

# **P o l y p l o i d n í   s p e c i a c e**

**Jan Suda**

Katedra botaniky PŘF UK &  
Botanický ústav AV ČR Průhonice

**[suda@natur.cuni.cz](mailto:suda@natur.cuni.cz)**

<http://www.ibot.cas.cz/fcm/suda>

# O s n o v a

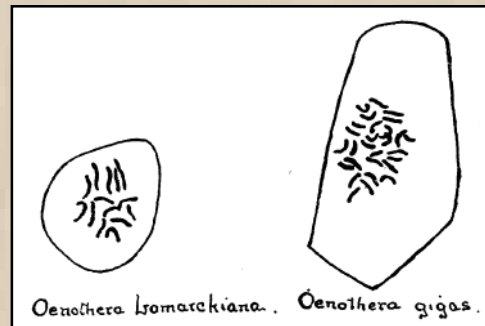
- **polyploidi a jejich klasifikace**
- **polyploidie u různých skupin organismů**
- **způsoby a dynamika polyploidizace**
- **důsledky polyploidizace**
- **velikost genomu a její důsledky**
- **další směry bádání**

# Co je to polyploidie?

- více než 2 kompletní sady chromozómů (x molekulární – WGD)
- polyplo-id
- názvosloví: 11 – undeca, 20 – icos, 21 – hemicosa, 22 – docosa , 30 – tricont, 31 – hentricont, 32 – dotriacont, 40 – tetracont, ...

## Historie:

- objev - Lutz (1907): *Oenothera*
- termín – Strasburger (1910)
- experimentální polyploid – Winkler (1916): *Solanum nigrum*



*Strasburgeria robusta*

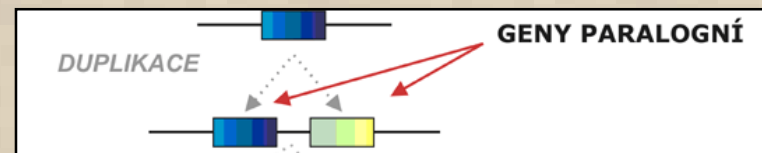
# Přístupy

## „Tradiční“:

- počet chromozómů
  - základní chromozómové číslo (x)
  - primární vs. sekundární

## „Moderní“:

- cytogenetika (velikost genomu, FISH)
- exprimované sekvenční úseky (EST - cDNA)
- sekvenace celých genomů



# Kompletně osekvenované druhy

2000: *Arabidopsis thaliana*

2002: *Oryza sativa*

2006: *Populus trichocarpa*

2007: *Vitis vinifera*, *Elaeis guineensis*

2008: *Carica papaya*, *Lotus japonicus*, *Physcomitrella patens*

2009: *Cucumis sativus*, *Sorghum bicolor*, *Zea mays*

*Brassica napus*

2010: *Brachypodium distachyon*, *Glycine max*, *Jatropha curcans*, *Malus domestica*, *Ricinus communis*, *Theobroma cacao*

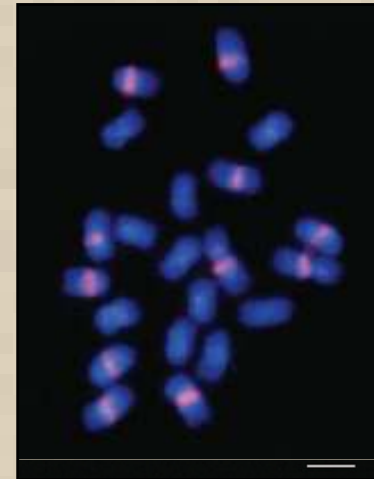
*Corchorus olitorius*, *Triticum aestivum*

2011: *Arabidopsis lyrata*, *Brassica rapa*, *Cannabis sativa*, *Fragaria vesca*, *Medicago truncatula*,  
*Phoenix dactylifera*, *Selaginella moellendorffii*, *Solanum tuberosum*, *Thellungiella parvula*  
*Eucalyptus grandis*, *Solanum lycopersicon*

# Co je to diploidie?

## ➤ „tradiční“ diploidi často polyploidní

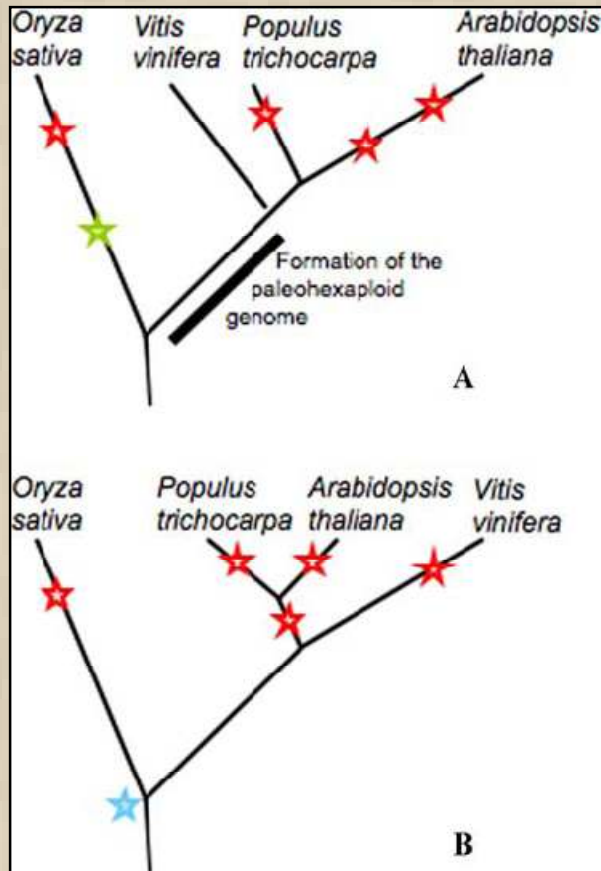
- *Helianthus* ( $2n = 34$ ) – tetravalenty v PMC
- *Zea mays*, *Sorghum bicolor* (A+B genomy)
- *Arabidopsis thaliana* - duplikované geny
- *Brassica* (6x), *Gossypium* (8x)



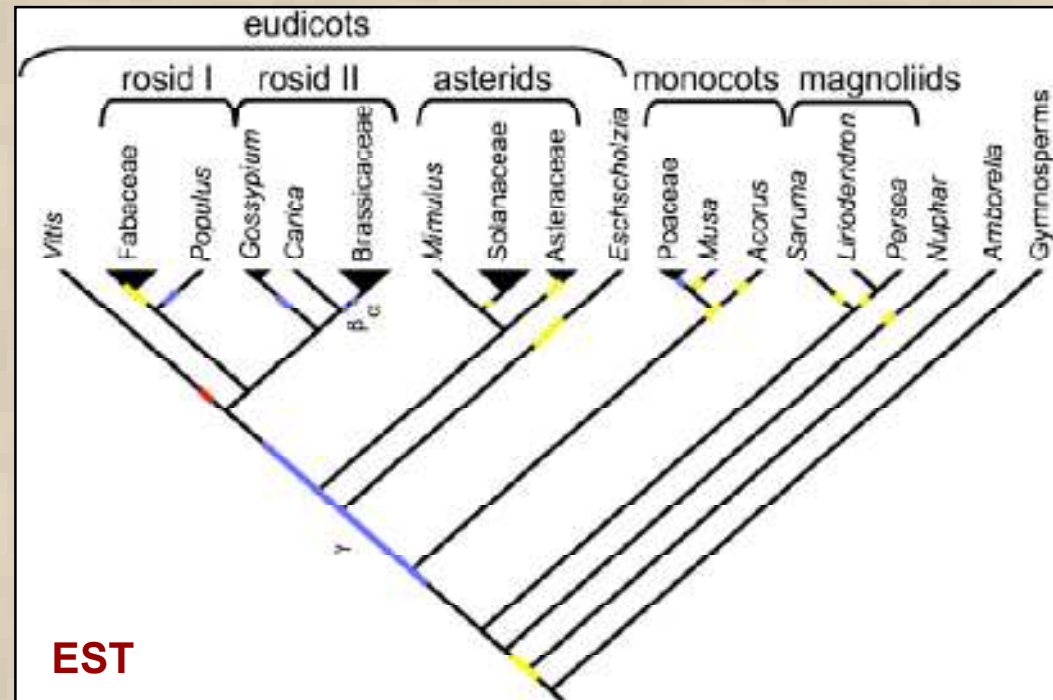
## ➤ „funkční“ definice diploidie

minimální počet genů pro funkci a reprodukci

# Existuje diploid?



kompletní sekvenace



*Amborella trichopoda*

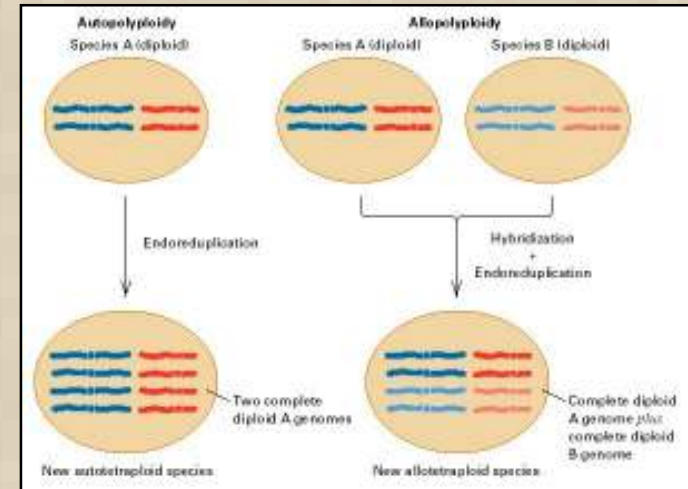
# Typy polyploidů

## Klasifikace:

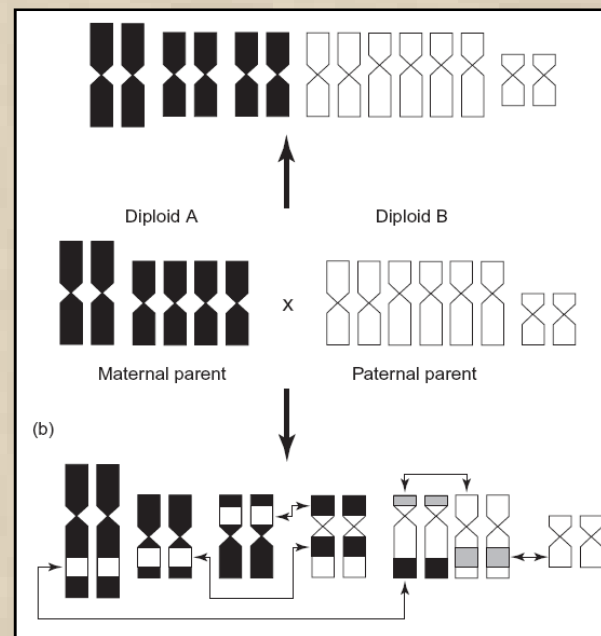
➤ autopolyploidi vs. allopolyploidi

teorie: Winge (1917) – ploidní série

termín: Kihara & Ono (1926) - *Rumex*



tradiční  
náhled



současný  
náhled



# Typy polyploidů

## Rozlišení auto- vs. allo:

- párování chromozómů
- způsob dědičnosti
- (fertilita)
- srovnání přírodních a experimentálních
- DNA markery (typy alel, frekvence)

Diploid	Autotetraploid
$Aa \times Aa$	$AAaa \times AAaa$
AA   Aa   aa	AAAA   AAAa   AAaa   Aaaa   aaaa
1 : 2 : 1	1 : 8 : 18 : 8 : 1
	<hr style="width: 50%; margin: auto;"/> 34

## ➤ segmentální polyploidi

(různý karyotyp, ale schopnost částečného párování - *Zea*)

- hybridní původ, ale párování auto-  
(*Haplopappus spinulosus* + *glaberrimus*)



# Typy polyploidů

Type of polyploidy	Category	Mode of formation	Chromosome pairing and inheritance	Example of genomic composition
Strict auto-polyploidy	Autopolyploidy	Within a species, either from genome doubling in a single individual or fusion of unreduced gametes from genetically similar individuals	Multivalents, polysomic	AAAA
Interracial autopolyploidy	Autopolyploidy	Within a species, genetically distinct, but structurally similar chromosomes	Multivalents, polysomic	AAAA
Segmental allopolyploidy	Autopolyploidy (Stebbins)/ Allopolyploidy (Grant)	Within a species, but from parental genomes that differ from each other in a large number of genes or chromosomal segments; these are unstable polyploids that evolve toward auto- or true allopolyploidy	Bivalents, disomic or multivalents, polysomic	$A_2A_2A_1A_1$
True (genomic) allopolyploidy	Allopolyploidy	Hybridization between distantly related species	Bivalents, disomic	AABB
Autoallo-polyploidy	Allo- and autopolyploidy	Genome doubling following allopolyploid formation	Multivalents and bivalents; some loci are disomic, others polysomic	AAAAABB

# Typy polyploidů

## ➤ četnost auto- vs. allo-

- dříve auto- vzácní: kritérium = párování chromozómů

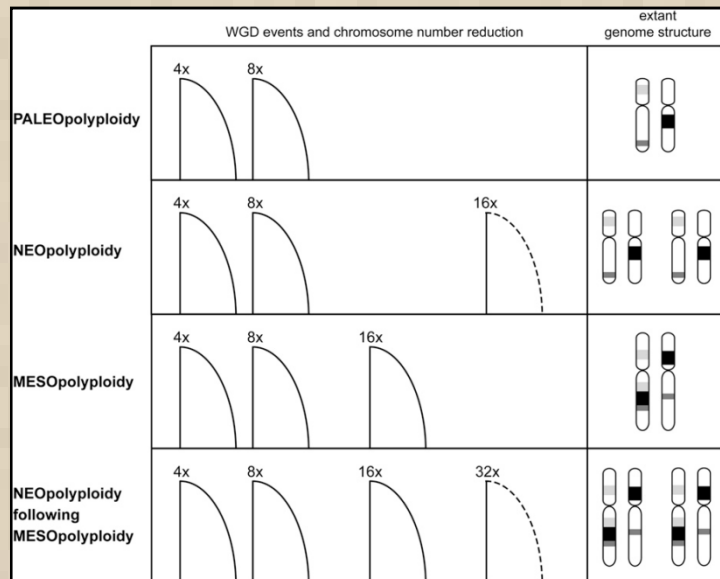
(*Galax urceolata*, + *Biscutella laevigata*, *Dactylis glomerata*, *Solanum tuberosum*)

- nárůst izozymy (způsob dědičnosti)

- další nárůst populační studie (minoritní cytotypy)

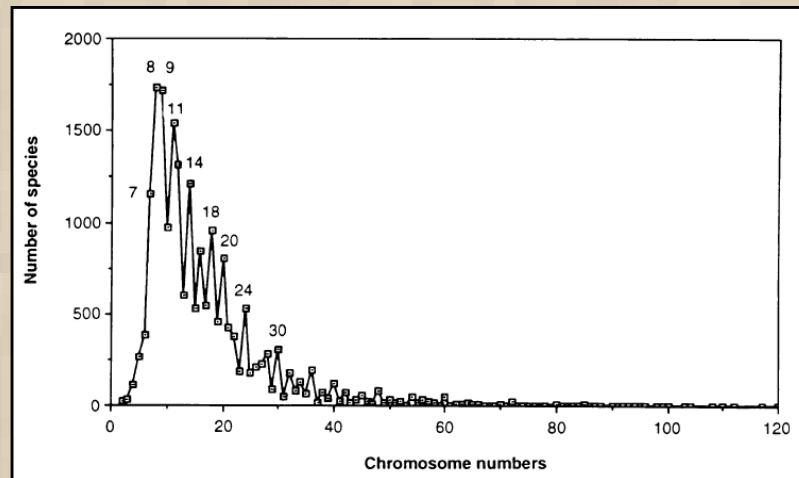
- rozdílné taxonomické hodnocení

## ➤ paleopolyploidi / mezopolyploidi / neopolyploidi

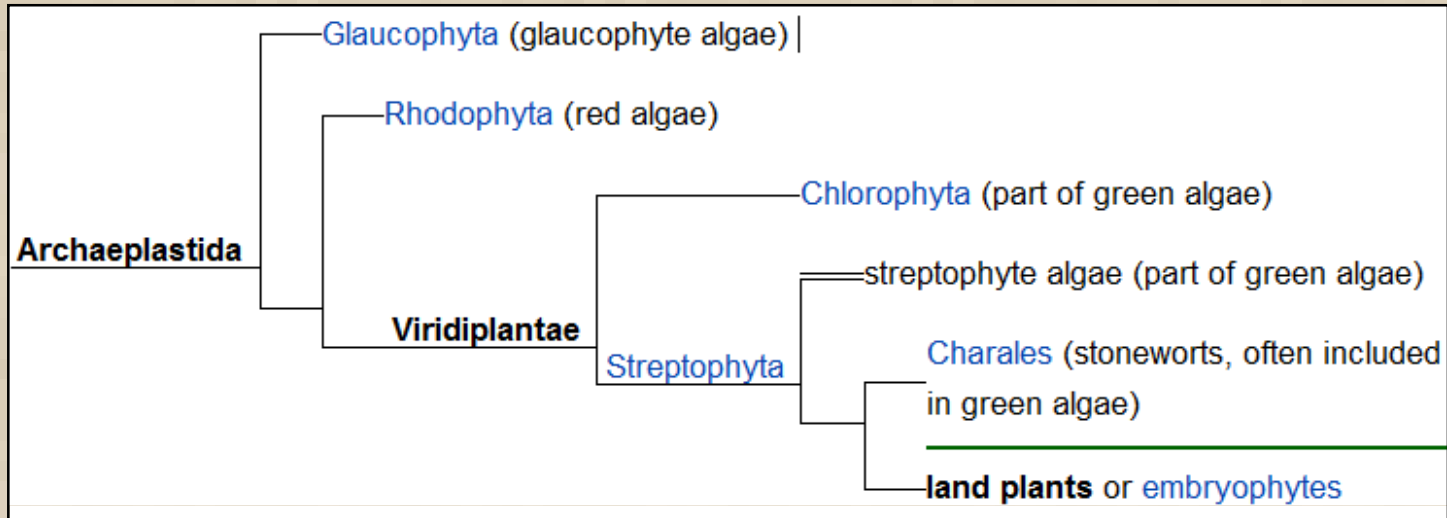


# Frekvence polyploidů

- 20-40% (Stebbins 1938): **infragenerická chromozómová variabilita**
- 47% - 58% jedno-, 43% dvouděložných (Grant 1963):  **$x \geq 14$  sekundární**  
**95% kaprad'orostů**
- 70-80% jednoděložných (Goldblat 1980):  **$x \geq 11$  sekundární**
- 70-80% dvouděložných (Lewis 1980)



# Frekvence polyploidů



## Glaucophyta (13)

➤ ?



