

Biosystematika:

I. Polyploidní speciace

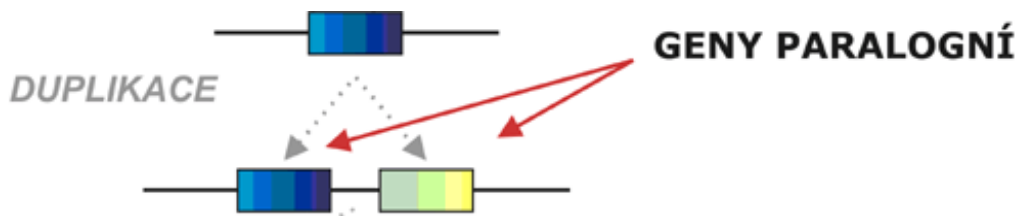
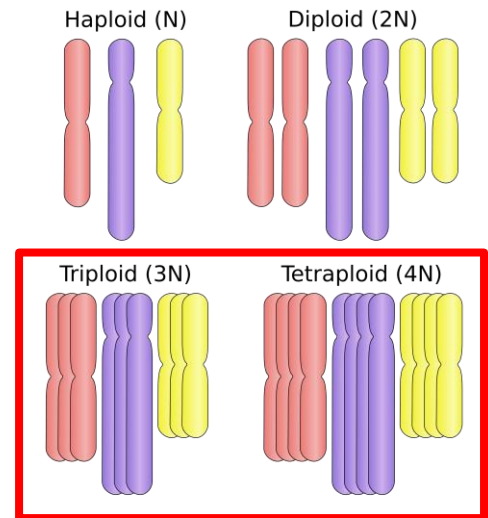
Martin Čertner

Co nás dneska čeká?

- představení polyploidů, jejich typy
- jak častí jsou polyploidi
- výhody a nevýhody polyploidizace
- způsoby vzniku polyploidů
- problémy s uchycováním polyploidů a jejich studium

Co jsou to polyploidii?

- **tradiční definice:**
 - vlastnictví tří a více kompletních chromosomových sad
- **molekulární definice:**
 - stopy po duplikacích genomu (kopie genů, tzv. paralogy)
- příčinou jsou evoluční cykly diploid – polyploid – diploid



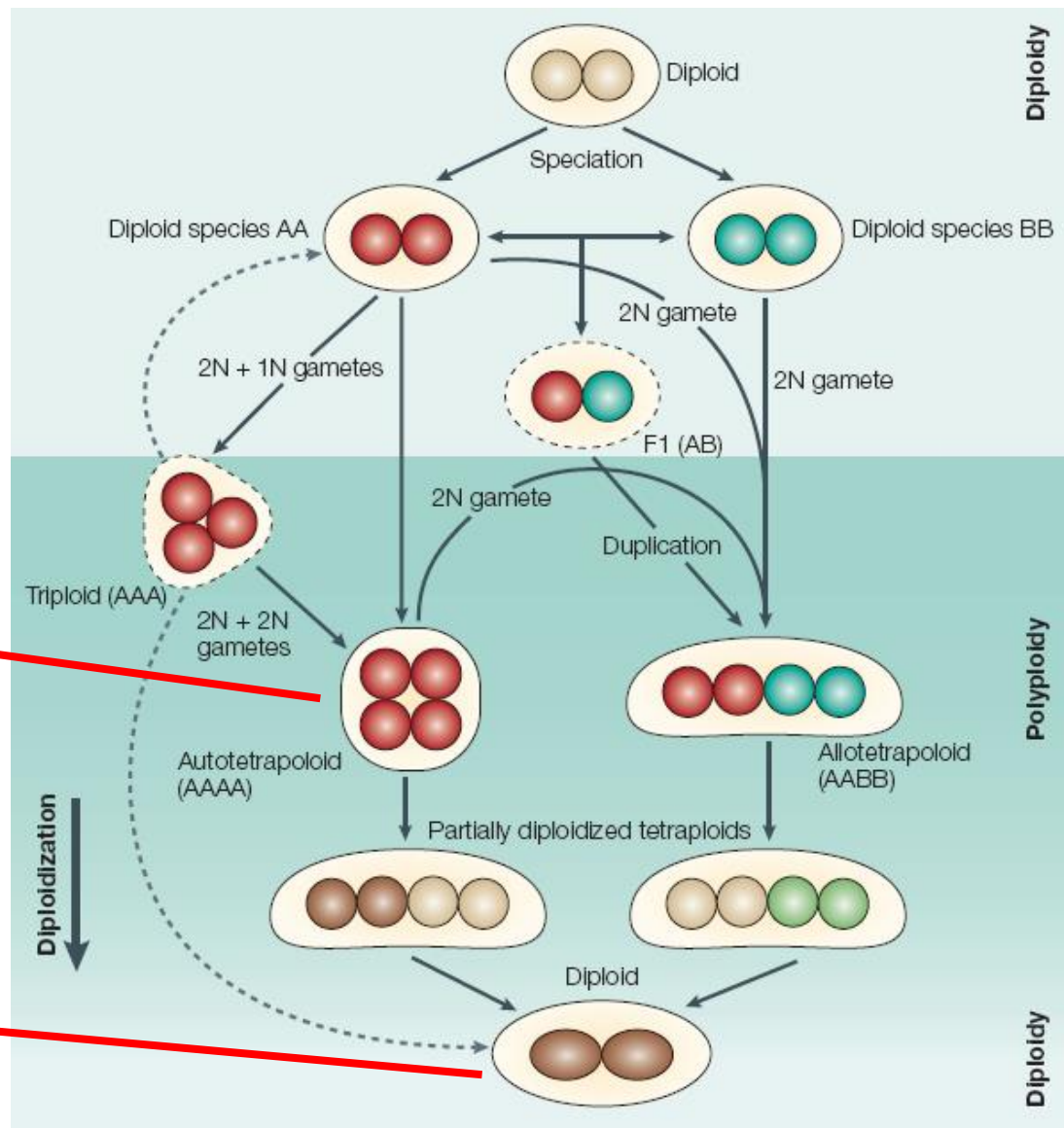
Arabidopsis thaliana ($2n = 10$)

Co jsou to polyploidy?

