rody	<i>Hordeum</i>	H, I, Xa, Xu	<i>Hordeum vulgare</i> HH
			<i>Hordeum secalinum</i> XaXaII
			<i>Hordeum murinum</i> XuXu
	<i>Triticum</i>	A, B, D	<i>Triticum urartu</i> AA
			<i>Triticum turgidum</i> BBAA
			<i>Triticum aestivum</i> BBAADD
	<i>Aegilops</i>	B, S, C, D, N, U, X	<i>Aegilops crassa</i> DDXX

Vícegenomové rody	<i>Aegilops</i>	B, S, C, D, N, U, X	<i>Aegilops ventricosa</i> DDNN
			<i>Aegilops cylindrica</i> DDCC
			<i>Aegilops speltoides</i> BB
			<i>Aegilops tauschii</i> DD
	<i>Thinopyrum</i>	St, E, J	<i>Thinopyrum elongatum</i> EEEE
			<i>Thinopyrum intermedium</i> StStEEJJ
Výlučně alopolyploidní rody	<i>Leymus</i>	Ns, Xm	<i>Leymus mollis</i> NsNsXmXm
	<i>Elymus</i>	St, H, W, Y	<i>Elymus repens</i> StStStStHH
	<i>Kengyilia</i>	St, P, Y	<i>Kengyilia melanthra</i> StStYYPP

Vysvětlivky k tabulce 1:

Monogenomový rod = rod je složen pouze z jednoho genomu

Vícegenomový rod = genom rodu se skládá z více subgenomů

Každý rod má k sobě přiřazenou svoji značku, která popisuje možné genomické složení rodu.

Tabulka 2 Metanalýza založená na této rešerši zastoupení určitých ploidních úrovní v cladech/rodech tribu *Triticeae*

Clady	Rody	Diploid	Autopolyploid	Alopolyploid	Segmentální alopolyploid
Clade 1	<i>Psathyrostachys</i>	+	x	x	x
	<i>Hordeum</i>	(+)	+	(+)	(+)
Clade 2	<i>Elymus</i>	x	x	+	x
	<i>Dasypyrum</i>	+	x	(+)	x
	<i>Pseudoroegneria</i>	(+)	+	x	(+)
	<i>Agropyron</i>	(+)	+	(+)	x
	<i>Australopyrum</i>	+	x	x	x
	<i>Thinopyrum</i>	+	+	x	x
Clade 3	<i>Aegilops</i>	(+)	x	+	x
	<i>Triticum</i>	(+)	x	+	x

Vysvětlivky k tabulce 2:

+ = vyskytuje se

(+) = možný výskyt

x = nevyskytuje se

2.2 Mechanismy vzniku polyploidie v tribu *Triticeae*

2.2.1 Somatická polyploidizace

U rostlin, tedy i u *Triticeae*, lze dosáhnout vyšších stupňů ploidie i pomocí somatické polyploidizace, která se může udát v zygotě nebo mladém embryu a vytvořit tak buď kompletně polyploidního jedince, nebo lokální chiméru (Hiesey & Nobs, 1982). Polyploidi však vznikají pomocí somatické polyploidizace v přirozených podmínkách velice vzácně. Hahn et al. (1992) pravděpodobně potvrdili výskyt mutantního cytotypu kasavy (*Manihot esculenta*). Jednalo se o tetraploidy ($2n=4x=72$) s široce tlustými a tmavě zelenými listy. Tyto mutace by mohly pocházet ze somatického zdvojení chromozomů iniciálních buněk pupenů. Podle autorů k těmto mutacím u kasavy dochází častěji než u jiných skupin rostlin (Hahn et al., 1992).

Přestože zatím nebyl v přirozených podmínkách u tribu *Triticeae* odhalen případ spontánní somatické polyploidizace, značně se využívá ve šlechtitelství k vylepšení jejich vlastností, ale pouze za stálých laboratorních podmínek. Rajaraman et al. (2018) v jejich studii uvádějí, že částečná duplikace genu HvPUB15 *Hordeum vulgare* má za důsledek zvýšení resistance vůči infekci padlím. Díky těmto zjištěním by mohlo docházet pomocí částečné duplikace určitých genů ke zvýšení resistance pěstovaných plodin. (Rajaraman et al., 2018). Ananthawat-Jonsson et al. (1997) vytvořili 240 kombinací F1 hybridů *Triticum aestivum* × *Triticum carthlicum* × *Leymus arenarius* × *Leymus mollis*. Jejich cytologická analýza buněk kořenových špiček před ošetřením rostlin kolchicinem ukázala, že 21 z 28 zkoumaných hybridů se skládalo z chromozomových mozaik, přičemž byly přítomny jak amfihaploidní, tak amfidiploidní buňky. Toto spontánní zdvojení somatických chromozomů se vyskytlo ve všech kombinacích křížení. Posléze genomická hybridizace in situ ukázala, že hybridy jsou amfiploidy, které obsahují genomy pšenice i ječmenice (*Leymus*). Zpětným křížením hybridů a *Leymus arenarius* se docílilo domestikace těchto vytrvalých divokých druhů (Ananthawat-Jonsson et al., 1997). Somatická polyploidizace se nejenže využívá u tribu *Triticeae*, ale dokonce dala vzniknout řadě komerčně využívaných plodin z jiných skupin rostlin. Wu et al. (2012) uvádějí, že plody *Actinidia chinensis* (kiwi) mají po indukci tetraploidie více dužiny než jejich diploidní předci. Dokonce byly o 50 % až 60 % větší a dozrávaly dříve než jejich diploidní předci (Wu et al. 2012).

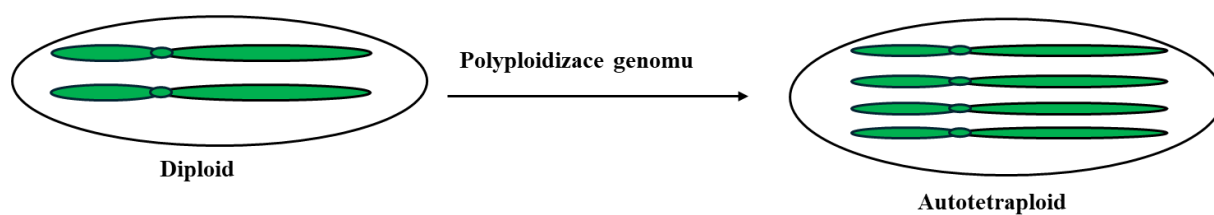
2.2.2 Neredukované gamety

Nejčastěji se však formují polyploidie v tribu *Triticeae* pomocí produkce neredukovaných $2n$ gamet (Watanabe et al., 1990; Hiesey & Nobs, 1982; Bretagnolle and Thompson, 1995; Wang et al., 2010). Neredukované gamety vznikají chybou meiózy, kdy dochází ke změně meiózy na neredukční proces podobný mitóze, čímž se vytváří dyády (a triády) namísto normálních tetrad na konci procesu meiózy II (Haan et al., 1992; Chen et al. 2008). Yang et al. (2010) našli experimentální důkaz této chyby meiózy u F1 pentaploidních hybridů ($2n = 5x = 35$, **ABDUSI**) syntetické hexaploidní pšenice a *Aegilops variabilis*. Chybou meiózy těchto hybridů vznikly neredukované gamety, z nichž následně spontánně vznikli neopolyploidie (**AABBDDUUSISI**) (Yang et al., 2010). Četnost tvorby neredukovaných gamet v tribu *Triticeae* ilustruje studie Fakhri et al. (2016). Na základě studia hybridů *Triticum aestivum* × *Aegilops triuncialis* a *T. aestivum* × *Ae. cylindrica* zjistili, že průměrná četnost změn meiózy byla 10,1 % a průměrná frekvence neredukovaného životaschopného pylu byla u hybridů *T. aestivum* × *Ae. triuncialis* 4,84 %, naproti tomu u hybridů *T. aestivum* × *Ae. cylindrica* nedošlo vůbec ke vzniku neredukovaných gamet, jelikož byl pozorován nízký podíl životaschopných gamet (0,3 %). Rozdíly v produkci neredukovaných gamet byly pozorovány také mezi *T. aestivum* × *Ae. triuncialis*, což naznačuje možnou genetickou kontrolu tohoto jevu (Fakhri et al., 2016).

