

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze  
Katedra botaniky

**BP**  
**14/2008**



## **Evoluční význam populací rostlin s ploidní heterogenitou**

Pavla Růžičková

Bakalářská práce  
Praha 2008

Školitel: Mgr., Ing. Pavel Trávníček

## **Abstrakt**

Polyploidní evoluce byla zkoumána v mnoha teoretických modelech, většina hodnotila osud autotetraploidů, kteří vznikly v populacích jejich diploidních předků. Nejúplnější modely zahrnují mechanismy formování tetraploidů splynutím neredukovaných ( $n = 2n$ ) gamet, stejně jako zvažování faktorů ovlivňujících založení diploidů a tetraploidů, jako jejich životaschopnost a fertilitu.

Tato bakalářská práce se snaží hrubě shrnout současné poznatky o procesech probíhajících v populacích rostlin s ploidní heterogenitou. Zejména se zaměřuje na původ a strukturu hybridizačních zón, vznik hybridů a jejich typy, genový tok mezi ploidiemi. Pozornost je věnována též roli hybridizačních zón při vývoji polyploidních komplexů, důležitosti alespoň částečně životaschopných triploidních hybridů, minority cytotype exclusion a evoluci izolačních bariér mezi cytotypy vyskytujícími se v sympatrii.

**Klíčová slova:** Ploidní heterogenita, minority cytotype exclusion, hybridizace, triploid bridge, reprodukční bariéry

## **Abstract**

Polyploid evolution has been examined in many theoretical models, most of them appreciated the fate of autetraploids established in populations of their diploid progenitors. The most complete models include mechanism for tetraploid formation through the union of unreduced ( $n = 2n$ ) gametes as well as consideration of factors which affect diploid and tetraploid establishment such as their viability and fertility.

This bachelor thesis tries to roughly summarize current information about processes acting in plant populations with ploid heterogeneity. Particularly focus on origin and structure hybrid zones, hybrid establishment and their types, gene flow between ploidy levels. Attention is also given to the role of hybrid zones in evolution of polyploid complexes, importance of at least partly viable triploid hybrids, minority cytotype exclusion and evolution of isolation barriers between cytotypes in sympatry.

Key words: Ploidy heterogeneity, Minority cytotype exclusion, Hybridization, Triploid bridge, Reproductive barriers

## Obsah

Abstrakt .....	1
Abstract .....	2
Obsah .....	3
1. Úvod .....	4
2. Hybridizace .....	5
2.1 Původ a struktura hybridizačních zón zahrnujících různé plodní úrovně .....	5
2.2. Molekulární evoluce hybridů .....	6
2.3. Typy Hybridů .....	7
2.4. Genový tok .....	8
3. Role hybridizační zóny ve vývoji polyploidních komplexů .....	9
4. Minority cytotype exclusion .....	11
5. Význam triploidních hybridů .....	12
6. Evoluce izolačních mechanismů mezi cytotypy různých plodních úrovní .....	13
6.1. Rozdílná doba kvetení .....	13
6.2. Uniparentální reprodukce .....	14
7. Reprodukční bariéry .....	15
8. Závěr .....	16
9. Literatura .....	17

## 1. Úvod

Polyploidizace, tj. znásobení počtu kompletních sad chromozomů v jádře buňky na více než dvě, je jeden z nejvýznamnějších mechanismů evoluce a speciace nejen u krytosemenných rostlin (Lewin 1983; Soltis et al. 2003). Odhady se liší, ale předpokládá se, že polyploidizační událostí prošlo ve svém vývoji 35 - 70% krytosemenných rostlin (Grant 1971) a až 95% kaprad'orostů (Masterson 1994). Zatímco polyploidie je typicky spojená s intra- či interspecifickou hybridizací, výklad její role v rostlinné evoluci klade význam na stabilizaci hybridních derivátů a únik ze sterility hybridů. (Grant 1971, Levin 1983).

Hybridizační zóny mezi cytotypy s různými ploidními úrovněmi jsou zvláště zajímavé pro studium ekologie a evoluce reprodukčních interakcí mezi blízkými příbuznými taxony. Diploidně-polyplloidní hybridizační zóny se zásadně liší od těch mezi diploidy v tom, že odrážejí podmínky, které jsou charakteristické pro raná stadia vzniku polyplidů a umožňují testovat hypotézy týkající se dynamiky a evoluce polyploidních komplexů. (Petit et al 1999)

Polyploidní evoluce byla zkoumána v mnoha teoretických modelech, všechny hodnotili osud autotetraploidů kteří vznikly v populacích jejich diploidních předků (Levin, 1975; Felber, 1991; Rodriguez, 1996). Ačkoli tento scénář může být zjednodušením pro mnoho žijících druhů, nabízí některé obecné pohledy na počáteční stadia polyploidní evoluce. Nejúplnější modely zahrnují mechanismy formování tetraploidů splynutím neredukovaných ( $n = 2n$ ) gamet, stejně jako zvážení faktorů ovlivňujících založení diploidů a tetraploidů, jako jejich životaschopnost a fertilitu (Husband 2004).

