

Proměnlivost a evoluce rostlin

Petr Smýkal

Katedra botaniky, PřF UPOL

2013/14

Polyploidie a vznik nových druhů

Pires et al. 2004. American Journal of Botany 91, 1022

T. dubius
 $2n=12$



T. miscellus
 $2n=24$



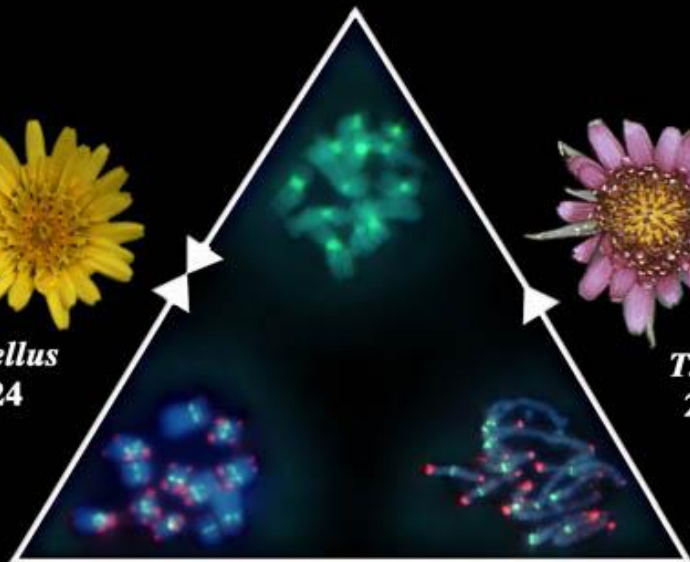
T. mirus
 $2n=24$



T. pratensis
 $2n=12$



T. porrifolius
 $2n=12$



Diploidní druhy

$2n = 2X = 12$

evropské druhy
zavlečené do Severní
Ameriky

T. dubius, *T. pratensis*,
a *T. porrifolius*

Owby (1950) první
pozorování hybridů v
oblasti Palouse států
Washington a Idaho

F1 hybridi jsou sterilní

Ale tetraploidní hybridi
 $2n = 4x = 24$
jsou fertilní a
reprodukčně izolovaní
od rodičovských druhů

Vznik vícenásobně

Molecular cytogenetic analysis of recently evolved *Tragopogon* (Asteraceae) allopolyploids reveal a karyotype that is additive of the diploid progenitors

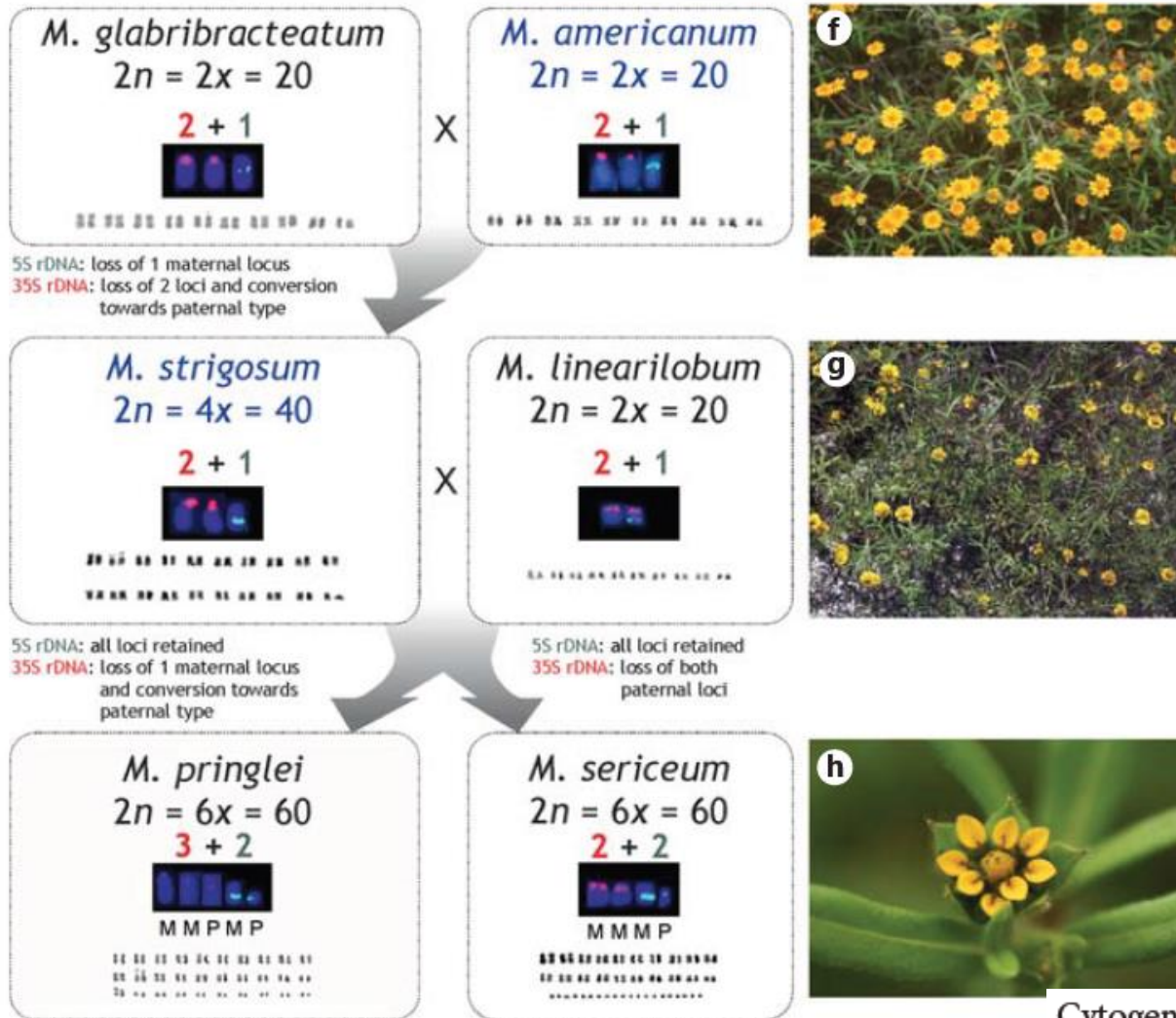
Pires et al. *Am. J. Bot.* July 2004 vol. 91 no. 7 1022-1035

Species	Collection number	Locality	4C DNA amount ± SD (pg)	TGP7, TPRMBO and TRS	18–26S and 5S
<i>T. dubius</i>	2613	Pullman, WA	10.83 ± 0.65 11.76 ± 0.79	X	X
<i>T. dubius</i>	2614	Rosalia, WA	10.80 ± 0.96		
<i>T. dubius</i>	2615	Spokane, WA	na	X	X
<i>T. porrifolius</i>	2612	Potlatch, ID	13.17 ± 0.83	TRS only	X
<i>T. porrifolius</i>	2611	Pullman, WA	12.50 ± 1.21	X	5S only
<i>T. porrifolius</i>	2607	Troy, ID	na	X	18S only
<i>T. pratensis</i>	2598	Colton, WA	11.59 ± 1.13	X	X
<i>T. pratensis</i>	2608	Moscow, ID	12.44 ± 0.87	X	X
<i>T. pratensis</i>	2609	Spangle, WA	11.08 ± 0.60	X	
<i>T. mirus</i>	2601	Finch's Pullman, WA	24.33 ± 1.26 24.32 ± 1.41 25.11 ± 1.75		X
<i>T. mirus</i>	2603	Rosalia, WA	20.90 ± 1.23 24.93 ± 1.55 25.64 ± 1.44	X	5S only
<i>T. mirus</i>	2602	Palouse, WA	na		X
<i>T. miscellus</i>	2604	Moscow, ID	20.30 ± 1.50	X	18S only
<i>T. miscellus</i>	2605	Pullman, WA	20.99 ± 1.14		X
<i>T. miscellus</i>	2606	Spangle, WA	21.76 ± 0.87	X	5S only

Melampodium (Asteraceae)

Hybridizace stejných rodičovských druhů často vede k odlišným hybridům

e



pojem „polyploidní“ poprvé použil **Strasburger E. (1908)** pro označení rostliny s větším než diploidním počtem chromosomových sádek
(*Strasburger, E.; Noll, F.; Schenck, H.; Karsten, G. 1908. A Textbook of botany, a translation by W. H. Lang of Lehrbuch der Botanik für Hochschulen. Macmillan, London.*)

Winckler (1916)

Vegetativní roubování a chiméry *Solanum nigrum* – regenerovaný kalus byl tetraploidní

Winge (1917) byl pravděpodobně první kdo odhalil rozdíl mezi prostým zdvojením chromosomové sady jednoho jedince a hybridizací spojenou s polyploidizací.

tetraploidi u *Oenothera lamarckiana* a amphidiploidi u *Nicotiana*
Studoval karyotyp *Chenopodium* a *Chrysanthemum* – násobky základního počtu; navrhl také že zdvojení chromosomů obnoví fertilitu hybridů

Zavedení kolchicinové metody zdvojení počtu chromosomů **Blakeslee and Avery (1937)**

Typy polyploidie

Podle konkrétního počtu chromozomových sad se polyploidie označuje jako **triploidie (3)**, **tetraploidie (4)**, **hexaploidie (6)**, **oktaploidie (8)**, **dekaploidie (10)** a podobně.

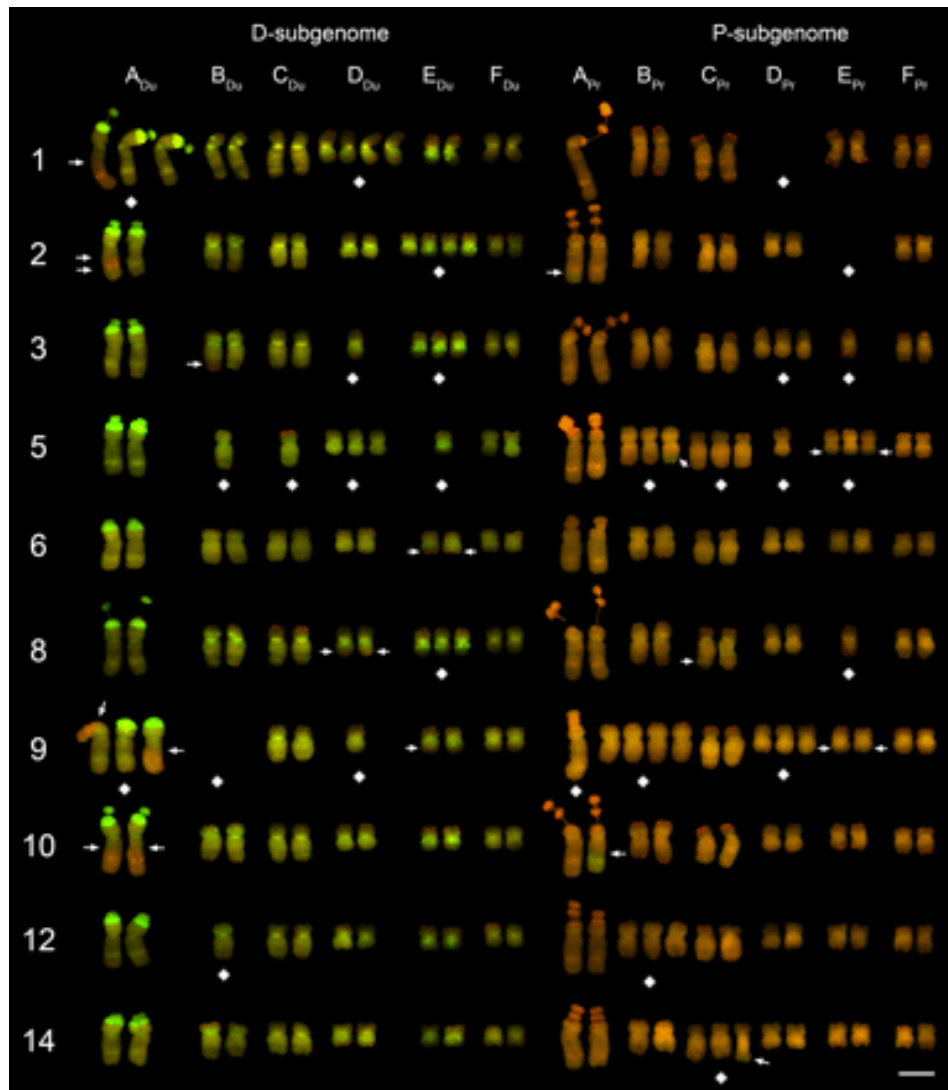
Dále se rozlišuje, zda tyto sady pochází od jednoho druhu, nebo od dvou a více druhů:

autopolyploidie – znásobení chromozomových sad u jednoho druhu; (produkty intraspecifické polyploidizace)

alopolyploidie – znásobení počtu chromozomových sad, ale ty pochází od dvou a více druhů; (produkty interspecifické polyploidizace)
(Kihara & Ono 1926)

Pozn.

*člověk - polyploidní buňky syntitiotrofoblastu, jaterní buňky, megakaryocyty, osteoklasty.
Krytosemenné rostliny – endosperm ($3n$), endoreduplikace -hlízky bobovitých až $4n$,
dělohy $4n-8n$*



Mitotic karyotypes of 10 *T. miscellus* individuals from Oakesdale, WA.

GISH was carried out with total genomic DNA probes of *T. dubius* (green) and *T. pratensis* (red).

Arrows indicate the positions of translocation breakpoints.

Diamond symbols are below aneuploid chromosomes (i.e., those that are not disomic).

(Scale bar: 5 μm.)

Monoploidní číslo (x) udává počet chromozomů v jedné sadě. Je stejné pro každou buňku v určitém organismu. *U člověka platí $x=23$.*

Euploidie znamená, že se v dané buňce nachází celočíselný násobek monoploidního čísla. *Lidské buňky jsou euploidní, protože obsahují zpravidla 46 chromozomů (tedy 2×23). Stejně tak člověk s 69 chromozomy by byl považován za euploidního.*

Aneuploidie je opakem euploidie. Znamená, že v jádře chybí nebo přebývá chromozom (zpravidla 1).

Podle počtu kopií chromozomu se používají pojmy **trisomie** (1 chromozom navíc) nebo **monosomie** (o 1 chromozom méně).

Pozn.

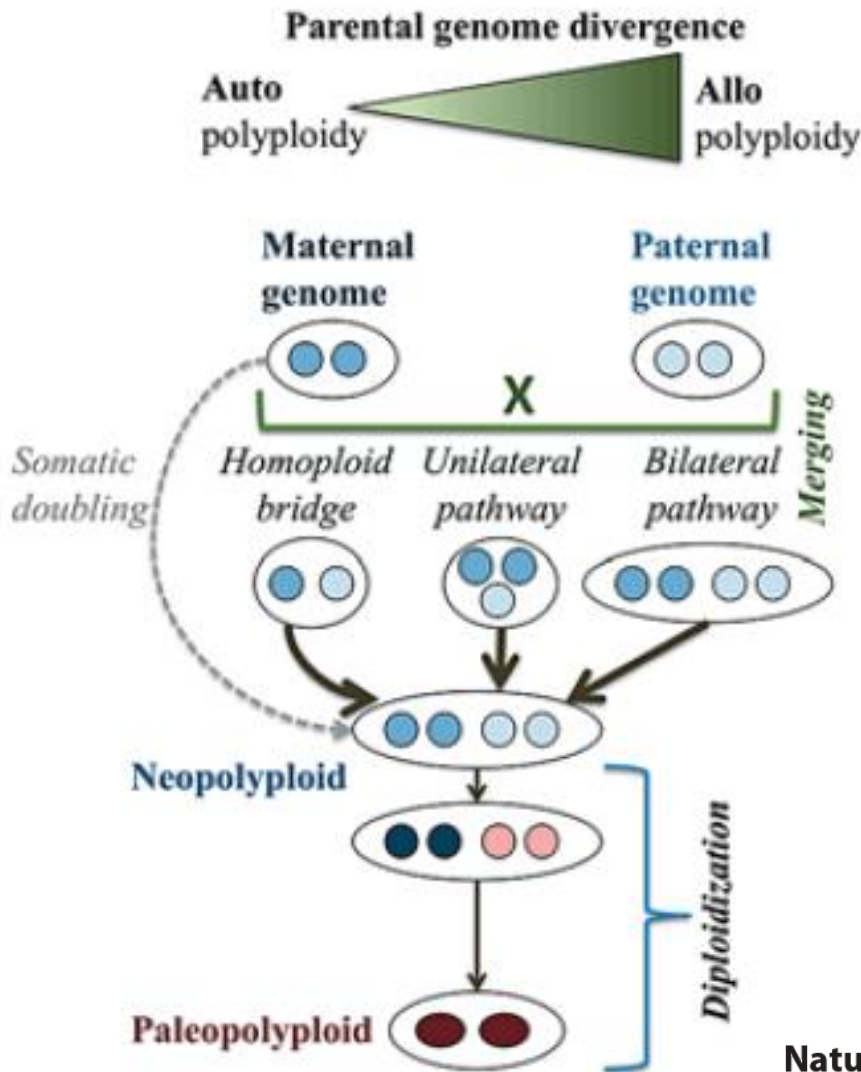
*Kaprada Ophioglossum coriaceum ($2n = 360$) nebo *O. reticulatum* ($2n = 1440$).*

Krytosemenné rostliny $2n = 4$ až 500

jednoděložné $2n = 6$ až 226

Symbol „ $2n$ “ označuje neredukované diplofázické nebo také zygotické chromosomové číslo. „ n “ je označení pro meioticky redukované haplofázický počet chromosomů

Mechanismy vzniku polyploidie



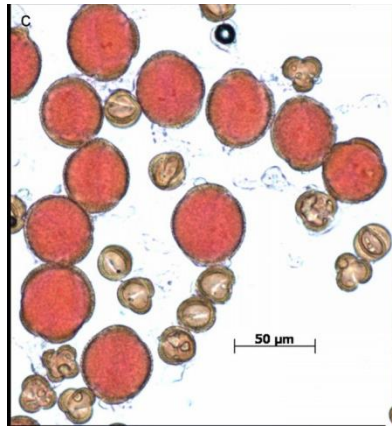
Tayale and Parisod, Cytogenet Genome Res 140: 2013

Natural Pathways to Polyploidy and Consequences for Genome Organization and Genome Size

Neredukované gamety a triploidní most

Průměrná frekvence tvorby neredukovaných gamet je odhadována na 0,56 % u diploidů a na 27,52 % u allopolyploidů.

Neredukované mohou být oba typy gamet, tj. vajíčka i pylová zrna.



Unilateral polyploidization
(Harlan and De Wet 1975)

V rámci druhu však existuje variabilita, ovlivněná i prostředím.

Trifolium pratense ($2n = 14$ a 28) se produkce $2n$ pylu pohybuje v rozmezí 1% až 84 % (Parrott & Smith 1984).

Jsou známy případy, kdy se jejich produkce zvýšila vlivem působení nízkých teplot, nutričního stresu nebo následkem napadení parazitem. Stejně tak může být frekvence neredukovaných gamet pod genetickou kontrolou (Levin 2002).