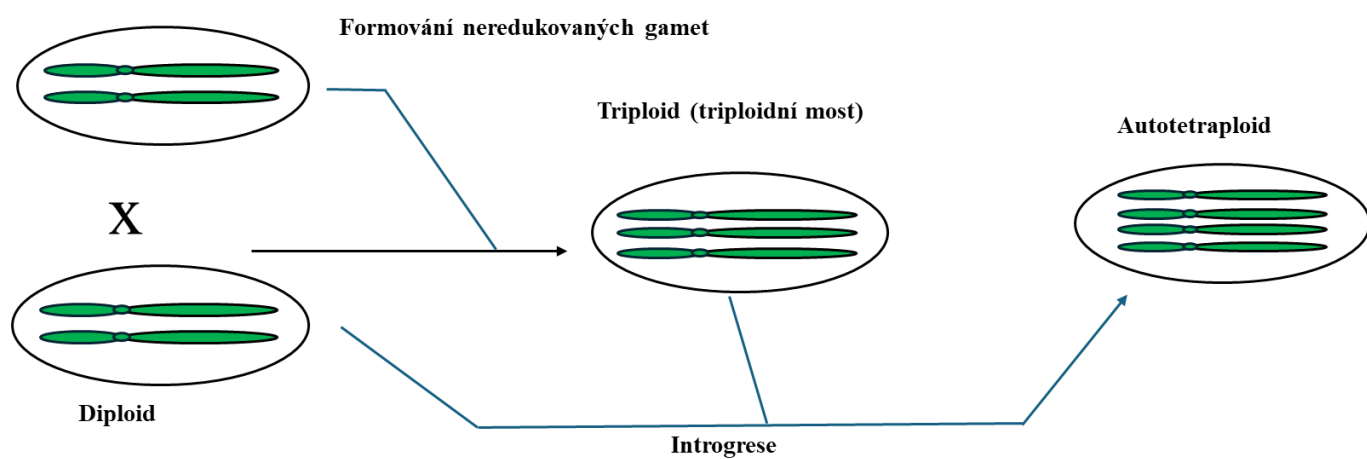
2.2.3 Vznik autopolyploidů a alopolyploidů

Podobný vznik polyploidie pomocí neredukovaných gamet sdílejí jak autopolyploidie, u kterých dochází zdvojení vlastního genomu v rámci druhu, tak i alopolyploidie, u kterých dochází ke vzniku polyploidie spolu s hybridizací různých rodičů (Peloquin et al. 1999; Werner & Peloquin, 1991; Ramsey & Schemske 1998). Autopolyploidie obvykle vznikají v případě, kdy dochází při meióze k různým nepravidelnostem, které způsobují vznik gamet s více sadami chromozomů a následně tyto neredukované gamety ($2n$) stejného druhu mohou fúzovat s haploidními gamety a vytvářet možné sterilní triploidní potomky (triploidní most). Po následné introgresi sterilního triploida a diploida dochází k formování autotetraploida. (Hegarty & Hiscock, 2008; Dujardin & Hanna, 1988; viz. Obr. 3). Alopolyploidie mohou vznikat několika mechanismy, ale nejčastěji vznikají při hybridizaci dvou diploidních rodičů splynutím neredukované gamety a normální gamety. (Fukuda & Sakamoto, 1990; Chen, 2008; viz Obr. 4).

A



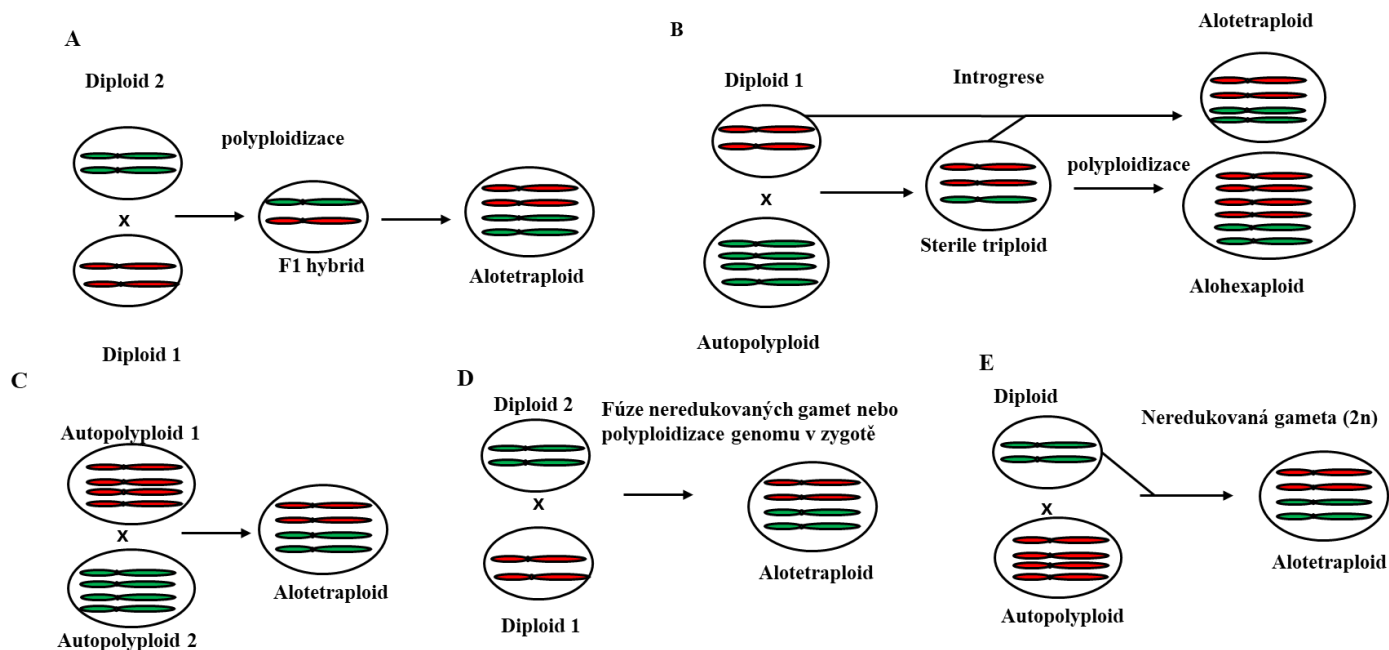
B



Obr. 3 Autopolyploidizace. Převzato od Hegarty & Hiscock (2008).

A - Formování autotetraploida samovolnou duplikací genomu;

B - Formování autotetraploida pomocí fúze neredukované $2n$ gamety s normální redukovanou gametou v rámci jednoho druhu. Následná introgrese triploidních vajíček s normálním redukovaným pylem dává vzniknout autotetraploidnímu jedinci



Obr. 4 Alopolyloidizace. Převzato od Hegarty & Hiscock (2008).

A – Po hybridizaci dvou diploidů dvou různých druhů může vznikat sterilní F1 hybrid. Po následné polyploidizaci genomu vzniklého hybridu může docházet k formování allotetraploida

B – Při hybridizaci autopolyploida a diploida může docházet ke vzniku sterilního triploida. Po polyploidizaci genomu sterilního triploida se může zformovat alohexaploid, nebo introgresí s diploidem dochází k vývinu allotetraploida

C – Allotetraploid může vzniknout i při hybridizaci dvou autopolyploidů z různých druhů

D - Allotetraploid může také vzniknout fúzí dvou neredukovaných gamet dvou různých druhů nebo somatickou polyploidizací v zygote

E – Allotetraploid může vznikat rovněž fúzí neredukované gamety z diploida a redukované gamety z autotetraploida.

3 Diskuse

Polyploidizace a zejm. alopolyloidizace vnášejí do studia trav tribu *Triticeae* značné nejasnosti, které znesnadňují pochopení jejich evoluce. Tyto problémy se snaží vyřešit řada odborníků použitím různých přístupů a metod. Je tedy na místě se ptát, zda se dá potkat s podobně komplikovanými systémy i u jiných skupin trav nebo alespoň u jiných krytosemenných rostlin. Dále lze diskutovat, zda opravdu může být evoluce tribu *Triticeae* tak nesmírně složitá, nebo ji snad mohou dělat složitější sami odborníci svými různými přístupy a jiným náhledem na danou problematiku, což může souviset i s praktickým využitím dané skupiny. Značnou výzvou pro řadu odborníků se stala rekonstrukce fylogeneze tribu *Triticeae*, je tedy možné vést diskusi, co způsobuje problémy při rekonstrukci fylogeneze a jak lze tyto komplikace vyřešit.