Kromě toho je polyploidie všeobecně uváděna jako klasický příklad okamžité, sympatrické speciace, protože polyploidi vznikají náhle a způsobují masové změny po celém genomu, což ústí v částečnou či úplnou postzygotickou reprodukční izolaci (Husband 2000). Avšak úspěch polyploidů v populacích jejich diploidních předků není zaručen.

Úspěšné přetrvávání cytotypů v sympatických populacích je podmíněno zejména zabráněním mezicytotypové hybridizace, při které většinou vznikají buď neživotaschopná semena nebo jedinci s lichými polyploidními počty mající sníženou fertilitu. Oba tyto procesy vedou k velmi rychlému vyloučení cytotypu s nižší frekvencí výskytu (minority cytotype exclusion) (Baack 2005, Husband 2000). Z tohoto hlediska je důležité nenáhodné párování, při kterém se přednostně hybridizují jedinci téže ploidie a vytváří tak životaschopné potomstvo.

## 2. Hybridizace

Hybridizaci, a zvláště udržování hybridních zón, se dostávalo značné pozornosti kvůli jejich důležitému příspěvku k porozumění evolučních pattern a procesů (Barton 2001). Hybridizační oblasti jsou často aktivní místa evolučních změn, neboť hybridizace a introgrese může:

- (1) zvýšit genetickou diverzitu uvnitř druhů,
- (2) způsobit přenos genetických adaptací,
- (3) indukovat selhání nebo posílit reprodukční bariéry mezi blízce příbuznými skupinami, a
- (4) vést k postupnému vývoji nových ekotypů nebo druhů (Riesenberg 1997).

Hybridizační zóny které zahrnují různé cytotypy s rozdílnými ploidními úrovněmi jsou speciálně zajímavé z několika důvodů. Zaprvé, produkce vysoce sterilních hybridů (např. triploidi produkovaní ve většině diploidně-tetraploidních kontaktních zónách) vystupuje jako hlavní omezení pro reprodukční interakce mezi plodnými úrovněmi. Zadruhé, napodobují určité podmínky, které se objevují při vzniku polyploidů. Zatřetí, ovlivňují dynamiku a následnou evoluci polyploidních komplexů (Petit et al 1999).

### 2.1. Původ a struktura hybridizačních zón zahrnujících různé plodní úrovně

Hybridizační zóny zahrnující dvě plodní úrovně mohou mít za následek dva odlišné procesy. Za prvé mohou vytvořit jako přímý důsledek objevení se neopolyploida v diploidní populaci – primární původ hybridní zóny. Nebo vzniknou po sekundárním kontaktu mezi diploidní a polyploidní populací, které byly geograficky oddělené a mohli se proto tedy diferencovat v allopatrii - sekundární původ hybridní zóny (Petit et al 1999).

Kříží-li se dva druhy, nemohou se zygoty většinou normálně vyvíjet, neboť gamety obou druhů obsahují rozdílné sady chromosomů. Nemohou se proto při buněčném dělení vytvořit pravidelné dvojice homologních chromosomů, takže se obě chromosomové sady rozdělují do dceřiných buněk nerovnoměrně. V důsledku toho většina buněk není životaschopná. Dojde-li však před vlastní hybridizací k polyploidizaci, ať již k autopolyploidizaci v důsledku mitózy, po která nenásledovalo buněčné dělení, nebo k alopolyloidizaci v důsledku splynutí například dvou různých diploidních buněk pocházejících od dvou různých druhů do jediné buňky tetraploidní, případně přes mezistadium triploida, je situace podstatně příznivější (Flegr 2005).

Primární hybridní zóna může být výsledkem dvou rozdílných procesů. Zaprvé, polyploid se může objevit a založit v populaci jednotného diploidního druhu, nebo je zde kontakt mezi dvěma populacemi stejného diploidního druhu, které se diferencovali v allopatrii. Tento evoluční proces, který zahrnuje jeden druh

vymezuje autopolyploidii. Zadruhé, dva příbuzné diploidní druhy mohou hybridizovat za alopolyploida (Ramsey & Schemske 1998).

Pokud se vyskytne sekundární kontakt, diploidní a polyploidní populace mohou takto akumulovat některé fixované genetické rozdíly, které by nevyvstaly v okolnostech primárního původu. Většina známých hybridních zón (pokud ne všechny) zahrnující diploidy a autopolyploidy je považována za výsledek sekundárních kontaktů (Felber-Girard et al.1996; Van Dijk & Bakx-Schotman 1997). Ve většině těchto diploidních zón je distribuce cytotypů parapatriká a jen pár hybridů je normálně zaznamenáno (Van Dijk & Bakx-Schotman 1997).