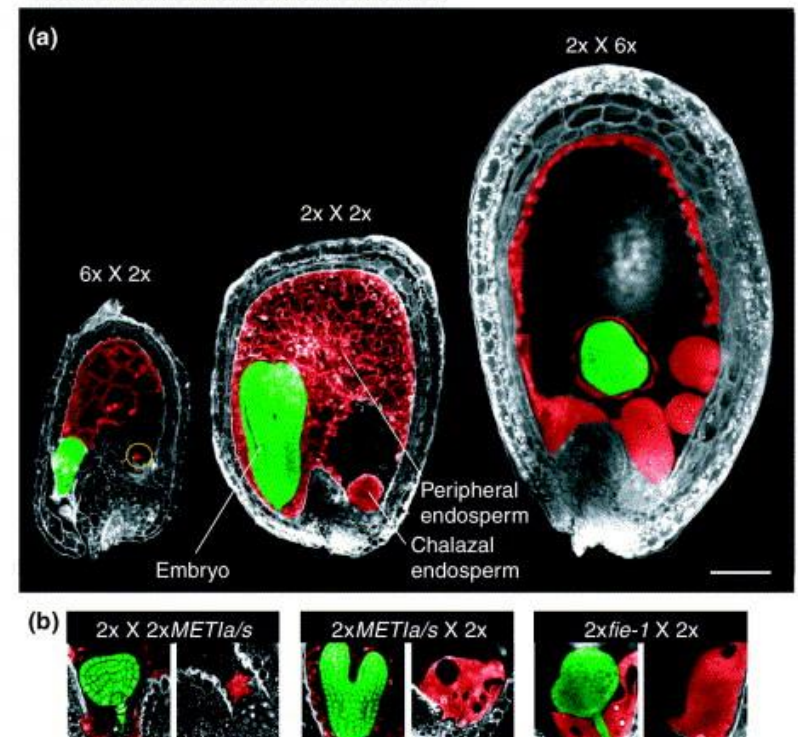
Obecně je produkce životaschopných triploidů považována za vzácnou událost, neboť semena vzniklá fúzí n a $2n$ gamet jsou ve většině případů abortována. Příčinou je pravděpodobně porucha ve vyvoji endospermu. Tento jev je často popisován jako tzv. **“triploidni blok”** (Marks 1966).

Lin (1984) u kukuřice popisuje vývoj endospermu s různou úrovní ploidie ($2x - 9x$).

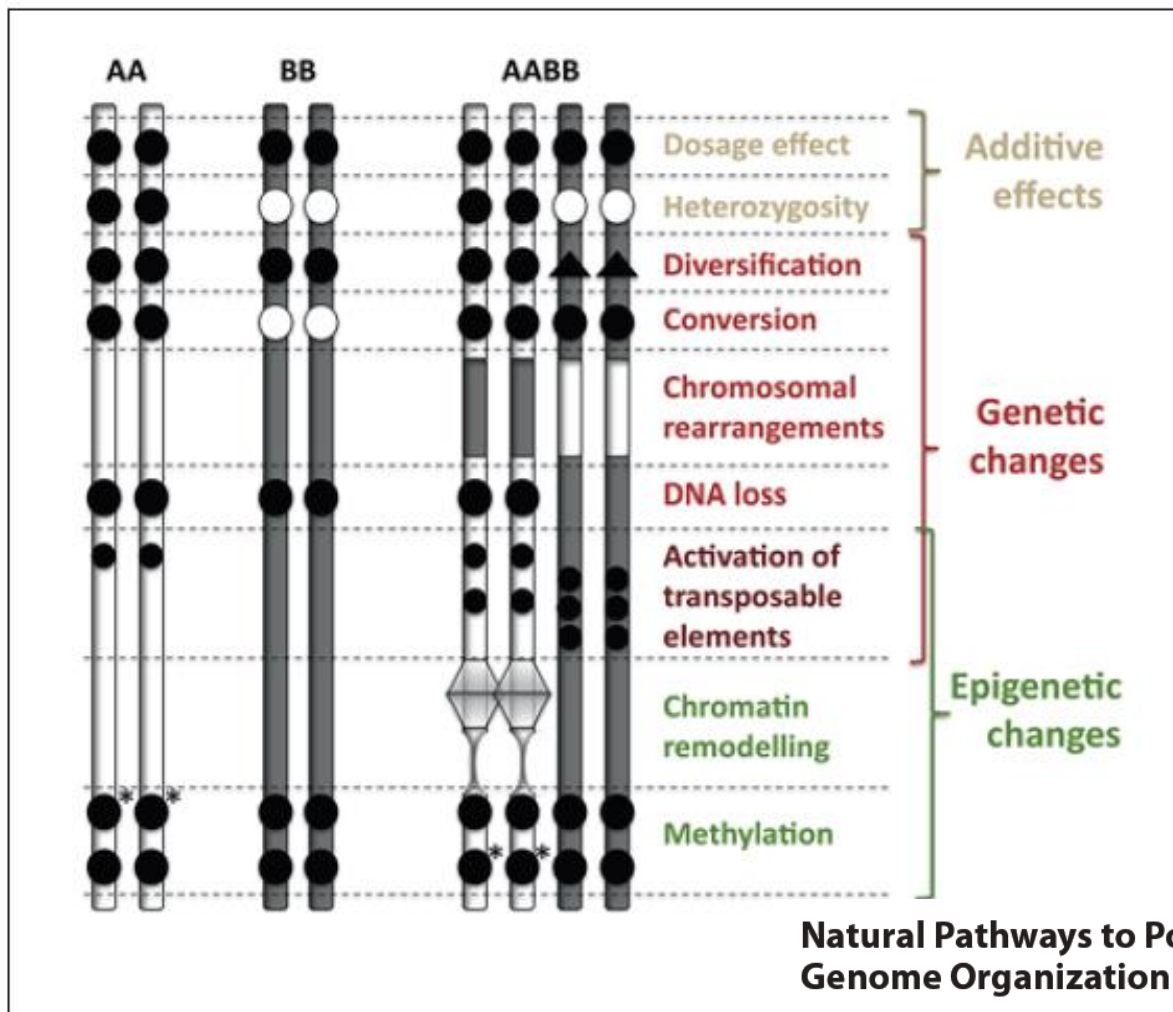
Zavěr: normální vývoj pouze v případě, když je triploidního nebo tetraploidního charakteru. V ostatních případech je endosperm abortován.

poměr mezi davkou maternálního a paternálního genomu 2 : 1.

Parentalni imprinting společně s nestejným příspěvkem genů od samčího rodiče vede k odlišným hladinám genové exprese v endospermu. Změna v davce maternálního a paternálního genomu způsobí porušení rovnováhy v počtu aktivních kopií imprintovaných genů.



Změny genomu po polyploidizaci



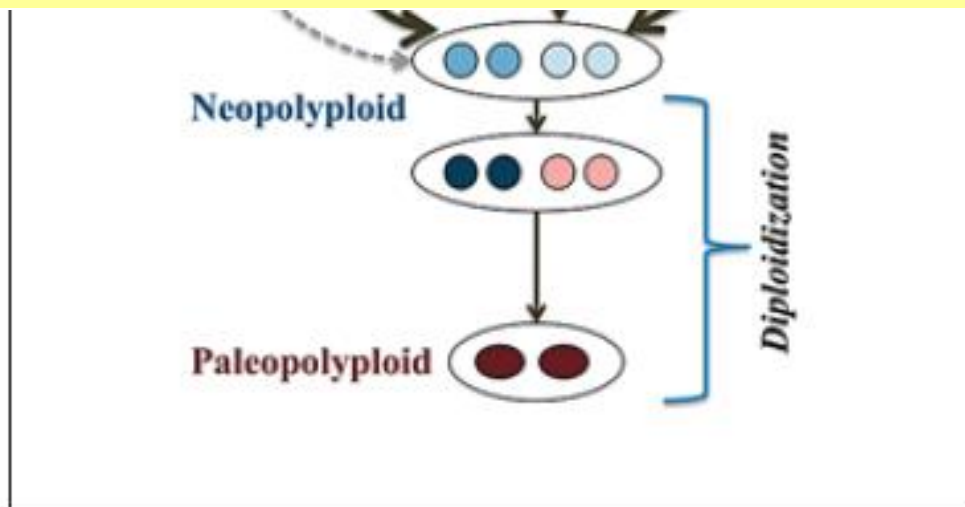
Natural Pathways to Polyploidy and Consequences for Genome Organization and Genome Size

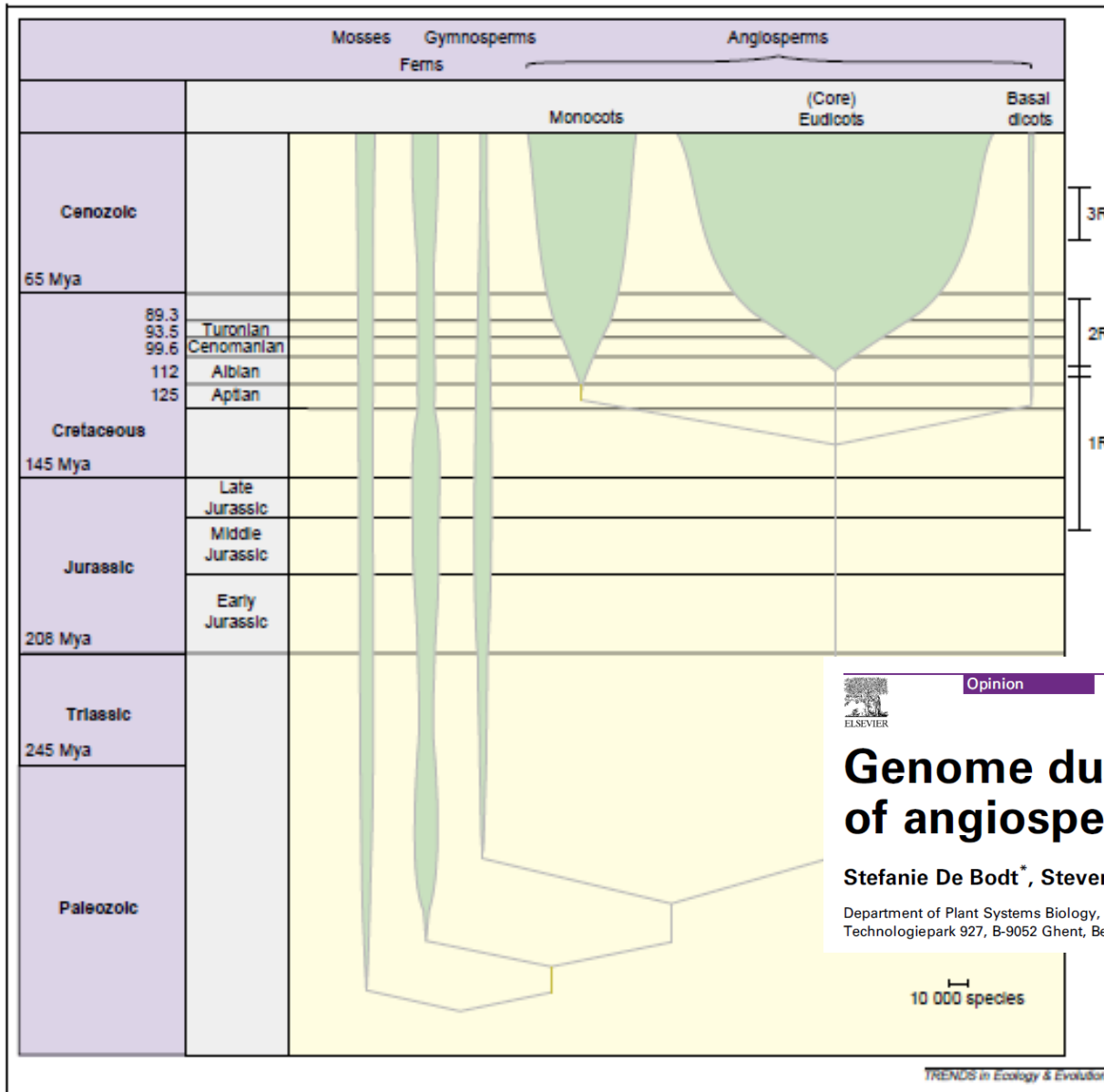
Polyploidii lze dělit i dle časového horizontu

Paleopolyploidie a neopolyploidie (Hilu 1993)

paleopolyploidní druhy :

ve své evoluční historii prošly polyploidizací, ale dnes se jeví jako diploidní; dnes je taková událost známa v evoluční historii většiny organismů včetně člověka.





3R

po oddělení Brassicales a Malvales

24 – 40 Mya (Blanc et al.)

2R

po oddělení jedno/dvou-
děložných

100 - 220 Mya

1R

naho-/krytosemenné



Opinion

TRENDS in Ecology and Evolution Vol.20 No.11 November 2005

Full text provided by www.s
SCIENCE @

Genome duplication and the origin of angiosperms

Stefanie De Bodt*, Steven Maere* and Yves Van de Peer

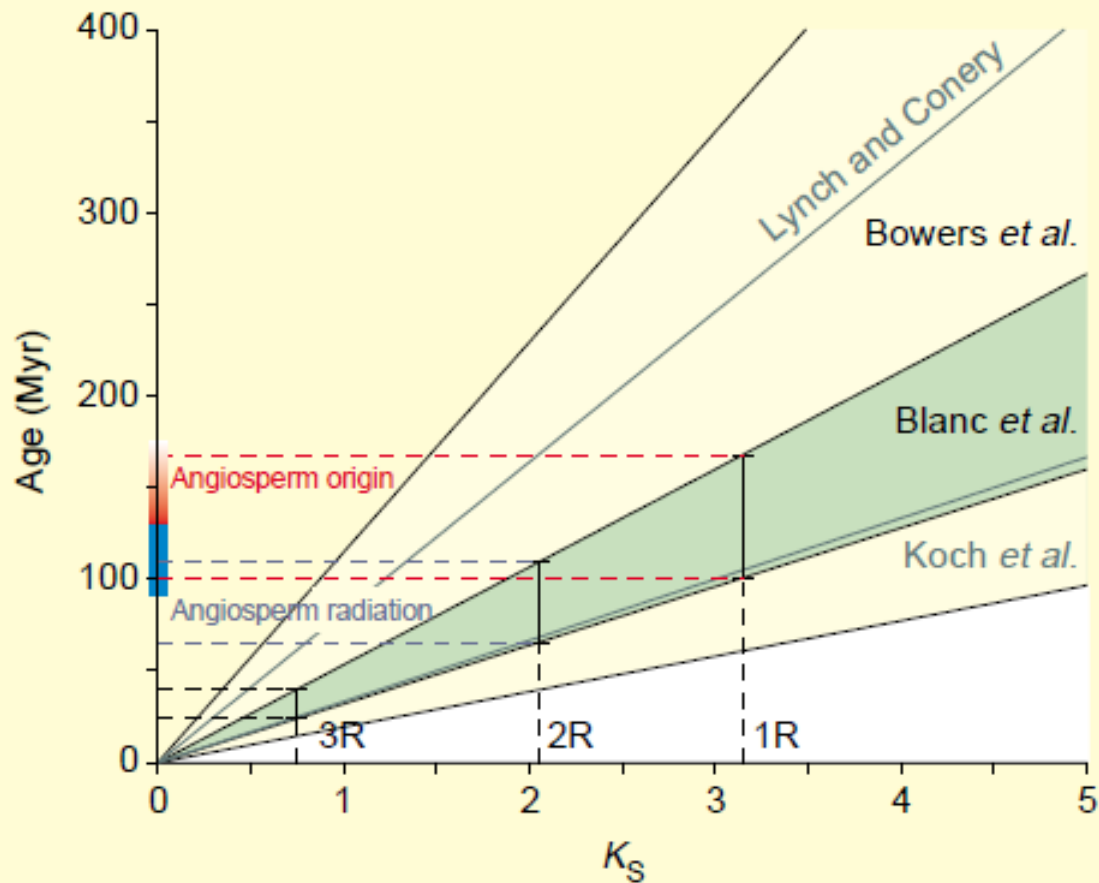
Department of Plant Systems Biology, Flanders Interuniversity Institute for Biotechnology (VIB), Ghent University, Technologiepark 927, B-9052 Ghent, Belgium

10 000 species

TRENDS in Ecology & Evolution

Figure 1. Simplified view of the rise and diversification of the mosses, ferns, gymnosperms and angiosperms, as inferred from fossil data [10,74]. "Basal dicots" refers to the primitive dicotyledons, such as the magnoliids, whereas (core) eudicots refers to the monophyletic grouping of the other dicotyledonous plant families. The three whole-genome duplication events (1R, 2R and 3R), for which evidence can be found in the *Arabidopsis* genome, are also indicated.

Časování genomové duplikace



TRENDS in Ecology & Evolution

3R

po oddělení Brassicales a
Malvales

24 – 40 Mya (Blanc et al.)