3.1 Polyploidizace v jiných skupinách rostlin

Jak se ukazuje, retikulátní evoluce spojená s alopolyloidizací se stala významným procesem nejen u tribu *Triticeae*, ale hraje zásadní roli při formování evoluci druhů v celé rostlinné říši.

Brysting et al. (2007) se zabývali ve jejich studii polyploidním komplexem druhů *Cerastium alpinum* (*Caryophyllaceae*) ($2n = 8x = 72$; $2n = 12x = 108$). Jejich hlavním záměrem bylo ukázat, jak hybridizace a polyploidizace působily jako klíčové evoluční procesy při vytváření skupiny rostlin, kde alopolyploidi jasně převažují nad zachovanými rodičovskými genomy (Brysting et al., 2007).

Dalším dobrým příkladem skupiny, kde lze ilustrovat složitý proces evoluce ovlivněný hybridizací a polyploidizací, může být rod *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*). Devos et al. (2006) ve své studii odhalili původ alotetraploidních zástupců rodu *Dactylorhiza*. Výsledky této studie naznačují, že alotetraploidní druhy *Dactylorhiza elata*, *D. brennensis* a *D. sphagnicola* mohly vzniknout hybridizací autotetraploida *D. maculata* a diploida *D. incarnata* (Devos et al., 2006).

Obdobně komplikovanou situaci lze nalézt i v tribu *Maleae* (*Rosaceae*). Řada prací (včetně posledních fylogenezí) naznačuje, že by alopolyloidní původ mohl mít i tribus *Maleae* (*Rosaceae*) (Darlington & Moffett, 1930; Nebel, 1929; Moffett, 1931). Hodel et al. (2022) ve své studii potvrzují možný alopolyloidní původ předka z tribu *Maleae* ($x=17$), který vznikl pravděpodobně hybridizací mezi dvěma vzdáleně příbuznými liniemi podčeledi *Amygdaloideae*, předkem tribu *Spiraeae* ($x=9$) a předky cladu *Sorbarieae* ($x=9$).

+ *Exochordeae* ($x=8$) + *Kerriea* ($x=9$). Po této hybridizaci došlo k polyploidizaci a aneuploidizaci v linii *Maleae*, což vedlo k současnému ustálení počtu chromozomů (Hodel et al., 2022).

3.2 Polyploidizace v jiných skupinách čeledi Poaceae

Alopolyploidizace se stala zásadní evoluční silou nejen tribu *Triticeae*, ale objevila se ve většině skupin čeledi *Poaceae*. Zářným příkladem alopolyploidní speciace může být *Spartina anglica*, která vznikla hybridizací mezi *S. alterniflora* a *S. maritima*. Následný sterilní hybrid *Spartina x townsendii* si prošel polyploidizačními událostmi, díky čemuž mohla vzniknout *Spartina anglica*. Muhammad, Ki (2021) ve své studii demonstrovali, že po alopolyploidním vzniku *S. anglica* muselo dojít k výrazným a rychlým změnám v rDNA lokusech. Tyto rychlé změny znesnadňují úplné pochopení fylogeneze *S. anglica* (Muhammad & Ki, 2021).

Velice problematický, s ohledem na fylogenezi, se může zdát i velmi diverzifikovaný rod *Poa*, jelikož zde rovněž dochází k rozsáhlé hybridizaci spojené s polyploidizací genomu a výsledné linie jsou navíc často apomiktické. Komplikovaná evoluce se mimo jiné odráží i v pravděpodobně polyfyletickém charakteru rodu (Stebbins, 1956; Gillespie et al. 2007; Soreng et al., 2020).

Na základě studie Winterfeld et al. (2012) se ukazuje, že rod *Avenula* může mít taktéž polyploidní původ. V rodu *Avenula* se pravděpodobně vyskytují jak autopolyploidie, tak i alopolyploidie. U vysoce polyploidních druhů se oba typy polyploidní evoluce prolínají a tím se stávají obtížně zařaditelnými do příslušných kategorií polyploidní evoluce (Winterfeld et al.; 2012).

Polyploidizace je tedy významný evoluční proces, který formoval řadu skupin v rámci *Poaceae*. Je však důležité zdůraznit, že velkou roli při studiu dané skupiny hraje její využitelnost. Skupiny s nějakým ekonomickým významem se častěji stávají předmětem studií množství odborníků, a proto se o jejich evoluci ví více než o evoluci ekonomicky méně významných skupin. Je to i pochopitelné, protože studie ekonomicky významných druhů přispívá k možnosti potenciálního zlepšení jejich vlastností a tím k vyšším výnosům. K celkovému pochopení polyploidní evoluce tento záměr spíše nepřispívá, jelikož není zřejmé, jakým způsobem ovlivnila polyploidizace i další skupiny.

3.3 Problémová fylogeneze

V posledních dekádách se fylogenomika soustředila na taxonomické koncepty založené na monofyletických cladech (Huson & Bryant, 2006), díky čemuž mohl vzniknout rozvětvlující fylogenetický strom, který mohl zahrnovat všechny společné předky (Huson & Bryant, 2006; Cavalli-Sforza & Edwards, 1967). Hledání monofyla se stává však značně problematické u hybridních systémů, jakými jsou příkladem právě *Triticeae*. Jelikož při hybridizaci a polyploidizaci vznikají druhové komplexy alopolyloidů s komplikovanou retikulární historií, nelze tuto složitou evoluční historii snadno rekonstruovat klasickými fylogenetickými stromy (Huson & Scornavacca, 2010).

Mezi nejčastěji používané markery k rekonstrukci retikulární evoluce patří cpDNA, ITS regiony nrDNA, avšak při rekonstrukci fylogeneze *Triticeae* se při použití těchto markerů nevytvořily stromy s dobrou podporou (Bernhardt et al., 2016; Frederiksen & Seberg, 2008). Vzniklé stromy často spíše odrážejí historii podskupiny genů než celou historii druhu (Smith et al., 2019; Soltis et al. 2003).

Nesoulady mezi stromy mohou být způsobeny několika důsledky (neúplné třídění linií, evoluční konvergence; Comes & Abbott, 2001), ale v některých případech tyto nesoulady mohou způsobovat tzv. „chloroplast capture“, tedy introgrese chloroplastů z jednoho druhu do druhého. Jaký vliv mohla mít tato výměna chloroplastů prostřednictvím introgrese na taxony tribu *Triticeae*, stále podléhá diskusi. Význam „chloroplast capture“ v tribu *Triticeae* ukazují studie Bernhardt et al. (2017), kde zjistili při rekonstrukci fylogeneze, že došlo k dávné výměně chloroplastů u *Bromus/Psathyrostachys*, *Thinopyrum* a *Amblyopyrum*. Dále ukázali, že by mohlo docházet k recentní výměně chloroplastů u druhů rodu *Aegilops*. Na základě tohoto odhalení předpokládají, že k výměně chloroplastů mezi různými taxony skupiny pšenice¹ může docházet poměrně často v důsledku neúplné reprodukční izolace mezi těmito poměrně mladými taxony. Ve většině případů se autoři shodují, že odhalení výměny chloroplastů by mohlo pravděpodobně přispět k vyřešení rozdílů mezi fylogenezemi založenými na jaderných a chloroplastových datech (Bernhardt et al., 2017; Tsitrone et al., 2003; Chen et al., 2020).

¹ Skupina pšenice zahrnuje rody *Triticum* a *Aegilops*

3.4 Vlastní zhodnocení

Je tedy zřejmé a z této práce jasně vyplývá, jak moc ovlivnila polyploidizace formování jednotlivých linií trav z tribu *Triticeae*. Evoluce tribu *Triticeae* je složitá zejména díky mezirodové hybridizaci, která zahlučuje hranice mezi rody, a přináší tak problémy při rekonstrukci fylogeneze. Avšak při vlastní rešerši článků zabývajících se právě tribem *Triticeae* spíše přibylo více rozporů mezi autory. Rozpory mezi autory panují už na taxonomickém členění jednotlivých rodů, např. problematické členění rodu *Aegilops* a *Triticum*, kde dohromady a ani každý rod zvlášť netvoří monofylum (Petersen et al., 2006). Dále rozpory lze najít ve zveřejněných fylogenetických stromech. Autoři používají široké spektrum markerů, ale často nemusejí sekvenovat dostatečný počet genů k rekonstrukci fylogeneze.

