

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
Přírodovědecká fakulta
Katedra botaniky

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



ANEŽKA NEDOMOVÁ

**PROCESY URČUJÍCÍ MÍRU STABILITY SYMPATRICKÉHO VÝSKYTU RŮZNÝCH CYTOTYPŮ
V POPULACÍCH ROSTLIN**

PROCESSES DETERMINING THE STABILITY OF CYTOTYPE COEXISTENCE IN PLANT
POPULATIONS

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce/Školitel: MGR. MARTIN HANZL

Praha, 2013

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, 23.8.2013

Podpis:

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla poděkovat především svému školiteli Martinu Hanzlovi za příkladné vedení práce, cenné rady a poznámky a nadpozemskou trpělivost.

Dále bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům za podporu a povzbuzení.

Speciální dík patří Matyáši Škvorovi za jeho neutuchající schopnost motivovat.

V Praze, 23.8.2013

Podpis:

OBSAH

ABSTRAKT	- 1 -
ABSTRACT	- 2 -
1. ÚVOD.....	- 3 -
2. NEVÝHODA MALÝCH ČÍSEL.....	- 6 -
2.1 PŘEKONÁNÍ NEVÝHODY MALÝCH ČÍSEL	- 7 -
2.1.1. AUTOGAMIE	- 8 -
2.1.2. NEPOHLAVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ.....	- 9 -
2.1.3. SELEKCE GAMET	- 9 -
2.1.4. NENÁHODNÉ OPYLENÍ.....	- 10 -
2.1.5. PROSTOROVÁ SEPARACE.....	- 12 -
3. KOMPETICE MEZI CYTOTYPY	- 14 -
3.1 ROZDÍLY V EKOLOGII DIPLOIDŮ A POLYPLOIDŮ	- 14 -
3.1.1. EKOLOGICKÁ AMPLITUDA	- 14 -
3.1.2. POROVNÁNÍ VLASTNOSTÍ POLYPLOIDŮ A DIPLOIDŮ	- 15 -
3.2. SROVNÁNÍ KOMPETIČNÍCH SCHOPNOSTÍ	- 19 -
3.2.1. KOMPETIČNÍ EXPERIMENTY.....	- 20 -
4. ZÁVĚR	- 23 -
5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	- 24 -

Abstrakt

Zmnožení jaderného genomu je považováno za jeden z nejdůležitějších procesů v evoluci rostlin. Neopolyploidie vznikají v diploidní populaci splynutím dvou neredukovaných gamet nebo skrz „triploidní most“. Etablování nového polyploida ve stávající populaci ale není jednoduché. Polyploid musí překonat pomocí různých mechanismů (jako je samosprášení, nenáhodné opylení atd.) „nevýhodu malých čísel“ a zvýšit svoji četnost v populaci. Diploidi a polyploidie se liší v ekologických nárocích i kompetičních schopnostech. Neexistuje však korelace mezi ploidií a šířkou ekologické amplitudy nebo kompetiční zdatností. Se současnými vědomostmi nemůžeme určit, v jakém případě bude smíšená populace stabilní. Je tu předpoklad, že populace obsahuje dva blízce příbuzné druhy jednoduše nemůže být stabilní a že tedy všechny cytotypově smíšené populace jsou nestabilní.

Klíčová slova: polyploidie, nevýhoda malých čísel, kompetice mezi cytotypy, koexistence cytotypů, nenáhodné opylení, autopolyploidie

Abstract

Multiplication of nuclear genome is considered one of the most important processes in the plant evolution. Neopolyploids arise in a diploid population by merging of two unreduced gametes or through „triploid bridge“. However establishment of a new polyploid in the current population is not easy. Polyploid has to overcome through various mechanisms (like a self-pollination, nonrandom pollination, etc.) „the minority cytotype exclusion“ and increase their frequency in the population. Diploids and polyploids differ in ecological demands and competition abilities. There is no correlation between ploidy and wide ecological amplitude or competition abilities. With the current knowledge, we can not determine in which case is the mixed population stable. There is an assumption that the population contains two closely related species simply can not be stable, and therefore all cytotype mixed populations are unstable.

Key word: polyploidy, minority cytotype exclusion, competition between cytotypes, coexistence of cytotypes, assortative mating, autopolyploidy

1. ÚVOD

Polyploidie - vlastnictví tří a více kompletních sad chromosomů - je klíčovým faktorem v evoluci rostlin (Levin 2002). Má se za to, že ploidní změny reprezentují 2-4 % speciálních událostí u kvetoucích rostlin a 7 % u kapradin (Otto a Whitton 2000). Naše vnímání důležitosti polyploidizace se však během posledních padesáti let výrazně měnilo (Levin 2002). Stebbins (1971) odhadoval, že v původu 30 – 35 % krytosemenných rostlin se vyskytuje polyploidizace. Porovnáváním svěřacích buněk průduchů vymřelých a současných rostlin došel Masterson (1994) k závěru, že 70 % všech druhů je polyploidního původu. Nejnovější výzkumy dokonce ukazují, že polyploidizací ve své minulosti prošly téměř všechny krytosemenné rostliny (Soltis et al. 2009).

Někdy je polyploidizace považována za makroevoluční událost, ale je to stále probíhající proces v mnoha populacích (Ramsey a Schemske 2002). Důkazem může být prokázání několikanásobného vzniku polyploidie v rámci jednoho druhu, jako je tomu například u *Solidago altissima* (Hlaverson et al. 2008) nebo *Heuchera grossulariifolia* (Segraves et al. 1999).

Existují tři druhy polyploidů, kteří se liší způsobem vzniku: autopolyploidi, alopolyploidi a segmentální polyploidi (Ramsey a Schemske 1998). Za autopolyploidy jsou tradičně považováni polyploidi, kteří vznikli v jediném druhu strukturálně podobných homologních genomů (Parisod et al. 2010). Obvykle jsou specifičtí tvorbou multivalentů během meiózy (Levin 2002). Naproti tomu alopolyploidi vznikli cestou mezidruhově hybridizace a následným zdvojením nehomologních genomů (Parisod et al. 2010). Jelikož tedy obsahují několik různých genomů a ne znásobený jeden, jako je tomu u autopolyploidů, tvoří během meiózy pouze bivalenty (Levin 2002). Segmentální polyploidi tvoří velmi vzácnou skupinu polyploidů, jejichž genom je diferencován jen částečně, následkem čehož se sice při meióze vytvářejí multivalenty, ale jen mezi některými chromosomy (Levin 2002). U alopolyploidů se díky jejich hybridnímu původu uplatňují jiné procesy, díky nimž se velmi odlišují od autopolyploidů a nelze je s nimi srovnávat. Má práce je tedy zaměřená zejména na autopolyploidy.

Autopolyploidi mohou vznikat jedním ze dvou mechanismů. Záměrně zde neuvádím tzv. somatické zdvojení chromosomů (Briggs a Walters 2001), poněvadž se vyskytuje velmi ojediněle a pro obecné pochopení problematiky je tudíž zanedbatelné. Prvním způsobem je

tedy splynutí dvou neredukovaných gamet, které se vytvořily díky chybě v meiotickém dělení. Druhá cesta vede přes triploidní mezičlánek, tedy triploida, který vznikne splynutím redukované a neredukované gamety. Triploidi pak mohou dát vzniknout tetraploidům zpětným křížením s diploidy, samooplozením nebo zkřížením s jiným triploidem (Levin 2002). Pro tento proces, který snižuje nároky na produkci neredukovaných gamet, se používá pojem „triploidní most“ (eng. triploid bridge; Husband 2004). Oba způsoby jsou stejně dobře uskutečnitelné a pravděpodobně se i oba objevují v přírodě.

Je patrné, že podmínkou polyploidizace je produkce neredukovaných gamet. Množství vytvářených neredukovaných gamet, ať už se jedná o pylová zrna nebo vajíčka, se velmi liší druh od druhu a poměrně výrazný rozdíl je i mezi samotnými jedinci daného druhu. Dokonce je sklon k tvorbě neredukovaných gamet v populaci často dědičný (Levin 2002). Navíc bylo zjištěno, že v podstatě jakýkoliv stres zvyšuje pravděpodobnost vzniku těchto gamet (Ramsey a Schemske 1998). Například suché prostředí bylo spjato s vyšší možností vzniku polyploidů u *Brachypodium distachyon* (Manzaneda et al. 2012). Přes všechno zmíněné se však všeobecně považuje produkce neredukovaných gamet za poměrně vzácnou událost a tak se zdá vznik neopolyploida přes triploidní most častější. Pravděpodobnost, že se potkají dvě neredukované gamety, není totiž příliš velká.