2R

po oddělení jedno/dvou-
děložných

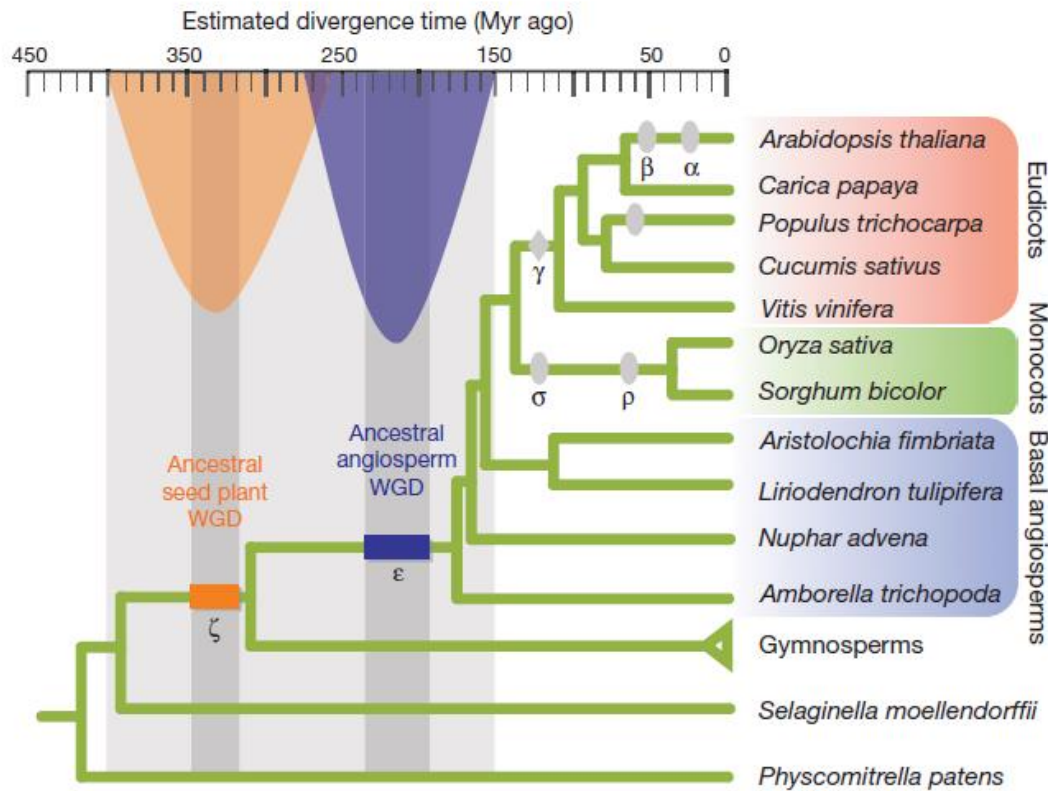
100 - 220 Mya

1R

naho-/krytosemenné

Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms

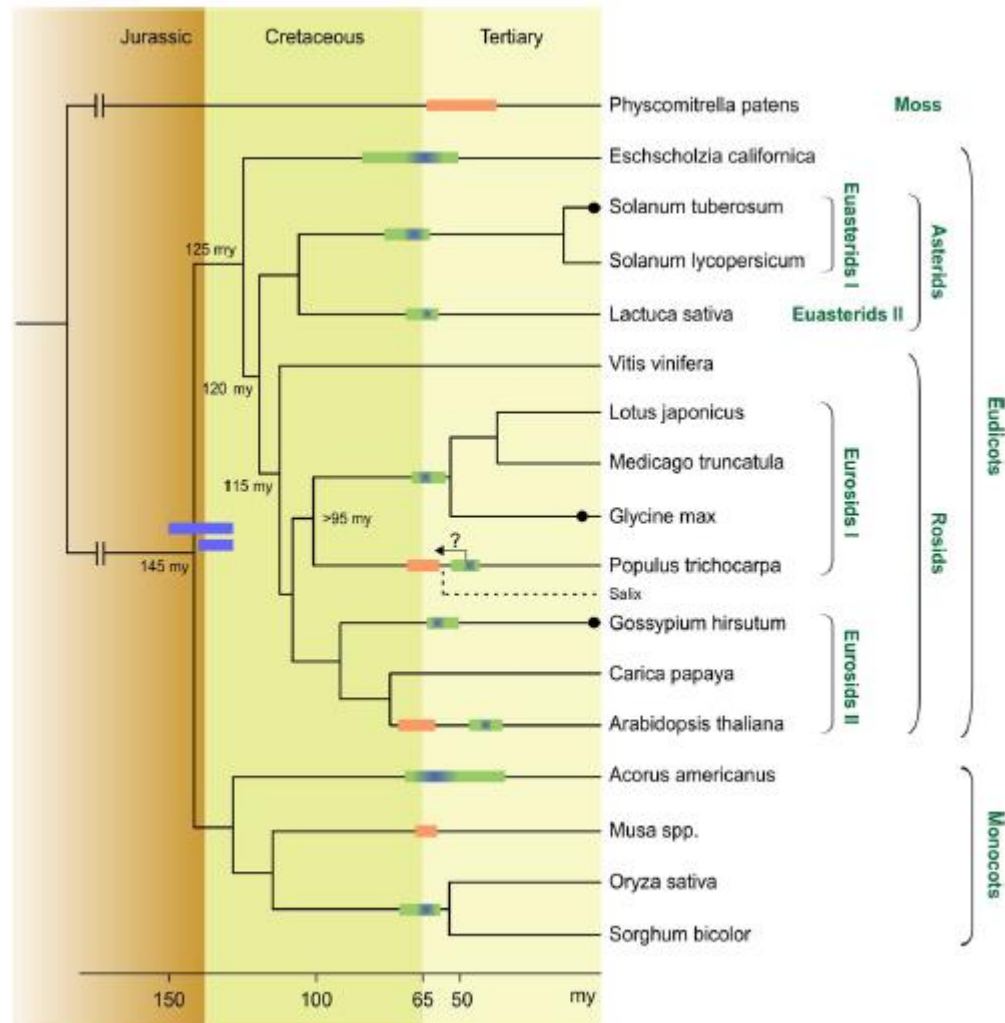
Jiao et al. Nature 473: 97–100, 2011

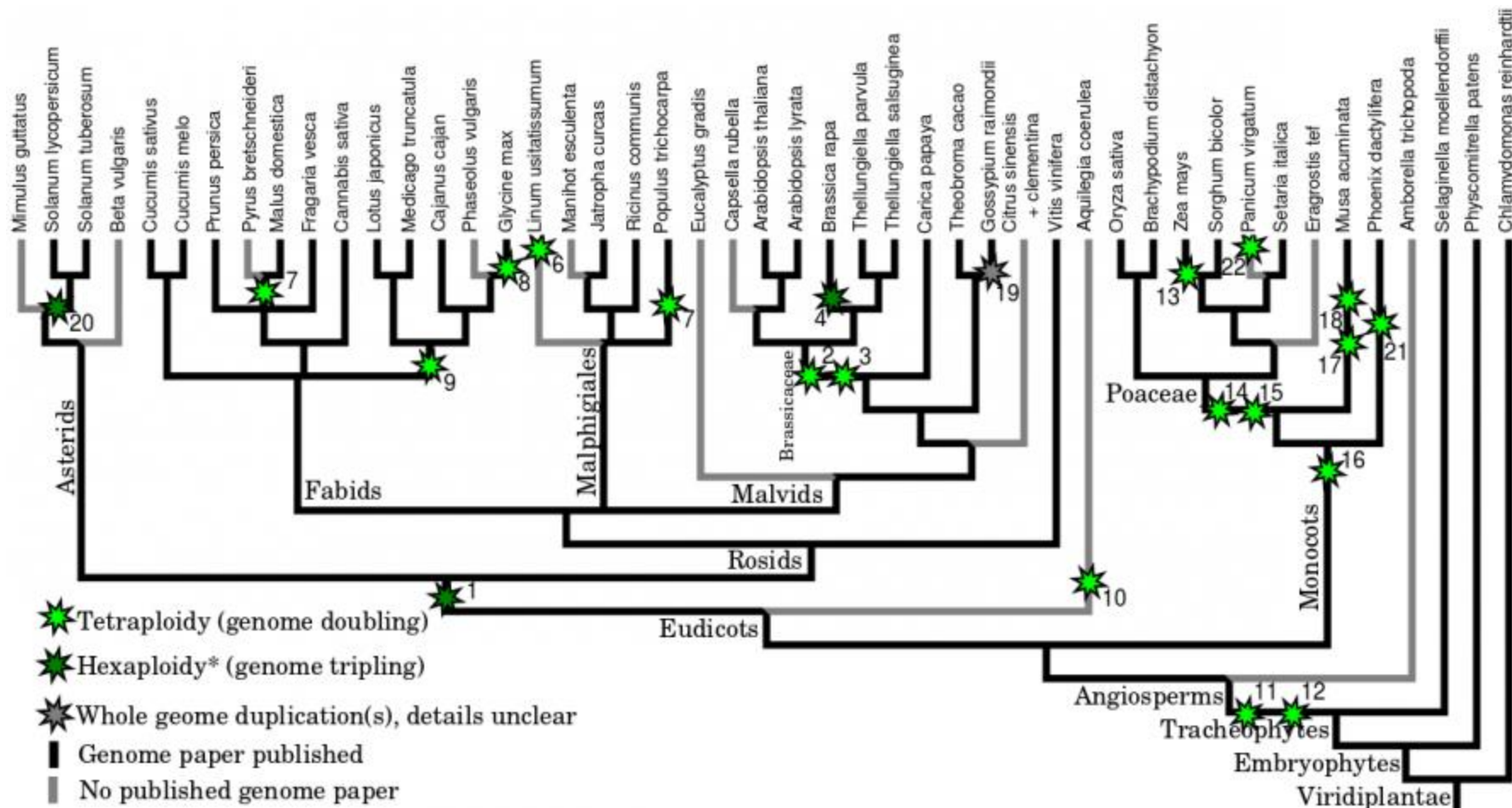


Plants with double genomes might have had a better chance to survive the Cretaceous–Tertiary extinction event

Jeffrey A. Fawcett^{a,b,1}, Steven Maere^{a,b,1}, and Yves Van de Peer^{a,b,2}

PNAS | April 7, 2009 | vol. 106 | no. 14 | 5737–5742





The fate of duplicated genes in a polyploid plant genome

Anne Roulin^{1,2}, Paul L. Auer^{3,4,†}, Marc Libault^{5,6,†}, Jessica Schlueter^{1,7,†}, Andrew Farmer⁸, Greg May⁸, Gary Stacey⁵, Rebecca W. Doerge³ and Scott A. Jackson^{1,*}

Glycine max – WGD před 13 a 59 milióny lety, 75% genů – násobné genové rodiny
Největší rozdíl v transkripčních faktorech a genech pro ribosomální proteiny
Jen málo neo-funkcionalizovaných genů

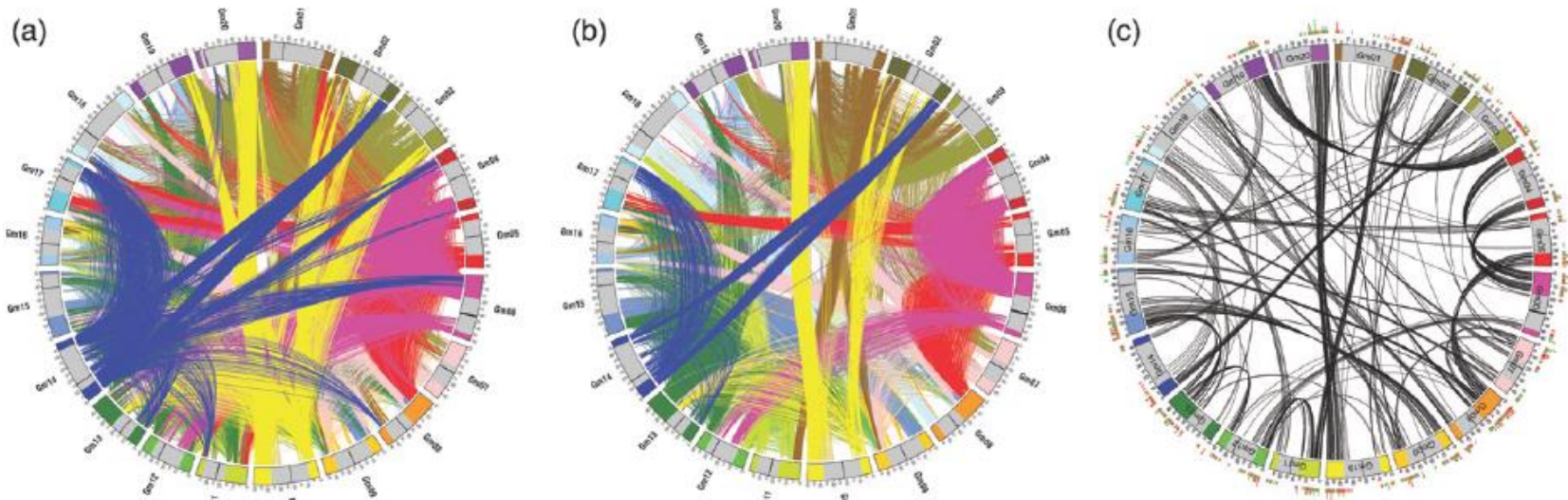


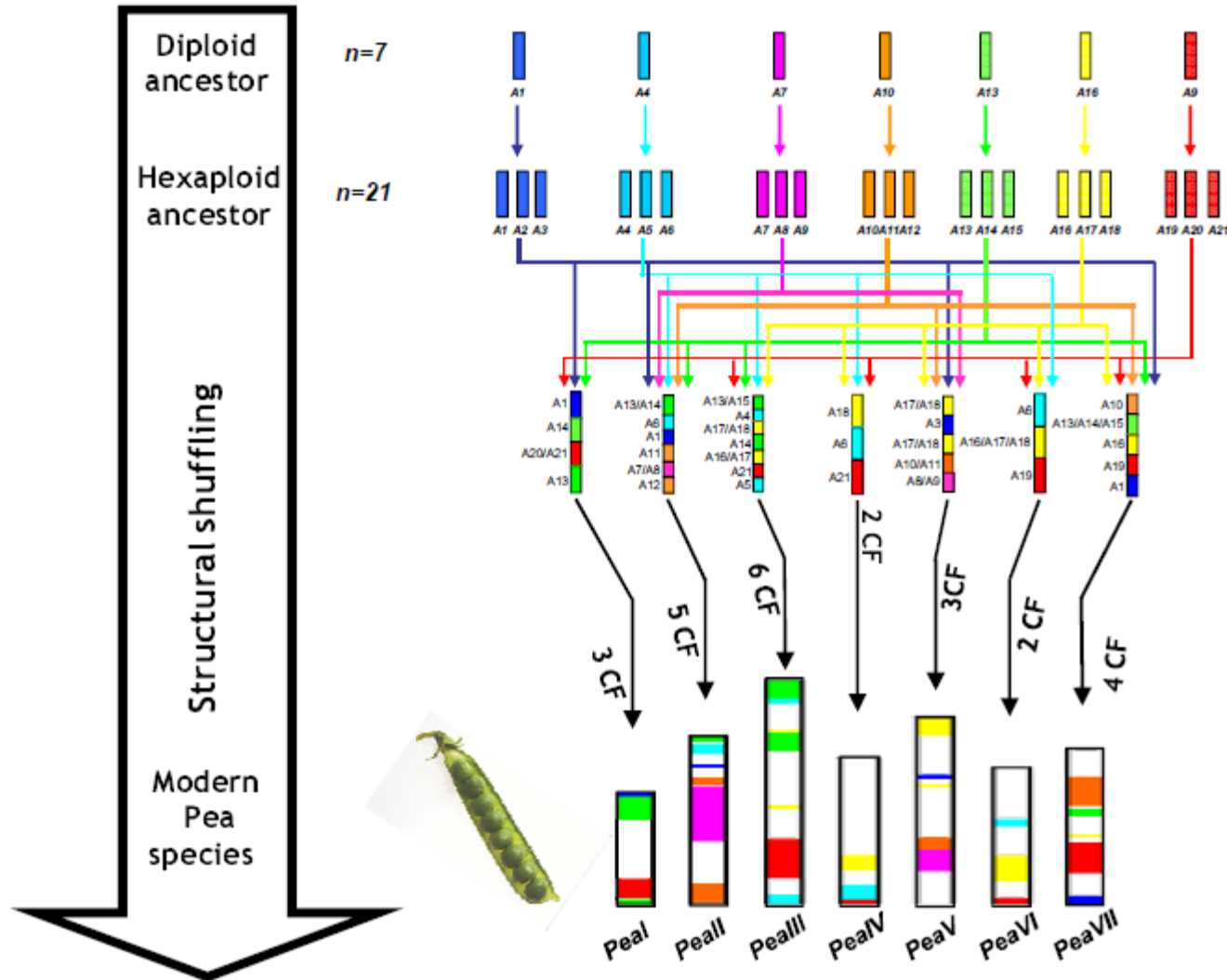
Figure 1. Homeologous relationships between the 20 soybean chromosomes.

Homeologous relationships based on

(a) the 17 547 gene pairs, (b) the 8910 strictly duplicate gene pairs, and

(c) the 611 gene pairs over- or under-expressed in the same direction in the seven tissues. Red and green lines in front of genes (outside the circle) indicate whether the gene is over or under-expressed, respectively.

Ancestral genome – polyploidization - reorganization



Index to Plant Chromosome Numbers (IPCN)

<http://www.tropicos.org/Project/IPCN>

Names 1,263,718 Specimens 4,109,014
Images 210,242, Publications 48,319
References 126,590, Common Names 58,518

Největší počet chromozómů

Kapradina *Ophioglossum reticulatum*

1440

Nejmenší ($2n=4$)

Zingeria biebersteiniana (Pooideae)

Colpodium versicolor (Pooideae)

Haplopappus gracilis Compositae)

Brachycome dichromosomatica (Compositae)

Ornitogalum tenuifolium (Hyacinthaceae)



Plant DNA C-values Database

(release 5.0, December 2010)

MD Bennett and IJ Leitch

News

Release of new data for over 1800 species not previously listed. [More details](#)

**Plant C-
values**



**Angiosperm C-
values**



**Gymnosperm C-
values**



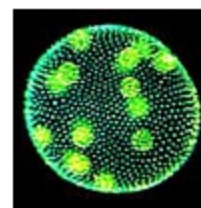
**Pteridophyte C-
values**



**Bryophyte C-
values**



**Algal C-
values**



The DNA amount in the unreplicated gametic nucleus of an organism is referred to as its C-value, irrespective of the ploidy level of the taxon. The Plant DNA C-values Database currently contains data for

Plant C-values

[Home](#)

[Introduction](#)

[Search](#)

► [Plant C-values](#)

► [Angiosperm C-values](#)

► [Gymnosperm C-values](#)

► [Pteridophyte C-values](#)

► [Bryophyte C-values](#)

► [Algal C-values](#)

[Search help](#)

[Submit a new C-value](#)

[Updates and releases](#)

[Contacts](#)

Cvalues database



Query the RBG Kew Angiosperm DNA C-values database

Citation: Bennett MD, Leitch IJ. 2010. Angiosperm DNA C-values database (release 7.0, Dec. 2010)
<http://www.kew.org/cvalues/>

E-mail (required)

Select Output Fields

☐ Family (☐ Traditional ☒ APG)	☒ Genus	☒ Species	☐ Authority
☐ Chromosome number (2n)	☐ Ploidy level (x)	☐ Estimation method	☐ Voucher
C-value 1C (pg) v	☐ Angiosperm Group	☐ Life Cycle	
☒ Original Reference	Search for Prime Estimates v		

Select Conditions

Family	(☐ Traditional ☒ APG)		
Genus	Lathyrus		
Species			
Authority			
DNA range from	to		
Chromosome number from	to	Estimation method	All Methods v
Ploidy level from	to	Voucher	☐ Yes ☐ No ☒ Either

Genus	Species	1C (pg)	Original Reference	Paper
Lathyrus	miniatus	3.43	Narayan, 1982 (Ref. 113)	1982
Lathyrus	angulatus	4.48	Evans et al., 1972 (Ref. 7)	1972
Lathyrus	amphicarpos	4.75	Bennett and Smith, 1976 (Ref. 2)	1976
Lathyrus	ciliolatus	4.93	Callimassia and Bennett, 1992 (Ref. 269-H)	1992
Lathyrus	basalticus	5.10	Nandini et al., 1997 (Ref. 319)	1997
Lathyrus	setifolius	5.18	Bennett and Smith, 1976 (Ref. 2)	1976
Lathyrus	inconspicuus	5.20	Bennett and Smith, 1976 (Ref. 2)	1976
Lathyrus	gorgoni	5.75	Nandini et al., 1997 (Ref. 319)	1997
Lathyrus	clymenum	6.00	Bennett and Smith, 1976 (Ref. 2)	1976
Lathyrus	armenius	6.03	Callimassia and Bennett, 1992 (Ref. 269-H)	1992
Lathyrus	pseudo-cicera	6.05	Nandini et al., 1997 (Ref. 319)	1997
Lathyrus	articulatus	6.08	Narayan, 1982 (Ref. 113)	1982
Lathyrus	incurvus	6.08	Callimassia and Bennett, 1992 (Ref. 269-H)	1992
Lathyrus	nissolia	6.45	Narayan, 1982 (Ref. 113)	1982
Lathyrus	chloranthus	6.50	Nandini et al., 1997 (Ref. 319)	1997
Lathyrus	hirticarpus	6.55	Nandini et al., 1997 (Ref. 319)	1997
Lathyrus	maritimus	6.58	Narayan, 1982 (Ref. 113)	1982
Lathyrus	blepharicarpus	6.65	Nandini et al., 1997 (Ref. 319)	1997
Lathyrus	ochrus	6.83	Narayan, 1982 (Ref. 113)	1982

Extrémy ve velikosti genomů rostlin

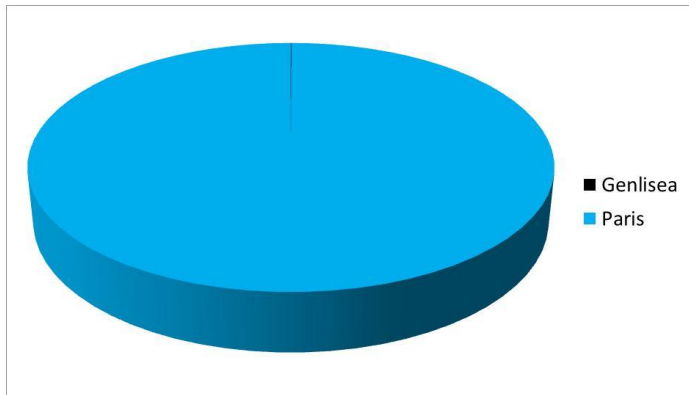
Genlisea margaretae (Lentibulariaceae)