V některých diploidně-autopolyploidních kontaktních zónách mohou absence nebo nízká genetická diference mezi cytotypy indikovat buď recentní původ polyploida nebo primární původ hybridní zóny (Soltis & Soltis 1993). Druhotné hybridizace zahrnující allopolyploidy a jejich diploidní rodiče v přírodě nebyly často pozorovány. Například u *Senecio* (Asteraceae) komplex, ačkoli byli uměle vytvořeni hybridní alohexaploidy *Senecio cambriensis* a jednoho z jeho rodičů (*Senecio vulgaris*) fertili, nebyly nalezeny v divokých populacích (Petit et al 1999). Primární hybridní zóny mezi přirozenými allopolyploidy a jejich diploidními příbuznými byli zaznamenány v mnohých allopolyploidních komplexech u které je známá doba vzniku. (Soltis & Soltis 1993).

## 2.2.Molekulární evoluce hybridů

Existují typy specií, které mohou proběhnou téměř v jednom okamžik. Příkladem takovéto okamžité speciace je speciace polyploidizační, při které v důsledku poruchy buněčného dělení vznikne v rámci diploidního, nejčastěji rostlinného druhu tetraploidní jedinec.(Flegr 2005)

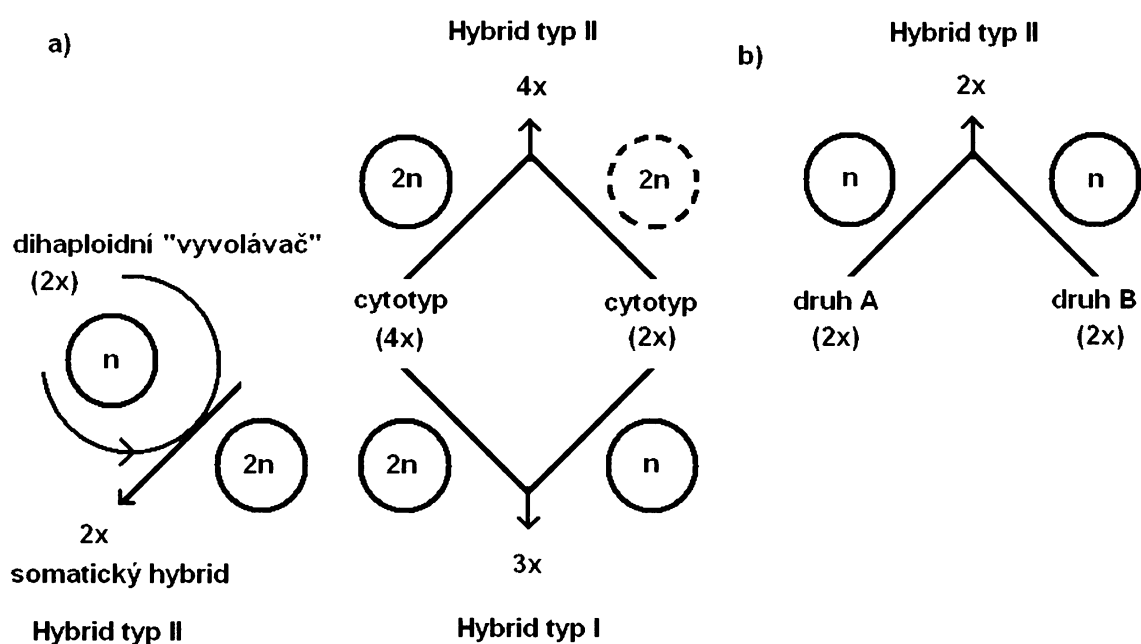
Geny v nadbytečných chromosomových sadách jsou voně k dispozici molekulární evoluci, mohou vcelku volně mutovat, a sloužit tak jako substrát pro vznik nových genů. Srovnání obsahu genů v rámci celých genomů vyšších taxonů ukazuje, že polyploidizace pravděpodobně měla význam i v maroevolučních procesech (Wolfe 2001).

Zástupci nově vzniklého tetraploidního druhu se díky svému ploidnímu genomu zároveň fenotypově odlišují od diploidních předků a v důsledku těchto fenotypových rozdílů i co do ekologických nároků. Starý diploidní a nový tetraploidní druh si tak nemusejí vzájemně konkurovat a mohou trvale koexistovat na stejném území.

Mezidruhová hybridizace se může stát příčinou chromosomové inkompatibility a vést tak ke vzniku nového druhu. (Flegr 2005)

## 2.3. Typy Hybridů

V hybridní zóně mezi sexuálními diploidy a polyploidy mohou být rozlišeny dva typy hybridů (obr. 1). Hybridy typu I mají ploidní hladinu uprostřed mezi rodiči, jako triploidi v případě diploid-tetraploid křížení, zatímco hybridy typu II i mají stejnou hodnotu ploidie jako jeden z rodičů. Pouze typ II hybridy (diploidy a triploidy) jsou produkovány v přítomnosti sexuálních diploidů a asexuálních triploidů (Menken et al 1995)). Hybridy typu I jsou často sterilní, zatímco typ II hybridy mohou mít značný vliv na genový transfer mezi ploidiemi zvyšující genetickou diverzitu polyploidů a mohou tak ovlivňovat dynamiku hybridní zóny (Ramsey & Schemske 1998).