- proces diploidizace

neopolyploid
(recentní polyploid)

paleopolyploid
(po diploidizaci, 2x předci
obvykle neznámí)

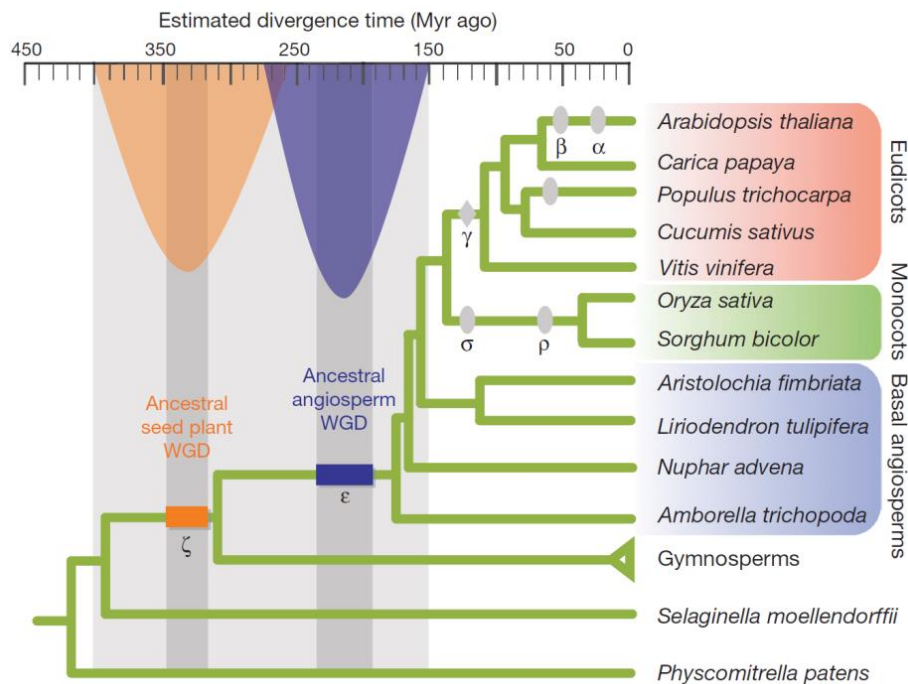


Jak častí jsou polyploidii?

- mezi krytosemennými rostlinami
 - sekvenování rostlinných genomů: **všechny!**



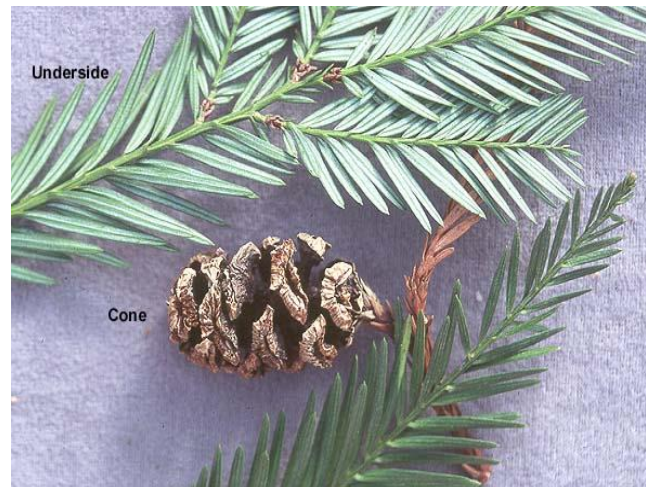
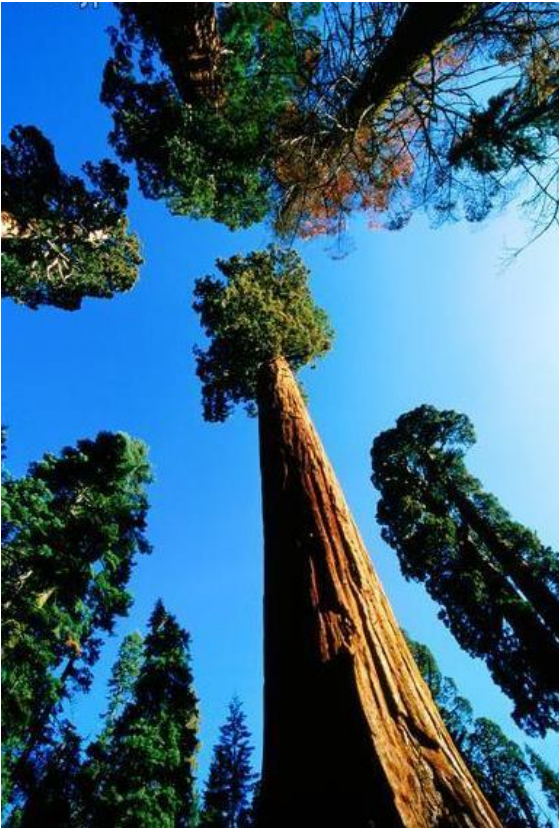
Amborella trichopoda



Jiao et al. (2011)

Jak častí jsou polyploidi?