Madagascar, Tanzania, and Zambia

63,400,000 bp

63Mb

$2n = 2x = 40$



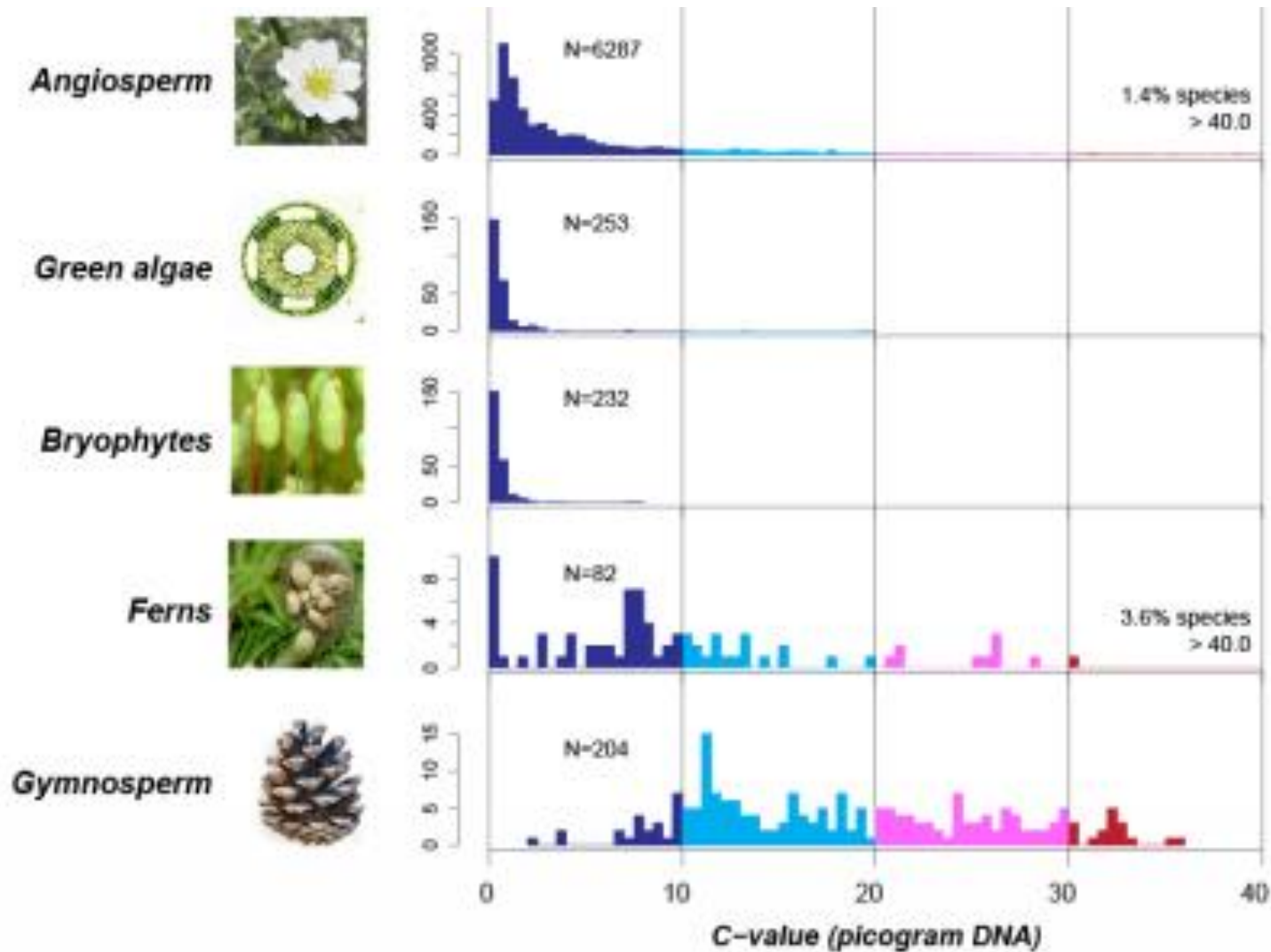
Paris japonica (Melanthiaceae)

150,000,000,000 bp 150Gb

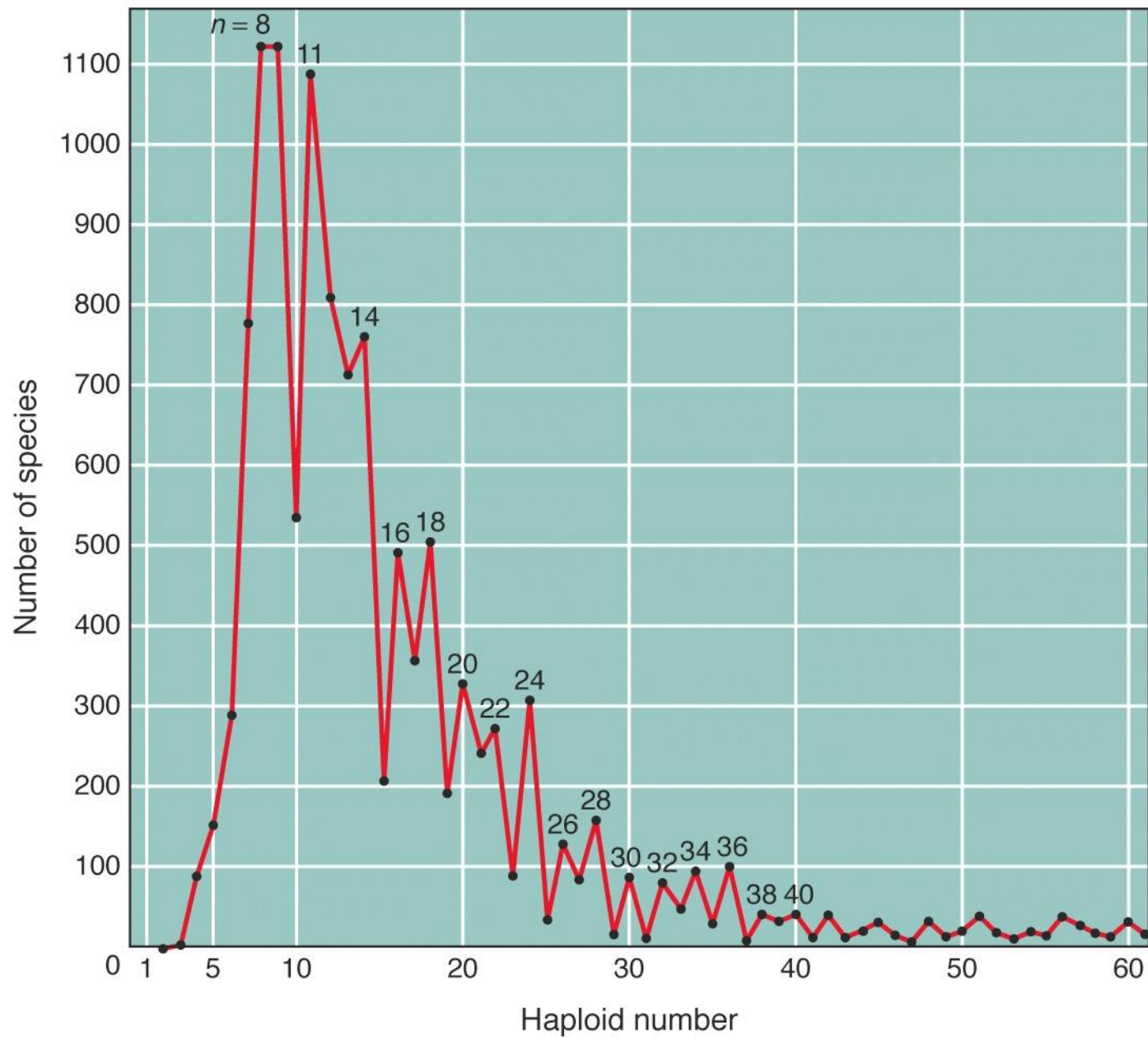
$2n = 8x = 40$ (allopolyploid of 4 sp.)



Distribuce velikosti genomů rostlin



Počet chromozomů u rostlin



Distribuce velikosti genomů rostlin

Měřítko - standard:

***Pisum sativum* (2n=2x=14)**

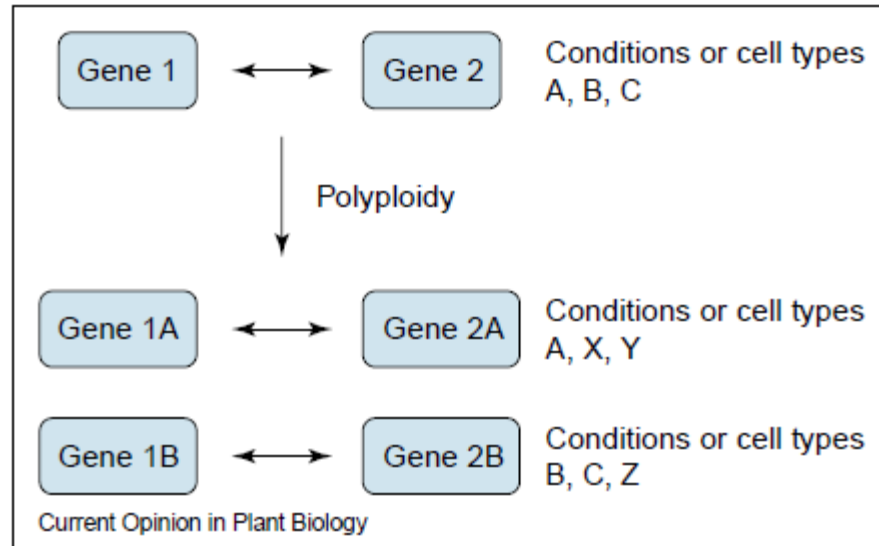
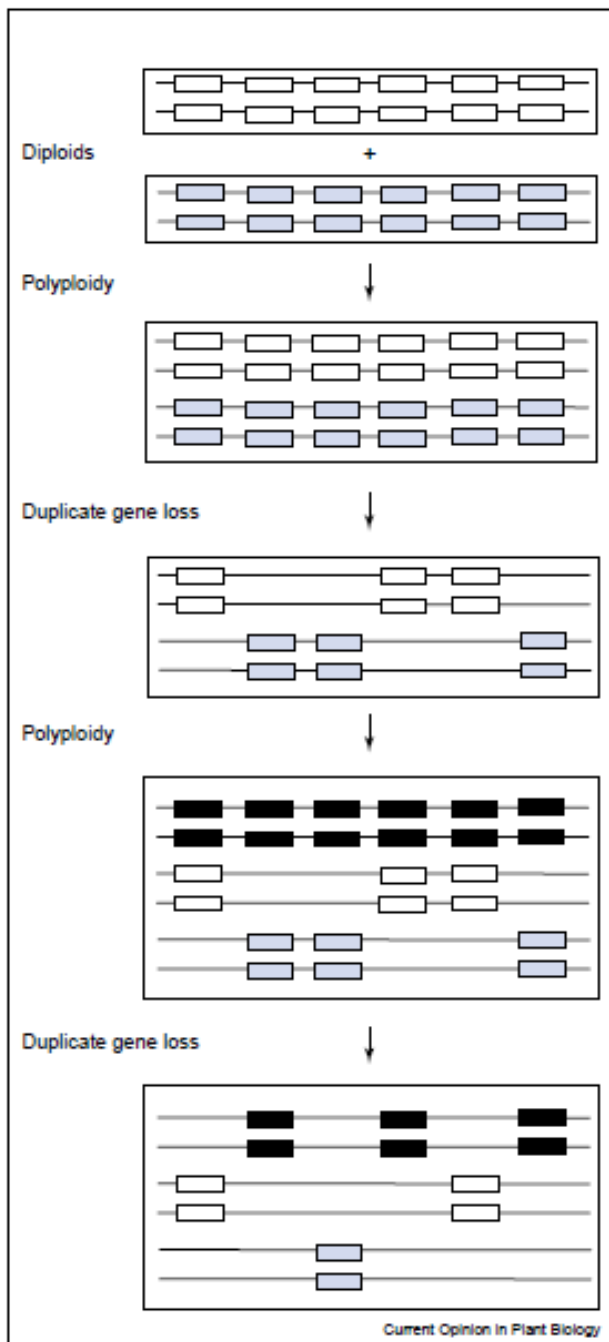
9.09 pg DNA/2C

genome size (1C) of 4,45 Gbp

Polyploidy and genome evolution in plants

Keith L Adams¹ and Jonathan F Wendel²

Current Opinion in Plant Biology 2005, 8:135–141



Schematic diagram illustrating the concept of concerted divergence. Double-headed arrows indicate interacting gene products. Genes 1 and 2 are unrelated in sequence. Notice that multiple sets of duplicated genes can diverge in function. For example, A copies of genes 1 and 2 differ in expression patterns and/or function from their homoeologous B copies of the same genes. Figure modified

- funkční diverzita duplikovaných genů
- změny v genové expresi

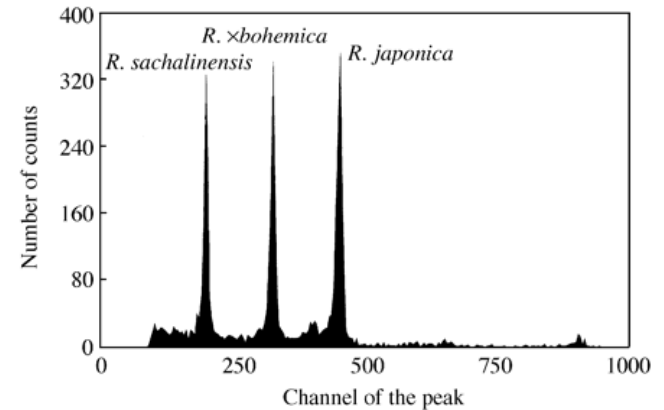
Metody detekce ploidie a velikosti genomu

Metody detekce ploidie

- **karyologický přístup** (počítání chromosomů)
Index to Plant Chromosome Numbers (IPCN)
<http://www.tropicos.org/Project/IPCN>
- **využití korelace mezi ploidií a velikostí buněk**
(četnost a velikost průduchů/svěracích buněk, počtu chloroplastů na svěrací buňku, velikost pylových zrn)
- **Cytogenetický přístup – průtoková cytometrie**

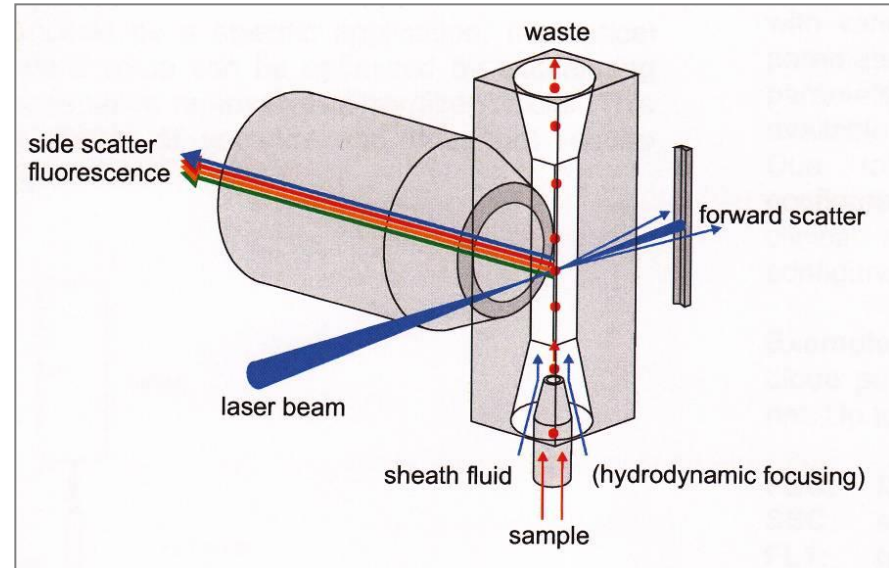
Průtoková cytometrie

- ▶ **metoda umožňující změřit obsah DNA v jádře**
 - » velmi přesná
 - » nedestruktivní (stačí cca 0,5 cm² tkáně)
 - » velmi rychlá (desítky –stovky vzorků / den)
 - » levná (kromě pořízení přístroje)
- ▶ **z velikosti genomu lze (v rámci rodu) celkem dobře odhadovat ploidní stupeň**
 - » násobky
 - » nutná kalibrace počítáním pod mikroskopem
- ▶ **velikosti genomu / počet chromosomů je dobrým taxonomickým znakem**
... a zároveň základní informace pro interpretaci výsledků molekulárních metod



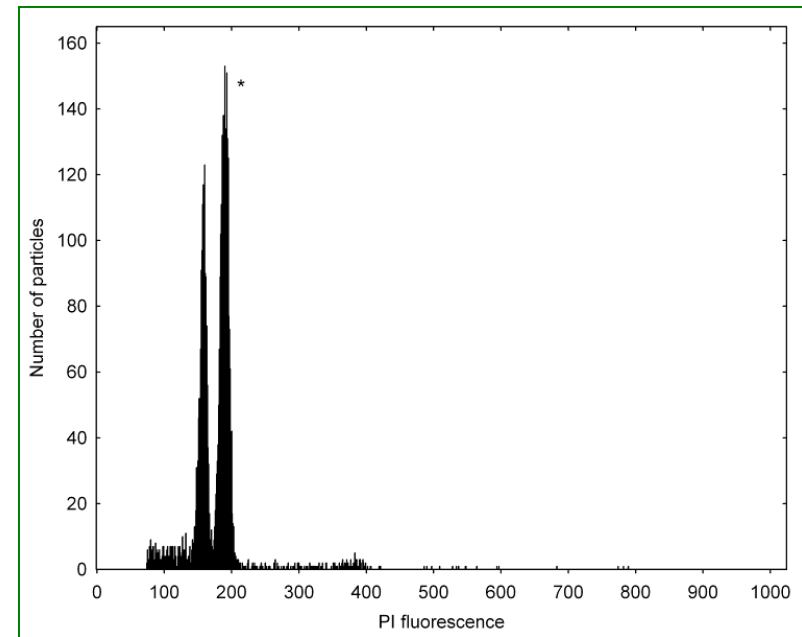
Průtoková cytometrie

- měření intenzity fluorescence
 - jádra nasávána do kyvety
 - průchod v úzkém svazku, po jednom
 - osvětlení excitačním zářením
 - UV výbojka – DAPI
 - modrý n. zelený laser – PI
 - snímání fluorescence



Průtoková cytometrie

- výsledkem histogram fluorescence
 - osa x – intenzita fluorescence, odpovídající obsahu DNA
 - osa y – počet částic
- měřen vždy standard o známé velikosti + neznámý vzorek
- velikost genomu vzorku dopočítána z poměru průměrné intenzity (střed píku) vzorku ku standardu
 - platí pro měření s propidium jodidem (PI)
 - při měření s DAPI jen relativní velikost = poměr ke standardu