Obr. 1 Schematické porovnání hybridizace mezi (a) diploidy a tetraploidy (2x-4x) a (b) diploidy a diploidy (2x-2x). (a) hybridní zóna zahrnující diploidy a tetraploidy může produkovat buď triploidní (typ I) nebo diploidní a tetraploidní (typ II) hybridy. Tetraploidní hybridy jsou výsledkem fertilizace 2n gamety diploidního rodiče a normálně redukované gamety tetraploidního rodiče. Produkce diploidního somatického hybridu (nazývaného dihaploid) díky chromosomovým translokacím může být následkem apomiktického vývoje redukovaného vajíčka tetraploidní matky jako důsledek polinace dihaploidním vyvolávačem (např. diploidní druh jehož pyl vyvolává partenogenezi u příbuzného tetraploida), ačkoli to dosud nebylo zjištěno v přírodních populacích. (b) v hybridních zónách diploidních druhů druhy jsou přítomni pouze hybridy typu II.

Přerušované kolečko – neredukovaná gameta, nepřerušované – redukovaná gameta. (Petit et al 1999)



## 2.4. Genový tok

Genový tok mezi diploidy a polyploidy se může dít přímo skrz typ II hybridy nebo nepřímo cestou hybridů typu I (např triploidní most) (Ramsey & Schemske 1998). V některých sexuálně se rozmnožujících taxonech je produkce  $2n$  gamet a vysoká fitness hybridů typu II v porovnání s absencí pevně založeného typu I hybridů. to naznačuje že genový tok se odehrává hlavně z diploidů do tetraploidů (Soltis et Soltis 1993, Van Dijk & Bakx-Schotman 1997). Avšak, v jiných situacích, byl nalezen bilaterální genový tok skrz pevně zavedené hybridy typu I (Ramsey & Schemske 1998, Menken et al 1995).

Existence genetických pattern mezi diploidy a polyploidy je často interpretována jako důkaz mnohonásobného původu polyploidů. Avšak tyto důkazy mohou často být interpretovány jinými způsoby (Soltis et Soltis 1993). Zvláště genový tok cestou neredukovaných ( $2n$ ) gamet následovaný založením irtogresanta může produkovat podobné vzory (Petit et al 1999).

### 3. Role hybridizační zóny ve vývoji polyploidních komplexů

Podmíněné křížení způsobující prezygotickou izolaci se může vyvinout v mnoha hybridizačních místech zahrnujících různé plodní úrovně. Naproti tomu evidence genového toku je opakovaně prokazována, což dokazuje, že izolace mezi ploidiemi není úplná. Tyto reprodukční izolace možná mají protikladné důsledky pro vývoj polyplidních komplexů.

Produkce sterilních hybridů (např. triploidy produkovaní v diploidně-tetraploidní kontaktní zóně) mohou napomáhat evoluci reprodukční izolace, proto může hrát rozhodující roli (např. podporující stabilitu) v lokální distribuce příbuzných cytotypů. Ačkoli některé užítky (podpota prospěch) genového toku mezi příbuzným cytotypy jsou dobře známé. Prvně, ačkoli to nikdy nebylo prokázáno experimentálně dokázáno, často bylo diskutováno že genový tok z dipl do polypl ovlivňuje genetickou diverzitu polyploidů nebo obou ploidí. Například u *Taraxacum* částečná reprodukční izolace a oboustranný genový tok mezi sympatrickými sexuálními diploidy a fakultativními apomiktickými triploidy naznačuje že hybridizace pomáhá udržovat vysoké hladiny genetické diverzity (např adaptivní potenciál k dlouhodobým změnám prostředí), zatímco apomixie (reprodukce bez fertilizace) podpoří vysoký stupeň místní adaptace (Menken et al 1995). V tomto případě apomixie, genetický tok mezi ploidiemi by mohl být udržen selekcí.

Zadruhé, genový tok by mohl podpořit přenos adaptace z jednoho cytotypu na druhý. V současném článku, Rieseberg et al.(1996) demonstroval že ačkoli interakce mezi koadaptovanými geny silně udržuje v mezích genomické spojení hybridů v diploidním *Helianthus* (Asteraceae), nezanedbatelná proporce těchto genetických kombinací může být výhodná pro adaptivní evoluci hybridů. Podle teorie je tedy možné že tento nepřímý "transfer adaptace" z diploidů na tetraploidy produkcí hybridů typu II ovlivňující tetraploidní adaptabilitu na diploidní prostředí a odtud jako je často navrhováno, jejich kompetiční převahu v porovnání s diploidy (Petit C. & Thompson J.D. 1997)

Třetí možný následek introgrese je vznik nových adaptací nebo nových typů. Toto je ilustrováno například v *Senecio* pro které dva typy tetraploidně stabilních introgresantů vzniknuvších následnou hybridizací mezi domorodými tetraploidy *S.vulgaris* (Petit et al. 1999).

Nakonec genový transfer může vytvořit genetické novinky způsobující reproduci nových enzymů (Soltis D.E. & Rieseberg L.H. (1986) které kombinované s disruptivní selekcí, může vést k diferenciaci nik a dovolit polyploidům kolonizovat nová území.