## Rhodophyta (~6.000)

➤ *Polyides rotundus* (n = 68-72)



# Frekvence polyploidů

## Chlorophyta (~3.800 )

- *Eremosphaera viridis* (n = 80)



## Charophyta (~5.000)

- *Netrium digitus* (n = 592)
- Zygnematales, Desmidiiales
- Charales



# Frekvence polyploidů

## Marchantiophyta (~7.000)

- ~ 8%
- ~ 12-ploid (*Riccia macrocarpa*,  $n = 48$ )



## Bryophyta (~12.000 )

- ? (20-80%)
- ~ 16-ploid (*Leptodictyum riparium*,  
*Physcomitrium pyriforme*,  $n = 72$ )



## Anthocerotophyta (~150)

- chybí?
- *Anthoceros sampalocensis*,  $n = 10$ )



# Frekvence polyploidů

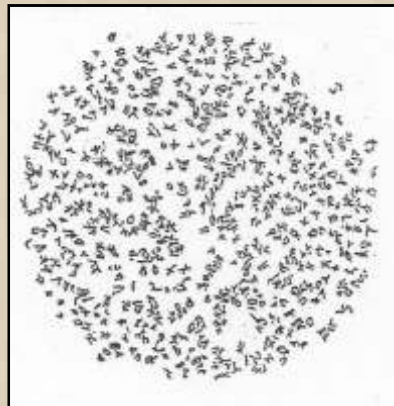
## Lycopodiophyta (~1.200)

- ~ 50-ploid (*Huperzia prolifera*,  $2n = \sim 556$ )



## Monilophyta (~12.000 )

- ~ 95%
- ~ 96-ploid (*Ophioglossum reticulatum*,  
 $2n = 1440$ )





# Frekvence polyploidů

## Cycadophyta (~300)

- chybí
- *Zamia paucijuga*, *Z. prasina* ( $2n = 28$ )



## Ginkgophyta (1 )

- chybí
- $2n = 24$

## Pinophyta (~630)

- < 2%
- hexaploid (*Sequoia sempervirens*,  $2n = 66$ )



# Frekvence polyploidů

## Gnetophyta (~70)

- ~ 30%
- hexaploid (*Ephedra funerea*,  $2n = 42$ )



## Jednoděložné (~60.000)

- ~ 70%
- ~ 50-ploid (*Voaniola gerardii*,  $2n = \sim 596$ )



## Dvouděložné (~200.000)

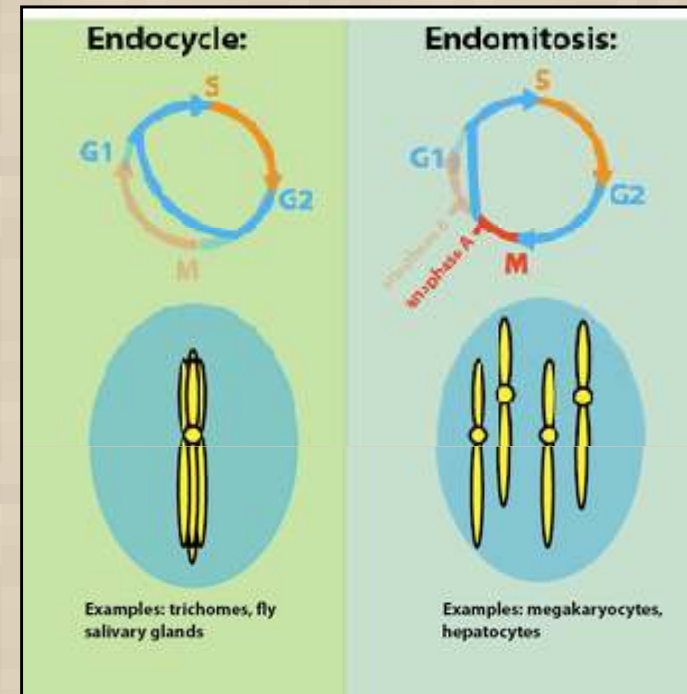
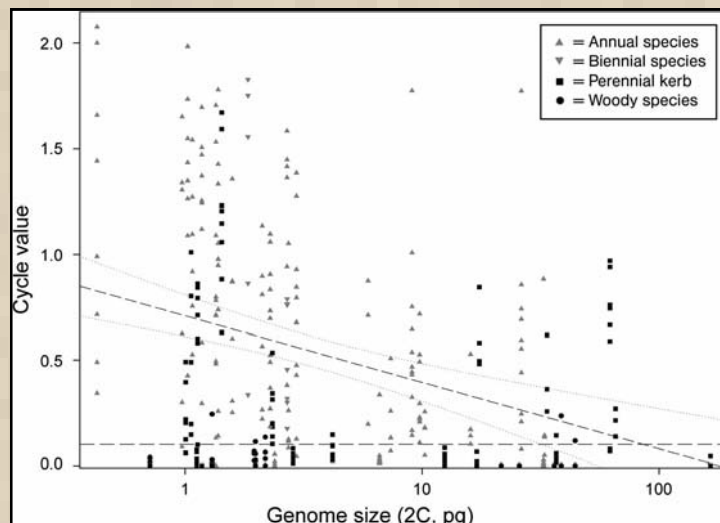
- ~ 70%
- ~ 80-ploid (*Sedum suaveolens*,  $2n = \sim 640$ )



# Somatic polyploidization

## Hypotézy:

- velikost buněk/orgánů
- diferenciace pletiv (trichomy)
- výživa (embryogenéze)
- „optimální“ množství DNA
- stresové faktory

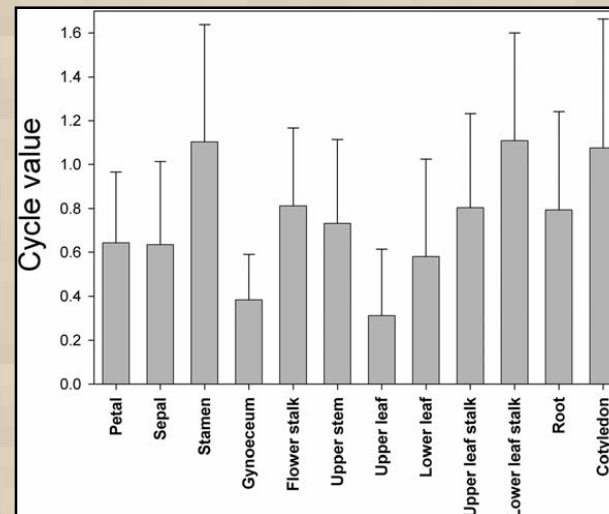


# Somatic polyploidization

- *mean C-level*
- *cycle index: počet endoreplikačních cyklů*
- **metody: cytogenetika (FISH), densitometrie, cytometrie**

## Rozdíly:

- **čeledi, druhy, ekotypy**
- **orgány, pletiva**
- **ontogenetická fáze**
- **ekologické podmínky**
- **fytohormony**
- **somatické mozaiky**



# Somatic polyploidization



*Pisum sativum*  
dělohy - 64n



*Phaseolus coccineus*  
suspensor - 8 192n



*Scilla bifolia*  
antipody - 1 024n  
elaiosom - 4 096n



*Arum alpinum*  
endosperm - 24 576n

# Hyporeduplikace

➤ *Orchidaceae*

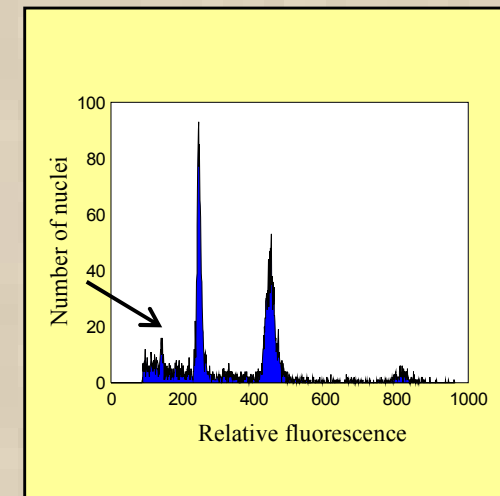
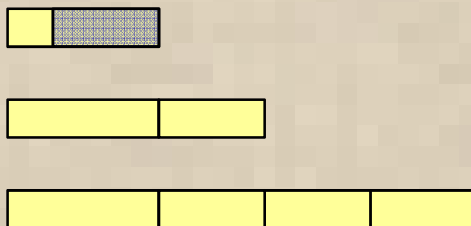
➤ 2C – 2C+P – 2C+3P, 2C + 7P, atd.



Celková reduplikace

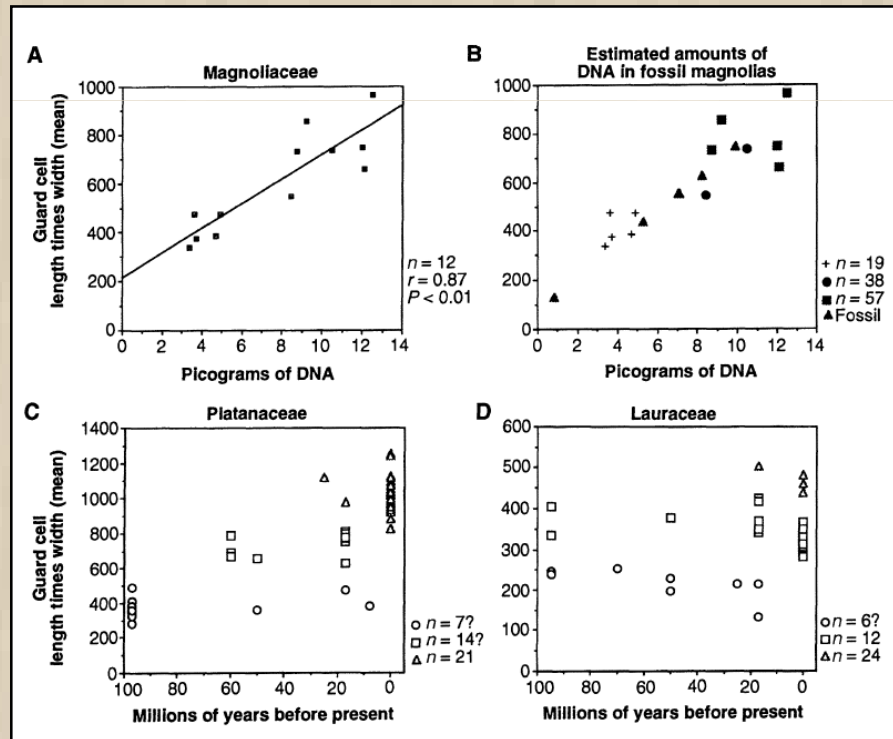
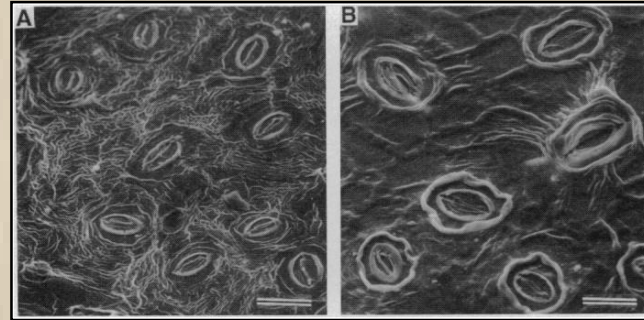


Hyporeduplikace

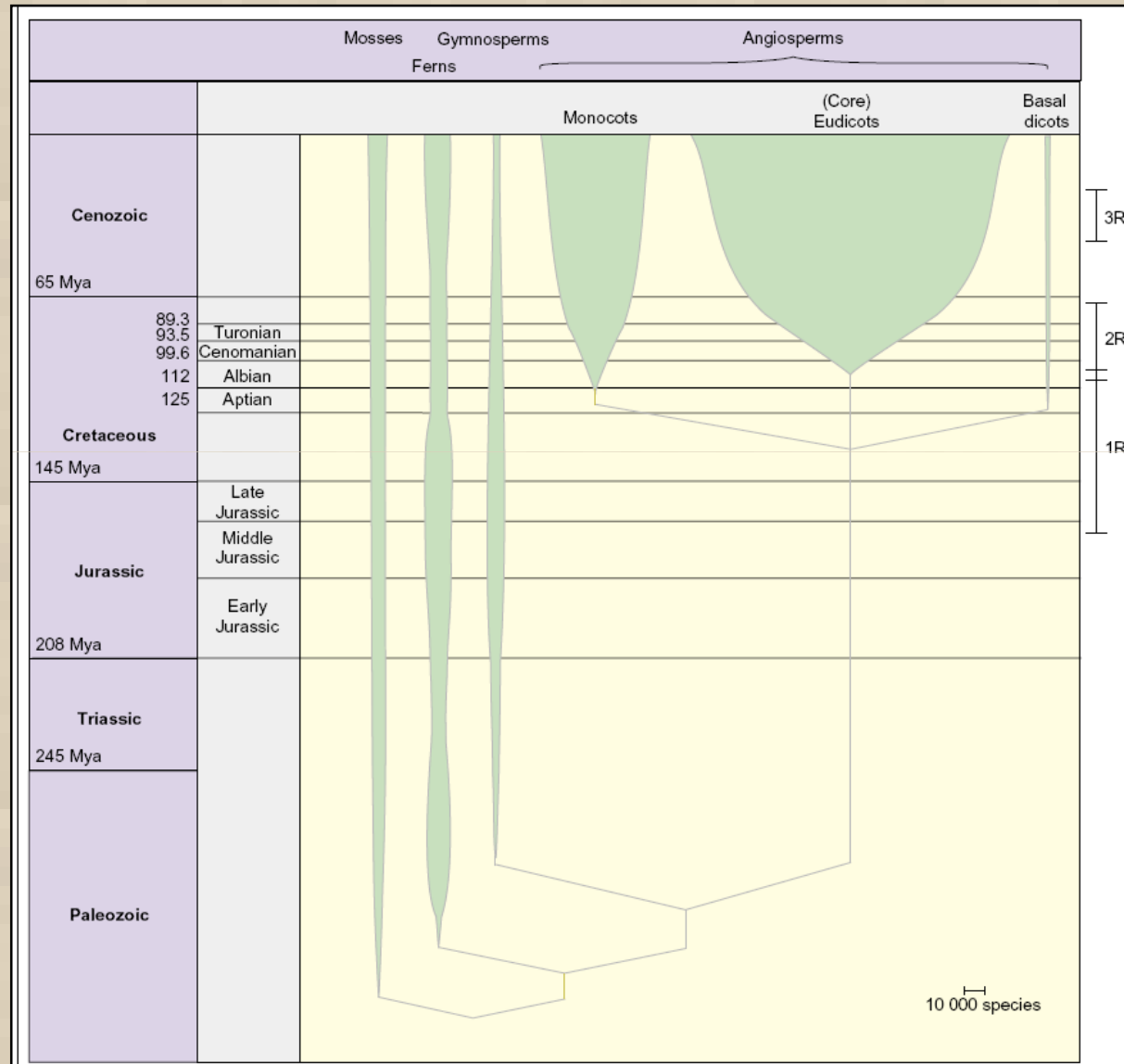


# Paleobotanické doklady

➤ velikost buněk (průduchů)

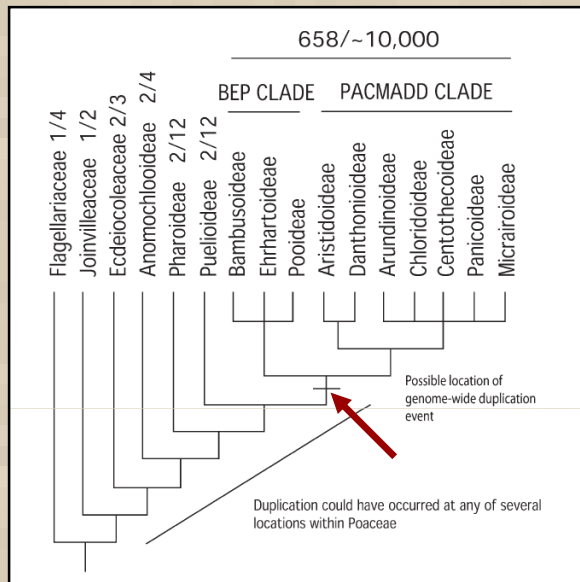


# Druhová bohatost

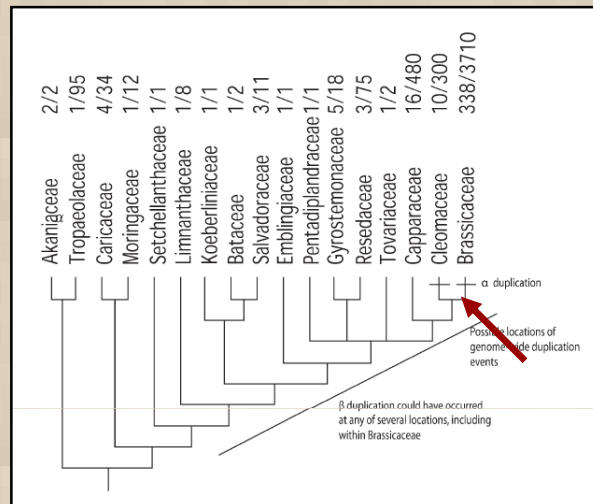




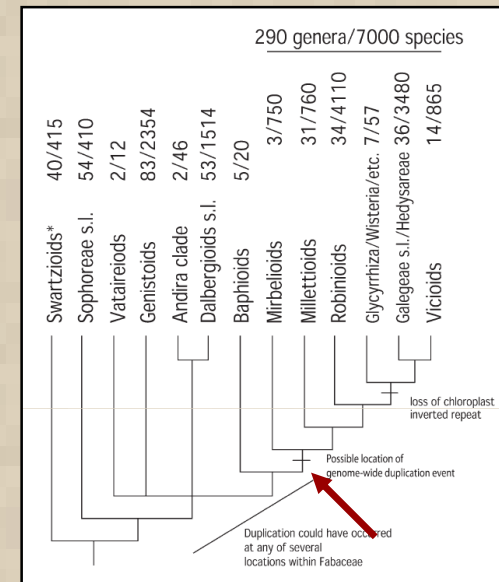
# Druhova bohatost



Poaceae



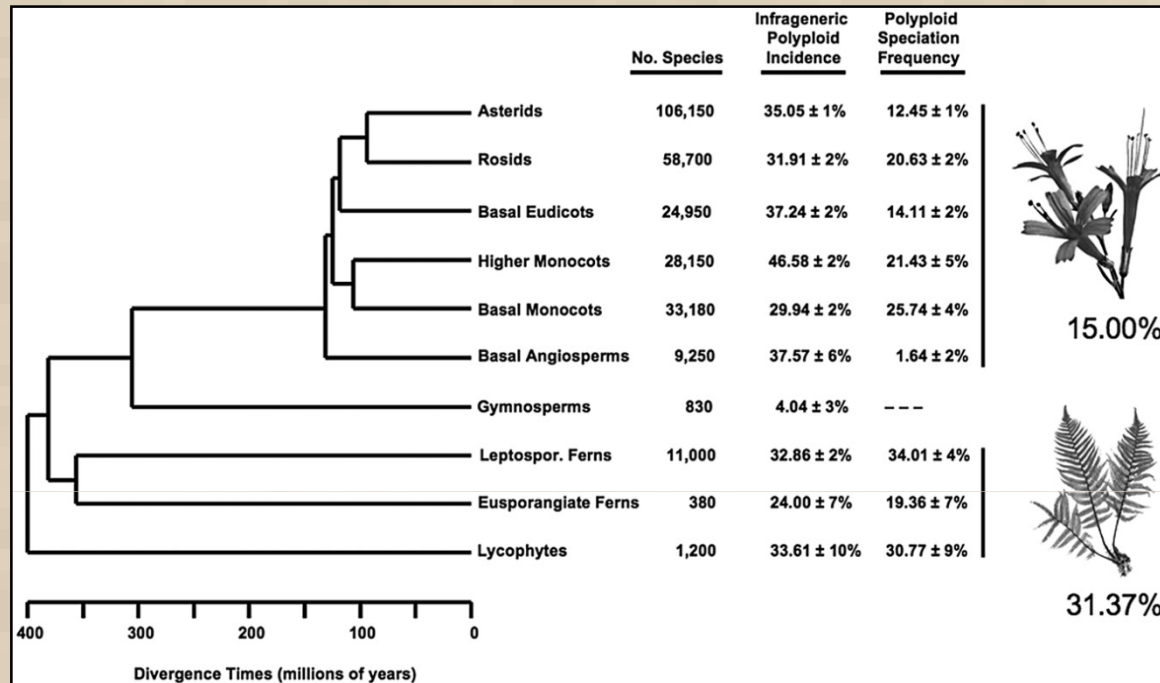
Brassicales



Fabaceae

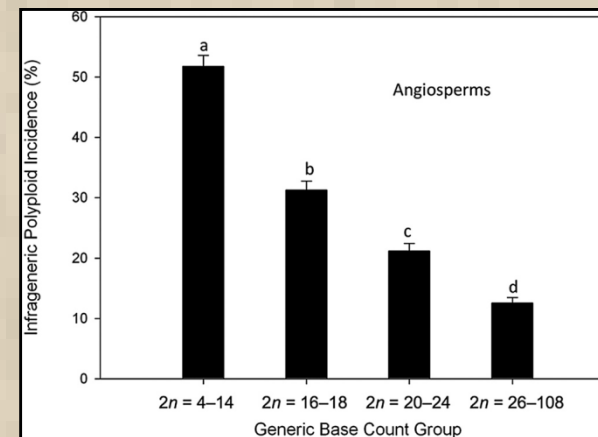


# Speciace



## Rozdílné četnosti:

- preadaptace pro polyploidii
- rozdílné stáří



# V ý z n a m p o l y p l o i d ů

- většina bioty polyploidní (rostliny – 90% biomasy)
- 71% pěstovaných druhů
- 3x endosperm
- ochrana (vyhynutí druhů x genomů)