Triploidní most má ovšem také omezení. Pro funkčnost tohoto mechanismu je vyžadována alespoň částečná plodnost triploida, která kvůli vlivu „triploidního bloku“ (eng. triploid block; Ramsey a Schemske 1998) rozhodně není samozřejmostí. Tímto pojmem je označována častá neživotaschopnost nebo sterilita triploidního cytotypu.

Prostorové vztahy diploidních předků s jejich polyploidním potomstvem mohou být zredukovány do těchto tří typů: částečná nebo úplná sympatrie (výskyt na stejném území), parapatrie (okrajové prolínání areálů a následná izolace) a alopatrie (úplná izolace; Levin 2002). V místě, kde se setkávají dva cytotypy vzniká kontaktní zóna, v níž velmi často dochází k meziploidnímu křížení a výskytu hybridů. Tyto tzv. hybridní zóny mohou sloužit jako „přírodní laboratoře“ pro studium původu, přežívání a zániku druhů (Buggs 2007). Hybridní zóny zahrnující dvě chromosomové rasy mohou vzniknout dvěma procesy. Tím prvním je přímý následek vzniku neopolyploida v diploidní populaci, čemuž se říká primární kontaktní zóna. Druhým způsobem je vznik cestou sekundárního kontaktu mezi diploidními a polyploidními populacemi, které byly geograficky odděleny a mohly tak diferencovat v alopatrii. Takové zóně se pak říká sekundární (Petit et al. 1999).

Průlom ve zkoumání polyploidie přinesla průtoková cytometrie, která umožnila rozsáhlejší vzorkování s jednodušším vyhodnocováním výsledků (Suda et al. 2007). Díky tomu se zjistilo, že jsou smíšené populace složené ze dvou nebo dokonce i více ploidních stupňů mnohem častější, než se předpokládalo (Šafářová a Duchoslav 2010; Kim et al. 2012; Sonnleitner et al. 2010). Přesto ale není řada procesů, které dovolují právě společný výskyt různých cytotypů, odhalena nebo uspokojivě objasněna. Cílem mé práce je tedy zpracovat poznatky o vzniku a přetrvávání cytotypově smíšených populací a pomocí nich zhodnotit zda takové populace mohou být stabilní a případně za jakých podmínek.

2. NEVÝHODA MALÝCH ČÍSEL

Jak už je zmíněno v úvodu, polyploidie hraje v rostlinné evoluci zcela zásadní roli. Zjevná důležitost polyploidie však stojí v ostrém kontrastu s tím, jak těžce se noví polyploidii uchycují ve stávající populaci (Buggs a Pannell, 2007). Jako největší překážka vzniku nové polyploidní populace se jeví tzv. „nevýhoda malých čísel“ (eng. minority cytotype exclusion). Levin (1975) tímto termínem popisuje jev, při němž je stabilita smíšené populace přímo závislá především na četnosti obou cytotypů. Tedy onou nevýhodou je myšlen malý počet polyploidů v počátečních fázích jejich vzniku.

Jestliže jsou v populaci přítomny dva cytotypy, nezdívka u nich dochází ke vzájemnému křížení, jehož výsledkem je ve velké míře vznik neživotoschopných či sterilních jedinců, zejména jedná-li se o vznik triploidů. Existují samozřejmě výjimky, kdy jsou triploidii stejně zdatní jako diploidii a tetraploidii (Trávníček et al. 2011a), ale ty jsou pro tento model zanedbatelné. Takováto meziploidní křížení pak zákonitě snižují reprodukční zdatnost obou cytotypů, protože při nich dochází k plýtvání gametami. Pokud budeme vycházet z předpokladu, že všichni jedinci nezávisle na stupni ploidie disponují stejným počtem gamet (a to obou pohlaví) snadno dojdeme k závěru, že tím, co ovlivňuje koexistenci cytotypů, je právě počet jedinců daného cytotypu, respektive jejich vzájemný poměr.

Pakliže neprobíhá rozmnožování pouze mezi stejnými cytotypy (Levin, 1975), nebo nejsou-li obě ploidní úrovně v populaci zastoupeny stejně (tedy 1:1), kdy obě stejnou měrou doplácují na neefektivní křížení, je minoritní cytotyp v nevýhodě, protože má méně potenciálních partnerů a tím pádem trpí větším podílem neúspěšných opylení. Navíc se jeho poměrné zastoupení v další generaci ještě více sníží, a tak je časem úplně vyloučen z populace (Levin, 1975).

Vliv uvedeného principu byl zkoumán v několika pozorováních a testech. Maceira, Jacquard a Lumaret (1993) registrovali na vysazené smíšené populaci diploidů a tetraploidů galicijské srhy laločnaté (*Dactylis glomerata*) snížení produkce semen přibližně o polovinu u obou cytotypů oproti samostatně rostoucím kontrolám.

Pozorování a vzorkování přírodních populací pryskyřníku (*Ranunculus adoneus*) přineslo zjištění, že většina z nich sestává pouze z jednoho cytotypu - z diploidů nebo tetraploidů (Baack, 2004). Smíšené populace nebyly nalezeny ani na místech, kde od sebe dvě populace rozdílných cytotypů dělila relativně malá vzdálenost a mohli by zde tedy figurovat distributoři semen. I v malém procentu případů, kdy se dva cytotypy nacházely v jedné

populaci, byla patrná jasná prostorová segregace chromosomových ras. Přechod od 90% výskytu diploidů k 90 % tetraploidů probíhal v rámci pouhých tří metrů (Baack, 2004). Z výsledků porovnávání vlastností lokalit, kde se dané populace nacházely, i samotných cytotypů vyplývá, že za tuto segregaci je s největší pravděpodobností zodpovědná právě nevýhoda malých čísel.

Polyploidie vznikají v diploidní populaci, a to cestou neredukovaných gamet, jejichž vytvoření je všeobecně považováno za vzácnou událost. To znamená, že na počátku tvoří menšinu uprostřed stávající majoritní populace (Levin, 2002). Podle modelu nevýhody malých čísel by tak měli být automaticky odsouzeni k zániku. Avšak v přírodě nacházíme polyploidní populace běžně. Co tedy umožňuje jejich vznik a přetrvání?

Husband (2000) jako jeden z prvních sledoval závislost biologické zdatnosti (fitness) na četnosti cytotypu, a to v přirozené smíšené populaci diploidů a tetraploidů vrbovky úzkolisté (*Epilobium angustifolium* Syn.: *Chamerion angustifolium*). Zaznamenal, že s rostoucí četností tetraploidů, klesá počet semen u diploidů. Počet semen u tetraploidů naproti tomu závislý na frekvenci, se kterou se objevovali v populaci, nebyl. To ukazuje na vliv ještě jiných faktorů, než je samotná nevýhoda malých čísel. Těmto jevům je věnována následující kapitola.

2.1 PŘEKONÁNÍ NEVÝHODY MALÝCH ČÍSEL

Vysoká frekvence výskytu polyploidních populací indikuje, že musí existovat určité mechanismy, které tlumí vliv početní nevýhodu nově vzniklého cytotypu. Noví polyploidie musí přetrvat a vytvořit životaschopnou populaci (Levin, 1975), tedy nějakým způsobem překonat nevýhodu malých čísel a speciovat. Speciace si v první řadě žádá zamezení genové výměny mezi potomky a jejich předky (Husband et al., 2002). Husband a Sabara (2003) určili, že na zabránění genového toku mezi cytotypy se podílí zejména šest reprodukčních bariér. Pět prezygotických (působících před splynutím gamet), kterými jsou: geografická izolace, odlišná doba kvetení, věrnost opylovačů, samoopylení a selekce gamet a jedna postzygotická (působící po splynutí gamet): selekce proti triploidům.

Rozdíly mezi diploidy a autopolyploidy ústící ve vznik výše zmíněných bariér mohou být přímým následkem polyploidizace, při níž kupříkladu nutně musí docházet ke zvětšení buněk v důsledku znásobení chromosomové sady, a/nebo následné selekce (Levin, 2002).

2.1.1. AUTOGAMIE

Účinným způsobem, jak se vyhnout neefektivnímu křížení a plodit potomstvo stejného cytotypu je autogamie nebo-li samosprašnost. Vliv tohoto procesu okrajově zahrnul do svého modelu nevýhody malých čísel dokonce i Levin (1975), který vypočítal, že z populace zahrnující 60 % tetraploidů a 40 % diploidů bude bez autogamie druhý jmenovaný vyloučený za čtyři generace, zatímco s 20 % samosprašení za šest generací a se 40 % dokonce až za deset generací. Samoopylení totiž tlumí nevýhodu menšinového cytotypu, protože reprodukční úspěch se z části stává nezávislým na poměru potencionálních partnerů (Levin, 1975).