Jiné faktory než genový tok a evoluce reprodukční izolace mohou hrát klíčovou roli v udržení příbuzných cytotypů v kontaktních zónách. Například jeden faktor který byl recentně prozkoumán je variabilita v resistenci vůči patogenům mezi příbuznými cytotypy. Pozitivní korelace mezi parazitickou bohatostí a ploidií druhů je výsledkem více účinných specifických resistencí jako důsledek

vyšší genetické diverzity u polyploidů, což může poskytovat šanci polyploidům bojovat s patogeny více efektivně (Petit et al. 1999).

Současně práce Thompsona et al (1997) ukázala nižší úroveň zamoření specifickým patogenem (*Greya politella*) u tetraploidní *Heuchera grossulariifolia* (Saxifragaceae) než v diploidních populacích. Toto ilustruje dvě protikladné selektivní síly týkající se polyploidizace a rezistence vůči patogenům.

#### 4. Minority cytotype exclusion

Úspěšné přetrvávání cytotypů v sympatických populacích je podmíněno zejména zabráněním mezicytotypové hybridizace, při které většinou vznikají buď neživotaschopná semena nebo jedinci s lichými polyploidními počty mající sníženou fertilitu. Oba tyto procesy vedou k velmi rychlému vyloučení cytotypu s nižší frekvencí výskytu („minority cytotype exclusion“) (Baack 2005, Husband 2000). Z tohoto hlediska je důležité nenáhodné párování, při kterém se přednostně hybridizují jedinci téže ploidie a vytváří tak životaschopné potomstvo.

Podle teoretických modelů (Levin 1975, Felber 1991) by, v nepřítomnosti prostředím podmíněné rozdílnosti životnosti a fertility mezi diploidy a tetraploidy, měly mít cytotypy stejnou fitness, vyskytují-li se v poměru 1:1. V protikladu tetraploidní *Chamerion angustifolium* měl nižší fitness (relativní fitness 0,7) než diploidy za stejných frekvencí; navíc frekvenčně závislé efekty nebyly symetrické jak se frekvence lišily od poměru 1:1. Biologická zdatnost tetraploidů přesahovala tu diploidní o 13 %, když se populace skládala z 67 % tetraploidů, ale byla 60 % menší než diploidní, pokud se tetraploidní jedinci objevovali s frekvencí 33 %. Za předpokladu lineárního vztahu mezi sadou semen a frekvencí výskytu cytotypu, odhadovaná mezní hodnota frekvence tetraploidů, za které mají cytotypy stejnou fitness, by byla 61 % (Husband 2000). Studie ukázala že v experimentálních populacích se relativní produkce semen liší s cytotypovou frekvencí. Síla tohoto vztahu je umocněná po dobu největšího překryvu kvetení, Tyto výsledky jasně indikují, že minority cytotype exclusion může působit v přirozených populacích jako následek infertility triploidních potomků v 2x-4x kříženích. V absenci přídatných rušivých faktorů jako jsou selektivní síly se budou chovat aby omezili založení tetraploidů a diploidů v sympatrii (Husband 2000).

Tři podmínky pro minority cytotype exclusion musí být splněny.. Zaprvé, pyl tetraploidních jedinců je přítomen na diploidních pestících v porporci frekvence tetraploidů v populaci. Zadruhé, tetraploidní pyl musí být stejně kompetičně zdatný jako diploidní na diploidních pestících. A zatřetí, triploidní potomci z 2x-4x křížení jsou méně životaschopní než v jedinci vzniklí křížením stejných cytotypů. Proč tetraploidy nevykazují frekvenčně závislý vztah produkce semen – je pro to několik důvodů: neodhalený vztah (nepravděpodobné), zadruhé možný diploidní přenos pylu nebo je kompetice pylu na pestících méně efektivní než při recipročním intercytotypovém opylení. Dle toho tetraploidy procházejí vyšším stupněm náhodného křížení a proto ztrácí méně vajíček mezicytotypovou polinací (Husband 2000).

## 5. Význam triploidních hybridů

S jedinou výjimkou (Felber & Bever, 1997), všechny polyploidní modely mají vstupní předpoklad, že triploidi, formování  $n = 2x$  a  $n = x$  gametami, jsou letální. To odráží hluboce zakořeněnou představu, že diploidi a jejich polyploidní deriváty jsou izolovány silnými post-zygotickými bariérami (Schluter 2001). Avšak toto uchopení není úplně podporováno literaturou o divokých druzích s populacemi obsahujícími smíšené ploidie a je pravděpodobně zjednodušením.

Triploidi mohou ovlivnit založení tetraploidů za předpokladu přídatné cesty pro jejich formování (tetraploidů). Tetraploidi mohou být formování skrz škálu možných cest (Ramsey & Schemske, 1998), jedna z nich zahrnuje neredukované ( $n = 2x = 2n$ ) gamety, které obsahují somatický počet chromosomů (Bretagnolle & Thompson, 1995; Ramsey & Schemske, 1998). Obvyklé autotetraploidní formování zahrnuje spojení dvou neredukovaných gamet v jedinou buňku ( $n = 2x = 2n$ ) (Type I pathway). Protože tento mechanismus by se objevoval s pravděpodobností spojení dvou nepravděpodobných událostí, je považován za velmi vzácný v přirozených populacích.