Rank	Crop	Polyploid(s)	Diploid(s)
1	Wheat	210 785 147	
2	Rice, Paddy <sup>1</sup>	146 029 456	
3	Maize	138 896 695	
4	Soybeans	79 167 520	
5	Barley		54 012 738
6	Sorghum	42 103 351	
7	Millet		36 885 951
8	Seed cotton	32 281 621	
9	Groundnuts in shell	25 863 695	
10	Beans, dry		24 698 382
11	Rapeseed	22 855 090	
12	Sugar cane	19 733 548	
13	Sunflower seed		19 568 213
14	Potato	19 256 031	
15	Cassava	16 907 529	
16	Alfalfa for forage + silage	15 870 041	
17	Oat	13 493 832	
18	Coconut		10 792 364
19	Oil palm fruit	10 782 450	
20	Chickpea		10 660 511
21	Coffee, green	10 644 040	
	<b>Total</b>	<b>804 670 046</b> (83.7%)	<b>156 618 159</b> (16.3%)

# Polyploidie u živočichů

## Proč méně častá:

### ➤ chromozomálně určené pohlaví

- *Drosophila* ( $2n = 8$ ): narušení poměru X chromozómů/autozómů,  
3x – jen jedno pohlaví (typ ale vzácný)
- častější dominance pohlavních chromozómů (Y, W) - poměr nehraje roli  
4x samec XXYY – kvůli bivalentům ale všechny gamety XY (vymizení samic)
- možnost překonání selekcí (experimentální 4x *Bombyx mori*, *Melandrium album*)

### ➤ vývojové limity

- komplexnější vývoj
- nukleotypový efekt (nižší schopnost kompenzace velikost /počet buněk)

### ➤ vzácnější hybridizace (méně allo-)

- možná též častější hybridizace polyploid – rodič (slabší RI mechanismy)

# Bezobratlí

- téměř všechny kmeny (zatím ne Cnidaria, Echinodermata)

## Crustacea (~67.000)

- různé u různých skupin
- často Decapoda (častější u odvozených)
- Isopoda, Amphipoda – vzácně
- chybí Copepoda
- max: *Pagurus ochotensis* ( $2n = 254$ )
- Ostracoda (lasturnatky) – 3x-5x unisex. klony
  - auto i allo (hybridizace)
- max: Cladocera (většinou partenogenetické samice, samci jen ve stresu, častá hybridizace)
  - Daphnia pulex* x *D. pulicaria*: ♀ *pulex* – 2x, opak – 4x)
- Anostraca: *Artemia pathenogenetica* – jen ♀ ( $2x + 3x, 5x$ )
  - vznik lichých: vajíčko+polární jádro



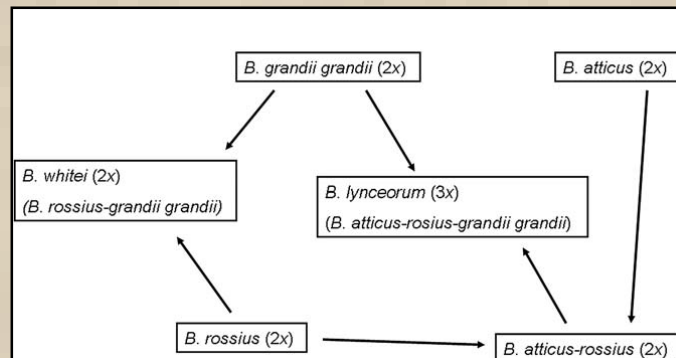
*Cyprinotus incongruens*



# Bezobratlí

## Insecta (6-10 mil.)

- polyploidie relativně vzácná (často nesleduje obvyklé trendy – mšice vzácně)
- vysoké počty – většinou fragmentace chromozomů (ne polyploidie) – Lepidoptera
- Orthoptera – max. DNA, ale jen *Saga pedo* polyploidní
- min. 9 řádů (3x, 4x, vzácně 5x, 6x) – většinou spojeno s parthenogenezí (thelytokie)
- vznik různý: nered. gamety (někdy *via* 3x), hybridizace – pakobyly (*Bacillus*)
- Coleoptera – max. nosatci: rasy 3x-10x, žádný jen polyploidní, 52 nezávislých událostí  
polyploidie: větší, delší cyklus, bezkřídlí
- endopolyploidie: *Bombyx mori* (slinné žlázy – až 1 mil. n)



# Bezobratlí

## Molusca (~85.000)

➤ chybí Cephalopoda

➤ Bivalvia: přírodní vzácně

- 3x, 5x, 6x *Lasaea* – většina allo- (jen 2 druhy 2x a oboupohlavné)

- max: Sphaeriidae (okružankovití) - jen 1 diploid ( $n=19$ )

- stará (terciér), recentní hlavně auto-

- až 13x (*Musculium securis*) - gametogeneze OK i u lichých

- experimentálně (chemikálie): snadno a životaschopní

- ústřice 3x, 4x: větší, porušení vývoje gonád

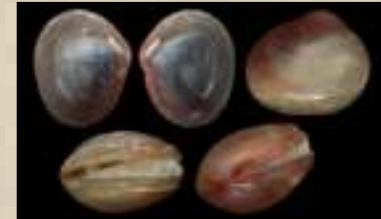
➤ Gastropoda: hermafroditi + self-kompatibilita, ale polyploidní málo

- Planorbidae – 7% polyploidních druhů (*Bulinus* – až  $8x=144$ , allo-)

- poly: větší, více self-, náchylnější k *Schistosoma*,  
pomalejší vývoj, citlivější k suchu

- max.: *Physa chukchensis* (10x-12x)

- invaze: *Potamopyrgus antipodarum* (NZ – hlavně 2x bi, zavlečení 3x apomikti)



# Bezobratlí

## Annelida (~17.000)

➤ Oligochaeta – min. 40% (auto)polyploidi (hermafrodité), i výhradní polyploidi

- méně gonády, jinak morfologicky nerozlišitelní

- možná specifické párovací mechanismy (x multivalenty)

Lubricidae – 50% druhů (max. 10x = 190 – *Octalasion cyaneum*)

- většinou thyletokie, ca. ¼ sexuální (rozdíly sudé/liché)

Enychtraeidae (roupicovití) – 50%, ale většinou bisexuální

- *Lumbricillus lineatus* – gynogenezé (=pseudogamie)

- sympatrie 2x sex, 3x, 4x, 5x gyno

- polyploidie – adaptace na stres?

➤ Hirudinea - nejisté

➤ Polychaeta – vzácně (bi-)

- ale experimentálně již 1906 (*Chaetopterus*)





# Bezobratlí

## Platyhelminthes (~20.000)

➤ většina polyploidních mezi Turbellaria (až 10x, často vnitrodruhová variabilita)

- *Polycelis nigra* – 2x + gynogenetičtí 3x (vzácně 4x – fertilizace 3x vajíčka)

- *Schmidtea polychroa* – stejné, ale i 3x gyno tvoří x spermie (nepotřebují 2x)

- cyklus 3x-4x (4x někdy tvoří R! vajíčka)

- 4x nižší fertilita, ale důležití pro občasný sex

- 3x - větší amplituda

- častá thyletokie, též dělení

➤ Cestoda + Trematoda: auto-3x (thyletokie)



- 4x vzácně (*Paragonimus westermani*)



# Bezobratlí

## Nematoda (~28.000 / až 1 mil.)

- max. 8x (auto) – *Meloidogyne*
- experimentálně 3x, 4x – *C. elegans*
- polyploidie větší

## Rotifera (~2.200)

- *Euchlanis dilatata* – x (♂), 2x (♀), 3x - větší



## Tardigrada (~1.200)

- 2x sexuální, 3x apomiktické (vzácně 4x), někdy sympatrie

# Obratlovci

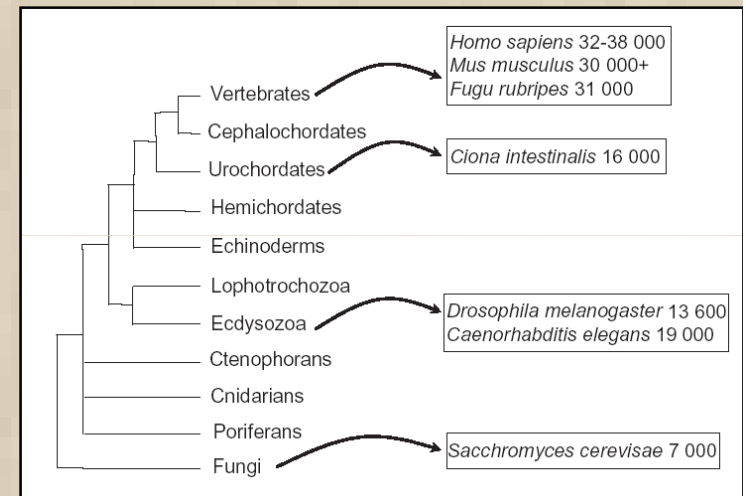
## Plus pro polyploidii:

- proměnlivé prostředí (neredukované gamety)
- vnější oplození
- rychlá reprodukční izolace

## Obratlovci:

- 2R teorie: 1) kambrium, 2) pozdní devon
- indicie:

- počet genů (nárůst)
- homoeobox geny – kopinatci (1) vs. čelistnatci (4)
- sekvenace lidského genomu (paralogy)



# Obratlovci

## Agnatha (~100)

- původně: častá u mihulí –  $2n = 76-178$  (x sliznatky –  $2n = 14-48$ )
- ale velikost genomu neodpovídá – spíše fragmentace

## Chondrichthyes (~950)

- často vysoké počty –  $2n = 28-106$  (vyšší u původních – polyploidní ancestor?)
- není korelace počet chromozómů / velikost genomu (přestavby v evoluci)
- patrně 4x a 8x
- recentní 3x: *Ginglymostoma cirratum* (ž. vouskatý)



## Dipnoi (6)

- velké genomy, ale relativně nízké počty chromozómů
- 4x *Protopterus dolloi* ( $2n = 68$ )



# Obratlovci

## Chondrostei (~50)

- častá polyploidie (3 skupiny –  $2x = c. 120, c. 250, c. 500$  – *A. brevirostirum*)
- 120 – je 4x nebo 2x? (možná stará polyploidizace, pak diploidizace)
- obsah DNA nespojitý
- auto- i allo- , též liché ploidie (13x)
- intraspecifická variabilita (?)



## Teleostei (~20.000)

- často polyploidie (celé čeledi)

Salmonidae ( $x=10$ ) – tradičně: až 10x (*Thymallus* ), ale: podobný obsah DNA

- mezičeleďové srovnání: paleo-4x (auto - též multivalenty, duplikované geny)
- spontánní i indukovaná polyploidizace recentně, častá hybridizace
- 3x (pohlaví OK - ♂ XYY, XXY – jinde většinou letální)
- stále v procesu re-diploidizace (někdy di-, někdy tetra-somická dědičnost)

Catostomidae (pakaprovcovití) – též 4x ( $2n=c. 100$ ), ale allo- a úplná diploidizace

# Obratlovci

Cyprinidae – většina  $2n \approx 50$ , polyploidní násobky (většinou allo-)

- ca 50 druhů polyploidních (4x - *Cyprinus*, většina *Carassius*, *Phoxinus*,

6x – *Barbus*, 8x – *Carassius*, max.  $2n \approx 20x = 470$  *Diptychus dipogon*)

- polyploidie opakovaná + hybridizace (problematická taxonomie – *Barbus*)

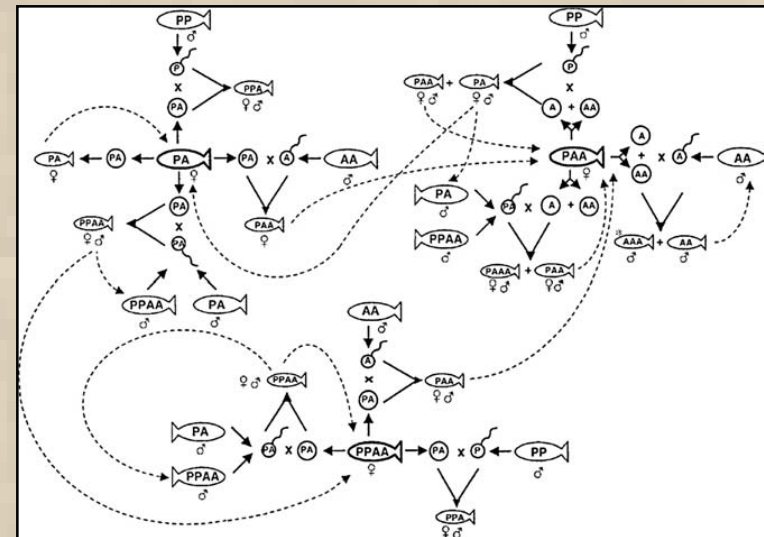
- komplexní: *Leuciscus alburnoides* – ploidní variabilita (75% 3x ♀, zbytek 2x)

– vznik skupiny hybridizací s *L. pyrenaicus* (i recentní)

- různé ploidie + složení genomu – různá reprodukce



(R! i neR! gamety, parthenogeneze, sex, vzácně i 4x, ...)



# Obratlovci

Cyprinidae – *Phoxinus neogaeus* x *P. eos* – *P. eos-neogaeus* (2x, 3x + mozaiky)

- 2x - gynogenéze, ale často fertilizace
- 3x – sexuální (n gamety – jen genom *P. eos*) – křížení s „čistou“ *P. eos* –
  - morfologicky nerozlišitelní, mDNA ale z *P. neogaeus*

Poecillidae – častá polyploidie

- *P. formosa* – hybridogenni (*P. mexicana* + *latipinna*)
  - první unisex. obratlovec (1932)
  - 2x - gynogeneze (z rodičovských či příbuzných druhů)
  - 3x – přírodní fertilní, experimentální sterilní
- *Poecilliopsis* – častá hybridizace (polyploidie i z 3 druhů)
  - 2x větší, vyšší tolerance pro teplo
  - 2x a 3x ekologická diference (3x větší proud)



Cobitidae – 2x, 3x (allo), 4x, sex i gynogenéze

- 3x i v dalších čeledích, snadný vznik experimentálně (různé vlastnosti, většinou sterilní)

# Obratlovci

## Amphibia (~6.500)

- spontánní 3x, snadná experimentální polyploidizace
- první polyploidní obratlovec – *R. „esculenta„* (1920)
- Anura: ~30 druhů (celý rod *Xenopus*), většinou bisexuální
  - často di- a poly-ploidní páry druhů (*Bufo viridis* – *B. danatensis*)  
(někdy 2x neznámé nebo vyhynulé)
  - autopolyploidie? (ale karyotypy druhů jen málo diferencované)
  - polyploidie často kryptičtí (redukce počtu buněk) – ale reprodukční izolace  
(hlas) – x hybridizace (3x sterilní/neživotaschopní)
  - *Hyla versicolor* – z *H. chrysoscelis* (vznik min. 3x, z různých linií)
  - může hybridizovat, ale jen pokud 4x♀ - vznik 3x, 5x, 6x
  - žádné meziploidní rozdíly





# Obratlovci

- *Xenopus* ( $x=9$ ): 4x (*X. laevis*) - 12x (*X. ruwenzorensis*)
  - stará allopolyploidie (30 mil.) + mladší události (pleistocén)
  - jediný 2x : *X. tropicalis* ( $2n = 20$ ) (odvozený 4x *X. epitropicalis*)  
(dnes často samostatný rod)
  - pohlaví ZZ/ZW – narušeno (dominance W je snižována s nárůstem Z, roli pak hraje prostředí)
- *Rana „esculenta“* – *R. lessonae* x *R. ridibunda* (somatické buňky – mozaika)
  - ♂ i ♀ 2x i 3x
  - 2x: v gametách eliminován genom sympatrického rodiče
  - 3x: eliminován genom v 1 kopii
- *Bufo pseudoraddei baturae* – 3x, ale sexuál s oběma pohlavími (!)