Sice je evoluce tribu *Triticeae* značně složitá, ale jejímu pochopení navíc nepřispívá velké množství taxonomických přístupů různých autorů. Bylo by vhodné najít nějakou všeobecnou shodu v určité taxonomické koncepci. Retikulátní struktura nejspíš ani nemůže být zcela přirozeně klasifikována, a proto by mohl mezi autory začít převládat důraz na pragmatické a stabilní taxonomické pojetí.

4 Závěr

Cílem této bakalářské práce byla snaha přinést a sumarizovat odpovědi, jakým způsobem ovlivňuje polyploidizace evoluci trav z tribu *Triticeae*. V textu práce lze opakovaně narazit na problematickou rekonstrukci fylogeneze, která je pravděpodobně způsobena zejm. hybridizací, resp. alopolyploidizací, v rámci tribu. Další ambicí řešerše bylo identifikovat a utřídit informace o klasifikaci polyploidních linií tribu *Triticeae*. V závěru textu práce jsou zmíněny možné mechanismy vedoucí k polyploidizaci genomu v rámci tribu *Triticeae*, tj. autopolyploidizace a alopolyploidizace.

Hlavním úkolem této práce bylo zodpovědět následující otázky:

1) Setkáme se s podobným zastoupením diploidů a polyploidů u všech významných cladů/rodů tribu *Triticeae*?

Polyploidní linie v tribus *Triticeae* významně převažují. Nejčastěji se lze v jednotlivých cladech tribu setkat s alopolyploidy. Alopolyploidní linie jsou často velice komplikované a běžně sestávají z tří i více subgenomů. Za nejvíce polyploidní druh se nejčastěji označuje dodekaploidní *Leymus angustus* ($2n = 12x = 84$). Autopolyploidi zde nemají takové zastoupení, vyskytují se zejména v rodech *Hordeum*, *Thinopyrum* a *Agropyron*. Mezi rod obsahující čistě diploidní cytotypy patří rod *Psathyrostachys*. S diploidy se lze dále setkat u rodů *Aegilops*, *Pseudoroegneria* a *Dasypyrum*, *Hordeum*. Výzkum tribu je natolik intenzivní, že se zde často rozeznává i kategorie segmentálních alopolyploidů, se kterými lze setkat např. v rodu *Hordeum* a *Pseudoroegneria*.

2) Jaké jsou mechanismy vzniku polyploidie v rámci tribu?

Polyploidie v tribu *Triticeae* nejčastěji vzniká pomocí neredukovaných gamet. Při spojení neredukované a redukované gamety diploidních rodičů dochází ke vzniku triploida. V laboratorních podmínkách může docházet ke vzniku polyploidie i procesem somatické polyploidizace, díky čemuž vznikne chiméra, která obsahuje jak polyploidní, tak diploidní pletiva, avšak tato cesta je byla prokázána jen v kontrolovaných podmínkách šlechtitelských programů.

Seznam literatury

Akpınar, B. A., Biyiklioglu, S., Alptekin, B., Havráňková, M., Vrána, J., Doležel, J., Distelfeld, A., Hernandez, P., & Budak, H. (2018). „Chromosome-based survey sequencing reveals the genome organization of wild wheat progenitor *Triticum dicoccoides*.“ *Plant Biotechnology Journal*, 16(12), 2077–2087 .

Anamthawat-Jónsson, K., Bödvarsdóttir, S. K., Bragason, B. T., Gudmundsson, J., Martin, P. K., & Koebner, R. M. D. (1997). „Wide hybridization between wheat (*Triticum L.*) and lymegrass (*Leymus* Hochst.)“. *Euphytica*, 93, 293–300.

Appels, R., Gerlach, W. L., Dennis, E. S., Swift, H., & Peacock, W. J. (1980). „Molecular and chromosomal organization of DNA sequences coding for the ribosomal RNAs in cereals.“ *Chromosoma*, 78(3) 293–311

Badaeva, Ekaterina D., Nadezhda N. Chikida, Maria Kh. Belousova, Alevtina S. Ruban, Sergei A. Surzhikov, a Svyatoslav A. Zoshchuk (2021). „A new insight on the evolution of polyploid *Aegilops* species from the complex *Crassa*: Molecular-Cytogenetic Analysis". *Plant Systematics and Evolution* 307, č. 1 : 3.

Baden, Claus, Ib Linde-Laursen, a Douglas R. Dewey (1991). „A new chinese species of *Psathyrostachys* (Poaceae) with notes on its karyotype.“ *Nordic Journal of Botany* 9, č. 5 : 449–60.

Baden, C., & Bothmer, R. (1994). „A taxonomic revision of *Hordeum* sect. *Critesion*.“ *Nordic Journal of Botany*, 14(2), 117–136.

Barkworth, M. E., & Dewey, D. R. (1985). „Genomically based genera in the perennial *Triticeae* of north america: Identification and membership“. *American Journal of Botany*, 72(5), 767–776.

Barkworth, M. (2011). „The *Triticeae* (Gramineae) in Australasia". *Telopea* 1–2 : 37–56.

Barkworth, M.E., a R. Von Bothmer (2012). „Twenty-one years later: The impact of Löve and Dewey’s genomic classification proposal.“ *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding* 41, č. Special Issue (2012): 3–9.

Barkworth ME, von Bothmer R (2009). „Scientific names in the *Triticeae*.“ In: Muehlbauer GJ, Feuillet C (eds) *Genetics and genomics of Triticeae*. Springer, New York, pp 3–30

Baum, B. R., T. Edwards, a D. A. Johnson (2015). „What does the nr5S DNA multigene family tell us about the genomic relationship between *Dasypyrum breviaristatum* and *D. villosum* (*Triticeae*: *Poaceae*)?“ *Molecular Genetics and Genomics* 289, č. 4 : 553–65.

Bernhardt, N. V., Albach, D. C., B., Blattner, F. R. B. (2016). „Analysis of phylogenetic relationships among diploid *Triticeae* grasses“. Oldenburg : BIS der Universität Oldenburg

Bernhardt, Nadine, Jonathan Brassac, Benjamin Kilian, a Frank R. Blattner (2017). „Dated tribe-wide whole chloroplast genome phylogeny indicates recurrent hybridizations within *Triticeae*.“ *BMC Evolutionary Biology* 17, č. 1: 141.

Bernhardt, N., Brassac, J., Dong, X., Willing, E., Poskar, C. H., Kilian, B., & Blattner, F. R. (2020). „Genome-wide sequence information reveals recurrent hybridization among diploid wheat wild relatives.“ *The Plant Journal*, 102(3), 493–506.

Blattner, Frank R (2006). „Multiple intercontinental dispersals shaped the distribution area of *Hordeum* (Poaceae).“ *New Phytologist* 169, č. 3 : 603–14.

Blattner, Frank R (2004). „Phylogenetic analysis of *Hordeum* (Poaceae) as inferred by nuclear rDNA ITS sequences.“ *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33, č. 2: 289–99.

Blattner, Frank R (2009). „Progress in phylogenetic analysis and a new infrageneric classification of the Barley Genus *Hordeum* (Poaceae: Triticeae).“ *Breeding Science* 59, č. 5: 471–80.

Blattner, Frank R., Thekla Pleines, a Sabine S. Jakob (2010). „Rapid radiation in the barley genus *Hordeum* (Poaceae) during the pleistocene in the Americas.“ In *Evolution in Action*, editoval Matthias Glaubrecht, 17–33. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2010.

Bowden, W. M. (1966). „Chromosome numbers in seven genera of the tribe *Triticeae*.“ *Canadian Journal of Genetics and Cytology*, 8(1), 130–136.