Autogamie a její význam při ustavování a přetrvávání smíšených populací byla zkoumána v několika studiích. Například Husband a Sabara (2003) zjistili, že téměř 50 % potomků u *Chamerion angustifolium* je tvořeno samooplozením. Jiným příkladem by mohlo být, že v populacích druhu *Ranunculus adoneus* byla absence či přítomnost samosprašení a jeho míra shledána jako jeden z nejvýznamnějších faktorů, které ovlivňují možnost uchycení nového polyploida (Baack, 2005).

Jakkoliv se samosprašnost zdá být ideálním prostředkem pro minoritní cytotypy, přináší svá rizika ve formě inbrední deprese (negativní důsledky opakovaného samosprašení, segregace recesivních subletálních až letálních alel; Flegr 2005), i když se ukazuje, že tetraploidi jsou postihnuti inbrední depresí méně než diploidi (Husband a Schemske, 1997), jako tomu je například u druhu *Chamerion angustifolium*. Husband a Sabara (2003) porovnávali semena diploidů a tetraploidů vzniklá samoopylením s těmi vzniklými křížením a došli k závěru, že inbrední depresí trpí oba cytotypy, ale následky samooplození jsou horší u diploidů.

Právě kvůli negativnímu vlivu inbrední deprese se u rostlin často setkáváme s různými způsoby, jak zabránit samoopylení, jako jsou například dichogamie (časové oddělení dozrávání pylu a vajíček) nebo heterostylie (různočnělečnost), nebo s inkompatibilitou vlastního pylu. Bylo ale zjištěno, že polyploidizace sama o sobě může u daného druhu způsobit zrušení inkompatibility nebo vznik apomixie (Levin, 2002).

Zdá se tedy, že autogamie je dobře fungujícím mechanismem, který usnadňuje etablování nové polyploidní populace, ale kvůli vlivu inbrední deprese nemůže být jediným způsobem, jak překonat nevýhodu malých čísel.

2.1.2. NEPOHLAVNÍ ROZMNOŽOVÁNÍ

Podobně jako u autogamie může rostlina nepohlavním rozmnožováním (viz Keeler a Davis 1999; Kao 2007; Trávníček et al. 2011a) zabránit neefektivnímu křížení a zvýšit svoji četnost v populaci. Navíc kupříkladu vznik apomixie (tvorba semen bez oplození; viz Thompson a Whitton 2006, Bicknell a Koltunov 2004) u jinak striktně pohlavně se rozmnožujícího druhu je, jak už je výše zmíněno, spojován přímo s polyploidizační událostí. Dokonce může dojít i na kompetici mezi pohlavním a nepohlavním rozmnožováním. Například u *Allium oleraceum* může být vznik semen inhibován kompeticí s klonálními pacibulkami a dceřinými cibulemi (Duchoslav et al., 2010).

Ale ačkoliv pomocí nepohlavního rozmnožování nový cytotyp spolehlivě navýší svou četnost, stále bude jeho populace tvořena klony – stejnými genotypy s prakticky nulovou variabilitou a pak stačí jen malá změna lokálních podmínek, aby celá populace vymizela.

2.1.3. SELEKCE GAMET

Tetraploid je schopen kompenzovat to, že je v menšině, pakliže povrch blizny dobře rozpoznává tetraploidní pylová zrna. Pokud tedy budou při opylení směsí pylu tetraploida a diploida pylová zrna tetraploida ve výhodě, budou i přes pravděpodobné meziploidní křížení tvořit tetraploidní semena a úspěšně odolávat početní nevýhodě (Husband, 2000). Ještě účinnější je cesta asymetrické hybridizace. Tedy kromě ujištění se, že polyploidní matka bude produkovat zase polyploidní potomstvo, mohou zvýšit hybridní rozmnožování u diploidů (Husband et al., 2002).

Asymetrická hybridizace je někdy interpretována jako pokračující evoluce nových prezygotických reprodukčních bariér, která může skončit stabilní druhovou koexistencí. Zdá se však, že spíše vede k pohybu hybridní zóny a k eliminaci jednoho druhu (Buggs, 2007).

Vyčíslení reprodukční bariéry vůči druhému cytotypu, která pakliže se výrazně liší, ústí v asymetrickou hybridizaci, můžeme nalézt v několika odborných pracích. Husband a Sabara (2003) vypočetli, že celková reprodukční izolace v cytotypově smíšených populacích *Chamerion angustifolium* se pohybovala okolo 99 %. S tím, že u tetraploidů to vůči diploidům bylo zhruba 98 % a u diploidů 79 % (Husband a Sabara, 2003).

2.1.4. NENÁHODNÉ OPYLENÍ

Tuto prezygotickou bariéru mohou zprostředkovat buď interakce s opylovači, nebo odlišná doba kvetení, které vznikají jako následek změny v morfologii rostlin ať už přímou polyploidizací nebo pozdější selekcí.

Rozdíly ve fenologii cytotypů koexistujících na jednom území jsou velmi častým jevem. Odlišná doba či nástup kvetení mohou spolehlivě a bez rizik omezit nebo dokonce úplně odstranit dopad neefektivního křížení. Zdvojení chromosomové sady vede ke zvětšení buňky a ke zpomalení mitózy a meiózy, což může mít za následek pomalejší růst nebo následek pozdější nástup kvetení (Levin, 2002), jako tomu je například v cytotypově smíšených populacích *Chamerion angustifolium*, kde diploidi začínali kvést přibližně o deset dní dříve (Husband a Sabara, 2003; Husband et al., 2002). Tetraploidi druhu *Gymnadenia conopsea* kvetli výrazně dříve než oktoploidi a tetraploidi druhu *Gymnadenia densiflora* (Jersáková, 2010). Kim et al. (2012) pozorovali časnější nástup kvetení u tetraploidních jedinců *Spartina pectinata* oproti oktoploidním a hexaploidním. Avšak existují i opačné případy. Tetraploidi kvetli dříve u trávy *Dactylis glomerata* a navíc byla jejich doba kvetení kratší a končila na rozdíl od diploidů ještě před letním obdobím sucha (Lumaret, 1987).

Je tedy zřejmé, že doba ani začátek kvetení není závislý na stupni ploidie, ale spíše na konkrétním rostlinném druhu a okolním prostředí.

Existují v podstatě tři způsoby, jak mohou rostliny skrze opylovače omezit meziploidní křížení. Ten první se projevil v cytotypově smíšené populaci *Heuchera grossulariifolia*, kde byl registrován rozdíl ve spektru opylovačů mezi ploidními úrovněmi, který byl výsledkem významných odlišností v květní morfologii (Segraves a Thompson, 1999). Tetraploidi produkovali méně květů, ty byly ale znatelně větší, a to včetně korunních lístků, které byly delší a více se otevíraly, diploidi měli květy více kulovité. Tetraploidní kališní lístky byly rovněž o něco světlejší. Zdá se však, že tyto morfologické změny v květu nejsou způsobeny jen samotnou polyploidizací (Segraves a Thompson, 1999).

Výhodnou cestou jak nejen překonat nevýhodu malých čísel ale i snížit fitness diploidů je lepší a účinnější lákání společných opylovačů polyploidem. Tak je tomu i v případě druhu *Chamerion angustifolium*, kde nebyl patrný rozdíl ve spektru opylovačů, zato však v jejich věrnosti k jednotlivým cytotypům. Včely navštěvovaly tetraploidy nepoměrně častěji a projevovaly jim i větší věrnost a to na všech třech pozorovaných stanovištích. Diploidi a tetraploidi se opět významně lišili ve všech šesti měřených květních znacích.

Diploidi měli kratší a užší korunní lístky, užší květy, kratší čnělky, menší vzdálenost blizny od prašníků a méně otevřených květů v květenství (Kennedy et al., 2006). Větší poměr návštěv tetraploidů jejich opylovači vykazovaly i smíšené populace *Chamerion angustifolium* (Husband a Sabara, 2003).

Opylovači však mohou zprostředkovat reprodukční bariéru, aniž by museli preferovat jeden z cytotypů, a to nenáhodným pohybem ve smíšené populaci. Například u druhu *Chamerion angustifolium* se jen malé procento všech včelích letů uskutečnilo mezi různými cytotypy (Husband a Sabara, 2003; Kennedy et al., 2006). Tyto výsledky ukazují, že opylovači přispívají k vysokému procentu prezygotické reprodukční bariéry (Kennedy et al., 2006).