- ♂ - eliminace 1 genomu před meiozou – x gamety
- ♀ - eliminace + duplikace před meiozou - 2x gamety

# Obratlovci

- Urodela: polyploidi méně častí, jen několik skupin, unisexuální reprodukce
  - *Ambystoma* - snadno experimentální 3x
    - komplex *A. laterale-jeffersonianum* – 3x ♀ (různé způsoby reprodukce)
    - i hybridizace s dalšími druhy (4 genomy, až 5x)
    - polyploidi – prakticky se neliší od 2x (možná výhoda – vajíčka)
  - Sirenidae – 3 druhy, ale všechny nejspíše polyploidní (4x, 6x)
  - *Triturus* – spontánní 3x (ca 1% jedinců – neplodní)



# Obratlovci

## Reptilia (~9.500)

- relativně vzácná – zejména u partenogenetických, většinou jen 3x
- max. 4x (ale sterilní), mozaiky – *Lacerta* (jen ♀)
- *Cnemidophorus* - hybridní původ (1 – partenogenetický primární hybrid,  
2 – zpětné křížení s rodičem, někdy i jiný druh)
- jediný had: *Ramphotyphlops braminus* (slepák květinový, ♀)
- chybí u krokodýlů
- želvy : jen *Platemys platycephala* (želva plochohlavá) – mozaika 2x/3x  
(jediný nehybridogenní obratlovec s častou mozaikou a oběma pohlavími)



# Obratlovci

## Aves (~10.000)

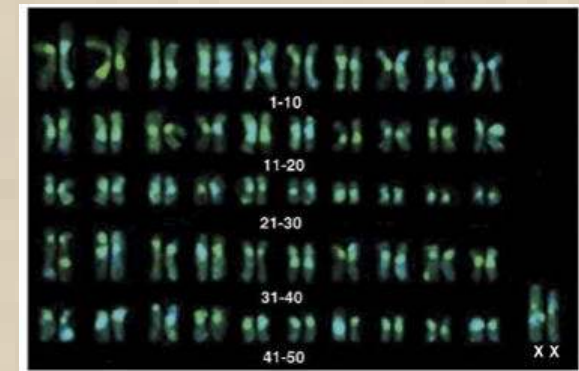
- velmi vzácně, jen 3x + mozaiky (*Gallus*, *Ara ararauna*) – sterilní

## Mammalia (~5.500)

- opět velmi vzácně (3x + mozaiky)
- možná *Tympanoctomys barrerae* ( $2n = 102$ ), *Pipanacoctomys aureus* ( $2n = 92$ )
- allopolyploidie
- občas zpochybňováno (cytogenetika, paralogy)



X



# Evoluce polyploidů

- FÁZE: VZNIK - UDRŽENÍ – ŠÍŘENÍ
- zdvojení somatických chromozomů
  - meristémy – často mozaiky (*Primula kewensis*)
  - endopolyploidní buňky – dělení, rány (*Vicia faba*)
  - zygota / embryo (*Zea*) – indukce teplotním šokem
  - indukční geny (tri – *Hordeum*, elongate – *Zea*)
  - experimentálně (colchicin, oryzalin)
- polyspermie
  - vzácná (některé *Orchidaceae*)
  - obratlovci
- (hybridizace)
  - allopolyploid – křížení 2 auto- (*Solanum*, *Tradescantia*)

# Vznik polyploidů

## ➤ neredukované gamety

- frekvence u nehybridů: 0,56% x hybridů: 27.5% (poruchy párování)
- meiotické poruchy (13 způsobů vzniku)
- variabilita mezi druhy, jedinci (2n-producenti), roky
- vliv prostředí (stres, chlad, výkyvy, živiny – *Gilia* (900x rozdíl), paraziti)
- genetický základ – možno provádět selekci (*Trifolium* – 3 generace: 0.04% → 47%)
  - *tne1* – *Medicago*, 3 geny – *Solanum*
- detekce: velikost, diády u *Ericaceae*, cytometrie, křížení
- frekvence 3x v populacích



***Trifolium***  
0,06% (1-84%)



***Solanum***  
2-10%  
5-23%



***Dactylis***  
0,49% (0,1-14%)  
0,98% (0,1-26%)

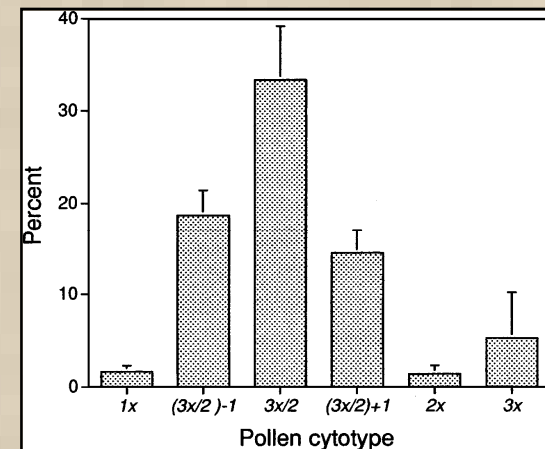
# Vznik polyploidů

## ➤ oboustranná polyploidizace ( $2n + 2n$ )

- *Malus* – 0,4%
- vliv  $2n$  producentů (*Costus*, *S. tuberosum*)
- výhoda self-fertilita
- allopolyploidi: *Digitalis purpurea* x *D. ambigua* – 90% F2  $4x$

## ➤ jednostranná polyploidizace ( $2n + n$ )

- triploidní most
- $2n$  gamety – překonání G self-inkompatibility (*Pyrus* –  $3x$  hybridy)
- triploidi – variabilní gamety ( $n$ ,  $2n$ ,  $3n$ ) – křížení s  $2x$
- problém: triploidní blok  
(poruchy endospermu – vyšší při  $n + 2n$ )



# Triploidní blok

## Teorie:

- poměr matka : endosperm : embryo – 2 : 3 : 2
- poměr ♀ : ♂ v endospermu – 2 : 1
- EBN (rovnovážné číslo endospermu – vždy nutno 2:1)
  - nezávisí na ploidii (2x *Trifolium* – EBN 2-6, 4x – EBN 4-8)
  - stanovení experimentálně (hybridizace – nutno druhy i cytotypy)
  - polyploidizace, neredukované gamety – 2EBN:  $n+2n = 2:2$ ,  $2n+n = 4:1$
  - genetická kontrola (2? lokusy)

Reference species	Reference EBN	Crossed species	Viable seed produced?	EBN of crossed species
2x Species A	2	4x Species B	Yes	2
4x Species A	4	2x Species A	No	—
4x Species A	4	4x Species B	No	—
4x Species A	4	4x Species C	Yes	4
4x Species B	2	2x Species C	Yes	—
4x Species B	2	4x Species C	No	—
8x Species B	4	4x Species C	Yes	4

Ploidie	EBN	Druh ( <i>Solanum</i> )
2x	1	<i>S. trifidum</i>
2x	2	<i>S. tuberosum</i>
4x	2	<i>S. acaule</i>
4x	4	<i>S. tuberosum</i>
6x	4	<i>S. albicans</i>



# Četnost vzniku

## Autotetraploid formation

### Triploid-bridge (2 gen.):

expected freq. 3x			expected freq. 4x from 3x		rate of 4x formation per generation
freq. 1n gametes	freq. 2n gametes	1- triploid block	triploid fert.	freq. 4x (selfing)	
0.99535	0.00465	0.123	0.319	0.274	$= 4.98 \times 10^{-5}$ (selfing)
				freq. 4x (backcrossing)	$= 1.16 \times 10^{-5}$ (backcrossing)
				0.064	

### One-step (1 gen.):

expected freq. 4x				
freq. 2n gametes	X	freq. 2n gametes		
0.00465		0.00465		$= 2.16 \times 10^{-5}$ (selfing or backcrossing)

## Allotetraploid formation

### Triploid-bridge (2 gen.):

hybrid freq. & fitness		exp. freq. 3x		expected freq. 4x from 3x		rate of 4x formation per generation
freq hybrid.	hybrid fert.	freq. spont. 3x (selfing)	triploid fert.	freq. 4x (selfing)	$= h (4.05 \times 10^{-4})$ (selfing)	
h	0.0625	0.14824	0.319	0.274	$= h (3.60 \times 10^{-4})$ (backcrossing)	
		freq. spont. 3x (backcrossing)		freq. 4x (backcrossing)	0.064	
		0.56500				

### One-step (1 gen.):

hybrid freq. & fitness		exp. freq. 4x		
freq hybrid.	hybrid fert.	freq. spont. 4x (selfing)		$= h (4.05 \times 10^{-2})$ (selfing)
h	0.0625	0.64861		$= h (8.63 \times 10^{-4})$ (backcrossing)
		freq. spont. 4x (backcrossing)		
		0.01380		

# Četnost vzniku

Type		Selfing	Backcrossing
Autotetraploid	Total rate of formation per generation	$7.14 \times 10^{-5}$ <b>14,000</b>	$3.32 \times 10^{-5}$ <b>30,000</b>
	% of total rate due to 3x bridge	69.7%	34.9%
Allotetraploid	Total rate of formation per generation	$h(4.09 \times 10^{-2})$	$h(1.22 \times 10^{-3})$
	% of total rate due to 3x bridge	1.0%	29.5%
Frequency of interspecific hybridization ( $h$ ) required for the rate of autotetraploid formation to equal the rate of allotetraploid formation		0.0017	0.0272

# Haploidizace

## ➤ zpravidla jednosměrný proces

- ale „optimální“ hladina: *Hordeum* – 4x (6x zakrslí, krátkověcí)

*Triticum* – 6x (9x nevitální)

## ➤ vzácně polyhaploidi

- experimentální techniky

- (zejména) u apomiktů – někdy polyploidně-polyhaploidní cykly

- *Ranunculus auricomus*, *Botriochloa*, *Pilosella*

- obtížné zjištění *in situ*

# Variabilita

- ploidní variabilita generuje variabilitu
- hybridizace, neredukované gamety, (různé způsoby reprodukce)

- hybridizace 6x *H. rubrum* (fakultativní apomixie) x 4x *H. pilosella* (obligátní apomixie)

- potomstvo:

6x (apomixie)

3x (haploidní partenogénéze)

5x (redukované gamety)

7x (redukovaná + neredukovaná gameta)

8x (neredukovaná + redukovaná gameta)



- intraspecifická variabilita

- častá (Kalifornie - 12-13%, spíše častější – vliv reprezentativnosti)

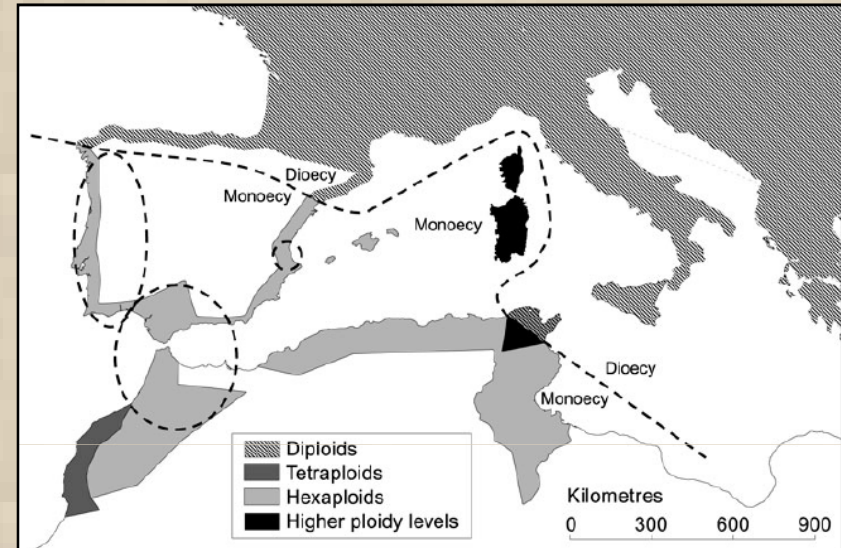
- sexuální druhy – max. 8 cytotypů (*Senecio carniolicus*)

# Udržení polyploidů

- nevýhoda menšin (*minority cytotype exclusion*)
- překonání:
  - rozdílné ekologické požadavky
  - (výrazné) rozdíly ve fertilitě, populační dynamice, paraziti...
  - podíl  $2n$  gamet  $2x$  a  $3x$  jedinců
  - role triploidů (četnost, fitness, gamety -  $3x$  hybridů mohou pomoci udržet  $4x$ )
  - náhoda v malých populacích
  - *assortative mating*: fenologie (*Plantago*, *Dactylis*, *Arrhenatherum*),  
opylovači (*Heuchera*), morfologie květů,  
změna reprodukce: self-kompatibilita, apomixie (ne u  $2x$ )
  - kompetitivnost: sporofyt i gametofyt (pylové láčky !)
    - experimenty – nutno sledovat více generací
  - *Secale* –  $2x+4x$  – *minority exclusion*, *Zea* – vymizení  $4x$  (i při 1:9),  
*Arabidopsis* (samoopylení) – nárůst  $4x$  (vyšší klíčivost)
  - vzácně: vysoká frekvence generování polyploidů (*Hieracium echioides*)

# Udržení polyploidů

Species	Ploidy levels	Pre-zygotic breeding system isolation mechanism	Inter-ploidy hybrid occurrence
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	2x,4x	Flowering time difference	Rare
<i>Mercurialis annua</i>	2x,6x	Dioecy/monoecy?	Common
<i>Lotus alpinus/corniculatus</i>	2x,4x	Flowering time difference	Never found
<i>Plantago media</i>	2x,4x	Flowering time difference	Very rare
<i>Chamerion angustifolium</i>	2x,3x,4x	Flowering time difference; pollinator sorting	7%
<i>Arrhenatherum elatius</i>	2x,4x	Flowering time difference; high selfing rate?	1%
<i>Heuchera grossulariifolia</i>	2x,3x,4x	Pollinator sorting	1.4%
<i>Carya ovata/tormentosa</i>	2x,4x	High selfing rate?	?
<i>Taraxacum</i> spp.	2x,3x	Sexual/apomictic	Common
<i>Claytonia virginica</i>	2x,4x	Flowering time difference	Common
<i>Dactylis glomerata</i>	2x,4x	Flowering time difference	No adult found

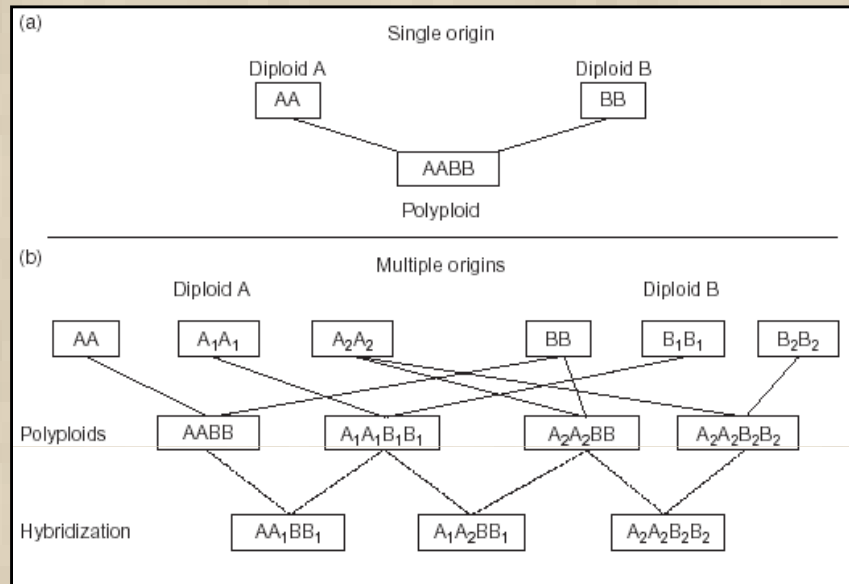


## *Mercurialis annua*

- korelace ploidie / pohlavnost



# Polytopní vznik



*Draba norvegica* (6x)  
(min. 13x)

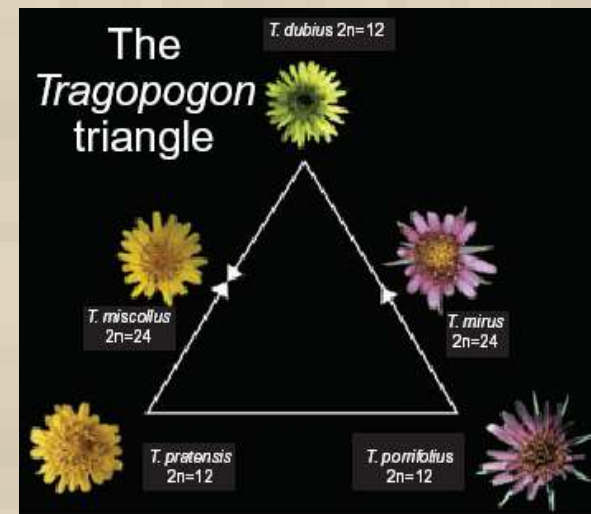
*Tragopogon*

➤ **indicie:**

- cpDNA haplotyty

- > 4 alely / jaderný lokus

min. 21x



min. 11x

# Polytopní vznik

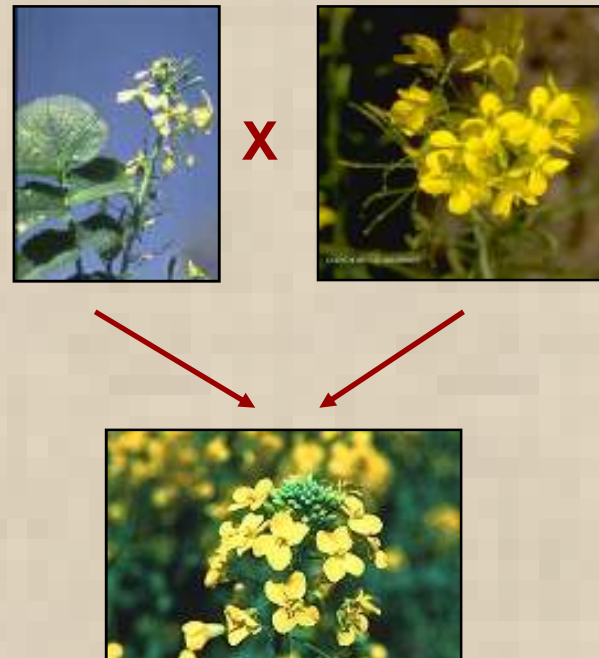
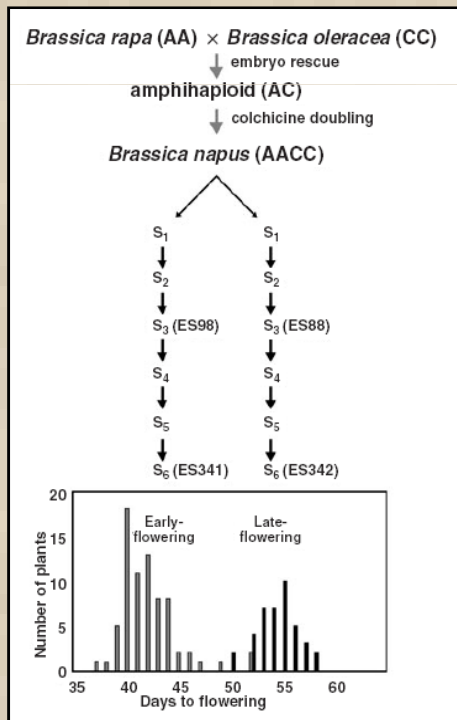
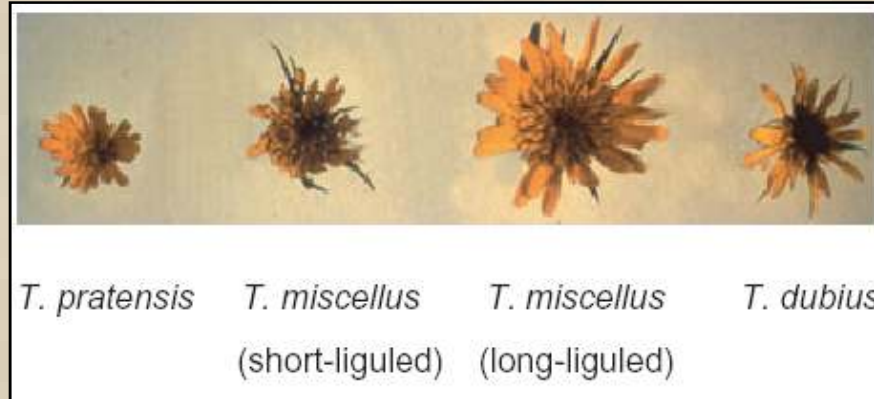
- „monofylie“
- výjimky: *Arabis suecica*, *Arachis hypogaea*, *Spartina anglica*
- četnost vzniku:
  - rozsah sympatrie
  - ekologický + fenologický překryv
  - míra kompatibility
  - životnost hybridů
  - podíl neredukovaných gamet
- celkově podhodnoceno
- možné nadhodnocení: interakce mezi liniemi
- optimum: geografická shoda 2x+4x (v praxi – dostatečně odlišné polyploidní populace)



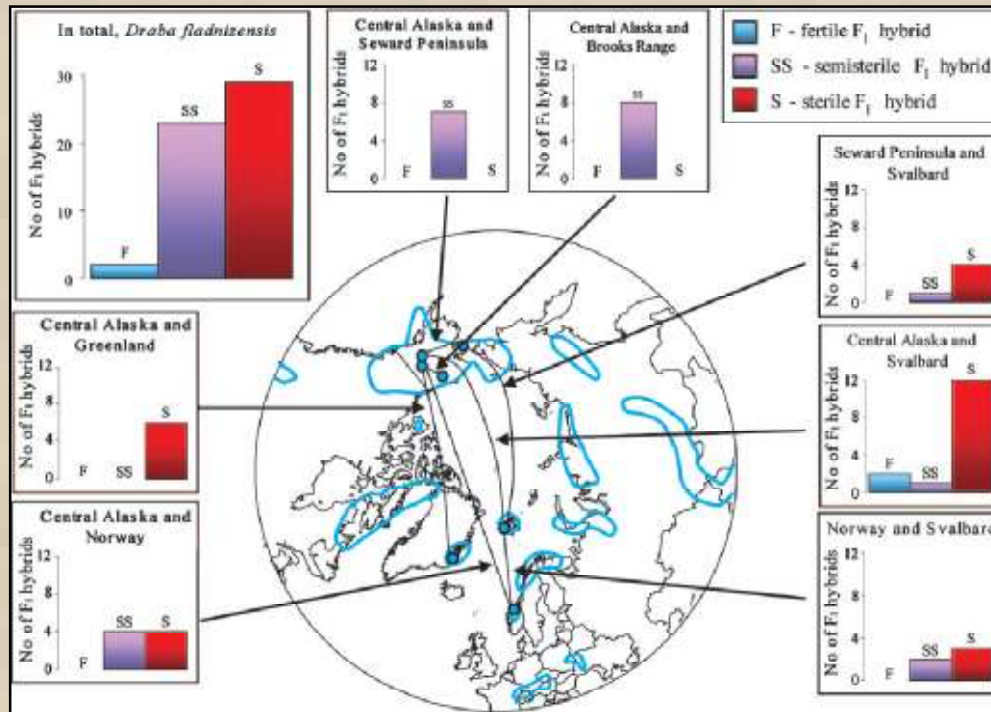
# Opakuje se evoluce?