- mezi nahosemennými rostlinami
 - velmi vzácně, v některých skupinách chybí

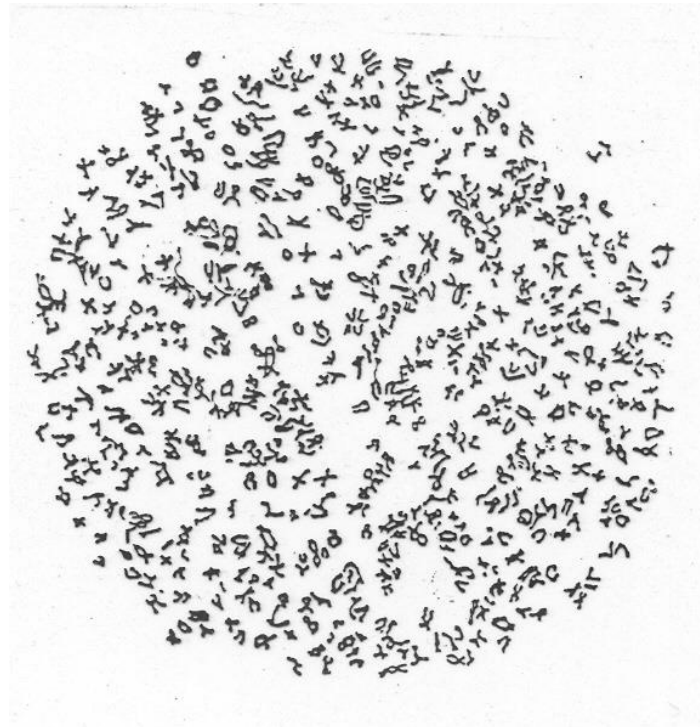


Sequoia sempervirens ($2n = 6x = 66$)

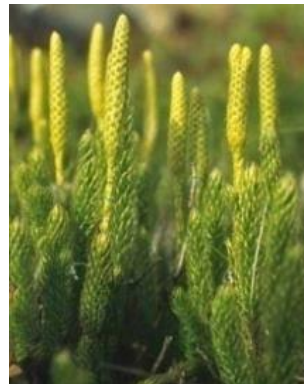


Jak častí jsou polyploidii?

- mezi výtrusnými rostlinami
 - 90-95 % zástupců



Ophioglossum reticulatum ($2n = 96x = 1440$)

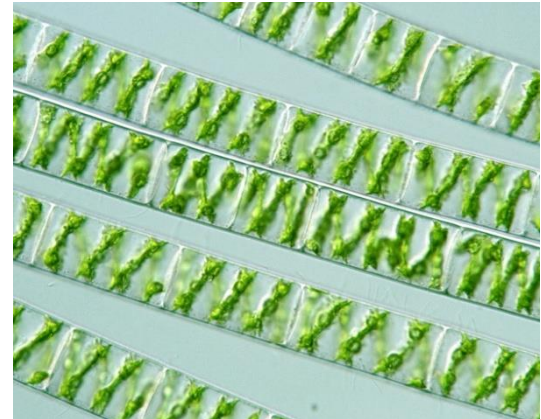


Jak častí jsou polyploidy?

- mezi jinými skupinami rostlin
 - u mechů (? 20-80 %), játrovek (8 %)



- z řas především krásivky, parožnatky, spájivky



Jak častí jsou polyploidii?

- u **živočichů** zpravidla vzácní
 - chromozomálně určené pohlaví
 - nukleotypový efekt (zvětšení buněk a tělní plán)

- roztroušený výskyt v některých skupinách **bezobratlých**:



Curculionidae



Cladocera



Sphaeriidae



Turbellaria



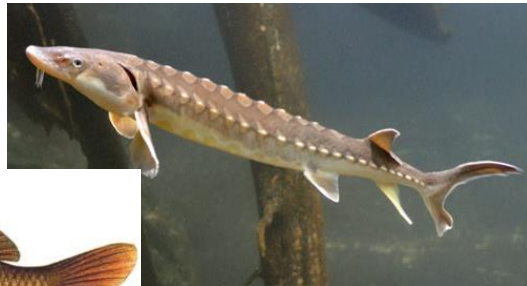
Oligochaeta

Jak častí jsou polyploidii?

- u živočichů zpravidla vzácní
 - chromozomálně určené pohlaví
 - nukleotypový efekt (zvětšení buněk a tělní plán)
- mezi **obratlovci** překvapivě často u ryb a obojživelníků:



Cyprinus



Acipenser



Rana esculenta complex



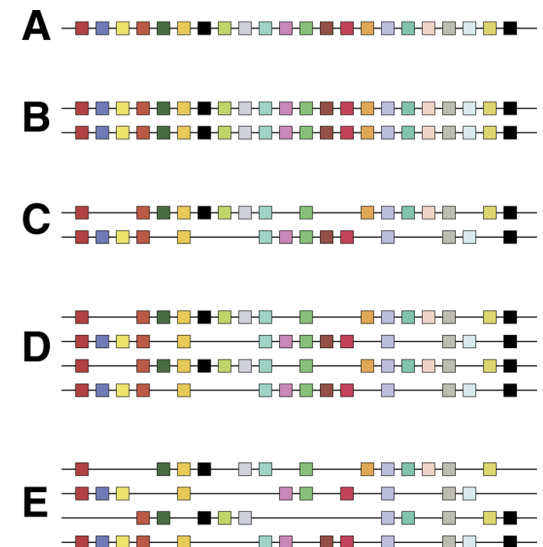
Bufo

Jak častí jsou polyploidii?