Prozatím jsem nezmínila ještě jeden faktor, který má rovněž vliv na opylovače. Důležitým znakem pro rozpoznání cytotypu je totiž i složení vůně květů (Trávníček et al., 2011b). Jersáková et al. (2010) zkoumali na populacích polyploidního komplexu dvou druhů tetraploidů a jednoho oktoploida vliv opylovačů na vznik reprodukční bariéry a zjistili, že zatímco barva květů byla podobná, vůně se znatelně lišila. Největší rozdíl byl mezi cytotypy, jejichž doba kvetení se výrazně překrývala, což nahrávalo teorii, že se budou opylovači rozhodovat právě na základě odlišných vůní. To se však nepotvrdilo, protože ačkoli se zdálo, že opylovači tyto rozdíly fyziologicky vnímají a zároveň stačí samotná vůně k připoutání jejich pozornosti, přesto nediskriminovali ani jeden z cytotypů. Avšak pro lepší pochopení jak vůně ovlivňuje rozhodování opylovačů je třeba více výzkumů.

Z výše popsaných mechanismů lze vyvodit, že nenáhodné opylení zřejmě může nejen minimalizovat význam nevýhody malých čísel, ale také může podpořit výhodu vedoucí k rozšíření tetraploidů do území diploidů (Husband a Sabara, 2003). Navíc primární důsledek rostlinné polyploidie může mít vliv i na interakce mezi hmyzem a rostlinami a poskytnout tak příležitost k diverzifikaci oběma – rostlinám i hmyzu (Nuismer a Thompson, 2001). A nabízí se i předpoklad, že přítomnost nenáhodného opylení zvláště pak posílená specifickou aktivitou opylovačů může být jediným důsledným mechanismem, který dovoluje polyploidní speciaci, která umožňuje sympatrický výskyt s diploidními předky (Kennedy et al., 2006). Ačkoliv se domnívám

2.1.5. PROSTOROVÁ SEPARACE

Rozdílnost ekologických nároků může vzniknout dvěma způsoby. Buď je cytotyp dispergován do nové oblasti, může začít odpovídat na přírodní výběr a vytvoří si lokální adaptace a nebo přímo skrze polyploidizaci vznikne preadaptace pro nové prostředí (Buggs a Pannell, 2007). Disperze však může být výsledkem i kompetičního vyloučení, v podstatě „útěku“ z populace, kde daný cytotyp není schopen konkurovat jinému. Je tedy těžké určit, zda daná geografická izolace vznikla jako výsledek kompetice o zdroje nebo jako snaha zabránit hybridnímu křížení a z něho plynoucí nevýhodě malých čísel. Proto v této podkapitole uvádím jen lokální prostorovou segregaci cytotypů, která, zdá se, slouží právě k eliminaci meziploidního křížení.

Shlukování jedinců stejné ploidní úrovně ve smíšené populaci bylo zaznamenáno v mnoha studiích (viz Duchoslav et al. 2010; Baack, 2004; Trávníček et al. 2011a; Trávníček et al., 2011b; Hülber et al., 2009). Sonnleitner et al. (2010) vyslovili domněnku, že shlukování stejných ploidí u *Senecio carniolicus* může být způsobeno prostým faktem, že nízká vzdálenost znamená stejné mikro-stanovištní podmínky, které danému cytotypu vyhovují, tak omezenou schopností šíření semen. Ačkoliv jsou plody anemochorní (přenášené větrem), je často k vidění velká hustota semenáčků kolem mateřské rostliny. Právě dopad vzdálenosti distribuce semen a pylu od mateřské rostliny zkoumal ve své studii Baack (2005). Předpokládal, že taxon s distribucí semen a pylu na krátkou vzdálenost bude mnohem méně čelit přísným překážkám k sympatrické polyploidní speciaci. S disperzí semen a pylu pouze na krátké vzdálenosti může být polyploidní speciace možná i bez ekologické rozdílnosti či stále se opakujícího vytváření nových polyploidů skrze neredukované gamety.

Na zmíněné domněnce dokonce postavil model, který sloužil k výpočtu pravděpodobnosti přetrvání polyploida ve smíšené populaci. Model fungoval na principu různého vzájemného působení nejdůležitějších faktorů, jako je samosprašení, výhoda tetraploida a právě vzdálenost, na kterou je dispergován pylu a semen. Při několika změnách vyjmenovaných parametrů došel k závěru, že prostorová struktura zvyšuje pravděpodobnost uchycení a přetrvání polyploida v sympatrii s diploidním předkem.

Jakkoliv se zdá být závěr Baackovy (2005) studie správný a opodstatněný, samotný model má dle mého soudu mezery. V modelu nejsou kupříkladu zahrnuty faktory jako inbrední deprese, produkce neredukovaných gamet, fitness triploidů a počáteční fáze shlukování. Rovněž mám dojem, že výhodu tetraploidů nelze jednoduše a hlavně přesně kvantifikovat, bez ohledu na to, že by si tato položka zasloužila rozdělení minimálně na výhodu vůči druhému cytotypu a na výhodu vzhledem k ostatním rostlinným druhům.

Z mnoha vědeckých výzkumů, i zde jmenovaných, bylo zjištěno, že zmíněné prezygotické bariéry redukuje dopad nevýhody malých čísel na tetraploidy a zvyšují důležitost rozdílné životaschopnosti a plodnosti mezi cytotypy (Husband a Sabara, 2003).

3. KOMPETICE MEZI CYTOTYPY

Doposud jsem zde popisovala jen jeden problém, se kterým se nová ploidní rasa musí potýkat. Tím je skutečnost, že vzniká v malých počtech a musí se bránit neefektivnímu křížení. Avšak kromě tohoto zároveň stále soupeří se svým rodičovským cytotypem o sdílené zdroje, a to i v případě, že se mu podaří v populaci početně narůst, čímž výrazně sníží vliv nevýhody malých čísel. Právě kompetice mezi cytotypy je v důsledku to, co nejspíše určuje stabilitu smíšené populace.

Intenzitu meziploidní kompetice lze do určité míry omezit, pakliže se budou cytotypy lišit ve svých ekologických nárocích, nebo případně úplně odstranit, když jedna chromosomová rasa „unikne“ ze smíšené populace na nové stanoviště.

3.1 ROZDÍLY V EKOLOGII DIPLOIDŮ A POLYPLOIDŮ

Můžeme předpokládat, že na počátku se ekologické niky diploidů a autopolyploidů překrývaly, protože polyploidi vzešli z diploidů (Levin, 2002). Rostliny se však snaží zabránit různými způsoby mezidruhovému křížení. Není tedy překvapující, že příbuzné linie s rozdílným stupněm ploidie se typicky vyskytují v alopatrii nebo parapatii (Buggs a Pannell, 2007) a to zejména v případech, kdy noví polyploidi nejsou schopni využívat mechanismů popsaných v předešlé kapitole. V takovém případě mohou například autotetraploidi přežít jen pokud jsou tetraploidní semena dispergována na místa, která jsou vhodná pro diploidy, ale nějakou nastalou situací (disturbancí) jimi nejsou osídlena, nebo pakliže mají tetraploidi ekologické nároky odlišné od jejich diploidních předků (Levin, 1975). Rozdíly v ekologii dvou chromosomových ras mohou následně vyústit buď opět v osídlení nového území, nebo v mikro-stanovištní segregaci smíšené populace, pokud jsou podmínky, které ji ovlivňují dostatečně heterogenní.

3.1.1. EKOLOGICKÁ AMPLITUDA

Existují spekulace, že polyploidi mohou mít širší ekologickou amplitudu než diploidi, protože následkem znásobení chromosomové sady jsou více heterozygotní a mají i větší biochemickou diverzitu. V tom případě by pak polyploidi mohli obsazovat více různých území díky lepší schopnosti přizpůsobit se (Levin, 2002). Vliv polyploidizace na šíři ekologické amplitudy zkoumali Petit a Thompson (1999) na pyrenejské flóře. Ačkoliv se

jejich přístupu dá několik věcí vytknout, jako například nerozlišování autopolyloidního a alopolyloidního původu, stěžejní výsledek, totiž že nebyla nalezena pozitivní korelace mezi zvýšením ploidie a rozšířením ekologické amplitudy, je nezpochybnitelný. Jistě najdeme případy, kdy vyšší ploidní úroveň vykazuje širší ekologickou amplitudu než předek s nižší ploidí, ale taktéž se objevují i opačné případy. Jako kupříkladu v případě *Allium oleraceum*, kde šířka ekologické niky tetraploidů a pentaploidů byla větší než u hexaploidů (Duchoslav et al., 2010). Lze tedy s určitostí říci, že šířka ekologické amplitudy není závislá na ploidním stupni jedince.