## NE:

- směr křížení
- přestavby genomu



# Opakuje se evoluce?



*Draba*

# Opakuje se evoluce?

➤ epigenetické faktory

*D. fuchsii*



X



*Dactylorhiza*

*D. incarnata*



*D. majalis*



*D. traunsteineri*



*D. ebudensis*

# Šíření polyploidů

- vlastnosti semen
- změny ve způsobu reprodukce (apomixie)
- konkurenceschopnost
- možnosti: nové geografické oblasti (bez rodičů) / jiná nika
- posun ekologických vlastností auto-
  - teplota (odolnější 2x: *Chamaerion*, *Vaccinium*, *Anthoxanthum*  
4x: *Empetrum*, *Suaeda*)
  - vlhkost (více 2x: *Eragrostis*, *Tripleurospermum*, *Eupatorium*  
4x: *Galax*)
  - světlo (méně 2x: *Dactylis*, *Deschampsia*, *Senecio nemoralis*  
4x: *Achlys*)
- kolonizační schopnosti – postglaciální historie (2x – často relikty)
- invazní rostliny a polyploidie

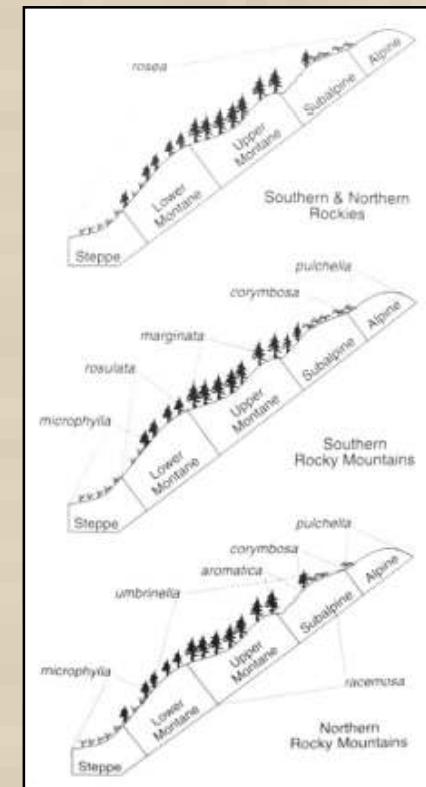
# Šíření polyploidů

## ➤ ekologické nároky allo-:

- teoreticky přechodné, ale kvůli segregaci/rekombinaci často jinak
- stejné nároky jako rodiče – překryv (*Clarkia*)
- širší amplituda - částečný překryv (*Tragopogon*, *Antennaria rosea*)
- překryv s jedním z rodičů (*Gilia*)
- odlišné od rodičů (*Erythronium quinaultense*)

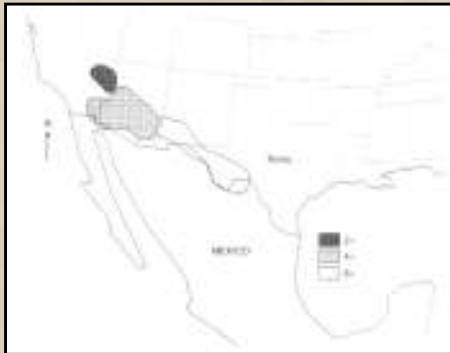


***G. transmontana* (vlhko)**  
= *G. clockeyi* (vlhko) x *G. minor* (sucho)



# Cytogeografie

- autopolyploidi – počáteční překryv (allo-variabilnější)
- evoluce:
  - sympatrie (často ale ekologická diferenciace – *Atriplex confertiflora* 2x-10x  
(nadmořská výška)
  - parapatrie (*Vicia*, *Knautia*, *Chamaerion*, *Plantago media*, *Larrea*)
  - allopatrie (*Nymphoides peltata*)



# Cytogeografie

## ➤ Velikost areálu:

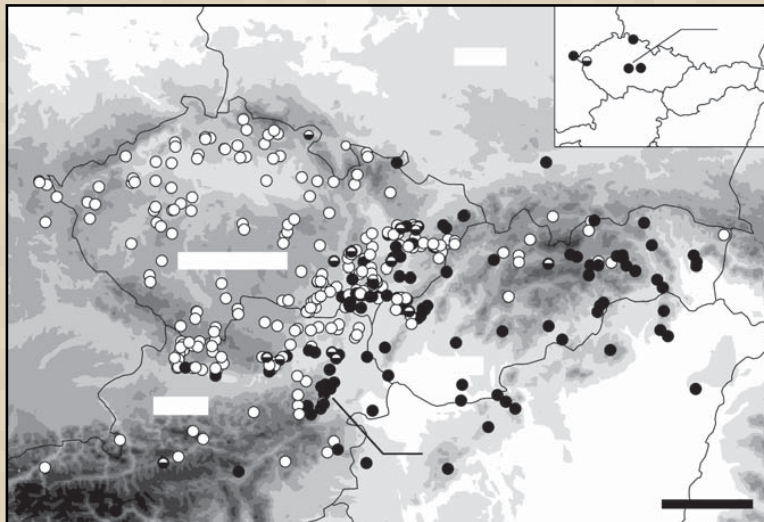
- polyploidi – zpočátku menší, později často větší
- apo-endemity (poly – *Lomatium repostum* z *L. lucidum*)  
vs. patro-endemity (2x – relikty, *Galium anisophyllum* agg., Kapsko - *Oxalis*)
- celkově ale polyploidie malý vliv (zejména po fylogenetické korekci)
- změna lidskou činností (*Dactylis*, invazky)
  
- bezobratlí: často větší areály, extrémnější podmínky



# Cytogeografie

## ➤ Kontaktní zóny:

- primární x sekundární (i obě – *Knautia arvensis*)
- různé široké (často na gradientu)
- s / bez hybridů
- mozaika / postupný přechod
- změny v čase

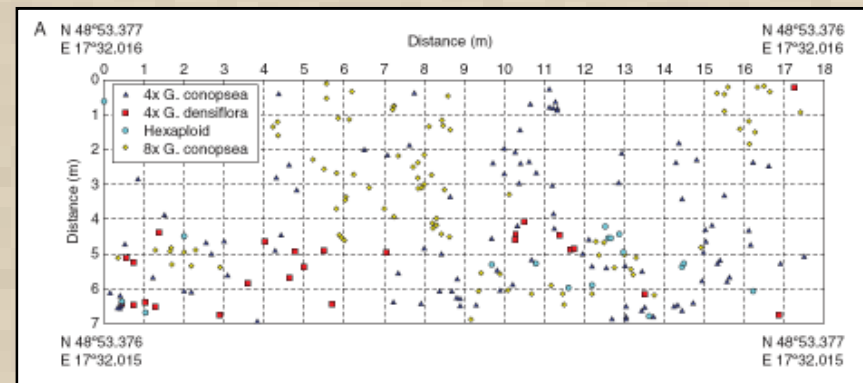
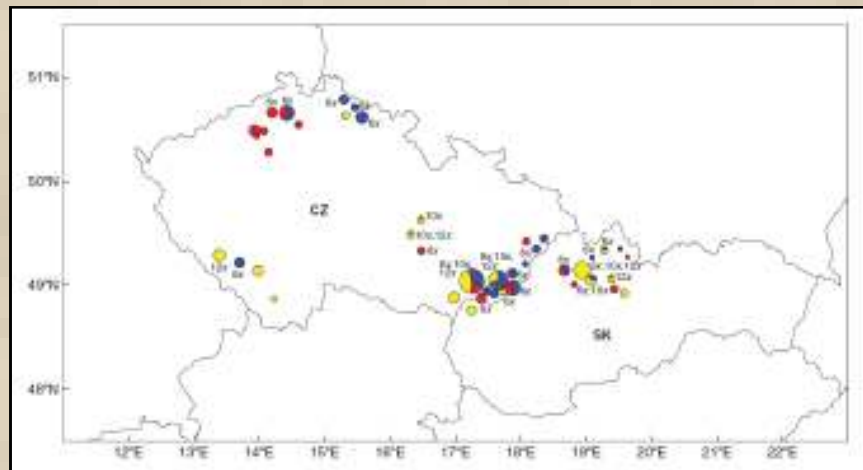




# Cytogeografie

## ➤ Intra-populační variabilita:

- až 5 ploidií (*Gymnadenia*)
- evoluční mechanismy koexistence
- interakce mezi cytotypy a dalšími organismy



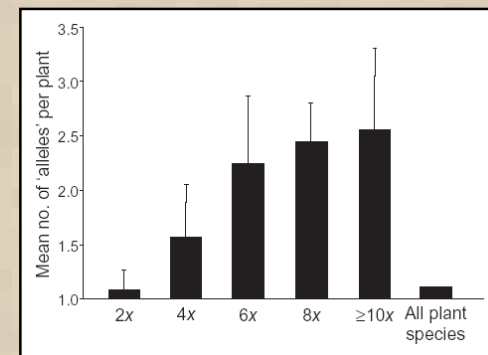
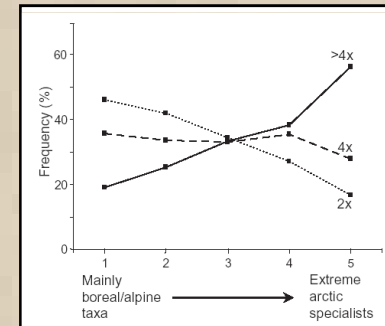
# Cytogeografie

## ➤ Geografické rozdíly:

- nárůst s zeměpisnou šířkou: arktická flóra (*Dupontia*)
  - častá hybridizace (zalednění) – stabilizace polyploidii (různé stáří)
  - častá autogamie, asexualita – uchování heterozygotnosti
- nadm. výška? (Alpy – stejně vrcholy / podhůří)
- ostrovy variabilní: Kanáry (25%) vs. Havaj (80%), Juan Fernández (75%)
- Kapsko: tradičně málo x recentní data
- ale: vliv životních forem + stabilita společenstev

Growth form	Number of genera	Percentage of genera with polyploids			
		<26%	26–50%	51–75%	>75%
Annual	21	57	24	19	0
Perennial herbs	200	38	31	27	4
Woody	65	65	23	11	1

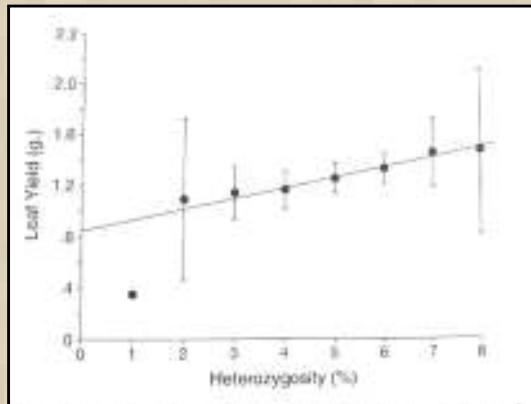
Community	Stable		Labile	
	Diploid	Polyploid	Diploid	Polyploid
Deciduous forest	72.1	27.9	34.5	65.5
Pine forest	79.1	20.9	49.0	51.0
Rock steppe	68.8	31.2	62.5	37.5
Meadow	81.2	18.8	27.2	72.8



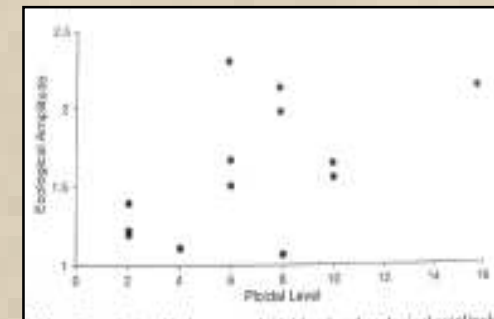
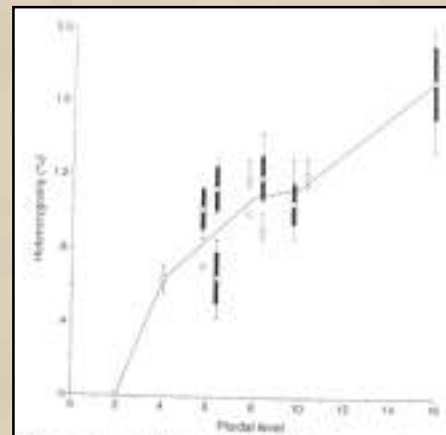
# Výhody polyploidů

## ➤ Vysoká heterozygotita:

- výhoda: důkazy vesměs z plodin (exper. polyploidii z inbreedních linií vs. po jejich hybridizaci – *Zea*, *Secale*)
- přírodní: jen *Dactylis* (listy, květenství), *Draba* (ekologická amplituda)
- důvod: variabilita v izoenzýmech (2x-3, 3x-6, 4x-10)  
uchování i letálních recesivních alel



*Dactylis*

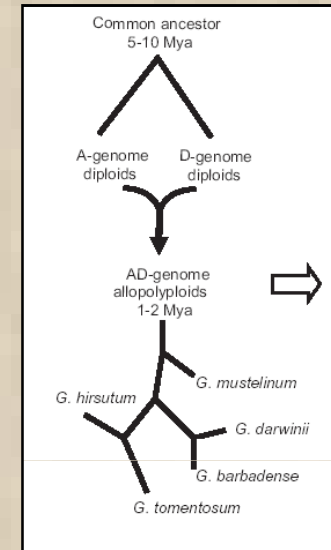


*Draba*

# Výhody polyploidů

## ➤ Nové genotypy:

- vliv dávky genů
- segregace, rekombinace  
(syntetičtí allo-4x *Gilia millefoliata* x *G. achillaefolia* – květní znaky)
- počáteční nestabilita (allo)polyploidů
- interakce genů u allopolyploidů (*Gossypium* – semena AADD)



## ➤ Nové interakce jádro-cytosol:

- vliv cpDNA+mDNA (až posun ke znakům matky)
- *Tragopogon* (typ květenství), *Gilia* (barva stonků, květů, odění, ...)
- *Trifolium* (fyziologie)

# Důsledky polyploidizace

## ➤ Cytologie:

- velikost buněk – ovlivnění proporcí
- metabolické procesy (obecně pomalejší - *Saccharomyces*)
- větší kondenzace chromatinu, menší transport RNA (jaderné póry)

Rather the impact of polyploidy on ecological and evolutionary function is consistent only in that it has an effect, even if the specific direction is unpredictable.

## ➤ Aktivita genů:

- ovlivnění jaderných, chloroplastových i mitochondriálních
- amplifikace RNA – nezměněna (x-6x *Datura innoxia*) i pokles (*Lycopersicum*)
- enzymy – opět variabilní (*Lycopersicum* – nárůst malátDH, pokles RuBPC)  
*Zea* (x-4x) – většinou nárůst (18 enzymů)
- mezi-populační variabilita (*Medicago* – 6-GP, *Phlox* – ADH)
- mt: snížení exprese u aneuploidů *Zea*

# Důsledky polyploidizace

## ➤ Fyziologické procesy:

- hormonální aktivita (auxiny: *Raphanus* – 2-3x méně, kys. abscisová: *Lycopersicum* – 30% méně, *Sedum pulchellum* – pokles 2x-6x)
- příjem vody: ???
- transpirace: nižší, odolnější k suchu (snížení hustoty průduchů – *Ribes*, *Betula*)  
(vliv i silnější kutikula)
- fotosyntéza: na jednotku plochy listu nižší výměna CO<sub>2</sub>
  - změna optima – 4x *Trifolium incarnatum* – 5-10C nižší)

## ➤ Obsahové látky:

- obecně nárůst: alkaloidy (*Atropa* – 68%, *Papaver* – 100%, *Hyoscyamus* – 22-36%)  
terpeny (*Carum* – 35-85%, *Mentha* – 30%), silice (*Acorus* – 300%)
- vnitrodruhové rozdíly (mezi ssp.) – kumariny *Artemisia tridentata* (+100% / -45%)
- kvalitativní rozdíly: flavonoidy (*Phlox* – 2x: 8 jedinečných, 4x: 14), fenoly
- jiné složení – *Galeopsis*, *Nicotiana* – 50% více popela

# Důsledky polyploidizace

## ➤ Ontogenetické procesy:

- obecně nižší rychlost růstu
- semena: větší, pomalejší klíčivost (někdy nižší), jiná dormance
- semenáčky – větší, dočasně rychlejší růst
- pozdější kvetení, někdy celkově delší
- délka života (*Oryza punctata*, *Zea*, *Ocimum*)
- rozdílná demografie ?