Jinak mohou být tetraploidi produkováni ve dvou krocích skrze proces zvaný "triploidní most" - triploid bridge (Type II pathway). Tady jsou triploidi produkováni spojením  $x$  a  $2x$  gamet. V závislosti na jejich fertilitě a jejich funkčních gametách (např.  $n = x$ ,  $2x$  nebo  $3x$ ), triploidi mohou produkovat tetraploidní potomstvo skrze zpětné křížení s diploidy nebo dalšími triploidy (Husband 2004)

Ovlivňováním míry formování polyploidů, mohou triploidi zvýšit pravděpodobnost tetraploidního založení. Felberovy (1991) teoretické studie ukázaly jak současná produkce tetraploidů může vyústit ve formování dynamické rovnováhy s diploidy ve většině a tetraploidy v menšině. Navíc pokud je míra formování dostatečně vysoká, frekvence polyploidů může překročit práh, čímž překoná nevýhodu vzácného cytypu a to dovolí polyploidům rozšířit se do fixace.

Tři faktory mohou ovlivnit dopad triploidů na založení tetraploidů: míra jejich formování (nebo naopak síla triploidního bloku), jejich fitness (životaschopnost a fertilita) ve vztahu k diploidům a tetraploidům a ploidie jejich funkčních gamet. Studie triploidů produkováných křížením diploidů a tetraploidů indikuje, že triploidi mají nižší životnost a vyšší míru sterility kvůli aneuploidii; avšak jejich fitness jsou často nenulová (Ramsey & Schemske, 1998). Navíc životaschopné gamety které produkují mohou být monoploidní ( $n = x$ ), diploidní ( $n = 2x$ ) nebo neredukované ( $n = 3x$ ) (Ramsey & Schemske, 1998).

V simulaci frekvence neredukovaných gamet u diploidů nezbytná pro tetraploidní fixaci klesla pokud měli triploidi nenulovou fitness (Husband 2004).

## 6. Evoluce izolačních mechanismů mezi cytotypy různých plodných úrovní

Evoluce nenáhodného křížení způsobující prezygotickou izolaci může vyústit přímo z polyploidizace samé nebo díky selekci (jako produkce neživotaschopných hybridů.) Relativní role polyploidizace a posílení v evoluci prezygotického izolačního mechanismu se ukazuje být závislá na daném druhu a souvislostech. Četné empirické a experimentální studie hybridizačních zón u rostlinných či živočišných polyploidních, komplexů naznačují že evoluce nenáhodného křížení může být dosažená širokou paletou faktorů jako je ekologická speciace, rozdílná doba kvetení, izolace chováním a samooplození nebo vegetativní rozmnožování (Petit et al. 1999).

Selekce pro ekologickou speciaci v diploidně-tetraploidních hybridních zónách by mohla limitovat výměnu genů mezi cytotypy. V některých polyploidních komplexech byla prostorová segregace spojená s různými ekologickými nároky cytotypů (Felber-Girard 1996), což může znamenat, že jejich relativní biologická zdatnost je funkcí prostředí. Experimentální data nasvědčují tomu, že polyploidizace může zvyšovat ekologickou flexibilitu nebo kolonizační schopnosti (36) a dále pak zvýšit pravděpodobnost, že polyploidní unknou minority cytotype exclusion (Soltos et Soltin 1993; Thompson & Lumaret 1992) (např kolonizovat a založit populaci v oblastech kde diploidi zcela chybí).

### 6.1. Rozdílná doba kvetení

Výskyt odchylky doby kvetení je běžný izolační mechanismus v mnoha hybridních zónách mezi rostlinnými cytotypy (Petit et al. 1997; van Dijk et al. 1992). U dvou druhů trav, *Dactylis glomerata* a *Arrhenatherum elatius*, se vyskytovala shodná divergence kvetení v přirozených populacích i v kontrolovaném prostředí, je proto velmi pravděpodobné, že tento rys je geneticky fixovaný (Petit et al. 1997). Některé studie indikují, že spíš než polyploidizace je "posílení" (např. selekce) příčinou rozdílnosti doby kvetení. Bretagnolle a Lumaret (1995) nenašli žádnou divergenci mezi diploidy a neopolyploidy *Dactylis glomerata* získaného sexuální polyploidizací, ačkoli u diploidů a příbuzných tetraploidů data sesbíraná v přirozené hybridní zóně i u jedinců vyrůstající v kontrolovaných podmínkách potvrdila, že rozdílná doba kvetení existuje (Petit et al 1999).

Některé důkazy pro selekci posilující rozdílnost doby kvetení mezi cytotypy byly recentně pozorovány. Podmínky dovolující takovéto posílení způsobné neživotnými hybridy typu I byly studovány v isolation-by-distance modelu (Van Dijk P., Bijlsma R. 1994); rozdílná doba kvetení díky posílení se může rozvinout v hybridní zóně pokud mají cytotypy sympatrickou nebo parapatrickou distribuci.