3.1.2. POROVNÁNÍ VLASTNOSTÍ POLYPLOIDŮ A DIPLOIDŮ

Jak už je zmíněno v předešlé kapitole, tak mohou být jiné ekologické nároky u polyploidů oproti diploidům následkem buď adaptace nebo preadaptace. V přírodních podmínkách však nelze jednoduše a spolehlivě určit, o jakou cestu vzniku se jednalo. Ačkoliv pokud polyploidizace sama o sobě tvoří pro polyploidní linie preadaptace na určitá prostředí, můžeme očekávat nenáhodné korelace mezi ploidí a prostředím (Buggs a Pannell, 2007), avšak abychom mohli použít toto zdánlivě jednoduše vypadající pravidlo, museli bychom porovnat polyploidy stejného původu ale z různých populací a ani pak by jistota nebyla stoprocentní.

Bez ohledu na způsob vzniku je zajímavé srovnávat rozdíly ve vlastnostech a preferencích mezi polyploidy a jejich diploidními předky, protože pozorování ekologické diferenciace dvou takto blízce příbuzných „druhů“ nám umožňuje nahlédnout do evolučních procesů u rostlin a zároveň přináší přehled nejrůznějších znaků, ve kterých se dva cytotypy mohou lišit. Zde uvádím jen několik nejdůležitějších.

Hospodaření s vodou a odlišná preference jejího množství v přírodě je jistě jeden z hlavních faktorů, ve kterém se dvě ploidní úrovně mohou lišit. V populacích srhy *Dactylis glomerata* byl patrný rozdíl v optimálním přísunu vody mezi diploidy a tetraploidy. Zatímco tetraploidi produkovali více výhonků v nejvlhčí části stanoviště, diploidi jich nejvíce vytvářeli v té nejsušší (Lumaret et al., 1987). Efektivita ve využívání vody se lišila mezi cytotypy *Brachypodium distachyon*, tetraploidi byli efektivnější v podmínkách s omezeným množstvím vody. Navíc výsledky ukázaly, že sucho je důležitým znakem ovlivňujícím výskyt polyploidie (Manzaneda, 2012), ostatně stejně jako i jiné stresové podmínky, jak je uvedeno v úvodu.

Další významné odlišnosti mohou ploidní stupně vykazovat s ohledem na světelný režim stanoviště. Lumaret et al. (1987) zaznamenal, že tetraploidi *Dactylis glomerata* se vyskytují více na otevřených stanovištích, zatímco diploidi preferovali lesní habitat, a následně experimentálně zjistil, že při zastínění respektive nízkém osvitu produkují diploidi větší počet lat než tetraploidi, naproti tomu při vysokém osvitu jich ve srovnání s diploidy produkovali víc tetraploidi. Stejně tak i diploidi *Dactylorhiza maculata s.l.* byli významně spojeni s vysokým stupněm zastínění, zatímco tetraploidi vyhledávali otevřené prostory (Ståhlberg a Hedrén, 2009). Částečný vliv odlišných světelných podmínek na různých stanovištích byl popsán i v polyploidním komplexu *Allium oleraceum*, kde měli tetraploidi tendenci objevovat se spíše v opadavých lesích, zatímco pentaploidi a hexaploidi oblibovali otevřenější stanoviště (Duchoslav et al., 2010). Zdá se však, že mnohem větší roli zde hraje vliv člověka a disturbance, které jsou popsány níže.

Se světlem částečně souvisí i teplota a její dopad na výskyt cytotypů. Příkladem, jak určitá teplota přímo ovlivňuje jeden z cytotypů a na druhý nepůsobí, můžou být populace diploidů *Festuca pratensis* a tetraploidů *Festuca pratensis* var. *apennina*. Tetraploidi nejen, že rostli v chladnějších podmínkách (ve vyšších polohách), ale dokonce vyžadovali nízké teploty, aby jejich semena vyklíčila. Tetraploidní semenáčky byly však mnohem více citliví na nízké teploty než ty diploidní, což značí, že začínají růst až na jaře, narozdíl od diploidů (Tyler et al., 1978). Změna teploty však souvisí zejména s klesající nebo stoupající nadmořskou výškou. Tomuto faktoru je věnován samostatný odstavec, a proto se mu nyní nebudu věnovat.

Rovněž půda je velmi důležitým činitelem v ekologii rostlin. Samozřejmě se mohou cytotypy lišit i preferencí jemnozrnnější nebo hrubozrnnější půdy, ale mnohem zajímavější je pohled na upřednostňování skalnatého povrchu a na půdní pH. Oba dva tyto faktory mohou mít nejen přímý vliv na jednu chromosomovou rasu, ale rovněž ji mohou ovlivnit nepřímo skrze doprovodnou vegetaci. Velmi skalnatý povrch znemožňuje růst a uchycování nových rostlin a pH zase skrze účinek na dostupnost živin a toxicitu půdy omezuje spektrum doprovodné vegetace, které se na stanovišti může vyskytovat. Diploidi *Senecio carniolicus*, rostoucího ve východních Alpách, narozdíl od tetraploidů a hexaploidů preferovali odkryté skalnaté oblasti (Hülber et al., 2009; Sonnleitner et al., 2010). Rozdíly ve snášení různého pH zaznamenali Šafářová a Duchoslav (2010) u *Allium oleraceum*. Tetraploidi se od pentaploidů a hexaploidů lišili mimo jiné tím, že jejich výskyt byl vázán na zásadité prostředí. U druhu *Dactylorhiza maculata s.l.* diploidi také preferovali vyšší pH, zatímco tetraploidi rostli v kyselém prostředí a to zejména kvůli společnému výskytu s rodem *Sphagnum* (Ståhlberg a

Hedrén, 2009). Odlišné schéma se objevilo v polyploidním komplexu *Senecio carniolicus*, který tvoří řadu cytotypů od diploidů až po nonaploidy. Pro přehlednost je Sonnleitner et al. (2010) rozdělili na polyploidní stupně, které se vyskytovaly nejvíce, což byli diploidi, tetraploidi a hexaploidi, a na ty ostatní, kteří dohromady tvořili jen 1 % z celého sledovaného území. Zatímco diploidi a hexaploidi byli široce rozšířeni, tetraploidi se vyskytovali odděleně v jihozápadní a východní části areálu rozšíření druhu. Nejspíše proto se v předchozí studii (Schonswetter et al., 2007a) mělo za to, že tento cytotyp vůbec neexistuje. Oproti zbývajícím dvěma většinovým cytotypům, které byly striktně acidofilní, upřednostňovali tetraploidi mírně bazické prostředí (Sonnleitner et al., 2010).

Jednotlivé ploidní stupně se liší i svou odpovědí na disturbanční režim stanoviště, do něhož bych zařadila i antropogenní vlivy, ačkoliv jevy způsobené lidskou aktivitou zdaleka nejsou jen disturbančního rázu. Spadá sem například i výsadba určitých rostlin, herbivorie způsobená chovnými zvířaty nebo nejrůznějšími prostředky způsobená změna charakteru krajiny. Pokud jde o samotnou disturbanci, tak ta je důležitá nejen k usnadnění expanze polyploida, jak je výše popsáno, ale také může zvýšit dostupné světlo, snížit stupeň vlhkosti a změnit kompetiční hierarchii (Kao a Parker, 2010). Tendence osidlovat plochy s vyšší mírou disturbance a antropogenního vlivu, zejména pak oraná pole a jejich okolí, se projevila například u tetraploidů *Dactylis glomerata*, diploidi preferovali spíše člověkem méně dotčené oblasti (Lumaret et al., 1987). V polyploidním komplexu *Allium oleraceum*, který v České republice zahrnuje tetraploidy, pentaploidy a hexaploidy, se objevila korelace mezi ploidním stupněm a výskytem na místech ovlivněných člověkem. Konkrétně to znamenalo, že čím vyšší ploidie, tím větší vazba na území spojená s lidským faktorem (Duchoslav et al., 2010). Stejná souvztažnost byla u tohoto druhu zaznamenána i na Slovensku (Šafařová, 2011). Záměrně jsem vynechala na Slovensku výskyt triploidů, poněvadž ti se vyskytovali jen v jedné ze sledovaných populací a tedy se u nich nedá vysledovat nějaká tendence. Kao a Parker (2010) studovali, zda rozdíly v prostředí (zvláště pak disturbance) ovlivňují lokální prostorové rozšíření triploidů a tetraploidů druhu *Arnica cordifolia*. Oba cytotypy se nacházely v podrostu a u okrajů cest. Studie byla postavená na předpokladu, že jsou triploidi vázáni na přímý okraj cesty narozdíl od tetraploidů. To se však nepotvrdilo, ani jeden cytotyp nepřevládá a ani se nelišila jejich vzdálenost od cesty. Mylná domněnka mohla vzniknout kvůli tomu, že triploidi nejspíše k uchycení se využívají prasklin v cestě (Kao a Parker, 2010).