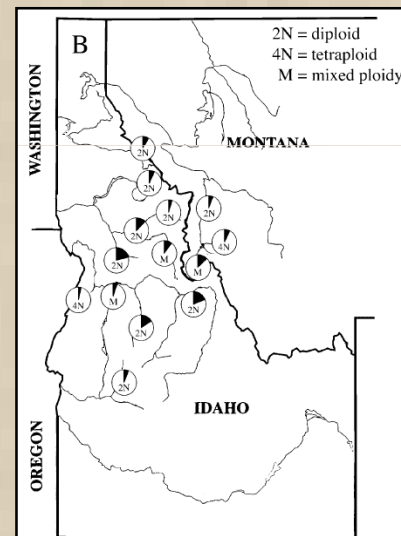
## ➤ Reprodukce

- vyšší podíl autogamie (překonání 1-lokusové G inkompatibility – *Lycopersicum*, *Trifolium hybridum*)  
změna distylie – homostylie (2x / 6x *Turnera*)
- velikost květů, změna typu (*Lamium amplexicaule* – více kleistogamických),  
pohlavnost (*Empetrum*)
- produkce nektaru (*Salvia splendens* – nárůst 2x-8x)

# Důsledky polyploidizace

## ➤ Odolnost:

- obecně vyšší (*Glycine tabacina* – *Phakospora pachyrhizi*: 42% vs. 14% OK,  
*Trifolium pratense* – *Sclerotinia trifoliorum*)
- *Heuchera grossulariifolia* + *Greya*



*Greya politella*



*Greya piperella*



*Eupithecia misturata*

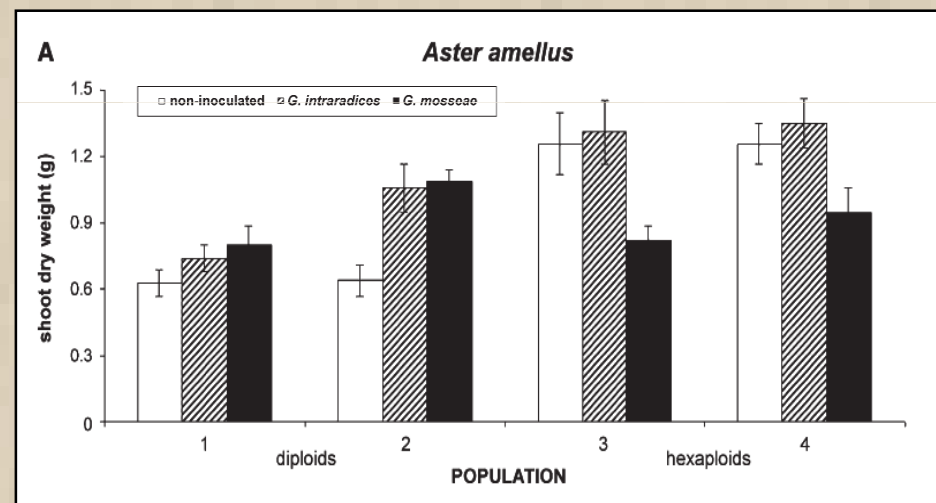


# Důsledky polyploidizace

## ➤ Interakce:

- opylovači (*Heuchera*, *Chamaerion*)
- mykorhizní symbiózy

Pollinator	Diploid mean	Tetraploid mean
Hymenoptera		
<i>Andrena buckelli</i>	0.90	0.80
<i>A. nigricaudata</i>	0.60	0.40
<i>Bombus</i> spp.	0.40	0.80
<i>Bombus bifarius neurticus</i>	0.25	1.25 <sup>a</sup>
<i>B. centralis</i> queens	0.44	1.38 <sup>a</sup>
<i>B. centralis</i> workers	1.20	0.10 <sup>a</sup>
<i>Dafnischogenidea</i> spp.	1.50	1.50
<i>Lasioglossum</i> spp.	1.68	0.71 <sup>a</sup>
<i>Nomada</i> spp.	1.39	0.62
Lepidoptera		
<i>Greya politella</i>	0.25	1.25 <sup>a</sup>
Diptera		
<i>Bombus major</i>	0.27	1.73 <sup>a</sup>



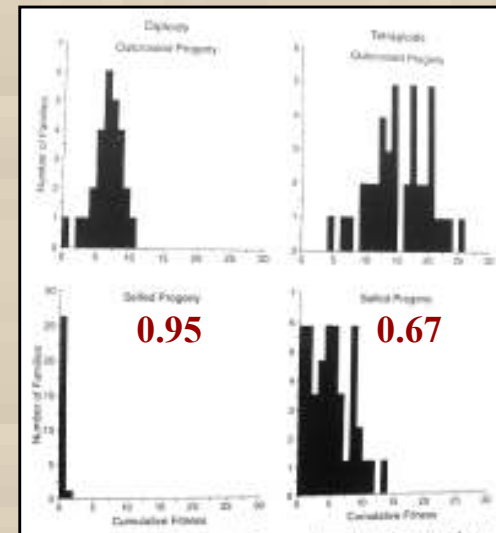
# Důsledky polyploidizace

## ➤ Genetika:

- podíl polymorfních lokusů, počet alel/lokus, heterozygotita
- odolnější k inbreedingu: pomalejší snižování heterozygotity  
(na 50%:  $2x - 1$  generace vs.  $4x - 3,8$  / na 1% - 7 / 27)
- odolnější k působení (sub)letálních recesivních alel (*Chamaerion*, *Zea*, *Trifolium*)
- rozdíl v heterózním efektu:  $2x$  max po 1 křížení,  $4x$  – postupně
- pomalejší ustanovení H-W rovnováhy
- pomalejší selekce
- autopolyploidie: nepravidelná meióza

tetrasomická dědičnost (3 typy heterozygotů)

Typ křížení	Náhodné chromatidové štěpení		50% crossing-over	
	Gametický poměr	Fenotypový poměr	Gametický poměr	Fenotypový poměr
AAAA x AAAa	15AA:12 Aa:1 aa	783 A : 1 a	13 AA:10Aa:1aa	575 A : 1 a
AAAA x AAAa	15AA:12Aa:1aa 3AA:8Aa:3aa	389 A : 3 a	13 AA:10Aa:1aa 2AA:5Aa:2aa	107 A : 1 a
AAAA x Aaaa	15AA:12Aa:1aa 1AA:12Aa:15aa	769 A : 15 a	13 AA:10Aa:1aa 1AA:10Aa:13aa	563 A : 13 a
AAAA x aaaa	15AA:12Aa:1aa	27 A : 1 a	13 AA:10Aa:1aa	23 A : 1 a
AAaa x AAAa	3AA:8Aa:3aa	187 A : 9 a	2AA:5Aa:2aa	77 A : 4 a
AAaa x Aaaa	3AA:8Aa:3aa 1AA:12Aa:15aa	347 A : 45 a	2AA:5Aa:2aa 1AA:10Aa:13aa	95 A : 13 a
AAaa x aaaa	3AA:8Aa:3aa	11 A : 3 a	2AA:5Aa:2aa	7 A : 2 a
Aaaa x Aaaa	1AA:12Aa:15aa	599 A : 225 a	1AA:10Aa:13aa	407 A : 169 A
Aaaa x aaaa	1AA:12Aa:15aa	13 A : 15 a	1AA:10Aa:13aa	11 a : 13 A



*Chamaerion*

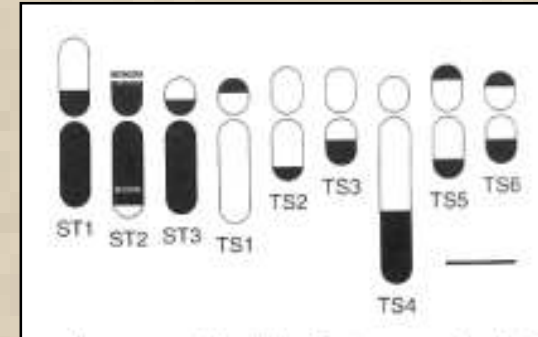
(počet semen, klíčivost, přežívání, biomasa)

# Důsledky polyploidizace

## ➤ Genomové změny:

### Chromozomální přestavby:

- druhově specifické x náhodné
- mezigenomové: *Nicotiana* – 9 translokací, *Avena*
- vnitrogenomové: AADD *Gossypium* – 6 inverzí, 2 translokace
- genomické bloky (*Brassicaceae*)



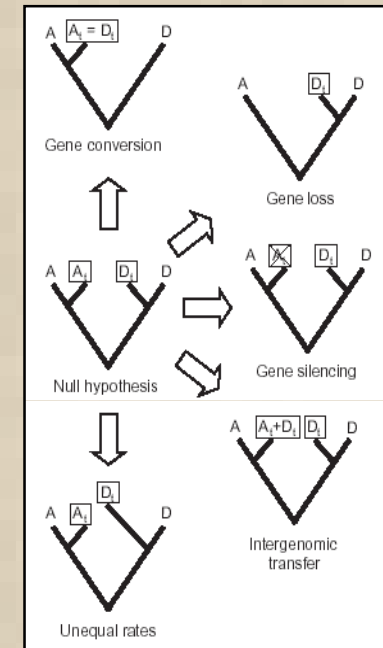
### Concerted evolution:

- „homogenizace“ původně odlišných úseků (repetitivní DNA)
- *Gossypium hirsutum* – kolonizace D genomu repetitivní DNA z A

# Důsledky polyploidizace

## ➤ Duplikované geny:

- Uchování
- Divergence: vzácná (*Zea*, *Triticum*)
- Umlčení (*gene silencing*): methylace, transpozómy
  - nejčastěji rDNA
  - může vést k diploidizaci (*Zea*, *Sorghum*)
  - umlčena jen část genů: *Triticum*, *A. suecica* – 20%



# Velikost genomu

Genom (Winkler 1920): genome = gene + chromosome)

- stabilita v rámci jedince
- variabilita mezi druhy

Velikost genomu (pg DNA, Mbp)

- C-hodnota (Swift 1950)
- Cx-hodnota
- genome downsizing
- 1 pg = 978 Mbp



*Rana pipiens*



*Dissoteira carolina*









*Zea mays*



*Tradescantia spp.*

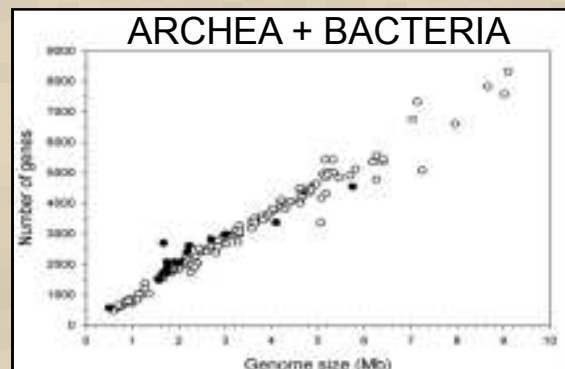
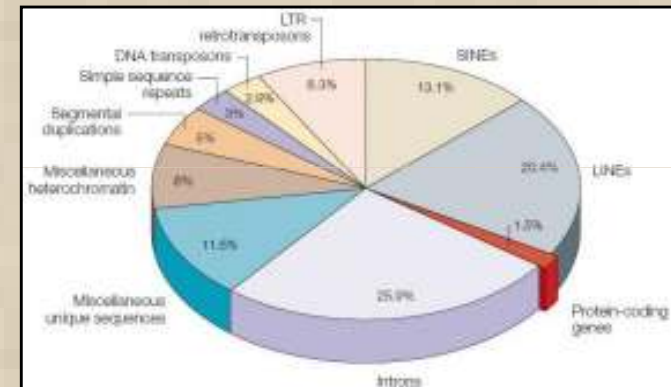
# Velikost genomu

## ➤ paradox C-hodnoty

Species	Size of genome	Number of genes
Human 	2.9 billion base pairs	30,000
Fruit fly ( <i>Drosophila melanogaster</i> ) 	120 million base pairs	13,601
Baker's yeast ( <i>Saccharomyces cerevisiae</i> ) 	12 million base pairs	6,275
Worm ( <i>Caenorhabditis elegans</i> ) 	97 million base pairs	19,000
<i>E. coli</i> 	4.1 million base pairs	4,800
Arabidopsis ( <i>Arabidopsis thaliana</i> ) 	125 million base pairs	25,000

## Negenová DNA

- mobilní genetické elementy (retrotranspozony)
- satelitní DNA
- introny
- pseudogeny



# Změna velikosti genomu

## Nárůst obsahu DNA

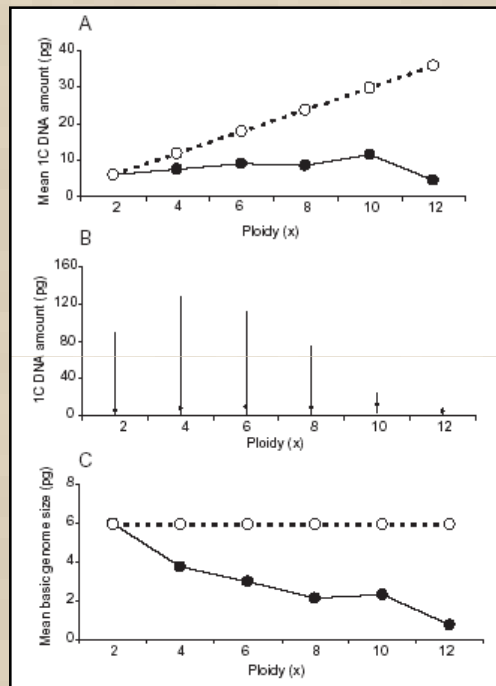
- polyploidizace / hyperaneuploidie
- aktivita mobilních elementů
- nerovnoměrná rekombinace
- nerovnoměrnost indel

## Snížení obsahu DNA

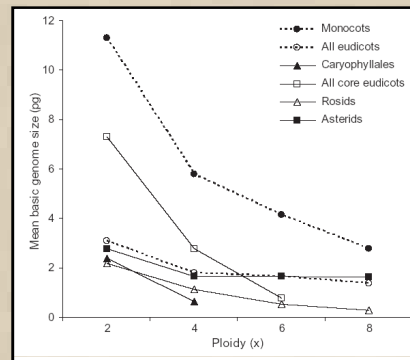
- haploidní partenogeneze / hypoaneuploidie
- nerovnoměrná homologní rekombinace
- nerovnoměrná jednochromatidová rekombinace
- ilegitimní rekombinace
- nerovnoměrnost indel

# Velikost genomu

## ➤ vztah Cx-hodnota / stupeň ploidie



## ➤ mezidruhové srovnání



*Caenorhabditis*

100 Mb



*Drosophila*

175 Mb



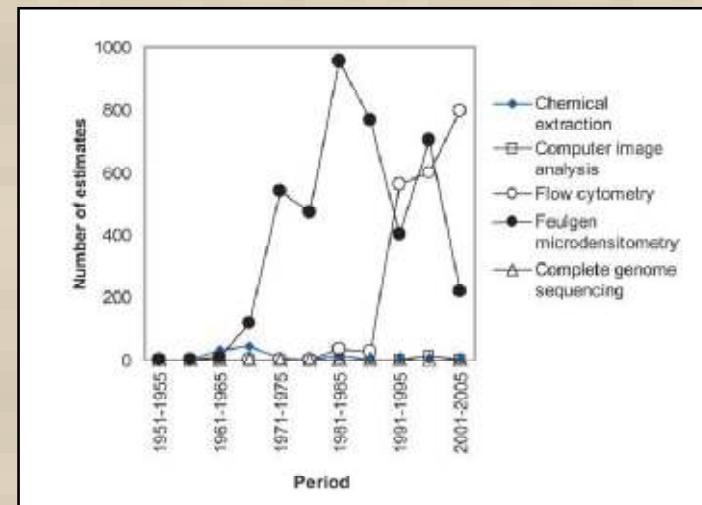
*Arabidopsis*

125 → 157 Mb



# Metody stanovení

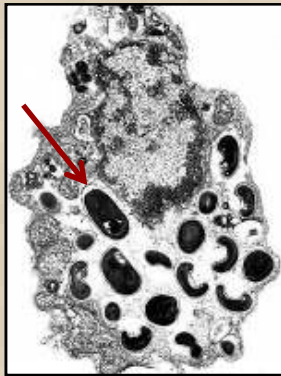
- (biochemické techniky, reasociační kinetika)
- Feulgenova (mikro)densitometrie
- obrazová (image) cytometrie
- průtoková cytometrie
- sekvenace



# Variabilita C-hodnot

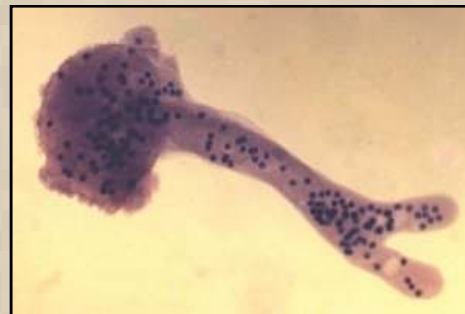
## Internetové databáze

- Plant DNA C-values database
- Animal genome size database



*Encephalitozoon intestinalis*

(1C = 0.0023 pg)



*Chaos chaos*

(1C = 1400 pg)

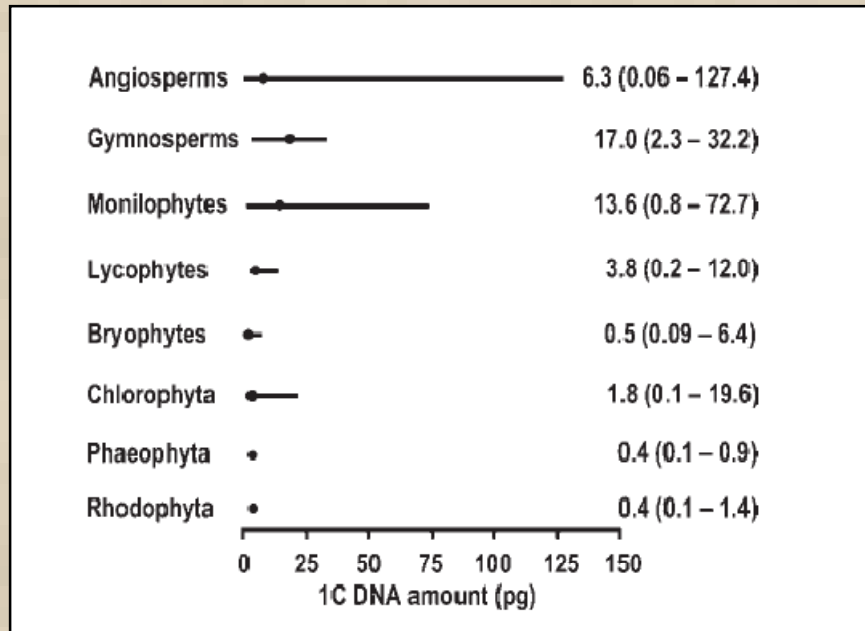


[www.rbgekew.org.uk/cval](http://www.rbgekew.org.uk/cval)



[www.genomesize.com](http://www.genomesize.com)