- u živočichů zpravidla vzácní
 - chromozomálně určené pohlaví
 - nukleotypový efekt (zvětšení buněk a tělní plán)
- 2R hypotéza: dvě dávné polyploidizační události v rané evoluci obratlovců

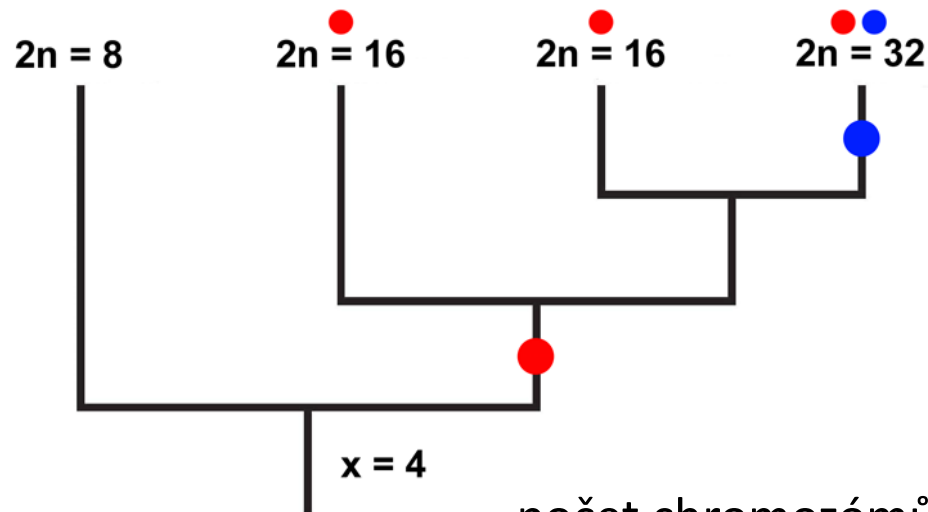


nárůst počtu genů + paralogy v genomu +
homeobox geny kopinatců (1) vs.
čelistnatců (4)



Jak častá je polyploidní speciace?

- Chce to mít dobrou databázi chromozomových počtů, představu o fylogenetických vztazích a ideálně umět dobře programovat ;)



počet chromozómů ($2n$),
základní chromozómové číslo (x)

Jak častá je polyploidní speciace?

krytosemenné r.

2-4 %

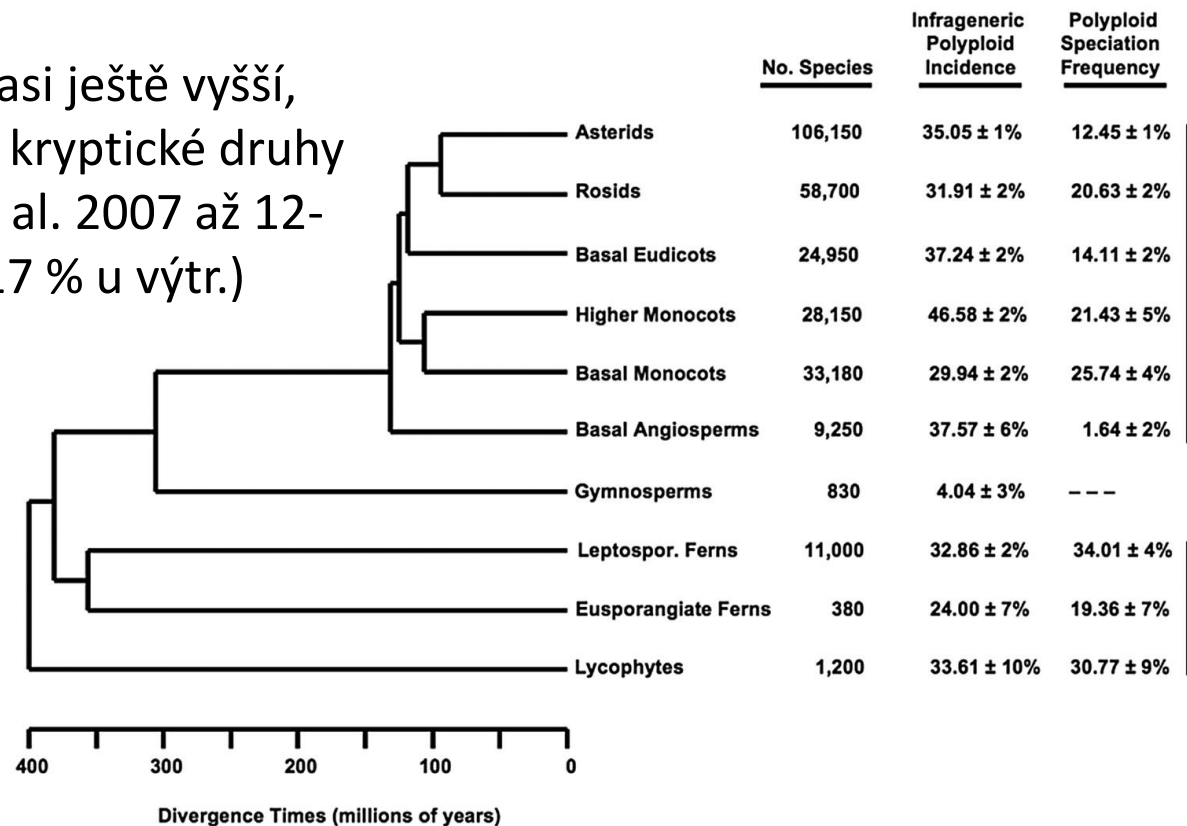
15 %

výtrusné r.

7 % (Otto & Whitton, 2000)

31 % (Wood et al., 2009)

- ve skutečnosti asi ještě vyšší, nebere v potaz kryptické druhy (podle Soltis et al. 2007 až 12-13 % u kryt. a 17 % u výtr.)