Brassac, J., Jakob, S. S., & Blattner, F. R. (2012). „Progenitor-derivative relationships of *Hordeum* polyploids (Poaceae, Triticeae) inferred from sequences of TOPO6, a nuclear low-copy gene region.“ *PLoS ONE*, 7(3), Article e33808.

Bretagnolle, F., a J. D. Thompson (1995). „Gametes with the somatic chromosome number: Mechanisms of their formation and role in the evolution of autopolyploid plants.“ *New Phytologist* 129, č. 1: 1–22.

Brysting, Anne K., Bengt Oxelman, Katharina T. Huber, Vincent Moulton, a Christian Brochmann (2007). „Untangling complex histories of genome mergings in high polyploids.“ Editoval Susanne Renner. *Systematic Biology* 56, č. 3 (1. červen 2007): 467–76.

Cavalli-Sforza, Luigi L., Anthony WF Edwards (1967). „Phylogenetic analysis. Models and estimation procedures.“ *American journal of human genetics* 19.3 Pt 1 (1967): 233.

Comes, Hans Peter, a Richard J. Abbott (2001). „Molecular phylogeography, reticulation, and lineage sorting in mediterranean *Senecio* sect. *senecio* (Asteraceae).“ *Evolution* 55, č. 10 : 1943–62.

Cuadrado, Ángeles, Alfredo De Bustos, a Nicolás Jouve (2016). „On the allopolyploid origin and genome structure of the closely related Species *Hordeum secalinum* and *Hordeum capense* inferred by molecular karyotyping.“ *Annals of Botany*, (30. leden 2017), mcw270.

Darlington, C. D., & Moffett, A. A (1930). „Primary and secondary chromosome balance in *Pyrus*.“ *Journal of Genetics*, 22(2)., 129–151.

De Pace, Ciro, Patrizia Vaccino, Pier Giorgio Cionini, Marina Pasquini, Marco Bizzarri, a Calvin O. Qualset (2011). „*Dasypyrum*.“ In *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*, editoval Chittaranjan Kole, 185–292. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.

Devos, Nicolas, Olivier Raspé, Sang-Hun Oh, Daniel Tyteca, a Anne-Laure Jacquemart (2006). „The evolution of *Dactylorhiza* (Orchidaceae) allotetraploid complex: Insights from nrDNA sequences and cpDNA PCR-RFLP Data.“ *Molecular Phylogenetics and Evolution* 38, č. 3 (březen 2006): 767–78.

Dewey, D. R. (1984). „The genomic system of classification as a guide to intergeneric hybridization with the perennial *Triticeae*.“ In *Gene Manipulation in Plant Improvement* (pp. 209–279) (1984). Springer US.

Dubcovsky, Jorge, a Jan Dvorak (2007). „Genome plasticity a key factor in the success of polyploid wheat under domestication.“ *Science* 316, č. 5833: 1862–66.

Dujardin, M., a W. W. Hanna (1988). „Cytology and breeding behavior of a partially fertile triploid Pearl Millet.“ *Journal of Heredity* 79, č. 3: 216–18.

Dvorak, J., M.-C. Luo, Z.-L. Yang, a H.-B. Zhang (1998). „The structure of the *Aegilops tauschii* genepool and the evolution of hexaploid Wheat.“ *Theoretical and Applied Genetics* 97, č. 4 : 657–70.

Dvořák, Jan (2009). „*Triticeae* genome structure and evolution.“ In *Genetics and Genomics of the Triticeae*, editoval Gary J. Muehlbauer a Catherine Feuillet, 685–711. New York, NY: Springer US, (2009).

Eilam, T., Anikster, Y., Millet, E., Manisterski, J., Sagi-Assif, O., & Feldman, M (2007). „Genome size and genome evolution in diploid *Triticeae* species.“ *Genome*, 50(11), 1029–1037 (2007).

Escobar, Juan S, Céline Scornavacca, Alberto Cenci, Claire Guilhaumon, Sylvain Santoni, Emmanuel Jp Douzery, Vincent Ranwez, Sylvain Glémin, a Jacques David (2011). „Multigenic phylogeny and analysis of tree incongruences in *Triticeae* (*Poaceae*).“ *BMC Evolutionary Biology* 11, č. 1 : 181.

Fakhri, Zhaleh, Ghader Mirzaghaderi, Samira Ahmadian, a Annaliese S. Mason (2016). „Unreduced gamete formation in Wheat × *Aegilops* Spp. hybrids is genotype specific and prevented by shared homologous subgenomes.“ *Plant Cell Reports* 35, č. 5 (květen 2016): 1143–54.

Fan, Xing, Li-Na Sha, Shuang-Bin Yu, Dan-Dan Wu, Xiao-Hong Chen, Xiao-Feng Zhuo, Hai-Qin Zhang, et al (2013). „Phylogenetic reconstruction and diversification of the *Triticeae* (*Poaceae*) based on single-copy nuclear *Acc1* and *Pgk1* gene data.“ *Biochemical Systematics and Ecology* 50 (říjen 2013): 346–60.

Fedoroff, Nina (2000). „Transposons and genome evolution in plants.“ *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 97, č. 13: 7002–7.

Feldman, Moshe, a Avraham A Levy (2012). „Genome Evolution Due to Alopolyloidization in Wheat.“ *Genetics* 192, č. 3 : 763–74.

Feldman, Moshe, a Avraham A. Levy (2023). „Wheat evolution and domestication.“ Cham: Springer International Publishing, (2023).

Ford-Lloyd, Brian V., Markus Schmidt, Susan J. Armstrong, Oz Barazani, Jan Engels, Rivka Hadas, Karl Hammer, et al (2011). „Crop wild relatives—undervalued, underutilized and under threat?“ *BioScience* 61, č. 7 (červenec 2011): 559–65.

Frederiksen, S. (1991). „Taxonomic studies in *Dasypyrum* (*Poaceae*).“ *Nordic Journal of Botany* 11, č. 2 (červen 1991): 135–42.

Fukuda, K., & Sakamoto, S. (1990). „Cytological studies on unreduced male gamete formation in hybrids between tetraploid emmer wheats and *Aegilops squarrosa* L.“ *Ikushugaku zasshi*. 42(2), 255–266.

Gillespie, Lynn, Annie Archambault, a Robert Soreng (2007). „Phylogeny of *Poa* (*Poaceae*) based on trnT–trnF sequence data: Major clades and basal relationships.“ *Aliso* 23, č. 1: 420–34.

Glémin, Sylvain, Celine Scornavacca, Jacques Dainat, Concetta Burgarella, Véronique Viader, Morgane Ardisson, Gautier Sarah, Sylvain Santoni, Jacques David, a Vincent Ranwez (2019). „Pervasive hybridizations in the history of wheat relatives.“ *SCIENCE ADVANCES*.

Grądzielewska, Agnieszka (2006). „The Genus *Dasypyrum*—Part 1. The Taxonomy and Relationships within *Dasypyrum* and with *Triticeae* Species.“ *Euphytica* 152, č. 3 : 429–40.

Haan, A. D., Maceira, N. O., Lumaret, R., & Delay, J. (1992). „Production of 2n gametes in diploid subspecies of *Dactylis glomerata* L. 2. occurrence and frequency of 2n eggs.“ *Annals of Botany*, 69(4), 345–350.

Hahn, S. K., Bai, V. K., Asiedu, R. (1992). „Spontaneous somatic tetraploids in cassava.“ *Japanese Journal of Breeding*, 42(2), 303–308.

Han, Huijie, Rui Qiu, Yefei Liu, Xinyue Zhou, Cuiping Gao, Yongzhen Pang, a Yan Zhao (2022). „Analysis of chloroplast genomes provides insights into the evolution of *Agropyron*.“ *Frontiers in Genetics* 13 : 832809.

He, Fei, Raj Pasam, Fan Shi, Surya Kant, Gabriel Keeble-Gagnere, Pippa Kay, Kerrie Forrest, et al (2019). „Exome sequencing highlights the role of wild-relative introgression in shaping the adaptive landscape of the wheat Genome.“ *Nature Genetics* 51, č. 5 : 896–904.

He, P., Friebe, B. R., Gill, B. S., & Zhou, J. M. (2003). „Allopolyploidy alters gene expression in the highly stable hexaploid wheat.“ *Plant molecular biology*, 52, 401–414.