Centaurea 157.92

* *Glycine* 189.46

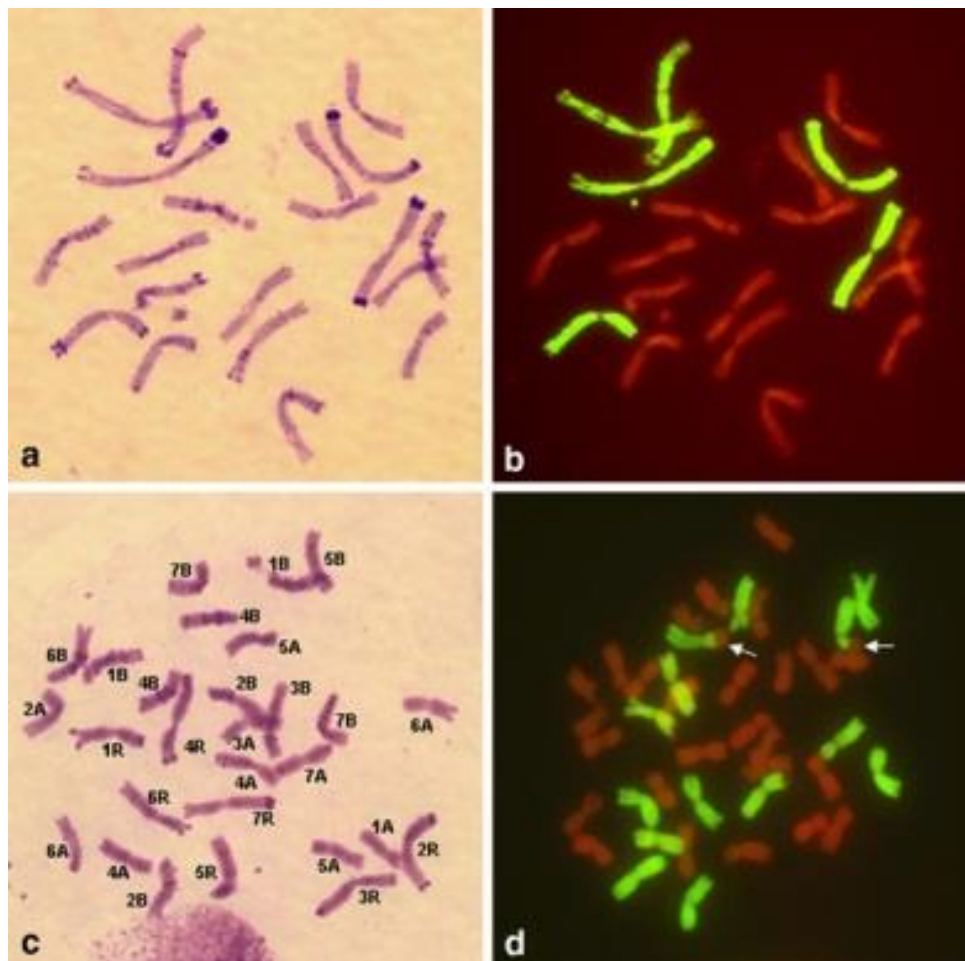
poměr 0.833

Glycine 2.50 pg

Centaurea = 2.50 * 0.833

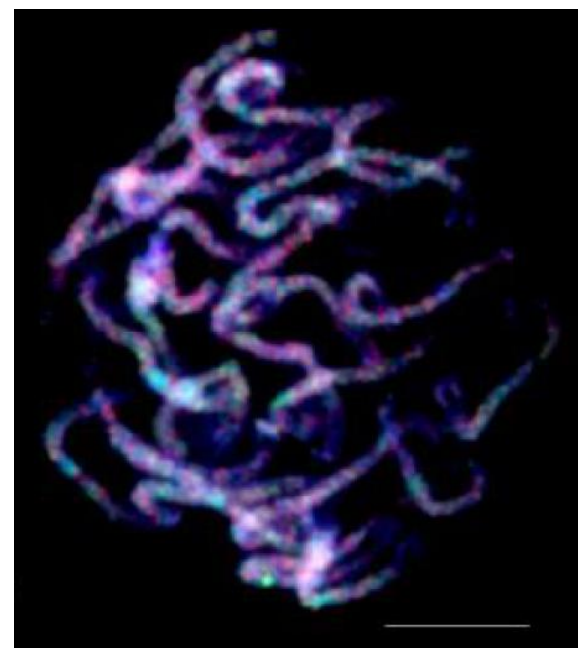
= 2.08 pg

Genomic *in situ* hybridization (GISH)



Fluorescenční označení
jednoho genomu nebo jeho
části
Zviditelnění chromozómů
daného druhu

ale ne vždy



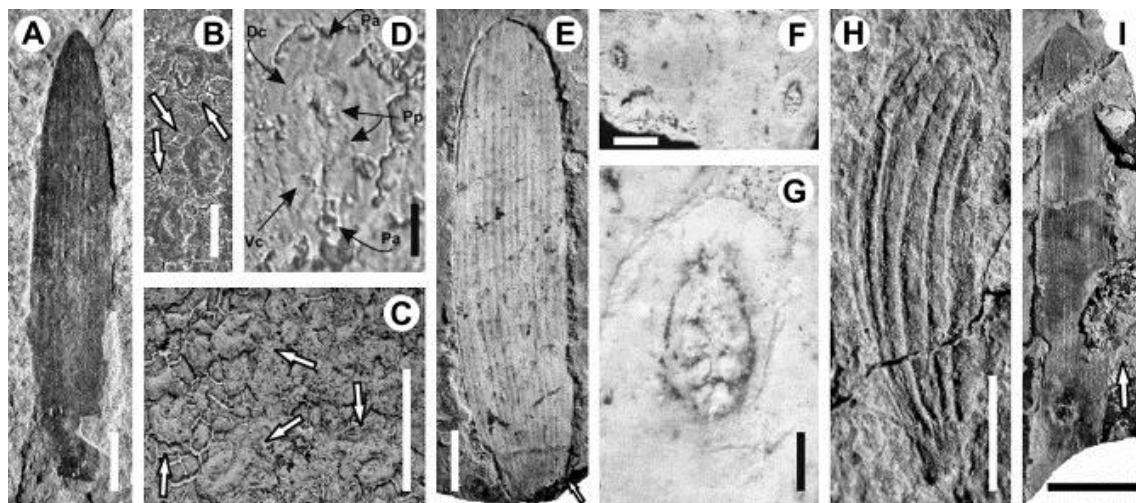
Výskyt polyploidie

70-75% všech krytosemenných rostlin.

95% kapradin

~ 5% nahosemenných rostlin

Mechorosty jsou z tohoto hlediska méně známe, ale minimálně mechy zahrnují mnoho polyploidních druhů.

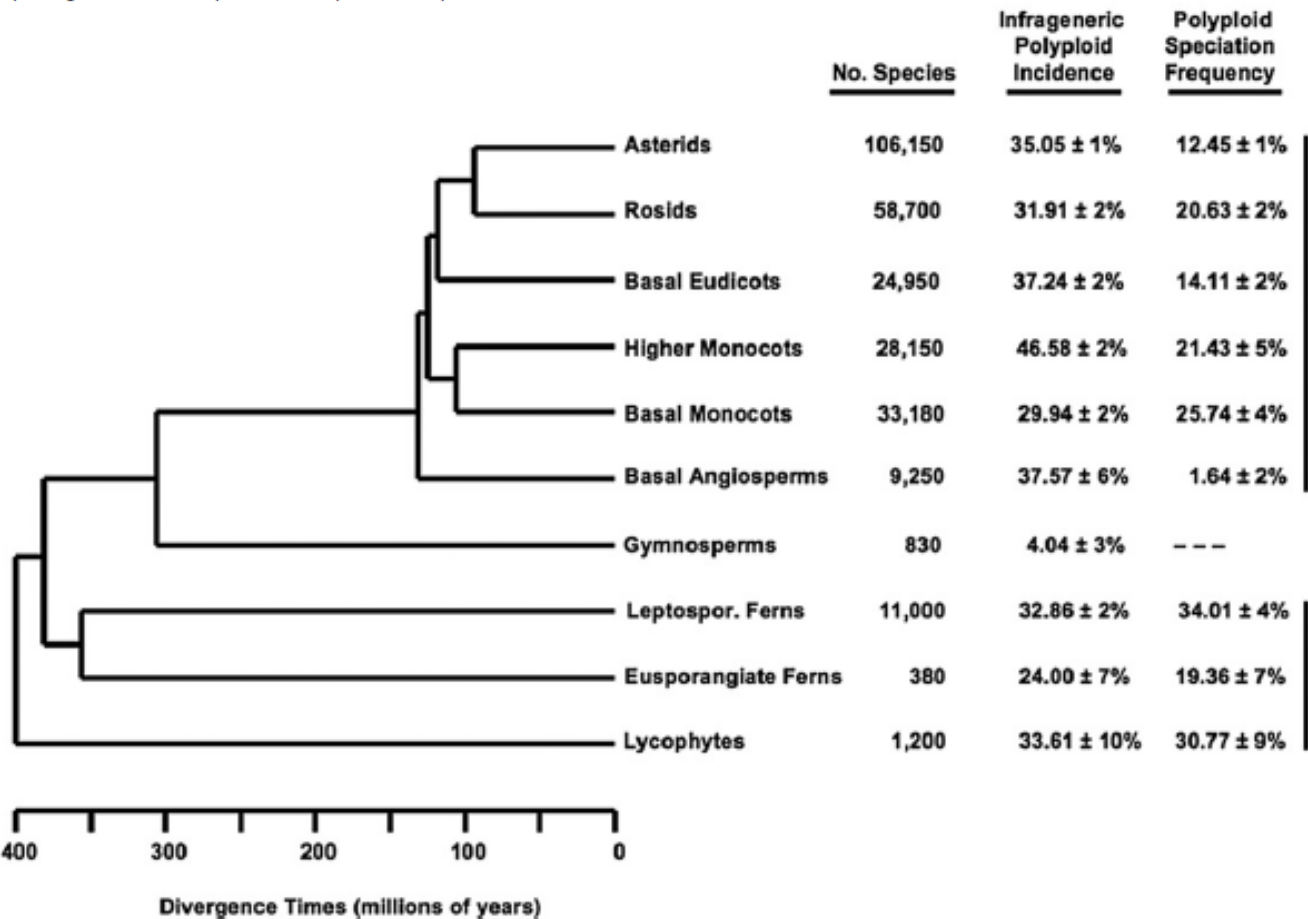


Masterson 1994: Stomatal size in fossil plants: evidence for polyploidy in majority of angiosperms.
Science 264: 421-424.

The frequency of polyploid speciation in vascular plants

Troy E. Wood^{a,b,1}, Naoki Takebayashi^c, Michael S. Barker^{b,d}, Itay Mayrose^e, Philip B. Greenspoon^d, and Loren H. Rieseberg^{b,d}

PNAS | August 18, 2009 | vol. 106 | no. 33 | 13875–13879

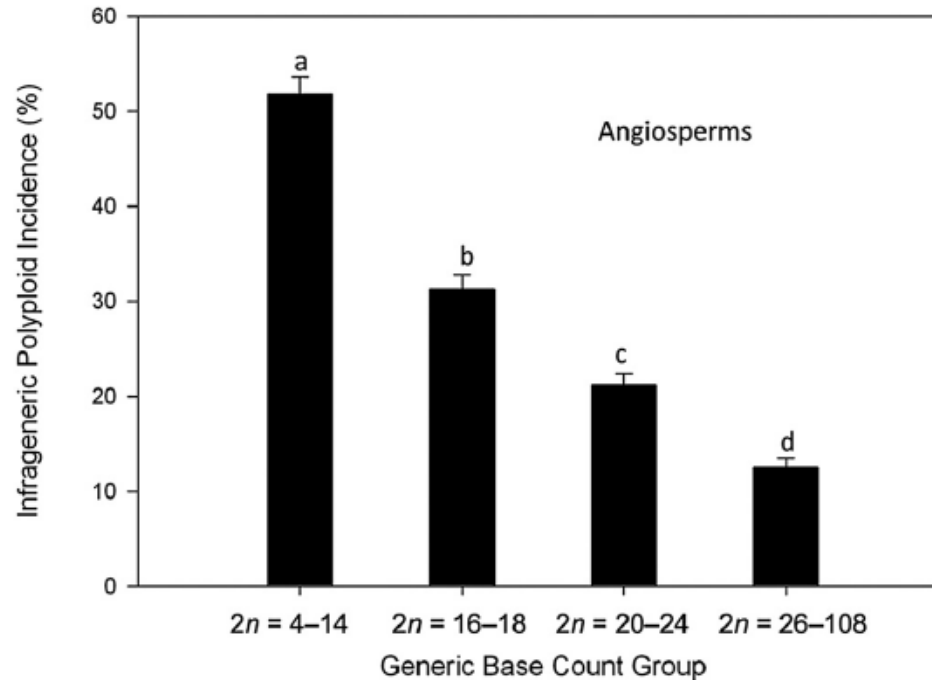


15.00%



31.37%

Základní chromosomová čísla



U jednoděložných rostlin jsou základní chromosomová čísla v rozsahu $x = 6$ až 12

Pro dvouděložné se tyto hodnoty dělí do dvou skupin.

U bylin se s největší frekvencí vyskytuje $x = 7$ až 9
a pro dřeviny je nejčastěji zastoupeno $x = 11$ až 14
Grant (1982)

Nahosemenné rostliny

5% polyploidních druhů

největší zastoupení mají polyploidi v rodě *Ephedra*, kde má určitý stupeň polyploidie přibližně 50 % druhů. Základní počet $n = 7$

Welwitschia mirabilis (Gnetales) $2n = 42$, možný hexaploid

Různé cytotypy u čeledi *Cupressaceae*.

Za přírodní polyploidy jsou považováni například

Sequoia sempervirens ($2n = 6x = 66$)

Juniperus chinensis 'Pfitzeriana' ($2n = 4x = 44$)

Fitzroya cupressoides ($2n = 4x = 44$)

Velký genom ~17,000 Mb *Pinus banksiana* až po 31,200 MB in *Pinus lambertiana*, ale jen málo chromosomů, možná se tak jedná o paleopolyploidii

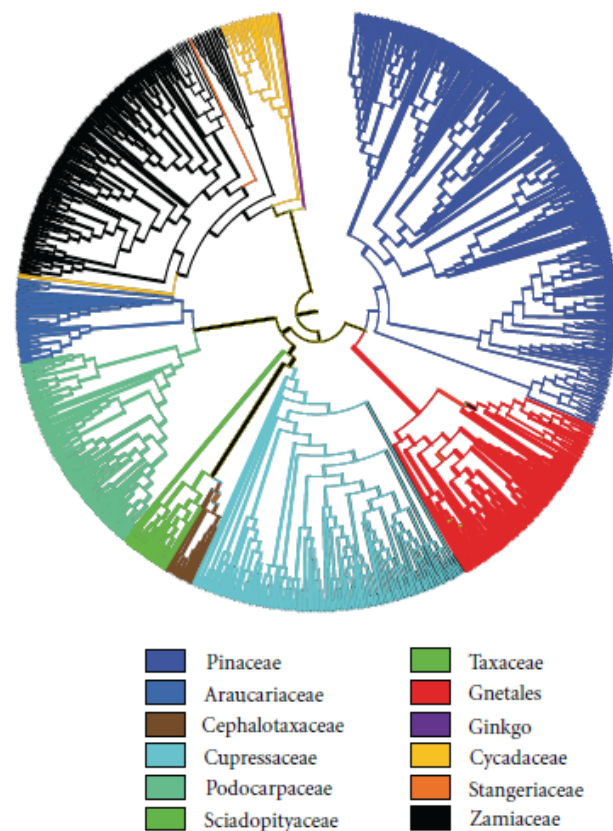


FIGURE 1: Overview of the ML tree of 739 gymnosperm taxa;

Research Article

Exploring Diversification and Genome Size Evolution in Extant Gymnosperms through Phylogenetic Synthesis

J. Gordon Burleigh,¹ W. Brad Barbazuk,¹ John M. Davis,²
Alison M. Morse,² and Pamela S. Soltis³

¹Department of Biology, University of Florida, Gainesville, FL 32611, USA

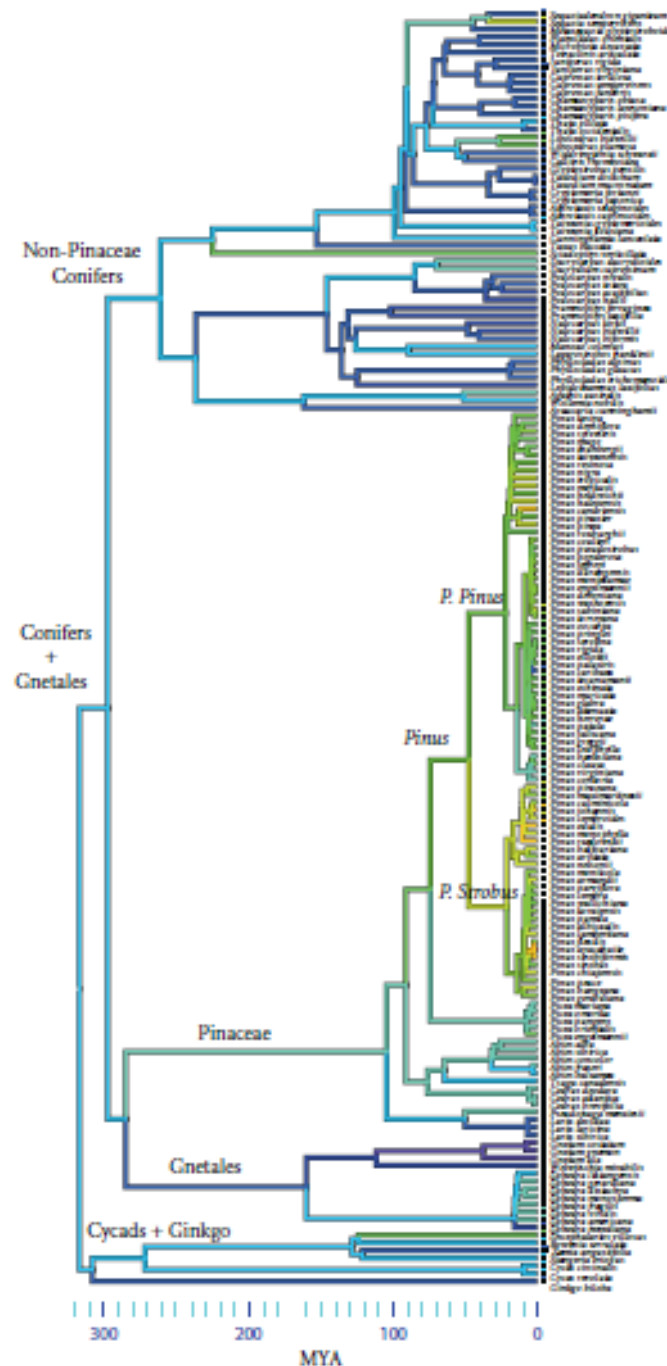
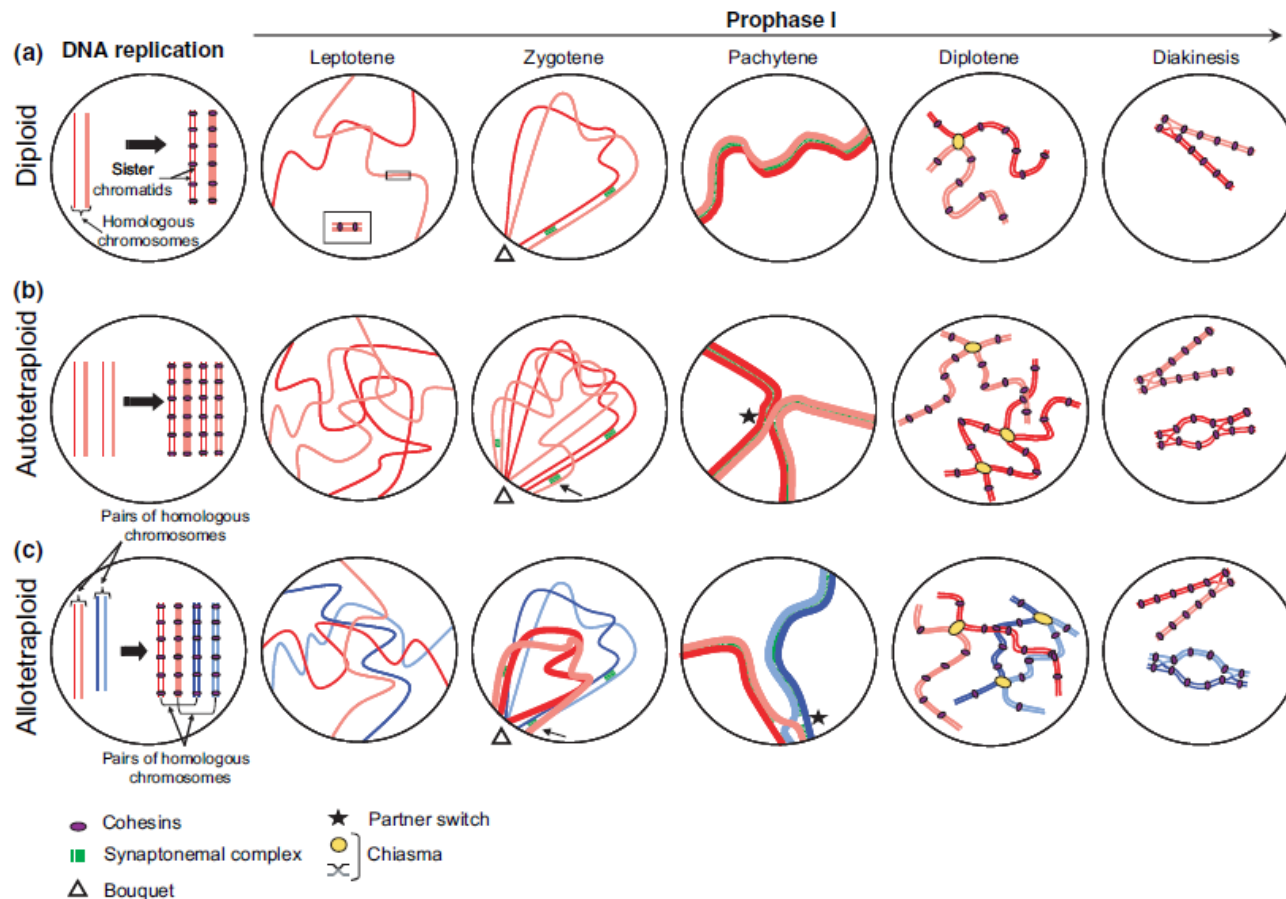
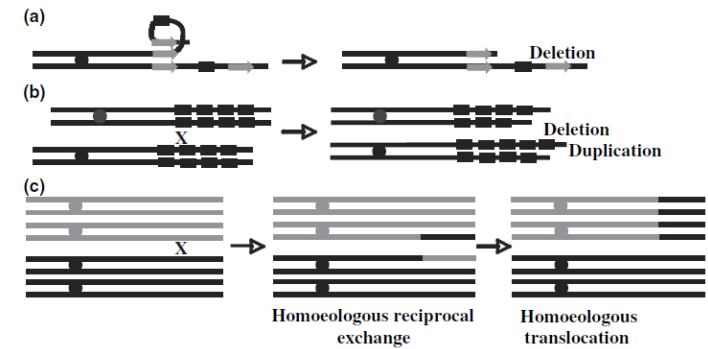