Okamžitá evoluce podmíněného párování, jako přímá odpověď na polyploidizaci ve vztahu k mechanismům chování, může také být hlavní součástí úspěšného založení nebo koexistence druhů opylovaných hmyzem. Polyploidizace může ovlivnit atraktivitu květů pro opylovače, zdvojení chromosomů může přímo ovlivnit velikost rostlinných orgánů a obsah metabolitů. Vyšší atraktivita květů polyploidních jedinců může zvýšit jejich relativní fitness v porovnání s diploidními a následně zvýšit pravděpodobnost jejich udržení v populaci (Petit et al 1999).

## 6.2. Uniparentální reprodukce

Vývoj uniparentální reprodukce (např asexuální reprodukce nebo samooplození) může být důležitou složkou jak vzniku, tak a koexistence diploidů a polyploidů (Levin 1975; Petit et al. 1997).

9,20,26). Vývoj asexuálního rozmnožování jako přímý následek polyploidizace je náhlý proces, který může izolovat polyploidy od diploidů. Přestože je asexuální reprodukce často nebo téměř výlučně spojená s polyploidii (zvláště u živočichů), neexistuje důkaz pro vznik tohoto mechanismu za účelem zabránění reprodukčního kontaktu mezi polyploidy a jim příbuznými diploidy.

Teoretické modely ukázaly, že samooplození může zvýšit pravděpodobnost udržení polyploida v hybridizační zóně (Levin 1975; Rodriguez 1996), vývoj samooplození však omezují následky inbreedingu na fitness (Felber & Bever, 1997). Experimentální studie neukazují jasný vztah mezi inbrední depresí, mírou samooplození a ploidií (19,22,43,44). Míra selfingu byla vyšší u diploidů i autetraploidů u *Arrhenatherum elatius* v hybridizační zóně v porovnání s alopatickými populacemi, což naznačuje "posílení" samooplozením v kontaktní zóně. Avšak takovéto rozdíly v rámci hybridizačních zón nebyly pozorovány u diploidů a tetraploidů *Plantago media* (Plantaginaceae) (Van Dijk P., Bijlsma R. 1994).

## 7. Reprodukční bariéry

Existence postzygotické reprodukční bariéry může vytvářet selekční tlak na vznik prezygotických reprodukčních bariér. Jestliže určitý mutant získá schopnost rozpoznávat, zda jeho potenciální pohlavní partner je s ním reprodukčně kompatibilní, či nikoli, a dokáže se přednostně rozmnožovat s kompatibilními jedinci, získá okamžitě značnou selekční výhodu oproti ostatním členům populace. Model posílení (reinforcement model) reprodukčních bariér prostřednictvím takové selekce je často úspěšně aplikován na vysvětlení procesů probíhajících při sekundárním střetu dvou populací, které se delší dobu vyvíjeli odděleně a mezi jejichž příslušníky vznikly alespoň částečně postzygotické reprodukčně-izolační bariéry (Butlin & Tregenza 1997). Jestliže v těchto populacích existuje genetická variabilita v preferenci partnerů, může mechanismus posílení rychle dokončit vytvoření mezidruhových bariér. Menší účinnost má uvedený mechanismus v případě speciací, ke kterým by mělo docházet od samého počátku sympatricky. V těchto případech je biologická zdatnost méně početné formy již sama o sobě nižší než zdatnost formy početnější, neboť její příslušníci se častěji setkávají právě s geneticky nekompatibilními pohlavními partnery. (Flegr 2005)



## 8. Závěr

Polyploidní evoluce byla zkoumána v mnoha teoretických modelech, všechny hodnotili osud autotetraploidů kteří vznikly v populacích jejich diploidních předků (Levin, 1975; Felber, 1991; Rodriguez, 1996). Nejúplnější modely zahrnují mechanismy formování tetraploidů splynutím neredukovaných ( $n = 2n$ ) gamet, stejně jako zvážení faktorů ovlivňujících založení diploidů a tetraploidů, jako jejich životaschopnost a fertilitu.

Nově vznikající polyploid se musí vyrovnávat s převahou diploidů v původní populaci a procesy z toho vyplývajícími. dynamika smíšených populací ovládaná frekvenčně závislými procesy nazývanými minority cytotype disadvantage, ve kterých vzácnější ploidie (diploid nebo tetraploid) zakusí značné nevýhody (Levin, 1975; Felber, 1991). Tato snížená fitness je důsledkem vysoké proporce hybridního křížení jemuž je vystaven vzácnější cytotyp a silné genetické inkompatibility mezi diploidy a polyploidy (Levin, 1975).

Zdá se, že klíčovou roli v udržení a rozšíření se polyploida v populaci hrají nejen mechanismy speciace jako např. vznik prezygotických reprodukčních bariér, ale též alespoň částečně životaschopní triploidi, kteří poskytují triploidní "most" čímž vzyšují pravděpodobnost udržení tetraploidních jedinců v populaci.