# Variabilita u rostlin



*Paris japonica*

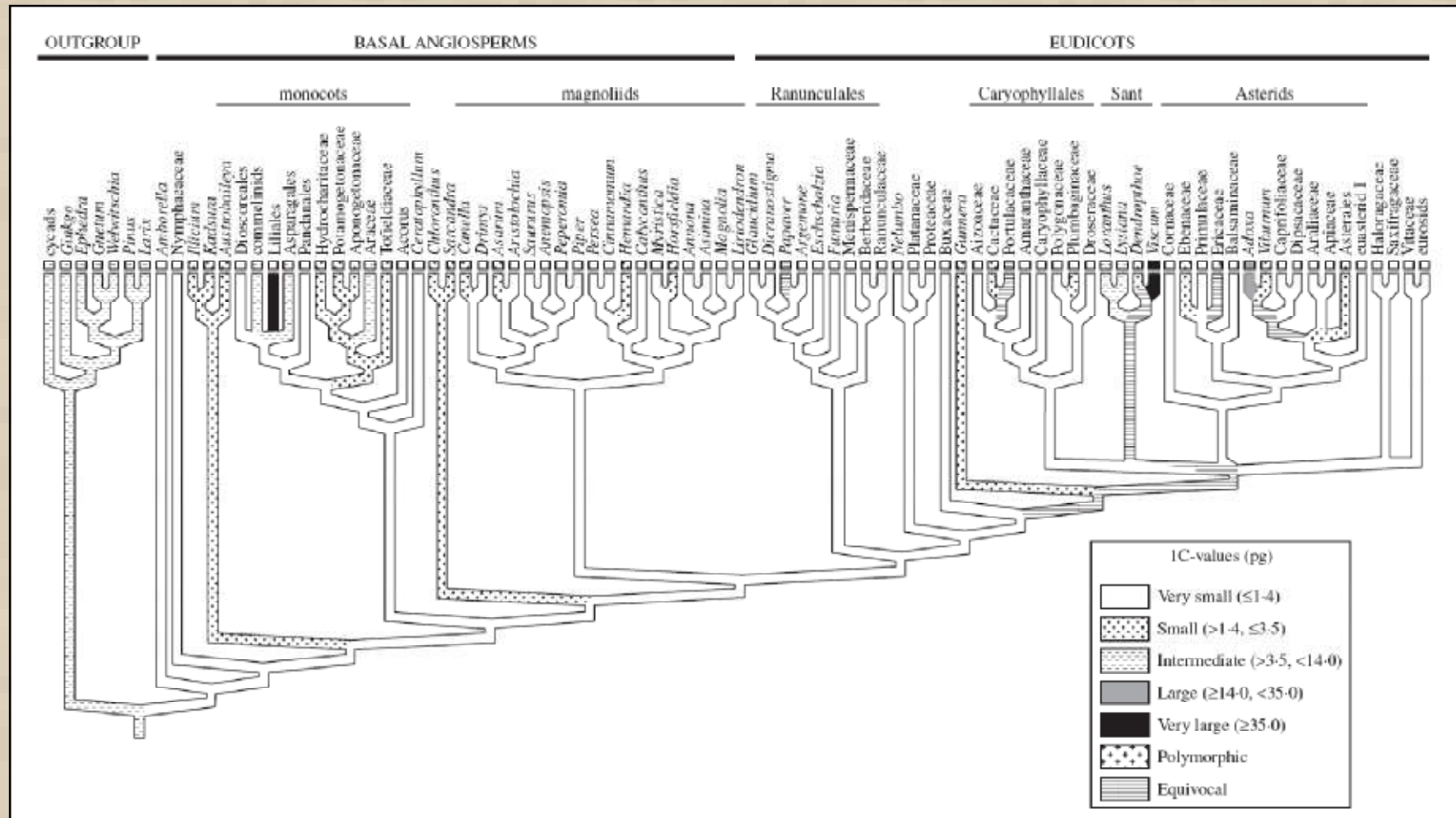
1C = 152,2 pg



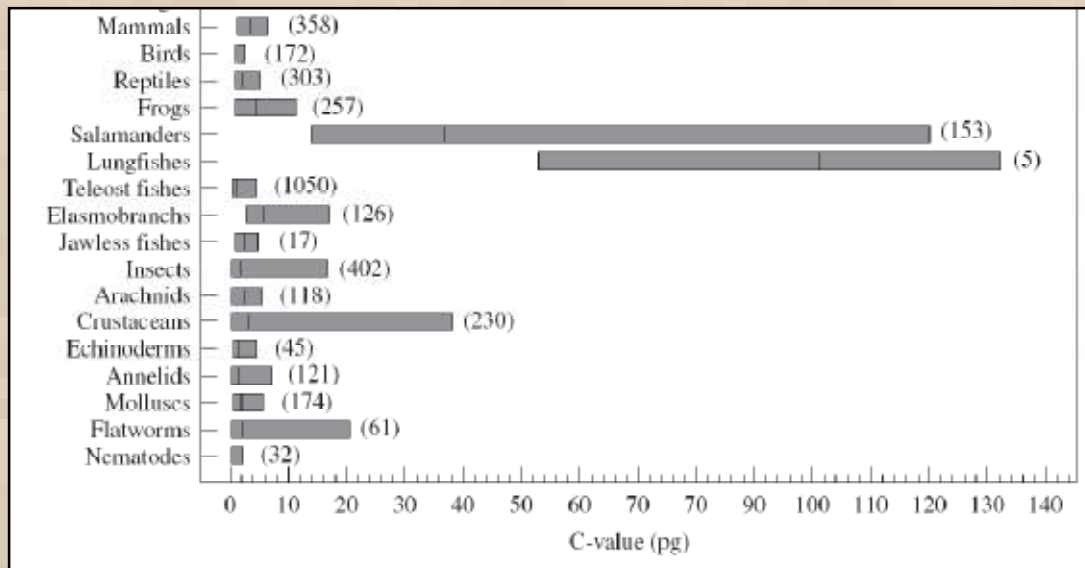
*Genlisea aurea*

1C = 0,06 pg

# Variabilita u rostlin



# Variabilita u živočichů



*Pratylenchus coffeae*

(1C = 0.02 pg)



*Protopterus aethiopicus*

(1C = 132.8 pg)

# Variabilita u živočichů



# Vnitrodruhová variabilita

- chromozomálně podmíněná  
aneuploidie, B chromozómy, chromozomální heteromorfismus
- „skutečná“ variabilita ve velikosti genomu



*Aedes albopictus*



*Festuca pallens*



*Hieracium* subg.  
*Pilosella*

# Vnitrodruhová variabilita

➤ často: artefakt (heterogenita materiálu, metodické problémy)

➤ „*plastic genome*“



*Collinsia verna*



*Helianthus*



*Pisum sativum*



*Dasypyrum villosum*



*Festuca arundinacea*



*Linum perenne*

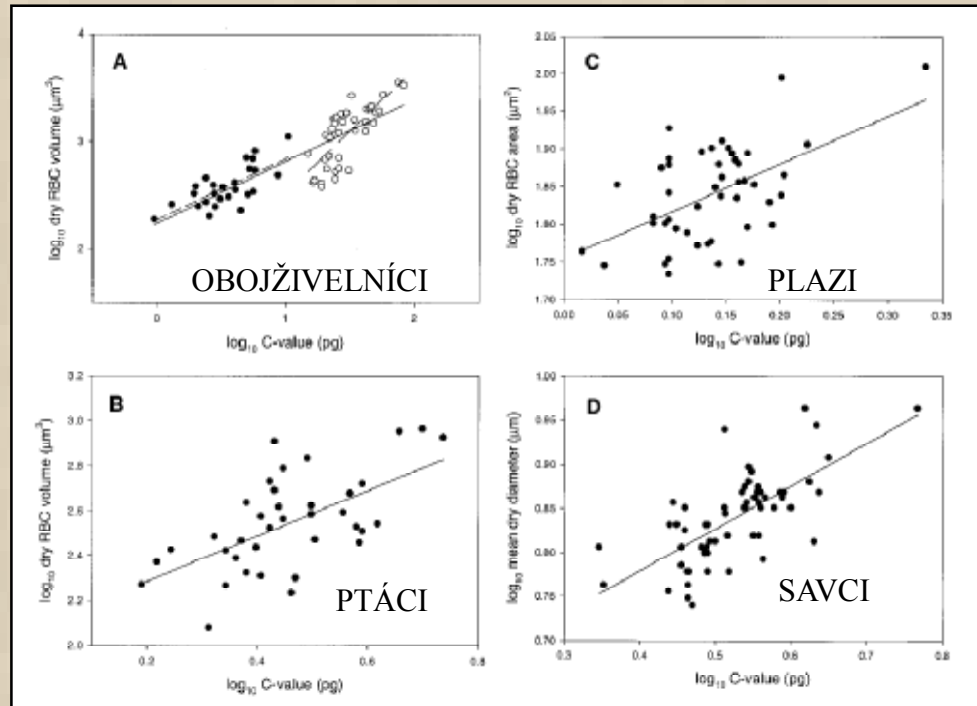
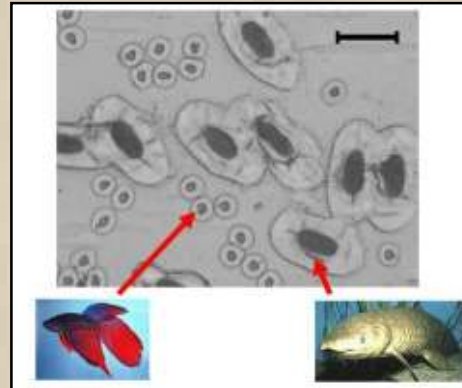
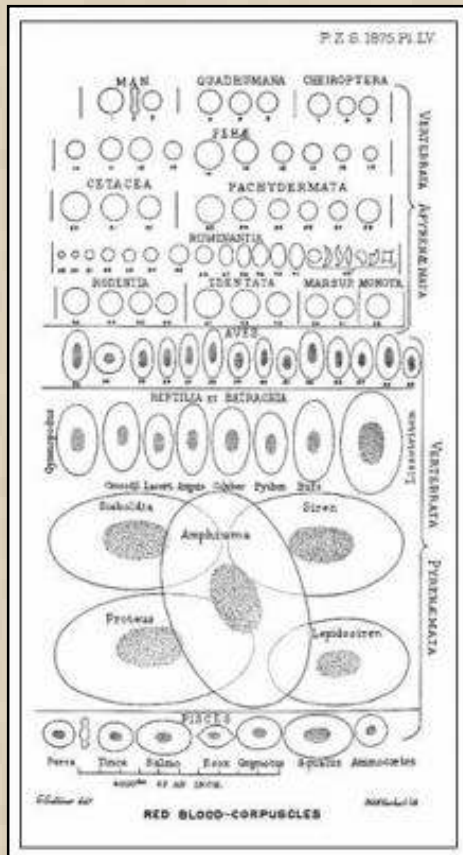


*Microseris*

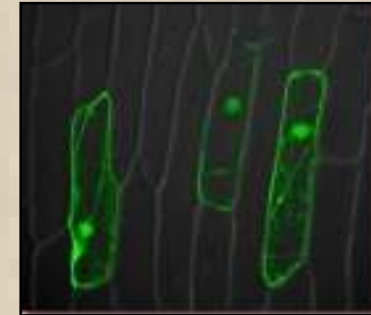
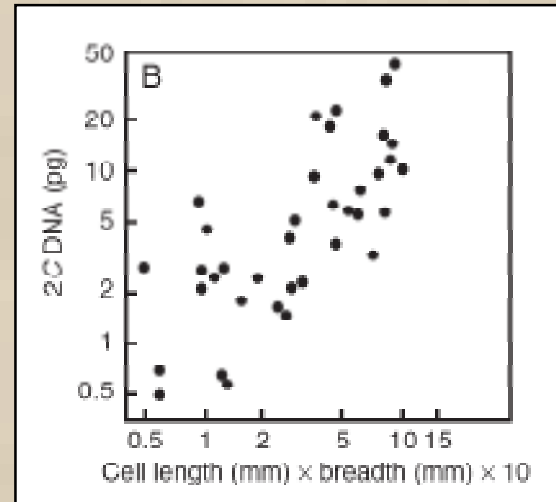
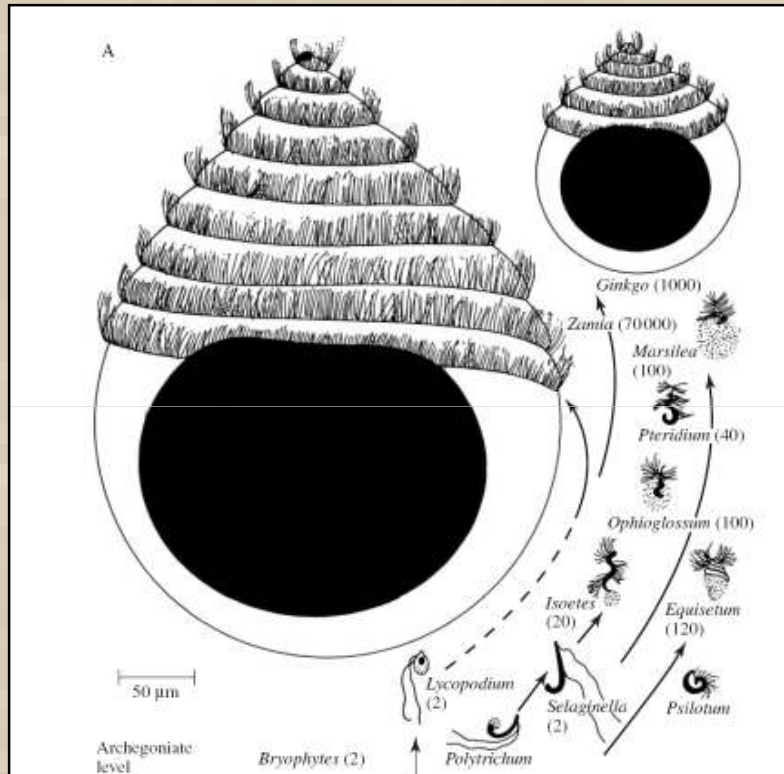


# Nukleotypový efekt

➤ univerzální platnost



# Nukleotypový efekt

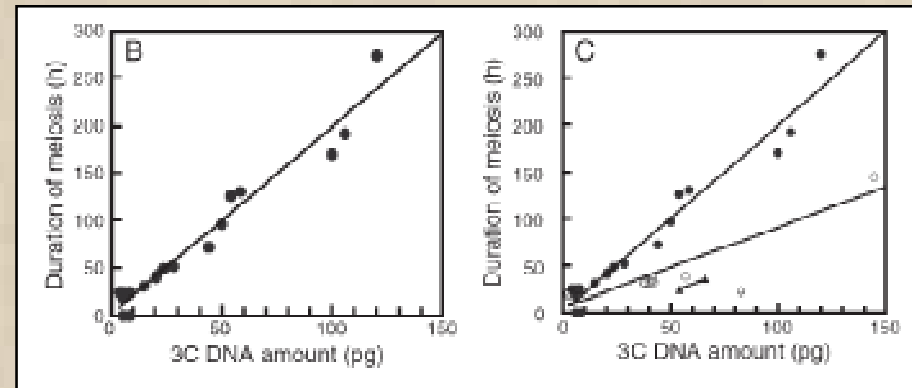


## Vysvětlení korelace

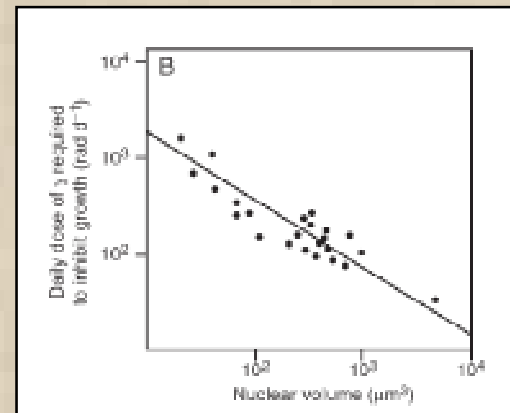
- shoda okolností
- koevoluce (nukleoskeletární teorie)
- přímý vliv (nukleotypová teorie)

# Nukleotypový efekt

- (nejkratší) doba mitózy
- (nejkratší) doba meiozy

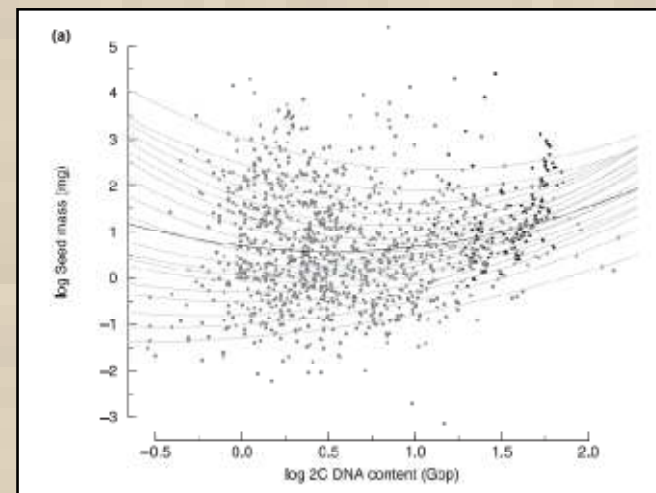
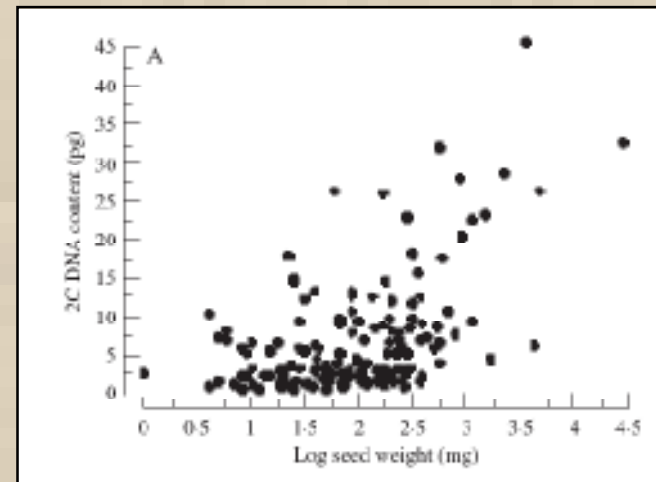
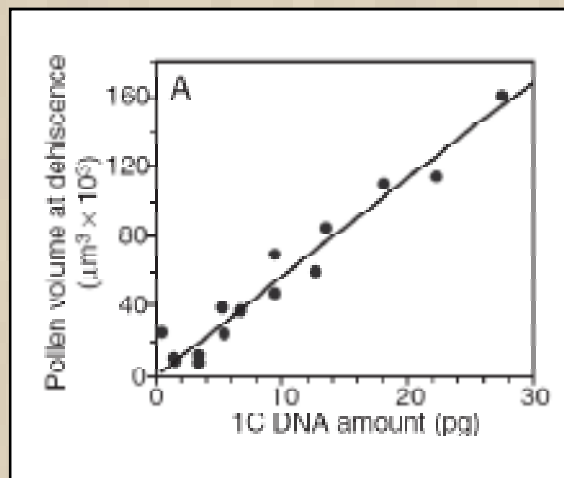