Hegarty, Matthew J., a Simon J. Hiscock (2008). „Genomic clues to the evolutionary success of polyploid plants.“ *Current Biology* 18, č. 10: R435–44.

Hiesey, W. M., Nobs (1982). „Experimental studies on the nature of species. VI. Interspecific hybrid derivatives between facultatively apomictic species of bluegrasses and their responses to contrasting environments.“ *Carnegie Institution of Washington DC, Publication* 636 (1982).

Hodel, Richard G. J., Elizabeth A. Zimmer, Bin-Bin Liu, a Jun Wen (2022). „Synthesis of nuclear and chloroplast data combined with network analyses supports the polyploid origin of the Apple tribe and the hybrid origin of the *Maleae*—*Gillenieae* clade.“ *Frontiers in Plant Science* 12: 820997.

Hsiao, Catherine, Richard R.-C. Wang, a Douglas R. Dewey (1986). „Karyotype analysis and genome relationships of 22 diploid species in the tribe *Triticeae*.“ *Canadian Journal of Genetics and Cytology* 28, č. 1 (1. únor 1986): 109–20.

Huson, Daniel H., a David Bryant (2006). „Application of phylogenetic networks in evolutionary studies.“ *Molecular Biology and Evolution* 23, č. 2: 254–67.

Huson, Daniel H., a Celine Scornavacca (2011). „A survey of combinatorial methods for phylogenetic networks.“ *Genome Biology and Evolution* 3: 23–35.

Chen, Chen, Zilue Zheng, Dandan Wu, Lu Tan, Cairong Yang, Songqing Liu, Jiale Lu, et al (2022). „Morphological, cytological, and molecular evidences for natural hybridization between *Roegneria Stricta* and *Roegneria Turczaninovi* (*Triticeae*: *Poaceae*).“ *Ecology and Evolution* 12, č. 1: e8517.

Chen, Chunxian, Matthew T. Lyon, David O'Malley, Claire T. Federici, Julie Gmitter, Jude W. Grosser, Jose X. Chaparro, Mikeal L. Roose, a Fred G. Gmitter (2008). „Origin and frequency of 2n gametes in *Citrus sinensis*×*Poncirus trifoliata* and their reciprocal crosses.“ *Plant Science* 174, č. 1: 1–8.

Chen, Ning, Wen-Jie Chen, Hao Yan, Yi Wang, Hou-Yang Kang, Hai-Qin Zhang, Yong-Hong Zhou, Gen-Lou Sun, Li-Na Sha, a Xing Fan (2020). „Evolutionary patterns of plastome uncover diploid-polyploid maternal relationships in *Triticeae*.“ *Molecular Phylogenetics and Evolution* 149 (srpen 2020): 106838.

Chen, Ning, Li-Na Sha, Yi-Ling Wang, Ling-Juan Yin, Yue Zhang, Yi Wang, Dan-Dan Wu, et al (2021). „Variation in plastome sizes accompanied by evolutionary history in monogenomic *Triticeae* (*Poaceae*: *Triticeae*).“ *Frontiers in Plant Science* 12: 741063.

Chen, Shiyong, Hao Yan, Lina Sha, Ning Chen, Haiqin Zhang, Yonghong Zhou, a Xing Fan (2021). „Chloroplast phylogenomic analyses resolve multiple origins of the *Kengyilia* species (*Poaceae*: *Triticeae*) via independent polyploidization events.“ *Frontiers in Plant Science* 12: 682040.

Chen, Z. Jeffrey (2007). „Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids.“ *Annual Review of Plant Biology* 58, č. 1 (1. červen 2007): 377–406.

Jensen, Kevin B., S. L. Hatch, a J. K. Wipff (1993). „Cytology and morphology of *Pseudoroegneria deweyi* (*Poaceae*: *Triticeae*): A New species from the Foot Hills of the Caucasus Mountains (Russia).“ *Canadian Journal of Botany* 70, č. 5 (1993): 900–909.

Jensen, K. B., Dewey, D. R., & Zhang, Y. F (1990). „Mode of pollination of perennial species of the *Triticeae* in relation to genomically defined genera.“ *Canadian Journal of Plant Science*, 70(1)

Kellogg, Elizabeth A.(1989). „Comments on genomic genera in the *Triticeae* (*Poaceae*).“ *American Journal of Botany* 76, č. 6: 796–805.

Kellogg, Elizabeth A., Rudi Appels, a Roberta J. Mason-Gamer (1996). „When genes tell different stories: The diploid genera of *Triticeae* (*Gramineae*).“ *Systematic Botany* 21, č. 3: 321.

Kihara, H. (1954). „Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analyser-method.“ *CYTOLOGIA* 19, č. 4: 336–57.

Levy, Avraham A, a Moshe Feldman (2023). „Evolution and origin of bread wheat.“ *The Plant Cell* 34, č. 7: 2549–67.

Li, Guangrong, Dan Gao, Hongjun Zhang, Jianbo Li, Hongjin Wang, Shixiao La, Jiwei Ma, a Zujun Yang (2016). „Molecular cytogenetic characterization of *Dasypyrum breviaristatum* chromosomes in wheat background revealing the genomic divergence between *Dasypyrum* species.“ *Molecular Cytogenetics* 9, č. 1: 6.

Li, H. J., M. Arterburn, S. S. Jones, a T. D. Murray (2005). „Resistance to eyespot of wheat, caused by *Tapesia Yallundae*, Derived from *Thinopyrum intermedium* homoeologous group 4 chromosome.“ *Theoretical and Applied Genetics* 111, č. 5: 932–40.

Li, Lin-Feng, Zhi-Bin Zhang, Zhen-Hui Wang, Ning Li, Yan Sha, Xin-Feng Wang, Ning Ding, et al. (2022). „Genome sequences of five *Sitopsis* species of *Aegilops* and the origin of polyploid wheat B subgenome.“ *Molecular Plant* 15, č. 3 (březen 2022): 488–503.

Li, Qingfeng, Yuqing Lu, Cuili Pan, Zhangjun Wang, Fenglou Liu, Jinpeng Zhang, Xinming Yang, Xiuquan Li, Weihua Liu, a Lihui Li (2020). „Characterization, identification and evaluation of a novel wheat-

Agropyron cristatum (L.) Gaertn. Disomic Addition Line II-30-5.“ *Genetic Resources and Crop Evolution* 67, č. 8: 2213–23.

Li, Tianbao, Chuizheng Kong, Pingchuan Deng, Chengdao Li, Guangyao Zhao, Hongjie Li, Lifeng Gao, Dangqun Cui, a Jizeng Jia (2023). „Intra-varietal diversity and its contribution to wheat evolution, domestication, and improvement in wheat.“ *International Journal of Molecular Sciences* 24, č. 12 (16. červén 2023): 10217.

Ling, Hong-Qing, Bin Ma, Xiaoli Shi, Hui Liu, Lingli Dong, Hua Sun, Yinghao Cao, et al (2018). „Genome sequence of the progenitor of wheat A subgenome *Triticum urartu*.“ *Nature* 557, č. 7705: 424–28.

Liu, Cheng, Guang-Rong Li, Sunish Kumar Sehgal, Ju-Qing Jia, Zu-Jun Yang, Bernd Friebe, a Bikram Gill (2010). „Genome relationships in the genus *Dasypyrum*: Evidence from molecular phylogenetic analysis and in situ hybridization.“ *Plant Systematics and Evolution* 288, č. 3–4: 149–56.

Liu, Quanlan, Song Ge, Haibao Tang, Xianglin Zhang, Genfeng Zhu, a Bao-Rong Lu (2006). „Phylogenetic relationships in *Elymus* (*Poaceae*: *Triticeae*) based on the nuclear ribosomal internal transcribed spacer and chloroplast *trnL-F* Sequences.“ *New Phytologist* 170, č. 2: 411–20.

Liu, Q., Liu, L., Ge, S., Fu, L., Bai, S., Lv, X., Wang, Q., Chen, W., Wang, F., Wang, L., Yan, X., & Lu, B. (2020). „Endo-allopolyploidy of autopolyploids and recurrent hybridization—A possible mechanism to explain the unresolved Y-genome donor in polyploid *Elymus* species (*Triticeae*: *Poaceae*).“ *Journal of Systematics and Evolution*.