Jak častá je polyploidní speciace?

krytosemenné r.

2-4 %

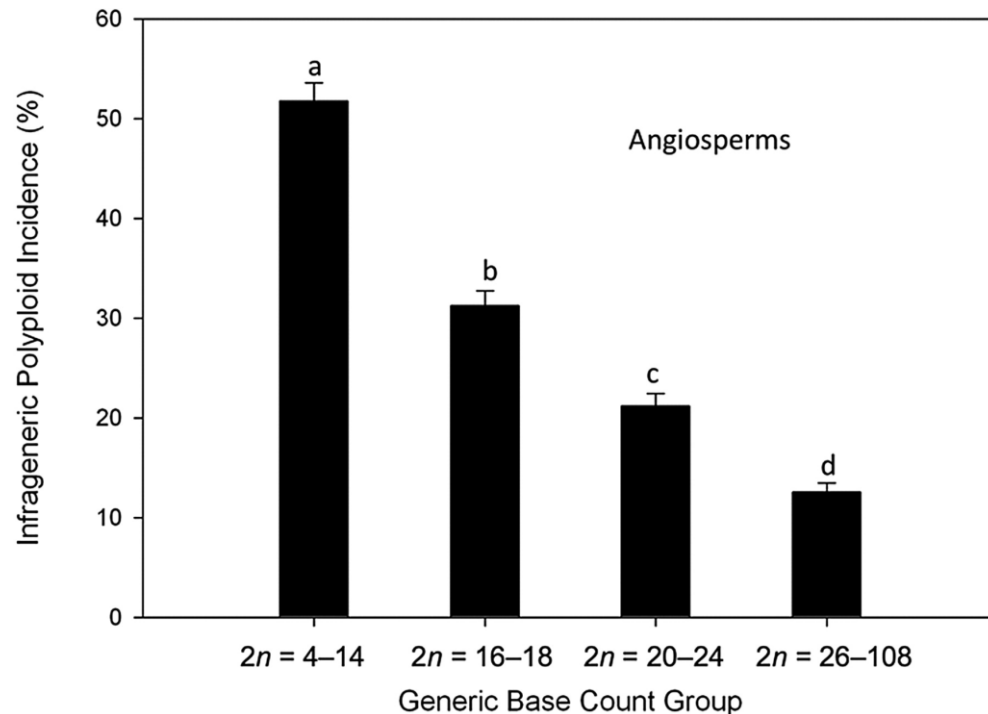
15 %

výtrusné r.

7 % (Otto & Whitton, 2000)

31 % (Wood et al., 2009)

- u krytosemenných jsou na polyploidy nejbohatší rody s nízkým základním chromozomovým číslem
- u výtrusných žádný takový vztah neplatí

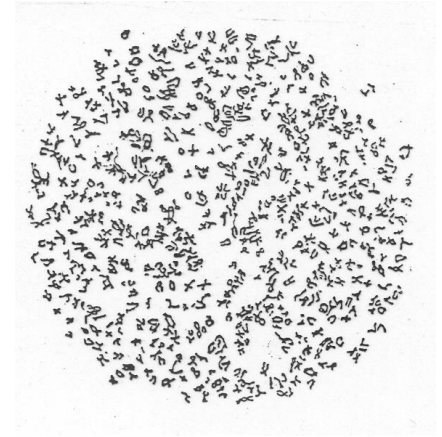


Proč záleží na základním chromozomovém čísle?

- u rostlin velký rozsah somatických počtů ($2n = 4 - 1440$)
- mít hodně chromozómů ale není úplně výhodné



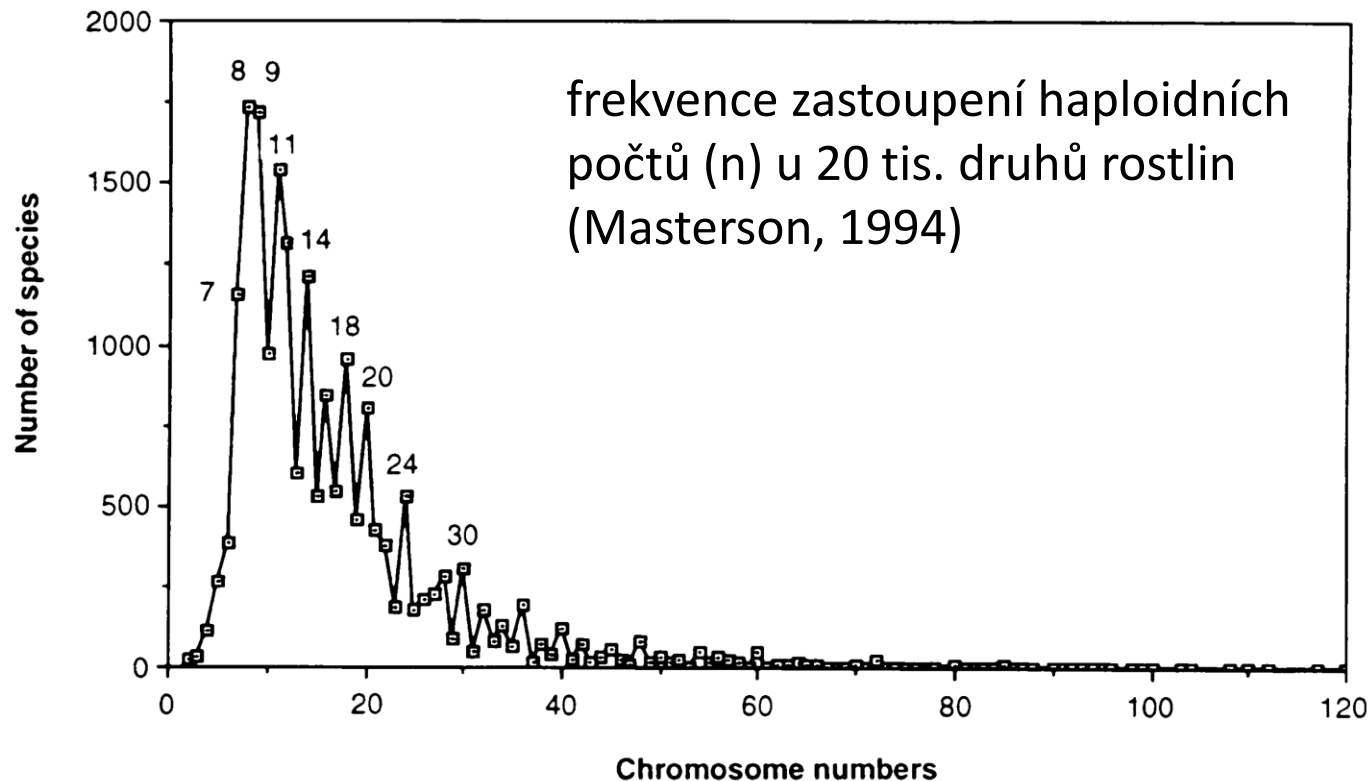
Haplopappus gracilis ($2n = 4$)