- vliv radioaktivity



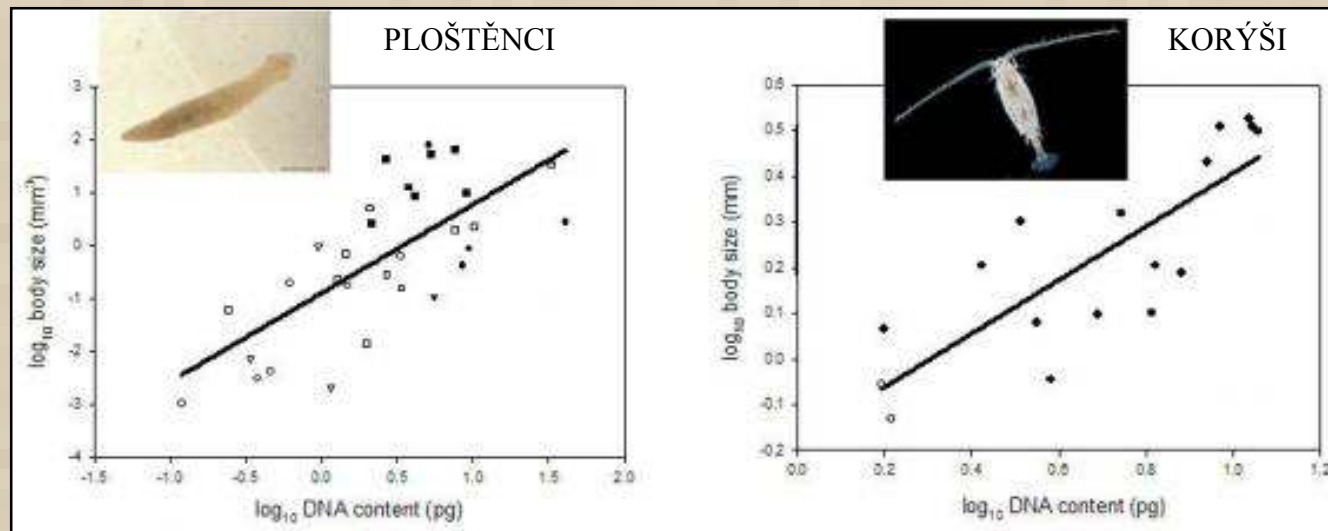
# Nukleotypový efekt

- velikost pylu
- velikost semen
- dřevnatost
- specifická listová plocha



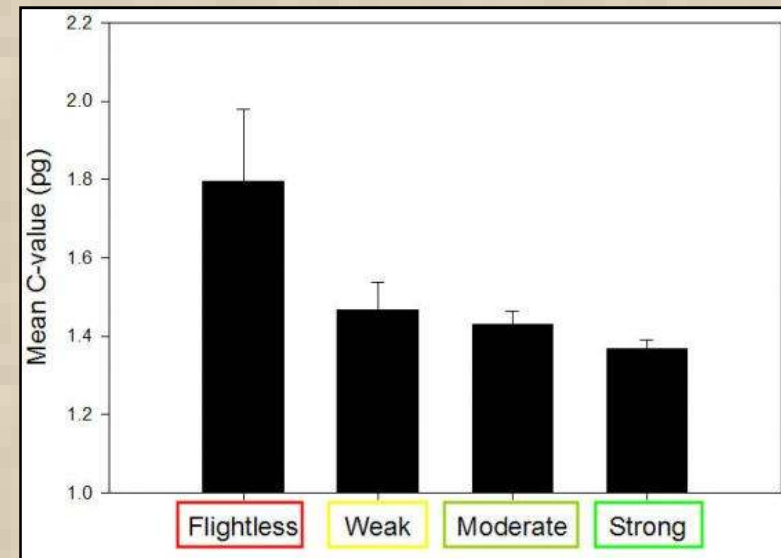
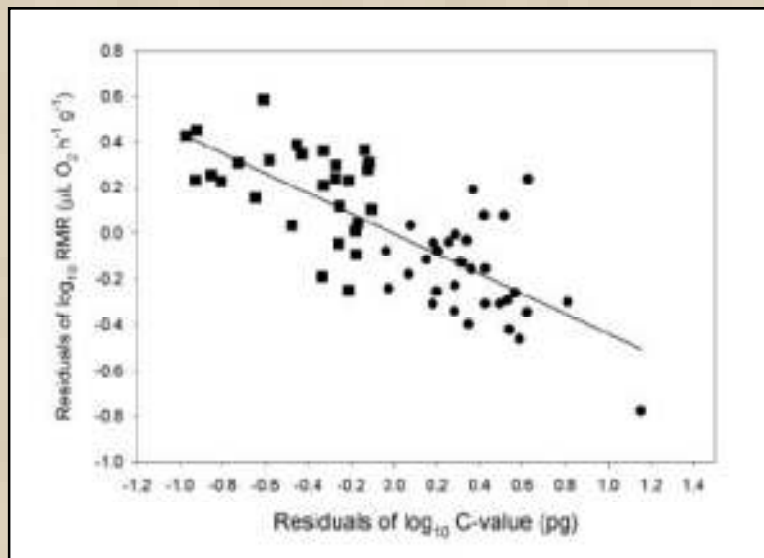
# Nukleotypový efekt

➤ velikost těla či jeho části (bezobratlí, (ptáci, savci))



# Nukleotypový efekt

- změna velikosti = změna povrch / objem
- rychlost metabolismu (savci, ptáci)
- (maximální rychlost fotosyntézy)



# Nukleotypový efekt

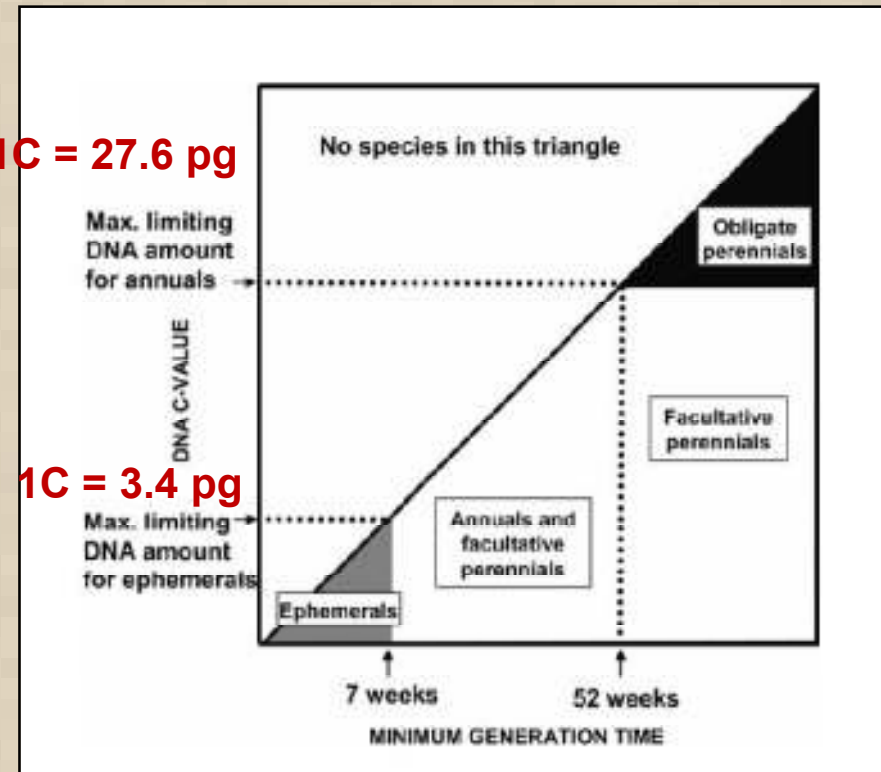
- nejkratší generační doba



*Brachyscome*

1C = 27.6 pg

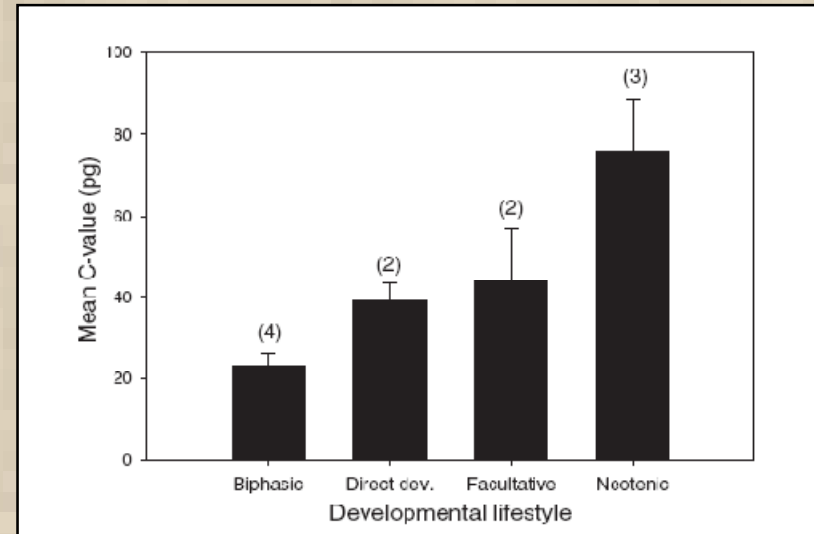
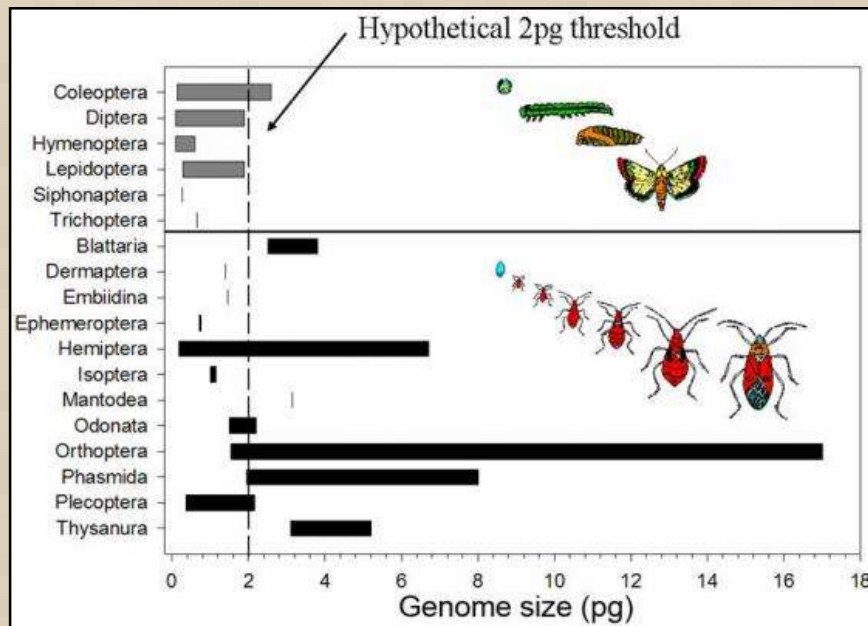
1C = 3.4 pg



- bezobratlí: počet generací
- obojživelníci: rychlost ontogeneze (embryonální i larvální), rychlost regenerace končetin

# Nukleotypový efekt

- obojživelníci: typ vývoje
- hmyz: typ proměny
- orgánová komplexita

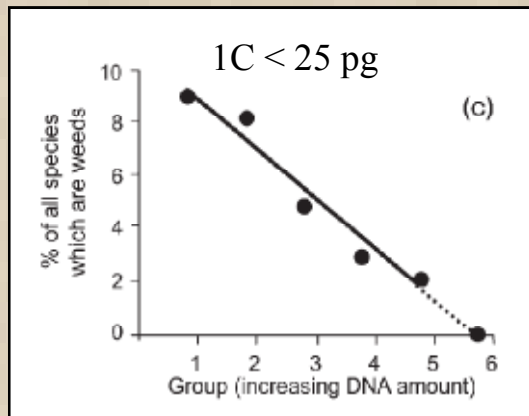


**Bolitoglossini**

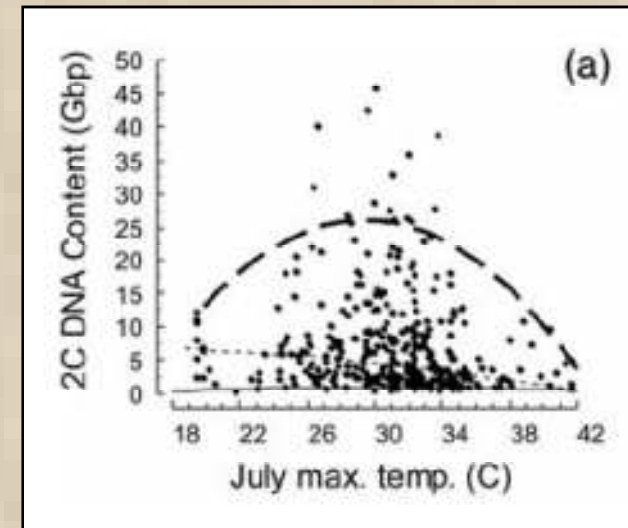


# Nukleotypový efekt

- invazní chování, karanténní plevel



*Erycina pusilla*  
listový epifyt



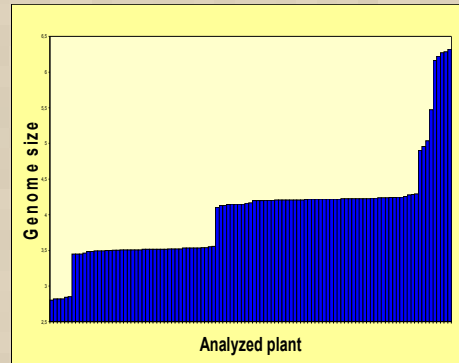
- fenologie
- ekologická amplituda (teorie „large genome constraint“)
- predikce chování (globální oteplování, znečištění)

# Velikost genomu

- reprezentativní zastoupení
- „best practice“ postupy
- statistické analýzy
- zohlednění fylogenetické příbuznosti
  
- studium u fosilních zástupců
- studium korelací u organismů s vnitrodruhovou variabilitou

# Využití velikosti genomu

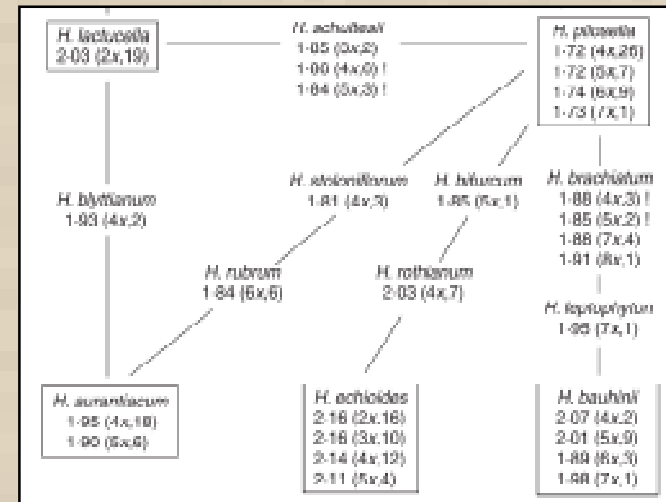
- druhově specifický marker (bez ohledu na počet chromozómů)
- hybridizace, evoluční vztahy



*Cerastium alsinifolium x C. arvense*



*Hieracium* subg. *Pilosella*

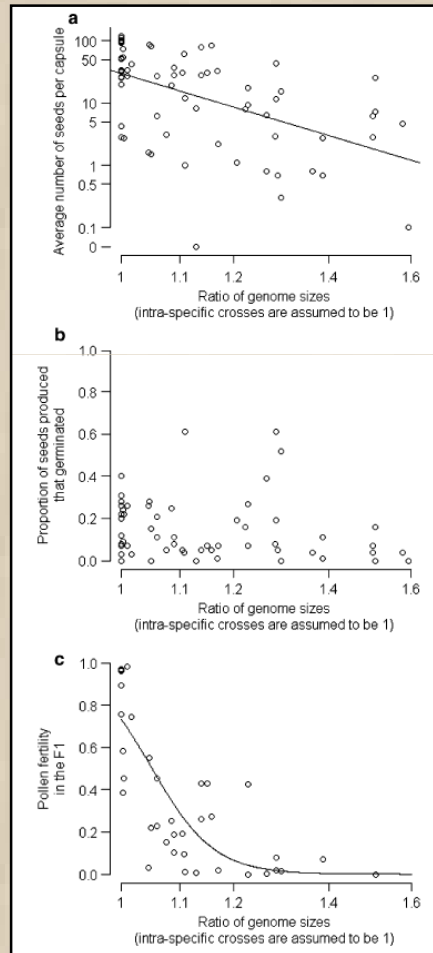


# Reprodukční důsledky

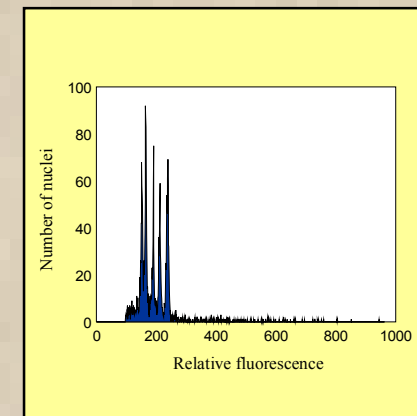
## ➤ hybridizační bariéra



*Anigozanthos*



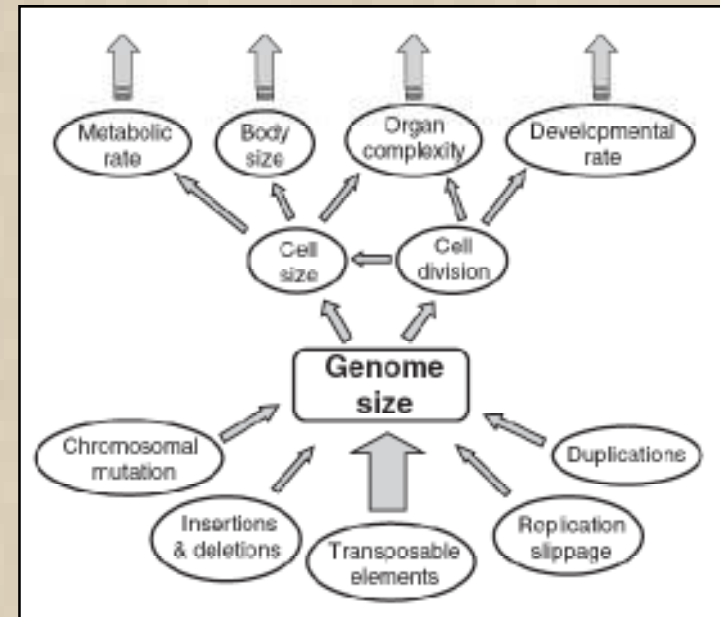
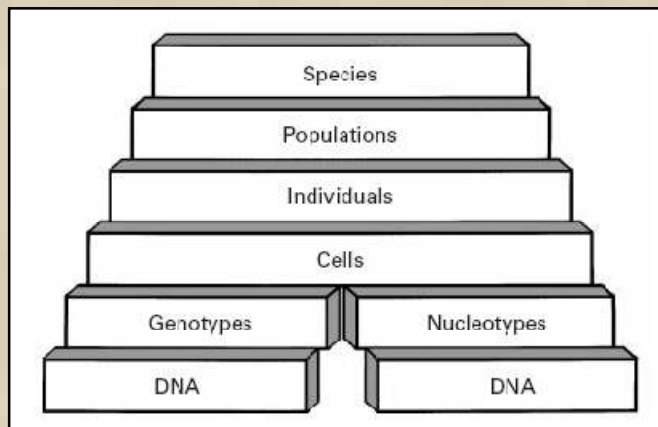
*Gorteria diffusa*



# Velikost genomu

## Velikost genomu

- vliv na spektrum vlastností od subbuněčné až po organismální úroveň (nukleotypový efekt)
- určuje „limity“



# Další směry

- role neredukovaných gamet *in situ*
  - genomová duplikace vs. post-polyploidizační evoluce
  - evoluční linie u polytopně vzniklých polyploidů
  - evoluční dynamika populací s více cytotypy
  - interakce s dalšími trofickými úrovněmi
- 
- genetika polyploidů
  - molekulární mechanismy změn
  - *adaptation genomics*