Löve, Á. (1984). „Conspectus of the *Triticeae*.“ Feddes Repert, vol. 95, pp. 425—521.

Luo, Ming-Cheng, Yong Q. Gu, Daniela Puiu, Hao Wang, Sven O. Twardziok, Karin R. Deal, Naxin Huo, et al (2017). „Genome sequence of the progenitor of the wheat D genome *Aegilops tauschii*.“ *Nature* 551, č. 7681 (listopad 2017): 498–502.

Luo, Yue-Chuan, Chen Chen, Dan-Dan Wu, Jia-Le Lu, Li-Na Sha, Xing Fan, Yi-Ran Cheng, et al (2023). „Confirmation of natural Hybridization between *Kengyilia* (StStYYPP) and *Campeiestachys* (StStYYHH) (*Triticeae*: *Poaceae*) based on morphological and molecular cytogenetic analyses.“ *Cytogenetic and Genome Research* 162, č. 6: 334–44.

Mahelka, Václav, a David Kopecký (2010). „Gene capture from across the Grass family in the Allohexaploid *Elymus repens* (L.) Gould (*Poaceae*, *Triticeae*) as evidenced by ITS, GBSSI, and molecular cytogenetics.“ *Molecular Biology and Evolution* 27, č. 6: 1370–90.

Marcussen, Thomas, Simen R. Sandve, Lise Heier, Manuel Spannagl, Matthias Pfeifer, The International Wheat Genome Sequencing Consortium, Kjetill S. Jakobsen, et al. (2014). „Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat.“ *Science* 345, č. 6194: 1250092.

Mason-Gamer, Roberta (2007). „Allopolyploids of the genus *Elymus* (*Triticeae*, *Poaceae*): A phylogenetic perspective.“ *Aliso* 23, č. 1: 372–79.

Mason-Gamer, Roberta J (2008). „Allohexaploidy, introgression, and the complex phylogenetic history of *Elymus repens* (*Poaceae*).“ *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47, č. 2: 598–611.

Mason-Gamer, Roberta J. (2013). „Phylogeny of a genomically diverse group of *Elymus* (*Poaceae*) allopolyploids reveals multiple levels of reticulation.“ *Editoval Jonathan H. Badger. PLoS ONE* 8, č. 11: e78449.

Mason-Gamer, Roberta J (2004). „Reticulate evolution, introgression, and intertribal gene capture in an allohexaploid grass.“ Editoval Peter Linder. *Systematic Biology* 53, č. 1: 25–37.

Mason-Gamer, R. J. (2005). „The β -amylase genes of grasses and a phylogenetic analysis of the *Triticeae* (Poaceae).“ *American Journal of Botany*, 92(6), 1045–1058.

Mason-Gamer, Roberta J., Melissa M. Burns, a Marianna Naum (2010). „Reticulate evolutionary history of a complex group of grasses: Phylogeny of *Elymus* StStHH allotetraploids based on three nuclear Genes.“ Editoval Simon Joly. *PLoS ONE* 5, č. 6: e10989.

Mellish, Angus, Bruce Coulman, a Yasas Fernandez (2002). „Genetic relationships among selected crested wheatgrass cultivars and species determined on the basis of AFLP markers.“ *Crop Science* 42, č. 5 (září 2002): 1662–68.

Moffet, A. A. (1931). „The chromosome constitution of the *Pomoideae*.“ *Roy. Soc. (London), Proc., B* 108:423–446

Muhammad, Buhari Lawan, a Jang-Seu Ki (2022). „Hybrid origin of the invasive *Spartina anglica* inferred from chloroplast and nuclear ITS phylogenies.“ *Aquatic Botany* 178: 103484.

Nebel, B. (1929). „Zur cytologie von *Malus* und *Vitis*.“ *Die Garten-bauwissenschaft* 1 : 549–59

Ni, Y., N. Asamoah-Odei, a G. Sun (2011). „Maternal origin, genome constitution and evolutionary relationships of polyploid *Elymus* species and *Hordelymus europaeus*.“ *Biologia Plantarum* 55, č. 1: 68–74.

Ohta, Shoji, a Miki Morishita (2004). „Genome relationships in the genus *Dasyphyrum* (Gramineae).“ *Hereditas* 135, č. 2–3: 101–10.

Ørgaard, Marian, a Kesara Anamthawat-Jónsson (2001). „Genome discrimination by in situ hybridization in Icelandic species of *Elymus* and *Elytrigia* (Poaceae: Triticeae).“ *Genome* 44, č. 2: 275–83.

Peloquin, Stanley J, Leonardo S Boiteux, a Domenico Carputo (1999). „Meiotic mutants in potato: Valuable variants.“ *Genetics* 153, č. 4: 1493–99.

Petersen, Gitte, Ole Seberg, Merete Yde, a Kasper Berthelsen (2006). „Phylogenetic relationships of *Triticum* and *Aegilops* and evidence for the origin of the A, B, and D genomes of common wheat (*Triticum aestivum*).“ *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39, č. 1 (duben 2006): 70–82.

Pienaar, R. d. V., Littlejohn, G. M., & Sears, E. R. (1988). „Genomic relationships in *Thinopyrum*.“ *South African Journal of Botany*, 54(6), 541–550.

Rajaraman, J., Douchkov, D., Lück, S., Hensel, G., Nowara, D., Pogoda, M., Rutten, T., Meitzel, T., Brassac, J., Höfle, C., Hückelhoven, R., Klinkenberg, J., Trujillo, M., Bauer, E., Schmutzer, T., Himmelbach, A., Mascher, M., Lazzari, B., Stein, N., . . . Schweizer, P. (2018). „Evolutionarily conserved partial gene duplication in the *Triticeae* tribe of grasses confers pathogen resistance.“ *Genome Biology*, 19(1).

Ramsey, Justin, a Douglas W. Schemske (1998). „Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants.“ *Annual Review of Ecology and Systematics* 29, č. 1 (listopad 1998): 467–501.

Salomon, B., & Lu, B. R. (1992). „Genomic groups, morphology, and sectional delimitation in Eurasian *Elymus* (*Poaceae*, *Triticeae*).“ *Plant Systematics and Evolution*, 180(1-2), 1–13.

Sato, Kazuhiro, Kentaro Yoshida, a Shigeo Takumi (2021). „RNA-Seq-Based DNA marker analysis of the genetics and molecular evolution of *Triticeae* species.“ *Functional & Integrative Genomics* 21, č. 5–6: 535–42.

Seberg, Ole, a Signe Frederiksen (2001). „A Phylogenetic analysis of the monogenomic *Triticeae* (*Poaceae*) based on morphology.“ *Botanical Journal of the Linnean Society* 136, č. 1: 75–97

Sharma, H. C., B. S. Gill, a J. K. Uyemoto (1984). „High levels of resistance in *Agropyron* species to barley yellow dwarf and wheat streak mosaic viruses.“ *Journal of Phytopathology* 110, č. 2: 143–47.

Shi, Qinghua, Xianrui Guo, Handong Su, Yingxin Zhang, Zanmin Hu, Jing Zhang, a Fangpu Han (2023). „Autoploid origin and rapid diploidization of the tetraploid *Thinopyrum elongatum* revealed by genome differentiation and chromosome pairing in meiosis.“ *The Plant Journal* 113, č. 3 (únor 2023): 536–45.

Slageren, M. W. S. J. M. van (1994). „Wild wheats: A monograph of *Aegilops* L. and *Amblyopyrum* (Jaub. & Spach) Eig (*Poaceae*): A revision of all taxa closely related to wheat, excluding wild *Triticum* species, with notes on other genera in the tribe *Triticeae*, especially *Triticum*.“ Wageningen Agricultural University Papers 94–7. Wageningen, The Netherlands : Aleppo, Syria: Wageningen Agricultural University : International Center for Agricultural Research in the Dry Areas, 1994.

Smith, Stephen A, Nathanael Walker-Hale, Joseph F Walker, a Joseph W Brown (2019). „Phylogenetic conflicts, combinability, and deep phylogenomics in plants.“ Editoval David Tank. *Systematic Biology* 69, č. 3 (2019): 579–92.