FIGURE 3: Ancestral state reconstruction of genome size (in pg DNA) on a chronogram 165 gymnosperm taxa. Different genome sizes are represented by different colors, with the ancestral genome sizes estimated with squared change parsimony.

Genetic regulation of meiosis in polyploid species: new insights into a old question

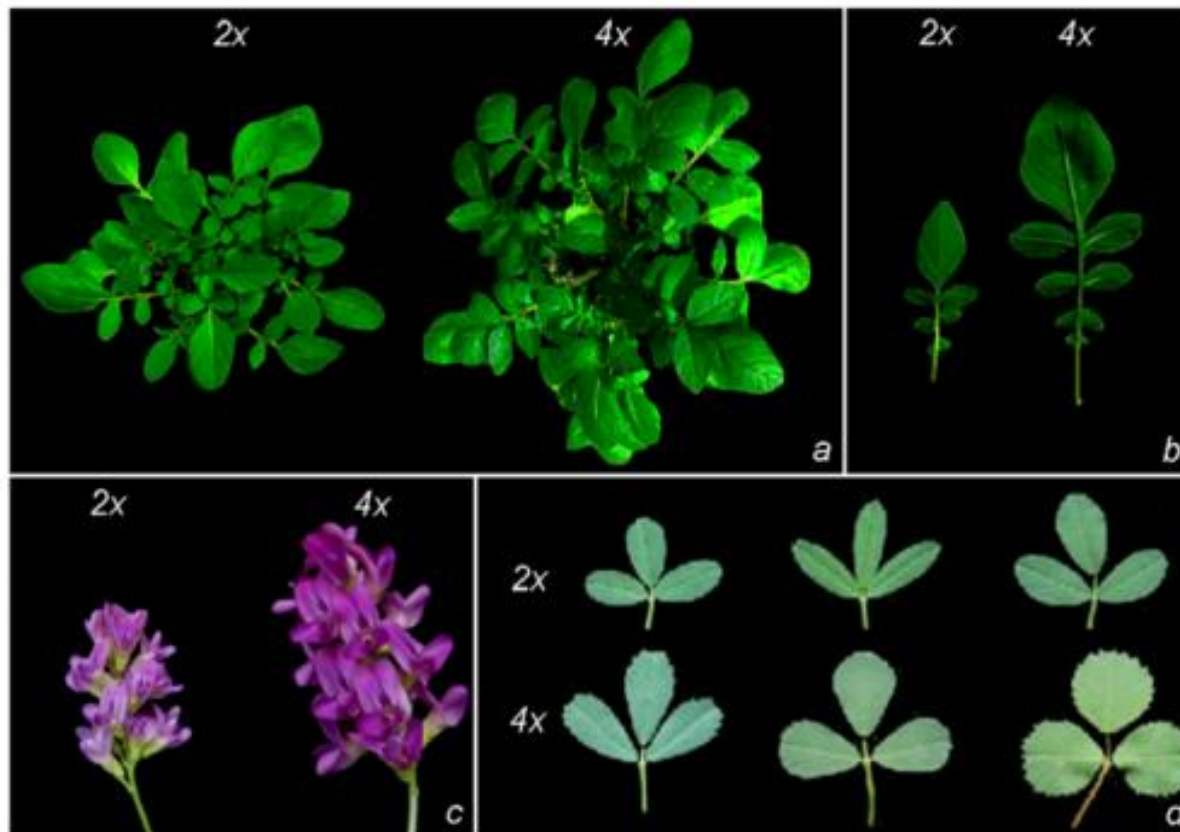
New Phytologist (2010) 186: 29–36

Marta Cifuentes^{1,*}, Laurie Grandont^{1,*}, Graham Moore², Anne Marie Chèvre³ and Eric Jenczewski¹



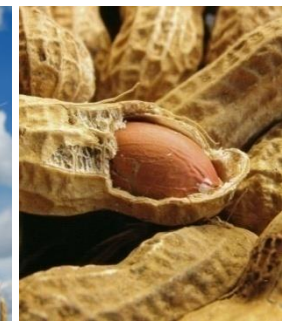
Vlastnosti polyploidů

Stebbins (1940) - buňky polyploidních rostlin mají celkově větší velikost než buňky stejného typu u jejich diploidních příbuzných – následně i celé rostliny jsou větší (*ale nemusí tomu tak být vždy !*)

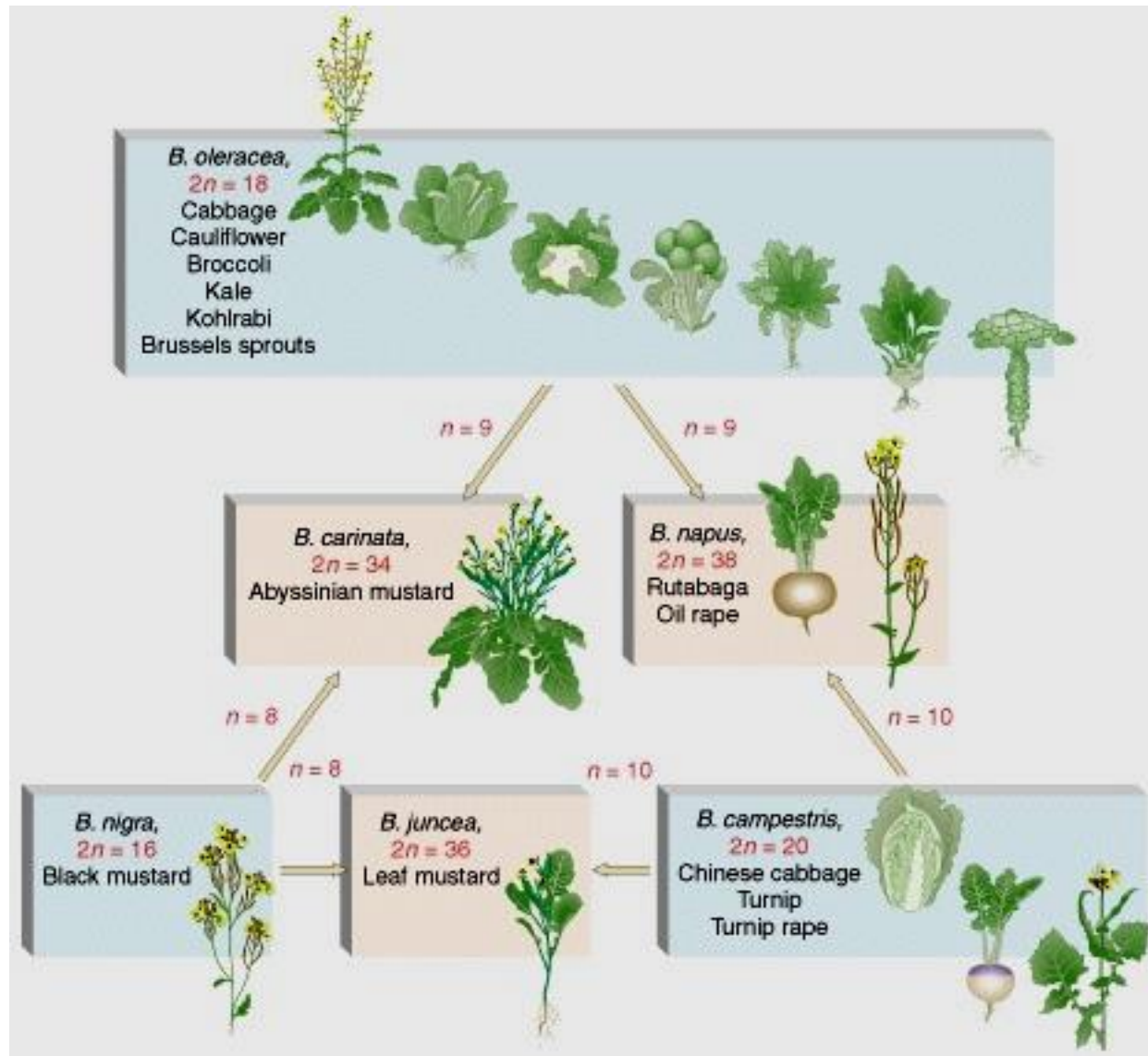


Polyploidie - častý stav genomu kulturních rostlin

- 3n:** banán, jablko, zázvor, řepa
4n: durum pšenice, kukuřice, bavlník, brambor, zelí,
tabák, podzemnice
6n: chrysantéma, pšenice, oves
8n: jahodník, jiřiny, cukr. třtina



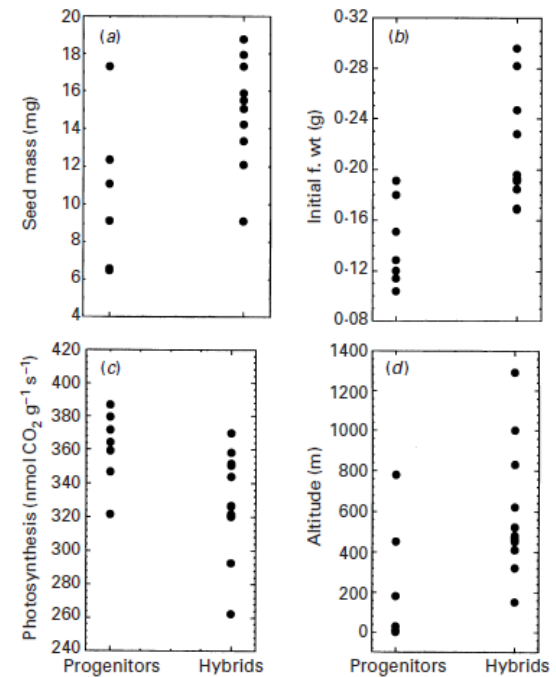
Amphidiploidie



vlivem polyploidizace dochází ke vzrůstu velikosti semen a k poklesu jejich klíčivosti (Levin 2002).

Polyploidi obvykle lépe snáší vodní stres, což jim přináší značnou konkurenční výhodu.

Mají sice celkově větší buňky průduchů, ale jejich počet na jednotku plochy je menší než u diploidů, což má negativní dopad na rychlost transpirace. Silnější epidermis na obou stranách listů rovněž přispívá ke snížení transpirace - úzce souvisí s intenzitou výměny CO₂ a fotosyntetickou aktivitou.



nces in characteristics between progenitor and hybrid (tetraploid and hexaploid) species :

Aegilops sp.



Polyphloidy in *Agathis robusta*

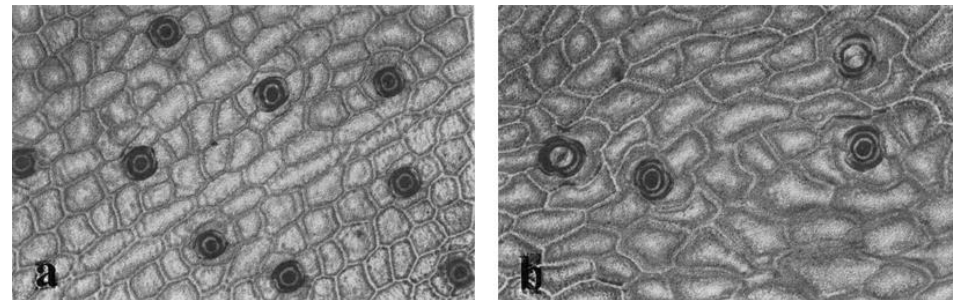
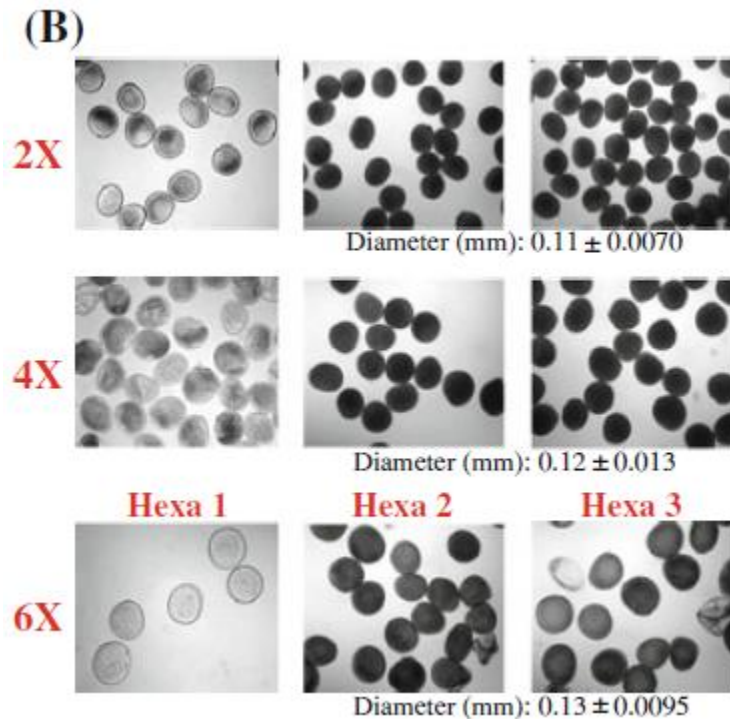


Figure 2 - (a) Imprint of leaf showing stomata in a diploid plant and (b) in a tetraploid plant. Both photographs were taken at the 200X magnification.

zmnožení počtu chromosomů vede ke zpomalení růstu a ontogenetického vývoje, které může mít za následek změnu v době nástupu a délce trvání fenologických fází nebo dokonce změnu životní formy

zpomalení růstu polyploidů souvisí spíše se vzrůstem množství 1C DNA v jádře (Francis et al. 2008) než se vzestupem počtu homologních chromosomů (Ramsey & Schemske 2002)



zmnožení počtu chromosomů u polyploidů je provázeno četnými poruchami v průběhu meiózi a částečnou nebo úplnou sterilitou, což je jedním z podstatných důvodů, proč u nich dochází tak často k **posunu od sexuálního rozmnožování k apomixii**.

Apomixie přináší polyploidům hned několik výhod.

- 1). únik před sterilitou.
- 2). dobrá adaptace na nové nepříliš příznivé stanoviště.
- 3). vhodný způsob pro rychlé osídlení nové lokality a zajištění produkce nové generace.

Polyploidizace může u některých druhů **prolomit efekt autoinkompatibility** a noví jedinci pak mohou vznikat cestou samoopylení. To jim umožňuje se rozmnožovat i při nedostatku kompatibilního pylu od ostatních rostlin v populaci (Levin 2002).

Polyploidi **nejsou ohroženi inbrední depresí a vznikem homozygotů** tak, jako jejich diploidní rodiče. U tetraploidů se uvádí, že asi pouze 5,6 % potomků F1 generace je homozygotních (Briggs & Walters 2001).

Výhody polyploidie

- maskování škodlivých alel
- fixace heterozygoty – heteroze
- změny genové exprese
- fenotypová plasticity polyploidů

Ployploidie a fixace heterozygosity

autotetraploid heterozygote AAaa.

	AA	Aa	Aa	Aa	Aa	aa
AA	AA AA	AA Aa	AA Aa	AA Aa	AA Aa	AA aa
Aa	AA Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa aa
Aa	AA Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa aa
Aa	AA Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa aa
Aa	AA Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa Aa	Aa aa
aa	AA aa	aa Aa	aa Aa	aa Aa	aa Aa	aa aa

Evolutionary consequences of autopolyploidy

Christian Parisod^{1,2}, Rolf Holderegger³ and Christian Brochmann¹

New Phytologist (2010) **186**: 5–17

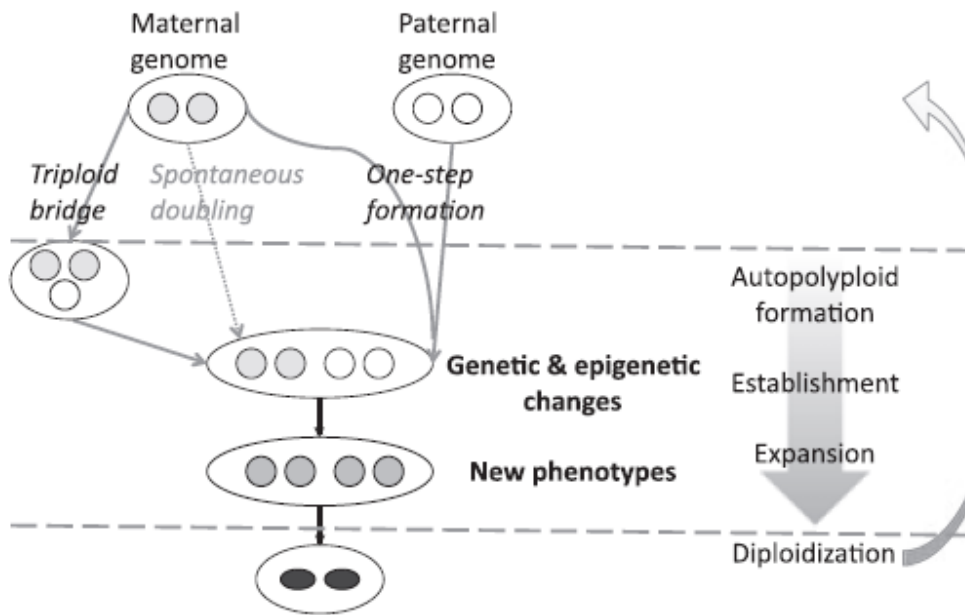


Fig. 1 Evolutionary pathway of autopolyploidy. Top panel: cross-fertilization between individuals leads to the origin of an autotetraploid individual by genome doubling, either through the direct fusion of two unreduced gametes (one-step formation) or as a two-step process of cross-fertilization between an unreduced gamete and a triploid intermediate (triploid bridge). Spontaneous doubling is rare in natural populations. Central panel: genome doubling results in genetic and epigenetic changes driving structural and functional reorganization until full diploidization in the long term. In natural populations, these genomic processes go along with the formation, establishment and expansion of autopolyploid lineages.