Ophioglossum reticulatum ($2n = 1440$)

Proč záleží na základním chromozomovém čísle?

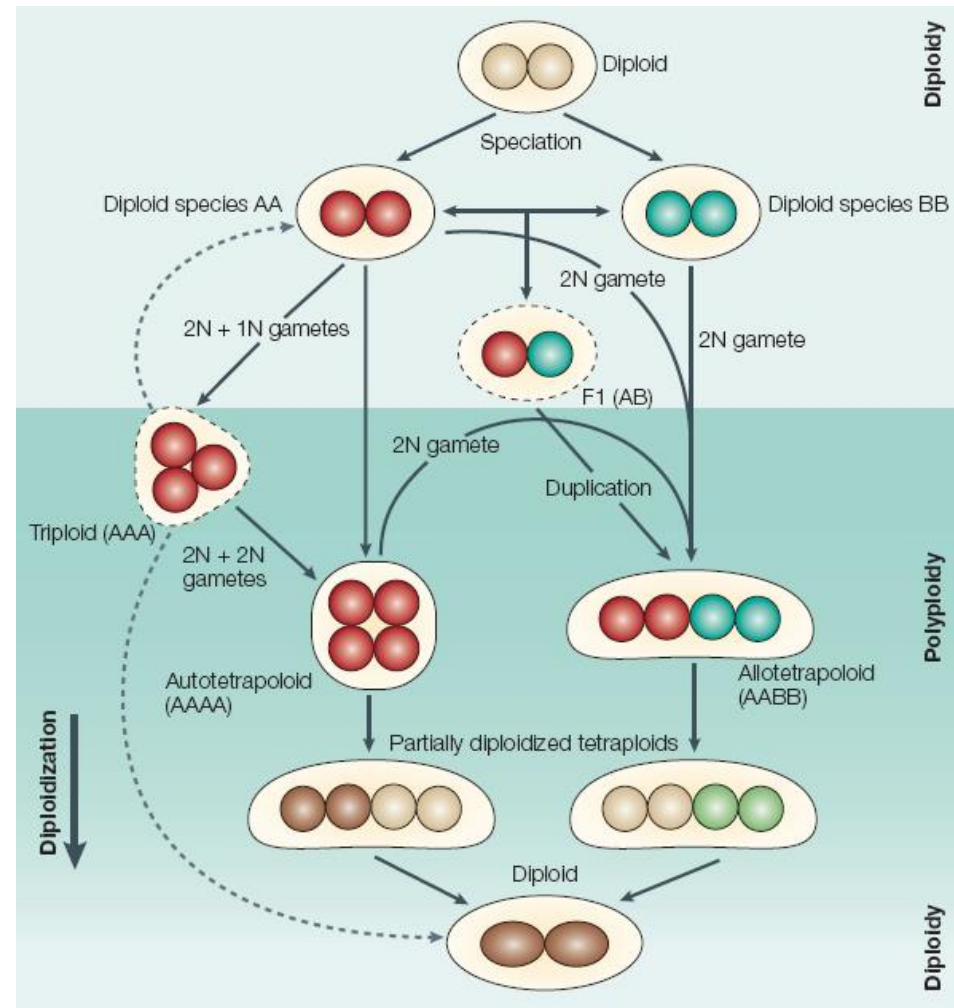
- většina rostlin má nižší počty chromozomů
- po polyploidizačních cyklech tak zpravidla diploidizace
- výjimkou výtrusné r.