Často se objevují rozdíly i v nadmořské výšce, ve které cytotypy rostou, a to někdy i ve smíšených populacích. Odlišná nadmořská výška sebou nese změnu ve vodním režimu stanoviště, změnu teploty, tlaku, intenzity záření, typu disturbance či půdy a z toho

vyplývající změnu hustoty a skladby doprovodné vegetace. Není přitom na první pohled zřejmé, zda k oddělení chromosomových ras podle výškového gradientu došlo kvůli jedné z uvedených změn nebo kvůli všem dohromady, jež v sobě rozdílná nadmořská výška vhodně kombinuje. Možná právě kvůli tomu, že se pod změnou nadmořské výšky skrývá několik dalších faktorů, si jí ve svých studiích všímá mnoho autorů. Kupříkladu Manzaneda et al. (2012) zaznamenali, že diploidi *Brachypodium distachyon* jsou vázáni na horské oblasti ve středních a vysokých polohách, zatímco tetraploidi se nacházejí spíše v polohách nižších. Podobný výsledek byl zaznamenán i u sympatrického výskytu diploidů a hexaploidů vysokohorského starčku *Senecio carniolicus*, kde se ve vyšších nadmořských výškách objevovali pouze diploidi, avšak pod 2500 m rostli hexaploidi a diploidi společně (Schonswetter et al., 2007a).

U žádného ze zde jmenovaných ekologických faktorů nelze říci, že by polyploidizační událost znamenala obecně posun vlastností v určitém směru. Například určitě neplatí, že by všichni polyploidi bez ohledu na rostlinný druh byli acidofilní, zatímco jejich předci rostli na zásaditých půdách. Stejně tak nelze najít žádnou korelaci mezi ploidií a nadmořskou výškou. Někdy najdeme dvě naprosto odlišné situace dokonce v rámci jednoho druhu, což může ledacos vypovídat nejen obecně o polyploidizaci, ale i o evoluci právě toho konkrétního druhu. Na Slovensku se vyskytovali tetraploidi *Allium oleraceum* ve vyšších nadmořských výškách než pentaploidi a hexaploidi. To, že na jednom území (Hercynikum) v Čechách se objevuje opačná tendence – tetraploidi v nižších nadmořských výškách - poukazuje na možnost, že se ve střední Evropě vyskytují alespoň dva typy tetraploidů (Šafářová, 2011). Jen okrajově bych se na tomto místě chtěla dotknout několika dalších vlastností, ve kterých se mohou diploidi a polyploidi lišit. Jedná se například o: preferenci hornin obsahujících organický či anorganický uhlík (Šafářová a Duchoslav, 2010), diskriminace izotopu ^{13}C (Manzaneda et al., 2012), nebo vztah k povětrnostním podmínkám (Hülber et al., 2009).

Z výše uvedených příkladů, jak se mohou mezi sebou různé cytotypy lišit, je vidět, že žádný rozdíl v ekologii dvou chromosomových ras nepřichází sám, nýbrž jde ruku v ruce se změnou dalšího činitele. Zmíněné biotické a abiotické faktory se totiž vzájemně ovlivňují, prolínají a tvoří komplex působící na danou rostlinu. Tedy, i když byla prostorová separace výsledkem preadaptace polyploida na jeden určitý faktor, ostatní podmínky, které s sebou právě tento faktor přináší, ho budou formovat také. Tento proces může nakonec vést i k vytvoření nového druhu.

3.2 SROVNÁNÍ KOMPETIČNÍCH SCHOPNOSTÍ

V přírodních podmínkách se nezdívka setkáváme se smíšenými populacemi, a to i na homogenních stanovištích. Tato skutečnost poukazuje na to, že cytotypy na nich koexistující nejsou dostatečně či vůbec ekologicky diferencovány a tudíž soupeří o společné zdroje. Pakliže jsou obě ploidní úrovně dostatečně početné a mají přibližně stejnou kompetiční zdatnost, zřejmě spolu budou i nadále tvořit stabilní smíšenou populaci. Avšak v mnoha případech můžeme sledovat, že jeden z cytotypů disponuje lepšími kompetičními schopnostmi než druhý. V případě polyploida to může být tím, že některé složky tvořící kompetiční zdatnost jsou výsledkem samotné polyploidizační události.

Již několikrát zde padlo, že polyploidizace s sebou nese hlavně zvětšení buněk, což má dopad na zvětšení celého jedince. Větší mohutnost znamená lepší konkurenceschopnost. To bylo prokázáno na smíšené populaci nonaploidů a hexaploidů *Andropogon gerardii*. Nonaploidi byli větší ve všech měřených znacích a dokonce i jejich reprodukční úsilí bylo vyšší. Avšak jen minimum jejich semen bylo stejné ploidní úrovně jako oni. Bylo to způsobeno nepravidelnou meiózou, která se vyskytovala u nonaploidů zatímco hexaploidi měli meiózu regulární. Za normálních podmínek by brzy hexaploidi druhý cytotyp vytlačili a vytvořili uniformní populaci, ale nonaploidi jsou velcí, vitální a plodní jedinci a dokážou proto vzdorovat hexaploidnímu tlaku. Ačkoliv je nutné dodat, že délka jedné generace není známá, což ztěžuje jasný závěr (Keeler 2004).

Autotetraploidi druhu *Dactylis glomerata* produkovali méně zato však těžších semen a produkovali více biomasy než diploidi (Bretagnolle a Thompson 2001). Zde se objevuje další možný následek polyploidizace a to zvětšení semen. Nárůst velikosti a váhy semen může mít pozitivní dopad na jeho trvanlivost, kvalitu semenáčku a nebo na rychlost klíčení hlavně kvůli vyššímu obsahu endospermu. Zvláště rychlost klíčení je velmi zásadní, poněvadž v této kritické fázi životního cyklu si polyploid může zajistit výhodu tím, že nejen získá životně důležitý prostor, ale zároveň může odstranit svoje budoucí možné kompetitory hned v počátku. Tento trend se projevil u tetraploidů a triploidů druhu *Arnica cordifolia*. U tetraploidů byla zaznamenána vyšší úspěšnost i rychlost klíčení (Kao a Parker 2010). Naproti tomu u *Spartina pectinata* měli hexaploidi nižší rychlost klíčení než tetraploidi. Zde je pravděpodobné, že pomalejší klíčení u polyploidů je způsobeno narušením meiózy, které vyústí v redukovanou plodnost a životaschopnost hexaploidů (Kim et al. 2012).

Kompetiční zdatnost různých cytotypů dozajista ovlivňuje i odolnost či schopnost se bránit vůči herbivorii. Znásobení chromosomové sady je často rovněž doprovázeno změnou (zvýšením) produkce sekundárních metabolitů. Obsah alkaloidů je v některých případech o 50

% vyšší než u diploidních předků. To může hrát právě roli i v ochraně proti herbivorům a parazitům (Levin 2002). Vliv ploidie však u tohoto faktoru je nejednoznačný. Kupříkladu Nuismer a Thompson (2001) studovali korelaci mezi hmyzí herbivorií (konkrétně fytofágních můr) a stupněm ploidie u *Heuchera grossulariifolia*. Výsledky ukazují, že polyploidizace vytváří nejednotné efekty. Tetraploidi byli sice méně napadáni druhem *Greya piperella* než diploidi, zato však na ně více útočila *Greya politella* a *Euxoa misturata*. Extrémní evoluční úspěch polyploidních rostlin nastal tedy kvůli něčemu jinému než kvůli úniku herbivorii (Nuismer a Thompson 2001)

Kompetiční zápas mezi ploidními úrovněmi může ovlivnit i kompetiční tlak ze strany doprovodné vegetace. Ačkoliv může jeden z cytotypů být kompetičně zdatnější vůči svému příbuznému, může být oslaben soutěžením o zdroje s jinou sousední rostlinou, což může vyústit v úplné obrácení kompetiční hierarchie. U *Senecio carniolicus* upřednostňovali diploidi odkryté skalnaté území s nižším zastoupením vegetace, hexaploidi rostli na vegetaci více pokrytých místech. Hexaploidi jsou oproti diploidům schopnější kolonizátoři a zdatnější kompetitoři. Může to být způsobeno i tím, že jsou většího vzrůstu. Nabízí se však i jiné vysvětlení, totiž že okolní vegetace na tento jev nemá tak velký vliv, že diploidi upřednostňují třeba jiné podmínky, které jim nabízí větší nadmořská výška, ve které rostou (Sonnleitner et al. 2010; Hülber et al. 2009). Avšak nejpravděpodobnějším vysvětlením bude, že pomalu rostoucí diploidi jsou zřejmě pionýrskými organismy využívající nízkého kompetičního tlaku hlavně na skalnatých místech vystavených větru s krátce trvajícím nebo žádným sněhovým pokryvem a rostoucí na holých skalnatých půdách nebo čistě skalnatých habitatech (Hülber et al. 2009). Stejné schéma bylo pozorováno i u *Dactylorhiza maculata* s.l. i zde tetraploidi rostli na vegetaci více pokrytých místech než diploidi (Ståhlberg a Heldrén 2009). Z uvedených příkladů se zdá, že větší vzrůst znamená automaticky větší kompetiční zdatnost a to nad příbuzným cytotypem i nad doprovodnou vegetací, avšak k tomu, abychom to mohli tvrdit s jistotou, bude potřeba provést o mnoho víc pozorování.