Ačkoli bylo již mnoho zákonitostí ohaleno, ještě stále se otvírá široké pole možností dalšího výzkumu, zejména při bližším testování zatím jen teoretických hypotéz a procesy zahrnující alopolyploidy.

## 9. Literatura

- Baack E.J. (2005): Ecological factors influencing tetraploid establishment in snow buttercups (*Ranunculus adoneus*, Ranunculaceae): minority cytotype exclusion and barriers to triploid formation. – *Am. J. Bot.* 92(11): 1827-1835.
- Barton N.H. & Hewitt G.M. (1989): Adaptation, speciation and hybrid zones. – *Nature* 341, 497-503.
- Bretagnolle F. & Lumaret R. (1995): Bilateral polyploidization in *Dactylis glomerata*, L. ssp. *Lusitanica*: occurrence, morphological and genetic characteristics of first polyploids. – *Euphytica* 84, 197-207.
- Butlin R.K., Tregenza T. (1997): In speciation no accident? – *Nature* 387, 551-553.
- Felber F. 1991. Establishment of a tetraploid cytotype in a diploid population: effect of relative fitness of the cytotypes. *Journal of Evolutionary Biology* 4: 195–207.
- Felber F, Bever JD. 1997. Effect of triploid fitness on the coexistence of diploids and tetraploids. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 95–106.
- Felber-Girard M., Felber F. & Buttler A. (1996): Habitat differentiation in a narrow hybrid zone between diploid and tetraploid *Anthoxanthum alpinum*. - *New Phytol.* 133: 531-540.
- Flegr J. (2005): *Evoluční biologie*. – Academia, Praha.
- Grant V. (1971): *Plant speciation*. - Columbia, New York.
- Husband B. C. (2000): Constraints on polyploid evolution: a test of the minority cytotype exclusion principle. – *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267: 217-223.
- Husband B. (2004): The role of triploid hybrids in the evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations. - *Biological Journal of the Linnean Society*, 2004, 82, 537–546.
- Levin DA. 1975. Minority cytotype exclusion in local plant populations. *Taxon* 24: 35–43.
- Levin DA. (1983): Polyploidy and Novelty in Flowering Plants. – *American Naturalist* 122 (1): 1-25.
- Masterson J. (1994): Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms. – *Science* 264: 421-423.
- Menken S.B.J., Smit E. & Den Nijs H.C.M. (1995): Genetical population structure in plants: gene flow between diploid sexual and triploid asexual dandelions (*Taraxacum* section *ruderalia*). – *Evolution* 49. 1108-1118.
- Petit C., Bretagnolle F. & Felber F. (1999): Evolutionary consequences of diploid-polyploid hybrid zones in wild species. – *Trends Ecol. Evol.* 14(8): 306-311.
- Petit C. & Thompson J.D. (1997) : Variation in phenotypic response to light availability among diploid and tetraploid populations of perennial grass *Arrhenatherum elatius*. – *J. Ecol.* 85, 657-677.

- Ramsey J. & Schemske D. W. (1998): Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 467-501.
- Rieseberg L.H. (1996): Role of gene interactions in hybrid speciation: evidence for ancient and experimental hybrids. – *Science* 272, 741-745.
- Rieseberg L.H. (1997): Hybrid origin of plant species. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 359-389.
- Rodriguez DJ. 1996. A model for the establishment of polyploidy in plants. *American Naturalist* 147: 33–46.
- Schluter D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 372–380.
- Soltis D. E., Soltis P. S. & Tate J. A. (2003): Advances in the study of polyploidy since Plant speciation. – *New Phytol.* 161: 173-191.
- Soltis D.E. & Soltis P.S. (1993): Molecular data and the dynamic nature of polyploidy. – *Crit. Rev. Plant Sci.* 12, 243-273.
- Soltis D.E. & Rieseberg L.H. (1986): Autopolyploidy in *Tolmeia menziesii* (Saxifragaceae): genetics insights from enzyme electrophoresis. – *Am. J. Bot.* 73, 310-318.
- Thompson J.N. et al. (1997): Plant polyploidy and insect/ plant interactions. – *Am. Nat.* 150, 730-743.
- Thompson J.D. & Lumaret R. (1992): The evolutionary dynamics of polyploid plants: origins, establishment and persistence. – *Trends Ecol. Evol.* 7, 302-307.
- Van Dijk P. & Bakx-Schotman T. (1997): Chloroplast DNA phylogeography and cytotype geography in autopolyploid *Plantago media*. – *Mol. Ecol.* 6, 345-352.
- Van Dijk P., Bijlsma R. (1994): Simulations of flowering time displacement between two cytotypes that form inviable hybrids. – *Heredity* 72, 522-535.
- Van Dijk P., Hartog M. & Van Delden W. (1992): Single cytotype areas in autopolyploid *Plantago media* L. – *Biol. J. Linn. Soc.* 46: 315-331.
- Wolfe K.H. (2001): Yesterday's polyploids and the mystery of diploidization. *Nat. Rev. Genet.* 2, 333-341.