Základní typy polyploidů

- autopolyploidie vs. allopolyploidie

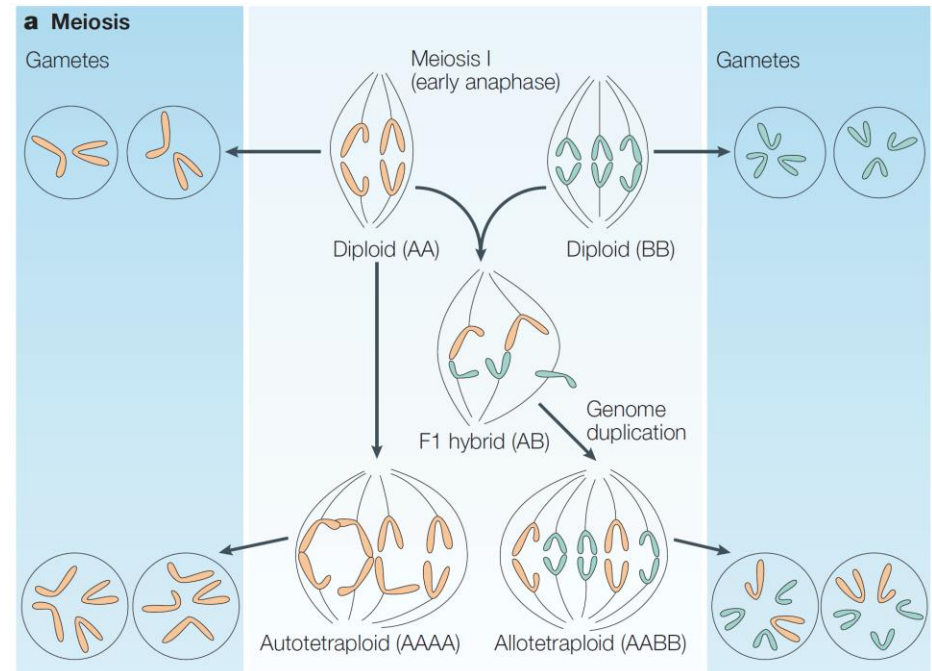
– v rámci druhu × mezi druhy



Základní typy polyploidů

- **autopolyploidie vs. allopolyploidie**

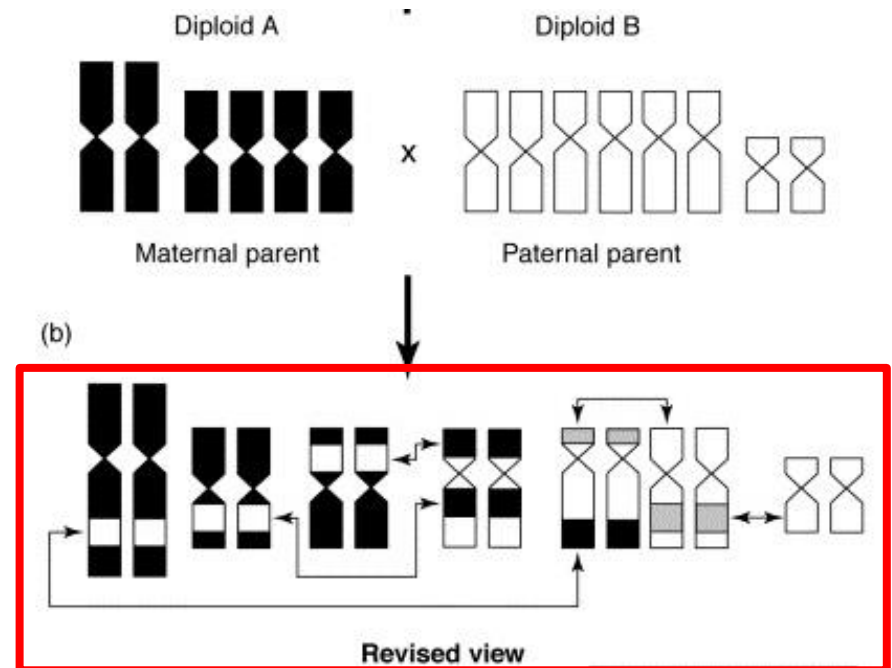
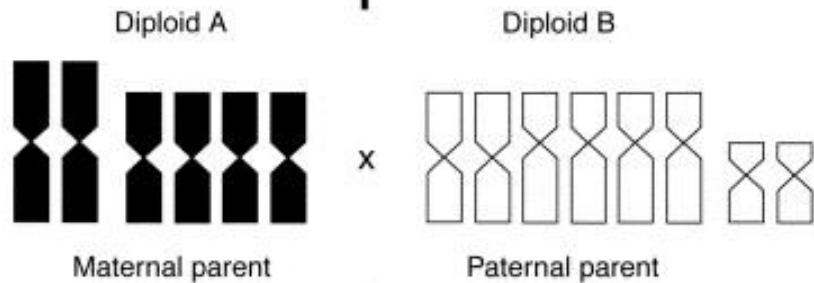
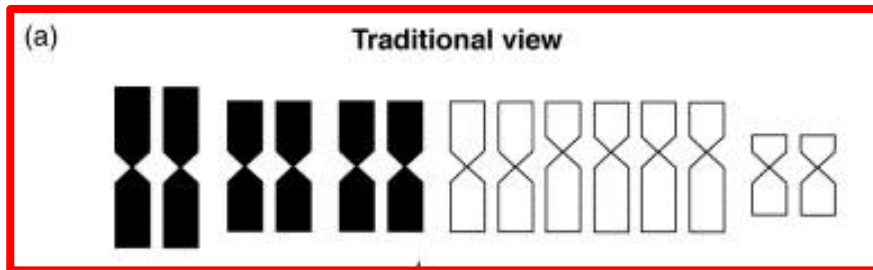
- v rámci druhu × mezi druhy
- párování chromozómů
- způsob dědičnosti (di-/tetrasomická)



Aa × Aa	AAaa × AAaa
AA Aa aa	AAAA AAAa AAaa Aaaa aaaa
1 : 2 : 1	1 : 8 : 18 : 8 : 1