Pro doplnění musím dodat, že kompetice může probíhat i mezi pyly respektive pylovými láčkami dvou cytotypů, avšak tento jev už byl zahrnut do kapitoly o překonání nevýhody malých čísel (Husband et al. 2002).

3.2.1. KOMPETIČNÍ EXPERIMENTY

Na základě předpokladu, že se polyploidi liší svou kompetiční zdatností od diploidů a to nejen ve smíšených populacích, bylo provedeno několik kompetičních experimentů.

Buggs a Pannel (2007) provedli sérii přesazovacích experimentů a experimentů pod kontrolovanými podmínkami, aby odhalili lokální adaptace tetraploidů a diploidů *Mercurialis annua*. Nezaznamenali však žádnou lokální adaptaci, ale jen že diploidi měli větší fitness na přirozeném území diploidů i tetraploidů. Avšak kvůli tomu, že se rostliny přesazovaly a neklíčily na daném místě, nemůže být na tento výsledek brán velký zřetel, poněvadž etablování semenáčků je možná nejkritičtější fází životního cyklu, ve které by diploidi mimo své území mohli být slabší než tetraploidi.

Ramsey (2011) provedl podobný pokus s hexaploidy a tetraploidy u *Achillea borealis*. Za normálních okolností hexaploidi oblibují mediteránní podmínky včetně pobřežních dun a dubových lesů, zatímco tetraploidi upřednostňují střední podmínky, jako jsou příbřežní pastviny, jehličnaté lesy nebo vysokohorské louky. Pomocí experimentu s přesazením rostlin (sesbíraných v přírodě) na pole bylo zjištěno, že hexaploidi rostoucí v dunách mají pětkrát větší fitness než tetraploidi. Zároveň bylo paralelním experimentem s neo-hexaploidy (první generací tohoto cytotypu vznikuvší v tetraploidní populaci) zjištěno, že o 70 % zvýšená zdatnost (o 70 % větší výhoda, co se přežívání týče) je způsobena samotnou genomovou duplikací. Tyto výsledky ukazují, že genomová duplikace u *Achillea borealis* mění znaky způsobem, který uděluje adaptaci na nové prostředí.

Baack a Stanton (2005) také provedli sérii přesazovacích experimentů, ale tentokrát se semeny a semenáčky, aby zhodnotili ekologické diference a kompetiční schopnosti v rané fázi etablování diploidů a tetraploidů *Ranunculus adoneus*. Tetraploidní semenáčky měly značnou růstovou převahu pod kontrolovanými podmínkami (chlad a vlhko) v komoře, což se dá částečně vysvětlit větší dělohou a nebo je také možné, že k etablování tetraploidů a založení vlastní populace došlo za chladnějších podmínek, ale je velmi nepravděpodobné, že by toto stačilo pro tak silnou separaci cytotypů. V přírodních podmínkách se navíc zdatnost cytotypů nijak nelišila. Neobjevil se ani rozdíl v nikách, ani dostatečná kompetiční převaha tetraploidů, která by vysvětlovala úspěch neotetraploidů v přítomnosti jejich diploidních předků.

Přesazovací experimenty v přírodních podmínkách dopadly následovně. Na diploidní lokalitě se tetraploidní semenáčky objevovaly v průměru o tři dny dříve než diploidní, na tetraploidní lokalitě se jejich objevování nelišilo. Ve vysokohorských podmínkách je však

tento náskok jen malou výhodou. Ani na jedné lokalitě se neprojevila výhoda domácího cytotypu, co se přežívání týče. Na několika na tom byli dokonce hůře.

Na *Centaurea stoebe* byly provedeny experimenty hned dva. Ten první porovnával zdatnost evropských diploidů a tetraploidů vůči americkým tetraploidům. Nebyl nalezen žádný rozdíl v populačním růstu dvou evropských cytotypů, avšak bylo zaznamenáno zvýšení rychlosti populačního růstu u severoamerických tetraploidů vůči těm evropským. Tato situace nastala kvůli zvýšené produkci semen a hlavně uchycování juvenilů. Z toho vyplývá, že spíše genetický drift nebo rychlá evoluce než preadaptace můžou vysvětlit invazní úspěch amerických tetraploidů (Hahn et al. 2012).

Collins et al. (2011) testovali u evropských diploidů a tetraploidů *Centaurea stoebe* přímo ve smíšených populacích, zda mají tetraploidi větší kompetiční schopnosti v krátkém časovém úseku a zda v dlouhém, jestli cytotypy pocházející ze smíšených populací mají více vyvážené kompetiční schopnosti než titíž pocházející z populací uniformních, a zdali se kompetiční interakce mění v delším časovém úseku.

V žádném sledovaném znaku se neprojevil vliv toho, zda rostliny pocházely ze smíšené či cytotypově čisté populace

Tetraploidi produkovaly více nadzemní biomasy, pakliže se nacházeli vedle odlišného cytotypu, než když rostli vedle stejného. Intracytotypová kompetice tedy byla větší než intercytotypová. Diploidi žádnou takovou změnu nezaznamenali. Rovněž se nelišila produkce nadzemní biomasy u diploidů a tetraploidů, pokud se nacházeli ve smíšené populaci.

Tetraploidi vykazovali větší procento předčasného kvetení a tvorby semen a přídatných růžic. Přídatné růžice mohou simulovat vytrvalost rostliny, s čímž souvisí, že diploidi mají tendenci být monokarpní dvouletka, kdežto tetraploidi „chtějí“ být vytrvalí a polykarpní. Tato tendence zajišťuje lepší a delší přetrvávání v populaci. Časnější tvorba kvetoucích lodyh rovněž může přispívat k větší kompetiční zdatnosti, poněvadž se potom tvoří vyšší kvetoucí lodyhy, které mohou zachycovat více světla a zároveň zastiňovat diploidní růžice.

Jak je vidět z výše vypsanych výsledků, tak se tetraploidi ukázali jako silnější kompetitoři. Diploidi byli více postiženi mezidruhovou kompeticí. Avšak veškeré rozdíly v kompetiční zdatnosti mezi cytotypy nebyly výrazné už jen z důvodu, že spolu mohly koexistovat.

4. ZÁVĚR

Není jednoduché určit, zda je populace stabilní nebo nestabilní. Z dat zveřejněných v této práci lze vyvodit, že stabilita smíšené populace bude záviset hlavně na různých kompetičních schopnostech polyploidů a jejich diploidních předků, přičemž abychom mohli říct, že je populace stabilní, musí mít diploidi i jejich polyploidní potomci stejné kompetiční schopnosti. Uvedené kompetiční experimenty naznačují, že zdatnější kompetitoři jsou polyploidi. Avšak pro potvrzení nebo vyvrácení této teorie by bylo třeba více dlouhodobých experimentálních pozorování přírodních smíšených populací, které bohužel v současné době chybí.

Proto můžeme jen spekulovat, zda vůbec může vzniknout stabilní smíšená populace takto příbuzných „druhů“. Existují i populace, kde je dosaženo jakési nestabilní stability neustálým opakovaným vznikem polyploida, pakliže polyploid vzniká s dostatečnou frekvencí (Trávníček et al. 2011a), ale to je spíše výjimečný úkaz. Je možné, že všechny dnes zdánlivě stabilní populace jsou jen v určité fázi kompetičního vyloučení jednoho z cytotypů a jen dlouhověkost pozorovaných rostlin brání rychlým změnám a ve skutečnosti jsou všechny nestabilní.

5. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Baack EJ. 2004. Cytotype segregation on regional and microgeographic scales in snow buttercups (*Ranunculus adoneus* : Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 91: 1783–1788.

Baack EJ. 2005. To succeed globally, disperse locally: effects of local pollen and seed dispersal on tetraploid establishment. *Heredity*, 94: 538–546.

Baack EJ, Stanton ML. 2005. Ecological factors influencing tetraploid speciation in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*): Niche differentiation and tetraploid establishment. *Evolution*, 59: 1936–1944.