Soltis, Douglas E., Pamela S. Soltis, a Jennifer A. Tate (2003). „Advances in the study of polyploidy since plant speciation.“ *New Phytologist* 161, č. 1 (leden 2004): 173–91.

Soltis, Pamela S., a Douglas E. Soltis (2009). „The Role of hybridization in plant speciation.“ *Annual Review of Plant Biology* 60, č. 1: 561–88.

Soreng, Robert J., Marina V. Olonova, Nina S. Probatova, a Lynn J. Gillespie (2020). „Breeding systems and phylogeny in *Poa*, with special attention to Northeast Asia: The problem of *Poa shumushuensis* and cect. *Nivicolae* (*Poaceae*).“ *Journal of Systematics and Evolution* 58, č. 6: 1031–58.

Stebbins, G. Ledyard (1956). „Cytogenetics and evolution of the grass family.“ *American Journal of Botany* 43.10 (1956): 890-905.

Taketa, S., H. Ando, K. Takeda, a R. Von Bothmer (2002). „Detection of *Hordeum marinum* genome in three polyploid *Hordeum* species and cytotypes by genomic in situ hybridization.“ *Hereditas* 130, č. 2: 185–88.

Tayalé, A., a C. Parisod (2013). „Natural pathways to polyploidy in plants and consequences for genome reorganization.“ *Cytogenetic and Genome Research* 140, č. 2–4: 79–96.

Tsitrone, Anne, Mark Kirkpatrick, a Donald A. Levin (2003). „A model for chloroplast capture.“ *Evolution* 57, č. 8: 1776–82.

Urfusová, Romana, Václav Mahelka, František Krahulec, a Tomáš Urfus (2020). „Evidence of widespread hybridization among couch grasses (*Elymus*, *Poaceae*).“ *Journal of Systematics and Evolution* 59, č. 1: 113–24.

Vanichanon, A., N. Blake, J. Sherman, a L. Talbert (2002). „Multiple origins of allopolyploid *Aegilops triuncialis*.“ *Theoretical and Applied Genetics* 106, č. 5: 804–10.

Watanabe, K., Peloquin, S. J., & Endo, M. (1990). „Genetic significance of mode of polyploidization: somatic doubling or 2n gametes?“ *Genome*, 34(1), 28–34.

Wang, C.-J., Zhang, L.-Q., Dai, S.-F., Zheng, Y.-L., Zhang, H.-G., & Liu, D.-C. (2010). „Formation of unreduced gametes is impeded by homologous chromosome pairing in tetraploid *Triticum turgidum* × *Aegilops tauschii* hybrids.“ *Euphytica*, 175(3), 323–329.

Wang, Huan, a Genlou Sun (2011). „Molecular phylogeny and reticulate origins of Several American polyploid *Hordeum* species.“ *Botany* 89, č. 6: 405–15.

Wang, Qiu-Xia, Ai-Nong Gao, Xin-Ming Yang, a Li-Hui Li (2014). „Chromosome changes after polyploidization in *Triticeae*.“ *Journal of Systematics and Evolution* 52, č. 6: 790–93.

Wang, R. R-C.; von Bothmer, R.; Dvorak, J.; Fedak, G.; Linde-Laursen, I.; and Muramatsu, M. (1994). „Genome symbols in the *Triticeae* (*Poaceae*).“ Herbarium Publications. Paper 20.

Werner, Joanna E., a Stanley J. Peloquin (1991). „Occurrence and mechanisms of 2 n egg formation in 2 x potato.“ *Genome* 34, č. 6 (1. prosinec 1991): 975–82.

Winterfeld, Grit, Julia Schneider, Katja Perner, a Martin Röser (2012). „Origin of highly polyploid species: Different pathways of auto- and allopolyploidy in 12–18x species of *Avenula* (*Poaceae*).“ *International Journal of Plant Sciences* 173, č. 4: 399–411.

Wu, Dan-Dan, Xiao-Yan Liu, Zheng-Hao Yu, Lu Tan, Jia-Le Lu, Yi-Ran Cheng, Li-Na Sha, et al. (2023). „Recent natural hybridization in *Elymus* and *Campeiestachys* of *Triticeae*: Evidence from morphological, cytological and molecular analyses.“ *Botanical Journal of the Linnean Society* 201, č. 4: 428–42.

Wu, J.-H., Ferguson, A. R., Murray, B. G., Duffy, A. M., Jia, Y., Cheng, C., & Martin, P. J. (2012). „Fruit quality in induced polyploids of *actinidia chinensis*.“ *HortScience*, 48(6), 701–707.

Yang, Z.-J., Liu, C., Feng, J., Li, G.-R., Zhou, J.-P., Deng, K.-J., & Ren, Z.-L. (2006). „Studies on genome relationship and species-specific PCR marker for *Dasypyrum breviaristatum* in *Triticeae*.“ *Hereditas*, 143(2006), 47–54.

You-Wei, Yang, Zhang, L. Q., Yen, Y., Zheng, Y. L., & Liu, D. C. (2010). „Cytological evidence on meiotic restitution in pentaploid F1 hybrids between synthetic hexaploid wheat and *Aegilops variabilis*.“ *Caryologia*, 63(4), 354–358.

Yen, Chi (2005). „Hitoshi Kihara, Áskell Löve and the modern genetic concept of the genera in the tribe *Triticeae* (*Poaceae*).“ *Acta Phytotaxonomica Sinica* 43, č. 1: 82.

Yen, C., Yang, J. L., & Baum, B. R. (2005). „*Douglasdeweya*: A new genus, with a new species and a new combination (*Triticeae*: *Poaceae*).“ *Canadian Journal of Botany*, 83(4), 413–419. h

Yen, Chi, a Jun-Liang Yang (1990). „*Kengyilia gobicola* , a new taxon from west China.“ *Canadian Journal of Botany* 68, č. 9: 1894–97.

Yu, Haiqing, Xing Fan, Chun Zhang, Chunbang Ding, Xiaoli Wang, a Yonghong Zhou (2008). „Phylogenetic relationships of species in *Pseudoroegneria* (*Poaceae: Triticeae*) and related genera inferred from nuclear rDNA ITS (Internal Transcribed Spacer) sequences.“ *Biologia* 63, č. 4 (srpen 2008): 498–505.

Yu, H., Ding, C., Zhang, C., & Zhou, Y. (2009). „Karyotype studies on *Pseudoroegneria gracillima* and *P. kosaninii* (*Poaceae: Triticeae*).“ *International Journal of Agricultural Research*, 4(3), 131–136.

Yu, Zhihui, Hongjin Wang, Wenxi Jiang, Chengzhi Jiang, Weiguang Yuan, Guangrong Li, a Zujun Yang (2021). „Karyotyping *Dasypyrum breviaristatum* chromosomes with multiple oligonucleotide probes reveals the genomic divergence in *Dasypyrum*.“ *Genome* 64, č. 8: 789–800.

Zaharieva, M., a P. Monneveux (2006). „Spontaneous Hybridization between Bread Wheat (*Triticum Aestivum* L.) and its wild relatives in Europe.“ *Crop Science* 46, č. 2: 512–27.

Zemědělství - časové řady | ČSÚ. (n.d.). Czech Statistical Office | CZSO. (2023).
https://www.czso.cz/csu/czso/zem_cr

Zhang, Hai-Qin, a Yong-Hong Zhou (2007). „Meiotic analysis of the interspecific and intergeneric hybrids between *Hystrix patula* Moench and *H. Duthiei* Ssp. *Longearistata*, *Pseudoroegneria*, *Elymus*, *Roegneria*, and *Psathyrostachys* species (*Poaceae, Triticeae*): MEIOTIC ANALYSIS OF *HYSTRIX*“. *Botanical Journal of the Linnean Society* 153, č.2: 213–19.

Zhang, Jinpeng, Weihua Liu, Haiming Han, Liqiang Song, Li Bai, Zhihui Gao, Yan Zhang, et al (2015). „De Novo transcriptome sequencing of *Agropyron cristatum* to identify available gene resources for the enhancement of Wheat.“ *Genomics* 106, č. 2: 129–36.

Zhang, H.-B., & Dvořák, J (1990). „Characterization and distribution of an interspersed repeated nucleotide sequence from *Lophopyrum elongatum* and mapping of a segregation-distortion factor with it.“ *Genome*, 33(6), 927–936.