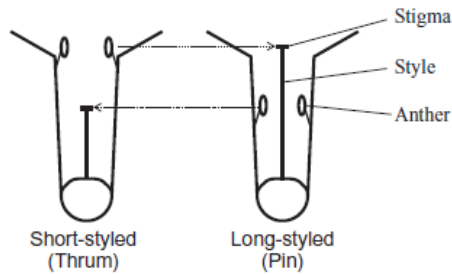
Taxa	Evidence for autopolyploidy	Cytotype distribution
<i>Achillea millefolium</i>	Morphology (Clausen <i>et al.</i> , 1948)	Various habitats (Ramsey <i>et al.</i> , 2008)
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	Segregation (Zeroual-Humbert-Droz & Felber, 1999)	2× more cold-tolerant than 4× (Felber-Girard <i>et al.</i> , 1996)
<i>Biscutella laevigata</i>	Segregation (Tremetsberger <i>et al.</i> , 2002)	2× in glacial refugia; 4× in previously glaciated areas (Manton, 1937); 4× with broad ecological tolerance, being active recolonizers and locally adapted to environmental heterogeneity (Gasser, 1986; Parisod & Besnard, 2007; Parisod & Bonvin, 2008; Parisod & Christin, 2008)
<i>Cardamine digitata</i> agg.	Morphology (Jorgensen <i>et al.</i> , 2008)	2× in glacial refugia; 4× in previously glaciated areas (Jorgensen <i>et al.</i> , 2008)
<i>Centaurea jacea</i>	Segregation (Hardy <i>et al.</i> , 2000)	2× more cold-tolerant than 4× (Hardy <i>et al.</i> , 2000)
<i>Chamerion angustifolium</i>	Segregation (Husband & Schemske, 1997)	2× more cold-tolerant than 4× (Husband & Schemske, 2000)
<i>Dactylis glomerata</i>	Segregation (Lumaret <i>et al.</i> , 1987)	2× confined to shaded woodland habitats vs 4× in high light conditions; 2× in glacial refugia; 4× in previously glaciated areas (Lumaret <i>et al.</i> , 1989; Bretagnolle & Thompson, 2001)
<i>Empetrum nigrum</i>	Morphology (Elvebakk & Spjelkavik, 1995)	2× less cold-tolerant than 4× (Elvebakk & Spjelkavik, 1995)
<i>Eragrostis cambessediana</i>	Morphology (Levin, 2002)	2× occur in wet habitats; cytotypes with increasing ploidy levels occur in successively more xeric habitats (Levin, 2002)
<i>Galax urceolata</i>	Morphology (Burton & Husband, 1999)	2× restricted to more xeric habitats than polyploids (Johnson <i>et al.</i> , 2003)
<i>Galium anisophyllum</i>	Morphology (Ehrendorfer, 1965)	2× in glacial refugia; 4× in previously glaciated areas (Ehrendorfer, 1965)
<i>Hepatica nobilis</i> var. <i>pubescens</i>	Morphology (Mabuchi <i>et al.</i> , 2005)	
<i>Heuchera grossulariifolia</i>	Segregation (Segraves <i>et al.</i> , 1999)	Sympatric 2× and 4× differ in pollinator assemblages (Thompson & Merg, 2008)
<i>Heuchera micrantha</i>	Segregation (Soltis & Soltis, 1989)	2× are restricted to disjunct areas within the 4× range (Soltis & Soltis, 1989)
<i>Parnassia palustris</i>	Segregation (Borgen & Hultgard, 2003)	2× in glacial refugia; 4× in previously glaciated areas (Borgen & Hultgard, 2003)
<i>Plantago media</i>	Morphology (VanDijk & Bakx-Schotman, 1997)	2× in glacial refugia; 4× in previously glaciated areas (VanDijk & Bakx-Schotman, 1997)
<i>Santolina pectinata</i>	Morphology (Rivero-Guerra, 2008)	2× in different habitats; 4× restricted to disturbed habitats (Rivero-Guerra, 2008)
<i>Tolmiea menziesii</i>	Segregation (Soltis & Soltis, 1988)	2× in glacial refugia; 4× in previously glaciated areas (Soltis & Soltis, 1989)

INVITED ARTICLE

Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization

AKIYO NAIKI

(a) Distyly



(b) Tristyly

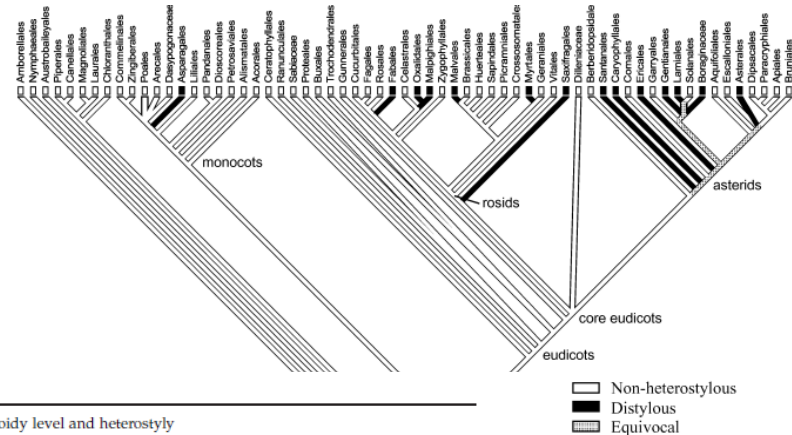
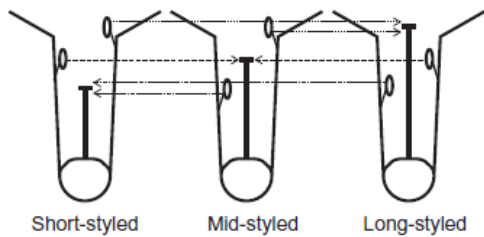


Table 2 Ploidy level and the occurrence of heterostyly

Family	Genus or species	Ploidy level and heterostyly						Reference
		2×	4×	6×	8×	10×	12×	
Boraginaceae	<i>Amsinckia</i>	D, H	D, H	—	—	—	—	Schoen <i>et al.</i> (1997)
Lythraceae	<i>Lythrum</i> †	T, H	H	T, H	H	—	—	Graham and Cavalcanti (2001)
	<i>Lythrum salicaria</i> †	—	—	T	T	T	T	Graham and Cavalcanti (2001)
Menyanthaceae	<i>Villarsia parnassiiifolia</i> †	D	D	—	—	—	—	Ornduff and Chuang (1988)
Oxalidaceae	<i>Oxalis</i> section <i>Inoxalis</i> (excl. <i>O. alpina</i>)†	D, T	D, T	D, T	D	—	—	Weller and Denton (1976)
	<i>Oxalis alpina</i> †	D	D, T	D	T	—	D	Weller and Denton (1976)
Passifloraceae	<i>Piriqueta</i>	D, H	D	D	—	—	—	Shore <i>et al.</i> (2006)
	<i>Turnera</i> series <i>Turnera</i>	D, H	D	H	D, H	—	—	Shore <i>et al.</i> (2006)
	<i>Turnera</i> series <i>Umbilicata</i>	D	D	—	D	—	—	Shore <i>et al.</i> (2006)
	<i>Turnera</i> series <i>Leiocarpae</i> (excl. <i>T. sidoides</i>)	D, H	D	—	—	D, H	—	Shore <i>et al.</i> (2006)
Polygonaceae	<i>Turnera sidoides</i> ‡	D, H	D, H	D, H	D, H	—	—	Shore <i>et al.</i> (2006)
	<i>Fagopyrum</i> (excl. <i>F. esculentum</i>)	D, H	D, H	—	—	—	—	Yasui <i>et al.</i> (1998); Ohsako <i>et al.</i> (2002); Fesenko (2005); Chen <i>et al.</i> (2007)
	<i>Fagopyrum esculentum</i>	D	D, H§	—	—	—	—	Adachi <i>et al.</i> (1982); Chen <i>et al.</i> (2007)
Pontederiaceae	<i>Eichhornia</i> †	T, M	T, M¶	—	—	—	—	Eckenwalder and Barrett (1986); Ness <i>et al.</i> (2011)
	<i>Pontederia</i> †	T, M	T	—	—	—	—	Eckenwalder and Barrett (1986); Ness <i>et al.</i> (2011)

Změna ekologické tolerance polyploidů

Polyploidi jsou často lépe adaptováni na extrémnější teplotní či vlhkostní režim než jejich diploidní protějšek.

V současné době převažuje názor, že rozšíření a zastoupení polyploidů v rostlinné říši je převážně výsledkem působení dramatických klimatických změn v průběhu čtvrtohor a zvláště pak poslední glacialní periody (Brochman et al. 2004).

Velká klimatická variabilita spojená i s pokračujícím formováním velkých pohoří vedla v těchto obdobích k rozsáhlým změnám v geografické distribuci druhů a k vývoji nových taxonů.

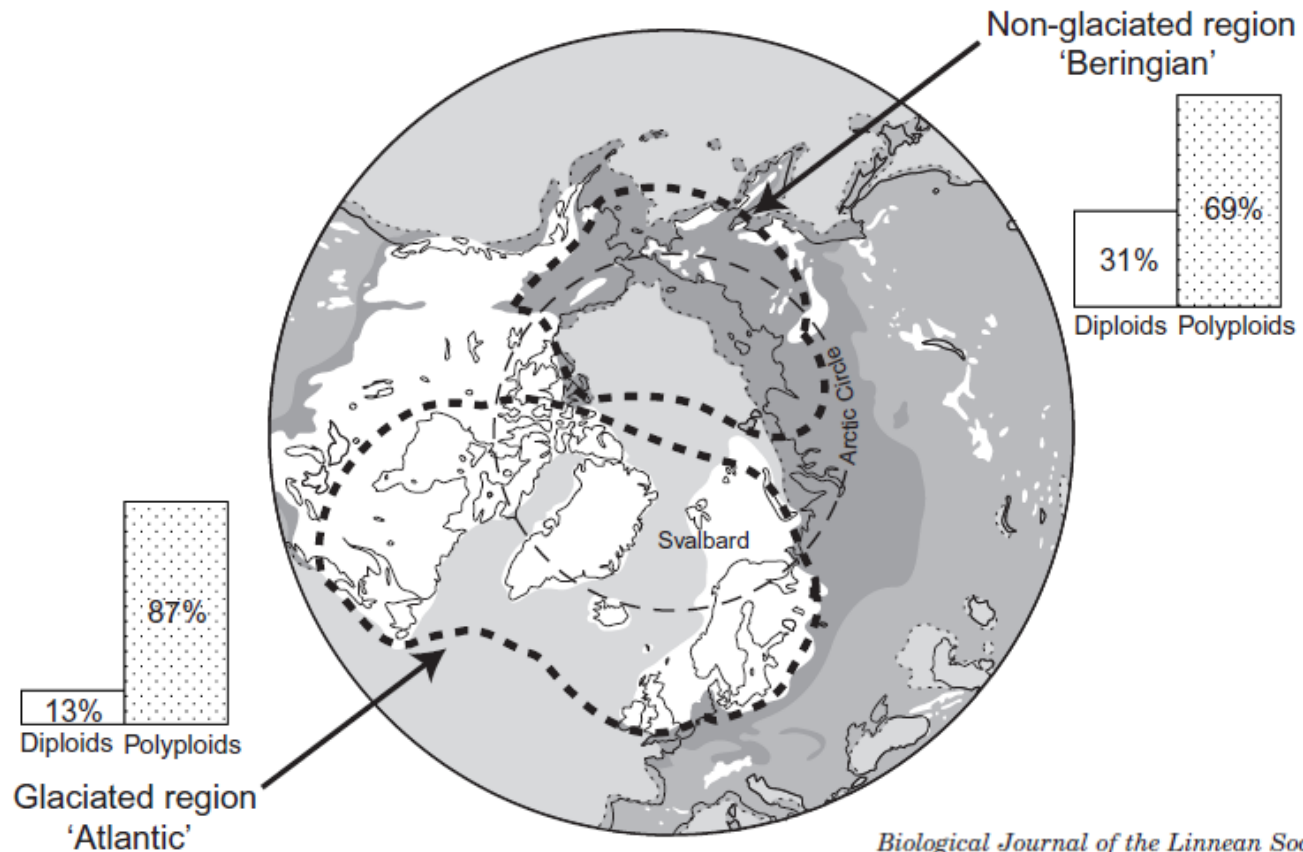
Tak je vysvětlováno vysoké zastoupení polyploidů na severní polokouli.

Navíc jejich procento stoupá s rostoucí zeměpisnou šířkou.

Důkazem je velké procento polyploidů vyskytujících se v arktické floře (Dynesius & Jansson 2000; Brochmann et al. 2004).