Bretagnolle F, Thompson JD. 2001. Phenotypic plasticity in sympatric diploid and autotetraploid *Dactylis glomerata*. *International Journal of Plant Sciences*, 162: 309–316.

Buggs RJA, Pannell JR. 2007. Ecological differentiation and diploid superiority across a moving ploidy contact zone. *Evolution*, 61: 125–140.

Collins AR, Naderi R, Mueller-Schaerer H. 2011. Competition between cytotypes changes across a longitudinal gradient in *Centaurea stoebe* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 98: 1935–1942.

Duchoslav M, Šafářová L, Krahulec F. 2010. Complex distribution patterns, ecology and coexistence of ploidy levels of *Allium oleraceum* (Alliaceae) in the Czech Republic. *Annals of Botany*, 105: 719–735.

Flegr, F. (2005): *Evoluční biologie*. Vydání 1. Praha: Academia.

Hahn MA, Buckley YM, Müller-Schärer H. 2012. Increased population growth rate in invasive polyploid *Centaurea stoebe* in a common garden. *Ecology Letters*, 15: 947–954.

Halverson K, Heard SB, Nason JD, Stireman JO. 2008. Origins, distribution, and local co-occurrence of polyploid cytotypes in *Solidago altissima* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 95: 50–58.

Hülber K, Sonnleitner M, Flatscher R, Berger A, Dobrovsky R, Niessner S, Nigl T, Schneeweiss GM, Kubešová M, Rauchová J, Suda J, Schoenswetter P. 2009. Ecological segregation drives fine-scale cytotype distribution of *Senecio carniolicus* in the Eastern Alps. *Preslia*, 81: 309–319.

Husband BC. 2000. Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 267: 217–223.

Husband BC, Sabara HA. 2004. Reproductive isolation between autotetraploids and their diploid progenitors in fireweed, *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *New Phytologist*, 161: 703–713.

- Husband BC, Schemske DW, Burton TL, Goodwillie C. 2002.** Pollen competition as a unilateral reproductive barrier between sympatric *Chamerion angustifolium*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 269: 2565–2571.
- Jersáková J, Castro S, Sonk N, Milchreit K, Schodelbauerova I, Tolasch T, Dotterl S. 2010.** Absence of pollinator-mediated pre-mating barriers in mixed-ploidy populations of *Gymnadenia conopsea* s.l. (Orchidaceae). *Evolutionary Ecology*, 24: 1199–1218.
- Kao RH, Parker IM. 2010.** Coexisting cytotypes of *Arnica cordifolia*: morphological differentiation and local-scale distribution. *International Journal of Plant Sciences*, 171: 81–89.
- Keeler KH. 2004.** Impact of intraspecific polyploidy in *Andropogon gerardii* (Poaceae) populations. *American Midland Naturalist*, 152: 63–74.
- Keeler KH, Davis GA. 1999.** Comparison of common cytotypes of *Andropogon gerardii* (Andropogoneae, Poaceae). *American Journal of Botany*, 86: 974–979.
- Kennedy BF, Sabara HA, Haydon D, Husband BC. 2006.** Pollinator-mediated assortative mating in mixed ploidy populations of *Chamerion angustifolium* (Onagraceae). *Oecologia*, 150: 398–408.
- Kim S, Rayburn AL, Boe A, Lee DK. 2012.** Neopolyploidy in *Spartina pectinata* Link: 1. Morphological analysis of tetraploid and hexaploid plants in a mixed natural population. *Plant Systematics and Evolution*, 298: 1073–1083.
- Levin DA. 1975.** Minority cytotype exclusion in local plants populations. *Taxon*, 24: 35–43.
- Levin DA. 2002.** *The Role of Chromosomal Change in Plant Evolution*, Oxford, Oxford University Press.
- Lumaret R, Guillerm JL, Delay J, Loutfi AAL, Izco J, Jay M. 1987.** Polyploidy and habitat differentiation in *Dactylis glomerata* L from Galicia (Spain). *Oecologia*, 73: 436–446.
- Maceira NO, Jacquard P, Lumaret R. 1993.** Competition between diploid and derivative autotetraploid *Dactylis glomerata* L from Galicia – Implications for the establishment of novel polyploid populations. *New Phytologist*, 124: 321–328.
- Manzaneda AJ, Rey PJ, Bastida JM, Weiss-Lehman C, Raskin E, Mitchell-Olds T. 2012.** Environmental aridity is associated with cytotype segregation and polyploidy occurrence in *Brachypodium distachyon* (Poaceae). *New Phytologist*, 193: 797–805.
- Nuismer, S. L., Thompson, J. N. (2001):** Plant polyploidy and non-uniform effects on insect herbivores. *Proceedings of the Royal Society, B: Biological sciences*, 268: 1937–1940.
- Otto, S. P., Whitton, J. (2000):** Polyploid incidence and evolution. *Annual Review of Genetics*, 34: 401–437
- Petit C, Bretagnolle F, Felber F. 1999.** Evolutionary consequences of diploid-polyploid hybrid zones in wild species. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 306–311.

- Parisod C, Holderegger R, Brochmann C. 2010.** Evolutionary consequences of autopolyploidy. *New Phytologist*, 186: 5-17.
- Ramsey J. 2011.** Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow. *PNAS*, 108: 7096-7101.
- Sonnleitner M, Flatscher R, García PE, Rauchová J, Suda J, Schneeweiss GM, Hülber K, Schonswetter P. 2010.** Distribution and habitat segregation on different spatial scales among diploid, tetraploid and hexaploid cytotypes of *Senecio carniolicus* (Asteraceae) in the Eastern Alps. *Annals of Botany*, 106: 967–977.
- Segraves KA, Thompson JN. 1999.** Plant polyploidy and pollination: Floral traits and insect visits to diploid and tetraploid *Heuchera grossulariifolia*. *Evolution*, 53: 1114–1127.
- Segraves KA, Thompson JN, Soltis PS, Soltis DE. 1999.** Multiple origins of polyploidy and the geographic structure of *Heuchera grossulariifolia*. *Molecular Ecology*, 8: 253–262.
- Schönswetter P, Lachmayer M, Lettner C, Prehler D, Rechnitzer S, Reich DS, Sonnleitner M, Wagner I, Huelber K, Schneeweiss GM, Trávníček P, Suda J. 2007a.** Sympatric diploid and hexaploid cytotypes of *Senecio carniolicus* (Asteraceae) in the Eastern Alps are separated along an altitudinal gradient. *Journal of Plant Research*, 120: 721–725.
- Soltis, D. E., Albert, V. A., Leebens-Mack, J., Bell, C. D., Paterson, A. H., Zheng, C., Sankoff, D., de Pamphilis, C. W., Wall, P. K., Soltis, P. S. (2009):** Polyploidy and angiosperm diversification. *American Journal of Botany*, 96(1): 336–348.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S. (1999):** Polyploidy: recurrent formation and genome evolution. *Tree*, 14: 348–352.
- Soltis, P. S., Soltis, D. E. (2009):** The role of hybridization in plant speciation. *Annual Review of Plant Biology*, 60: 561–588.
- Ståhlberg D, Hedrén M. 2009.** Habitat differentiation, hybridization and gene flow patterns in mixed populations of diploid and autotetraploid *Dactylorhiza maculata* s.l. (Orchidaceae). *Evolutionary Ecology*, 23: 295–328.
- Suda, J., Kron, P., Husband, B. C., Trávníček, P. (2007):** Flow cytometry and ploidy: applications in plant systematics, ecology and evolutionary biology. In: Doležel, J., Greilhuber, J., Suda, J. [eds.]. *Flow cytometry with plant cells. Analysis of genes, chromosomes and genomes*. Weinheim: Wiley-VCH, 103–130.
- Šafářová L, Duchoslav M, Jandova M, Krahulec F. 2011.** *Allium oleraceum* in Slovakia: cytotype distribution and ecology. *Preslia*, 83: 513–527.
- Šafářová L, Duchoslav M. 2010.** Cytotype distribution in mixed populations of polyploid *Allium oleraceum* measured at a microgeographic scale. *Preslia*, 82: 107–126.
- Trávníček P, Dočkalová Z, Rosenbaumová R, Kubátová B, Szelag Z, Chrtek J. 2011a.** Bridging global and microregional scales: ploidy distribution in *Pilosella echioides* (Asteraceae) in central Europe. *Annals of Botany*, 107: 443–454.

Trávníček P, Kubátová B, Čurn V, Rauchová J, Krajníková E, Jersáková J, Suda J. 2011b. Remarkable coexistence of multiple cytotypes of the *Gymnadenia conopsea* aggregate (the fragrant orchid): evidence from flow cytometry. *Annals of Botany*, 107: 77–87.