Polyploidy in arctic plants

C. BROCHMANN^{1*}, A. K. BRYSTING¹, I. G. ALSOS², L. BORGEN¹, H. H. GRUNDT¹,
A.-C. SCHEEN¹ and R. ELVEN¹



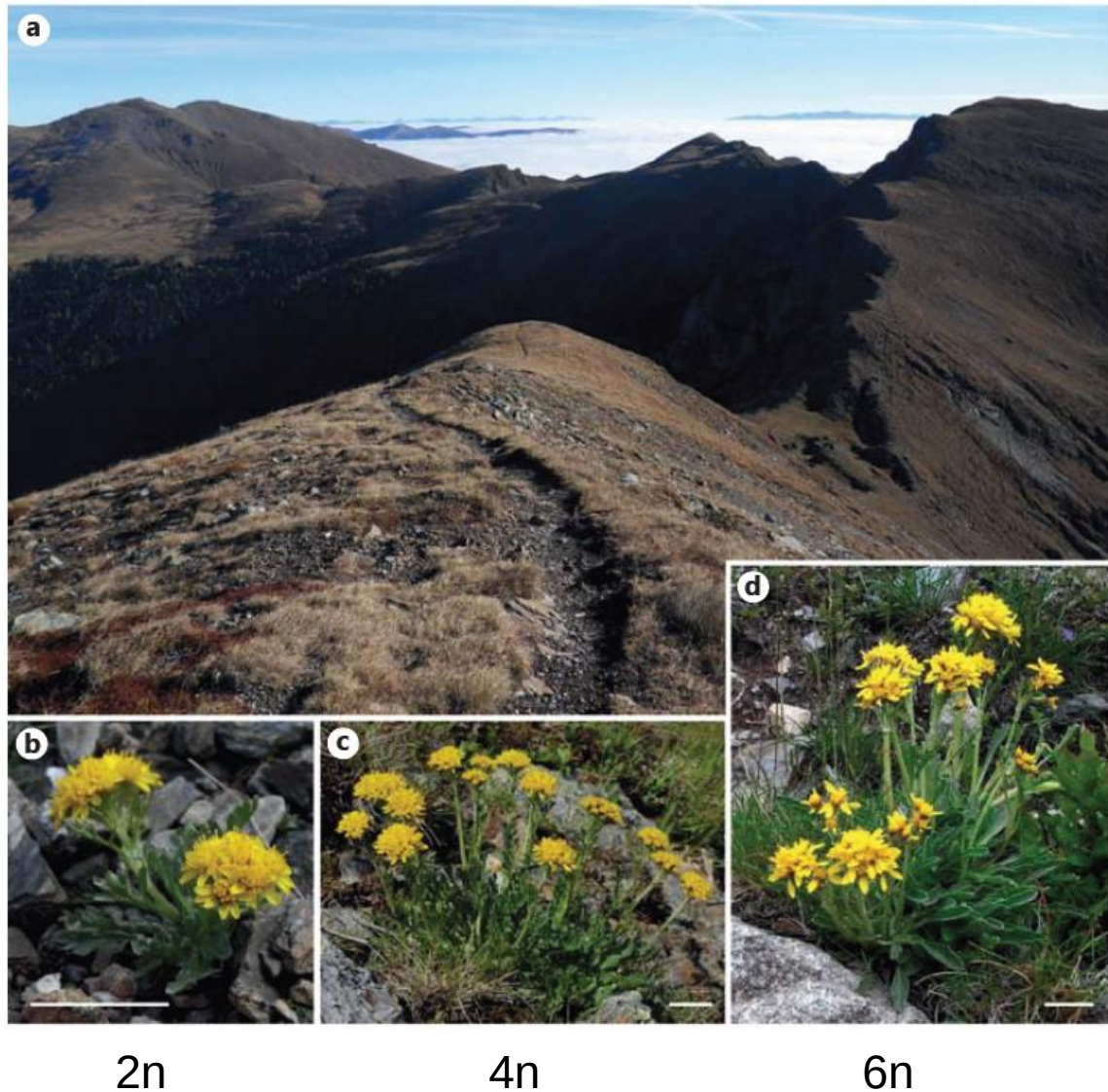
Senecio carniolicus

odlišný mikrohabitat

2n otevřené, skalnaté

4n severní svahy s
delší sněhovou
pokrývkou

6n travnaté plochy



2n

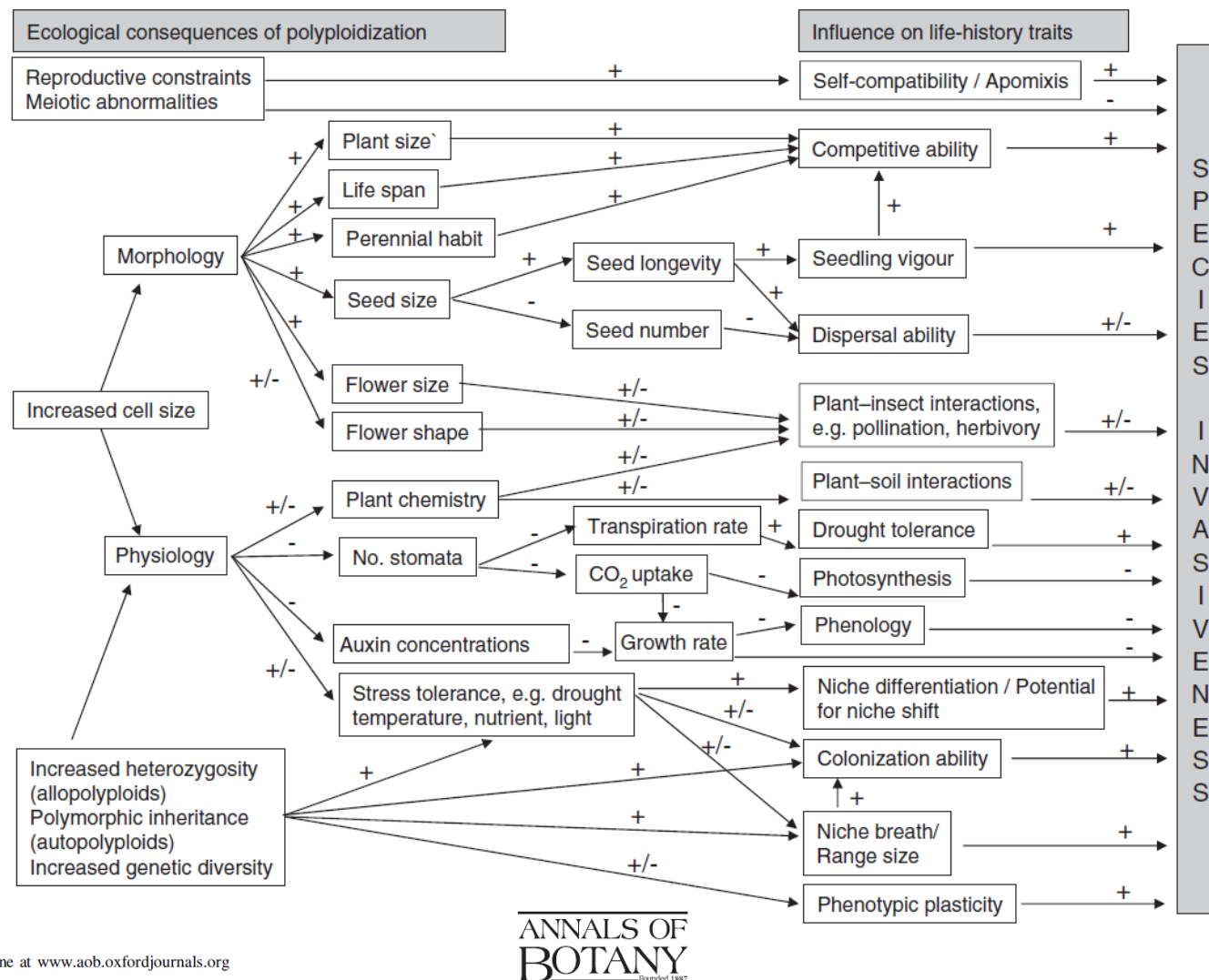
4n

6n

Ekologické důsledky polyploidie

te Beest et al. — The role of polyploidy in plant invasions

Page 7 of 10



Annals of Botany Page 1 of 27

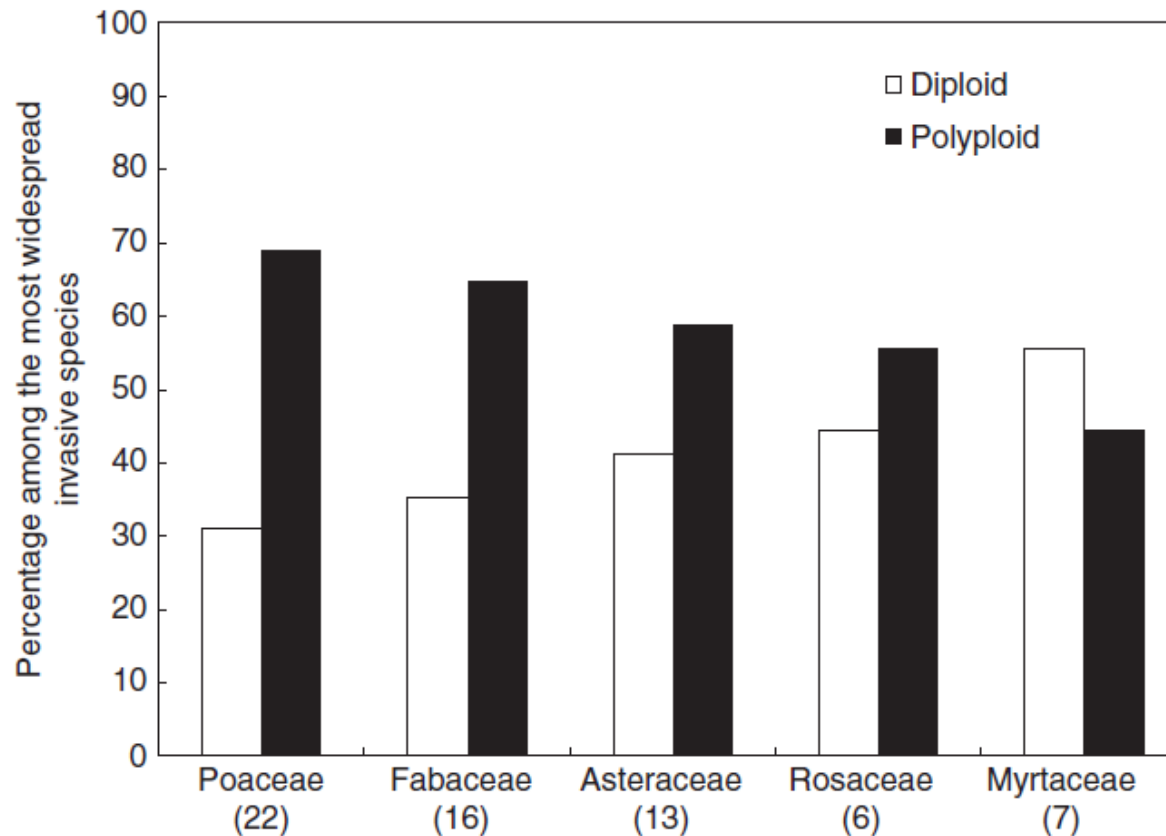
doi:10.1093/aob/mcr277, available online at www.aob.oxfordjournals.org

INVITED REVIEW

The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions

Mariska te Beest^{1,2,3,*}, Johannes J. Le Roux², David M. Richardson², Anne K. Brysting³, Jan Suda^{4,5},
Magdalena Kubešová^{4,5} and Petr Pyšek^{5,6}

Polyploidie a invazivní druhy



The more the better? The role of polyploidy in facilitating plant invasions

Mariska te Beest^{1,2,3,*}, Johannes J. Le Roux², David M. Richardson², Anne K. Brysting³, Jan Suda^{4,5},
Magdalena Kubešová^{4,5} and Petr Pyšek^{5,6}

Polyploidy: recurrent formation and genome evolution

Douglas E. Soltis and Pamela S. Soltis

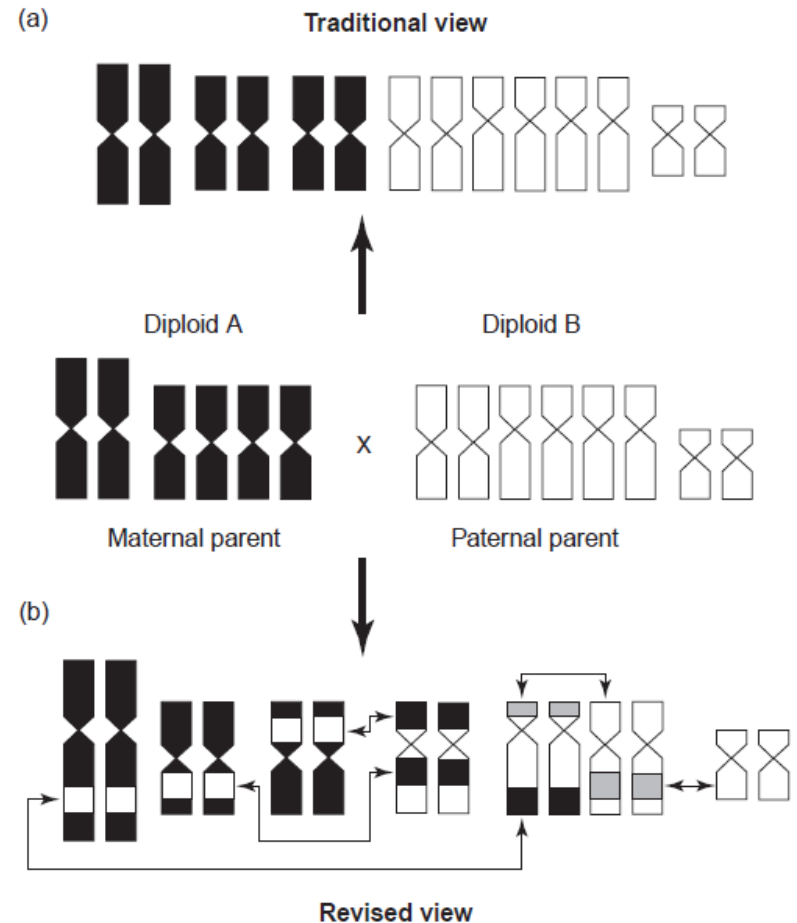
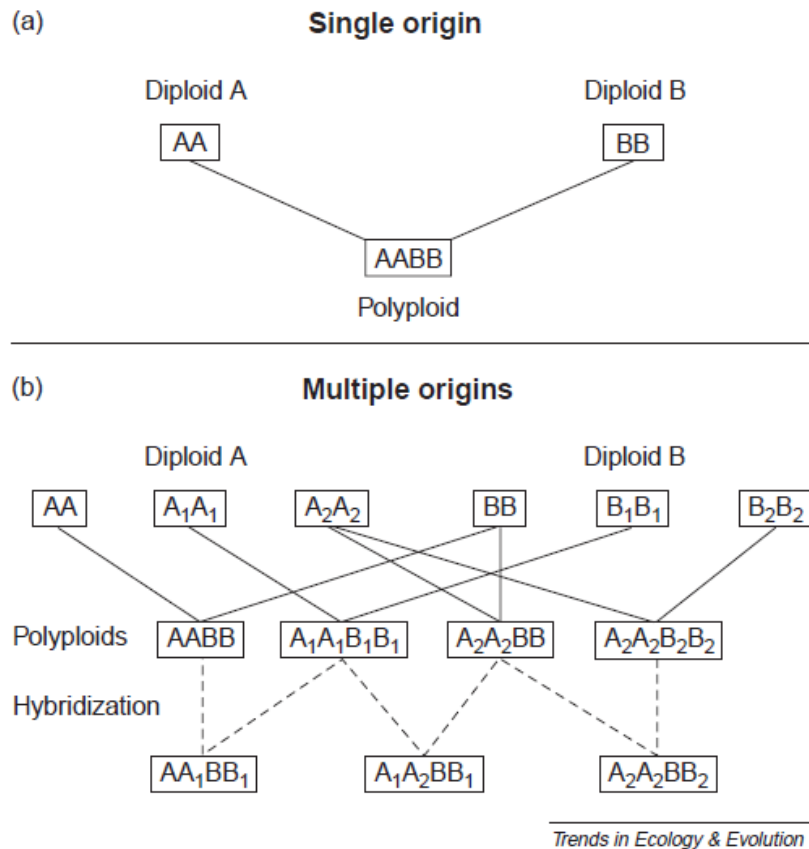
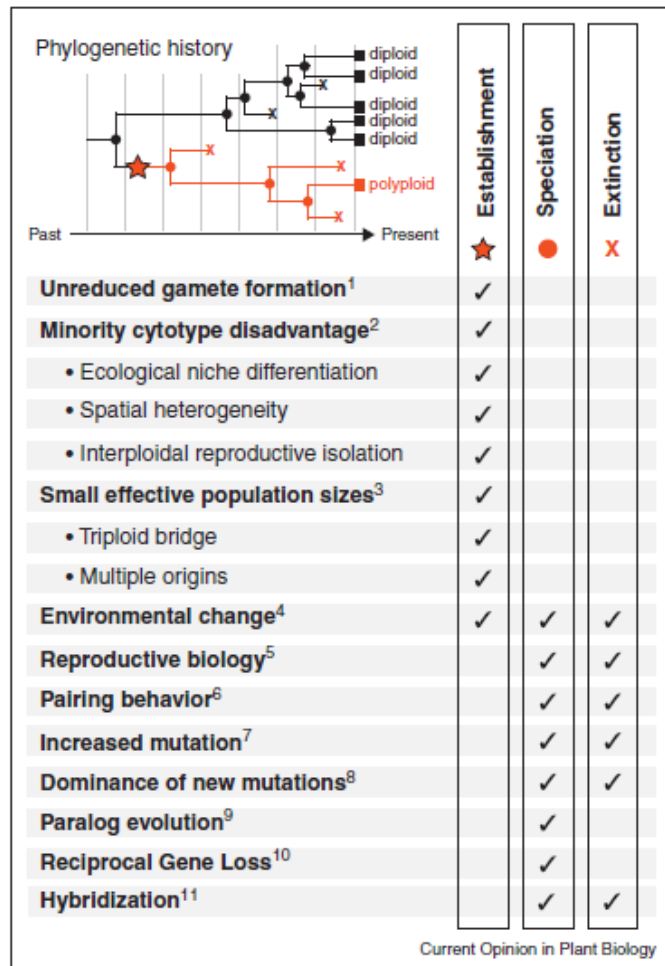


Fig. 1. Comparison of (a) traditional view of polyploid formation with (b) new or revised view. The traditional view envisioned each polyploid species forming only once, resulting in a new species that was genetically uniform (or nearly so). The new view suggests that each polyploid species forms over and over again from different parental genotypes, generating a diverse array of polyploid genotypes. Subsequent

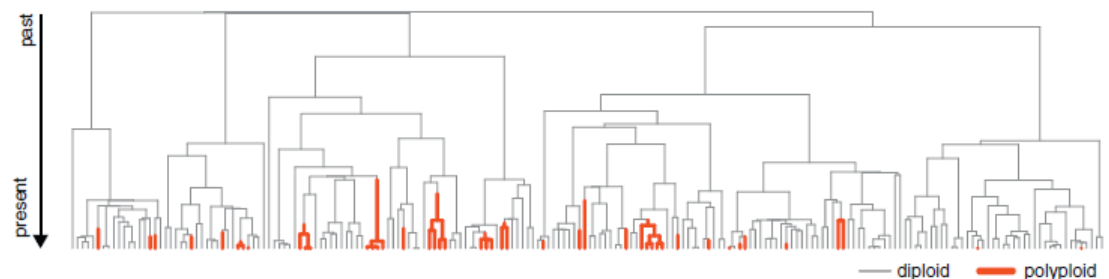
Rarely successful polyploids and their legacy in plant genomes

Nils Arrigo and Michael S Barker

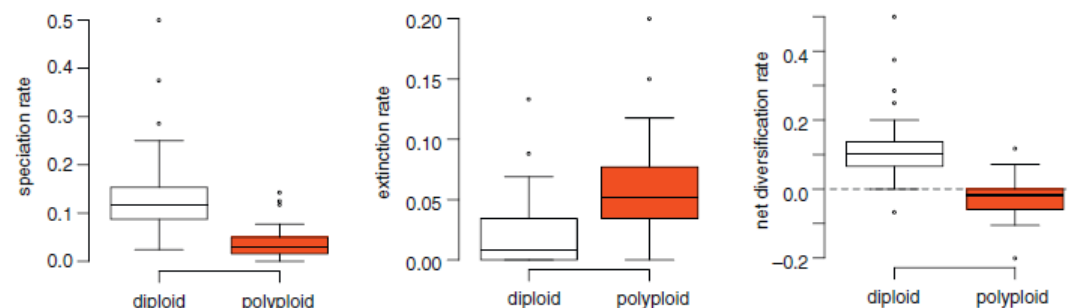


Current Opinion in Plant Biology 2012, 15:140–146

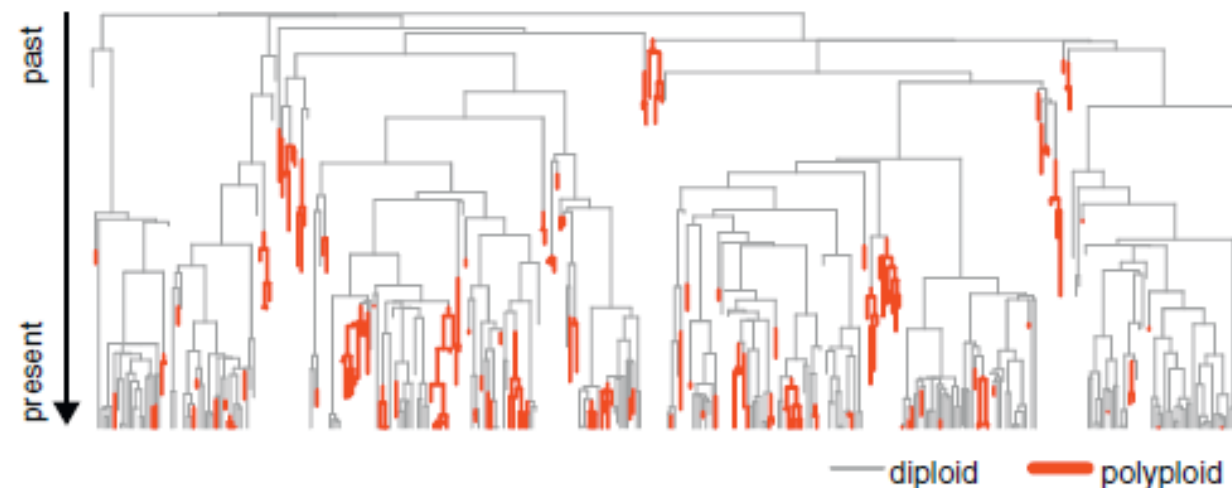
(a) Phylogeny of extant species



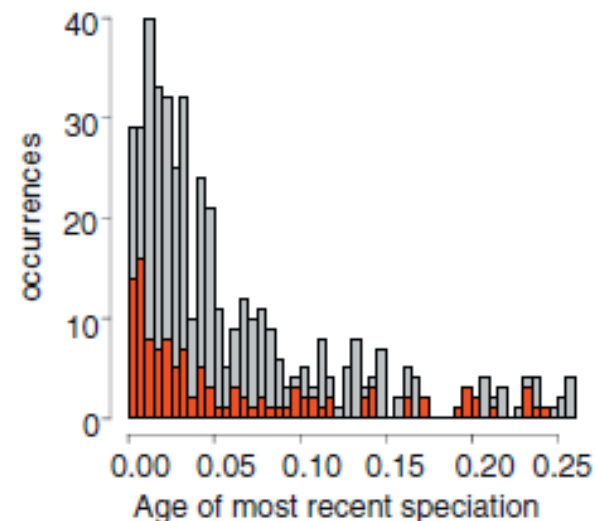
(b) Real diversification statistics



(c) Real phylogenetic history



(d) Speciation events



Current Opinion in Plant Biology

Simulated evolution of a two-state character (here: diploid versus polyploid) using DiversiTree [12] with the speciation and extinction rates of 10^{-4} . The model assumes constant but distinct speciation and extinction rates for each character, with diploids having higher speciation and lower extinction rates than polyploids (the transition rate, from diploid to polyploid is constant, reversions are not allowed). **(a)** Extant phylogeny, as it would be obtained from an exhaustive sampling of extant species (gray: diploid, red and thick: polyploid). The diversification models typically infer the speciation and extinction rates from these phylogenies and the states of the current taxa. **(b)** Diversification estimates computed from the extant phylogeny. Expressed as the number of speciation or extinction events per lineage and per time unit (a time unit is 1/50 of the total tree length). The net diversification rate is computed by subtracting the extinction to the speciation rate. **(c)** Complete phylogeny, showing both extinct and still living taxa, as well as the character status of each lineage. **(d)** Distribution of lineage ages (i.e. tracing back to the immediate common ancestor), as a function of diploid versus polyploid status.