Základní typy polyploidů

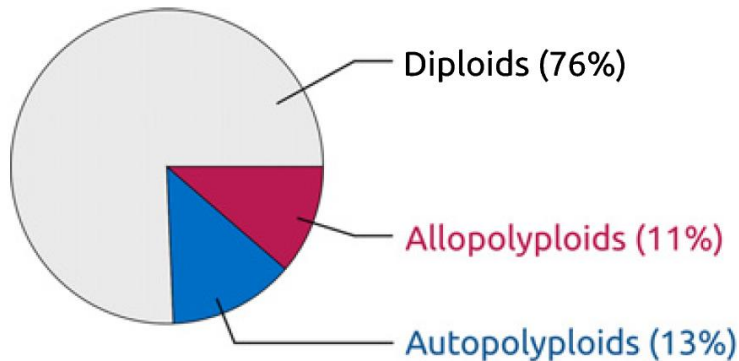
- častěji však něco mezi oběma extrémy – tzv. segmentální allopolyploidie



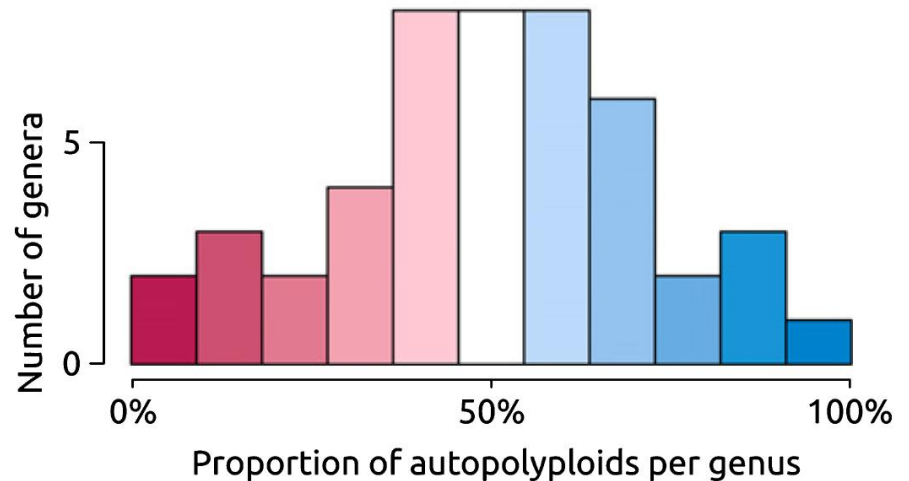
Převládají auto- či allopolyploidi?

- rozsáhlé debaty po celé 20. století
- zprvu auto (Müntzing, 1936), pak dlouho allo (Clausen et al., 1945) a teď opět auto (Soltis et al., 2007)
- **nedávná metaanalýza dostupných dat (Barker et al., 2016):**

(a) Overall prevalence



(c) Prevalence of allo - vs autopolyploids

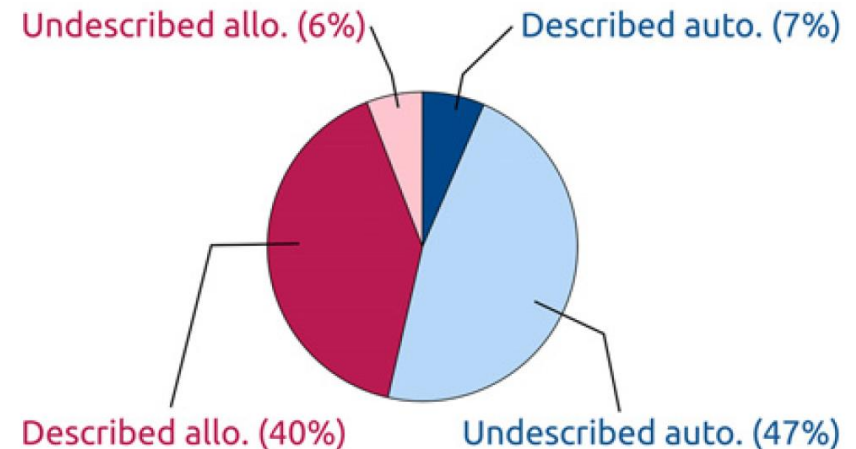


Autopolyploidi a allopolyploidi jsou zhruba stejně častí

Převládají auto- či allopolyploidi?

- nedávná metaanalýza dostupných dat (Barker et al., 2016):
- většina allo popsána jako nezávislé druhy, u auto je to naopak
- morfologický vs. biologický koncept druhu
- autopolyploidi výrazně přispívají ke kryptické diverzitě u rostlin (Soltis et al., 2007)

(b) Taxonomic representation

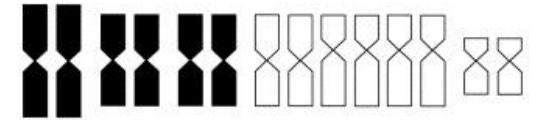


Převládají auto- či allopolyploidi?

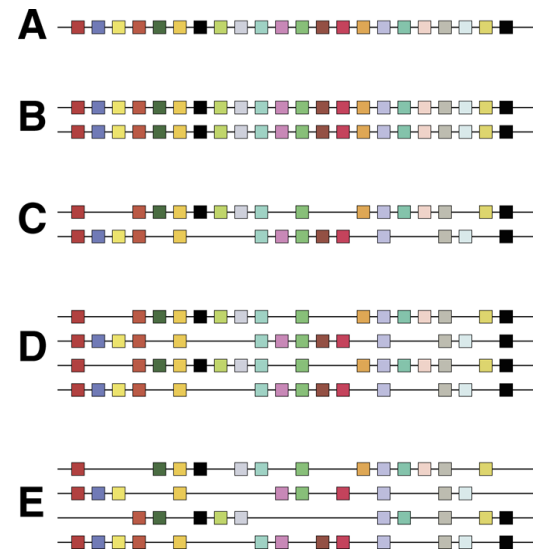
- **nedávná metaanalýza dostupných dat (Barker et al., 2016):**
- autopolyploidi zřejmě vznikají podstatně častěji
 - allopolyploid potřebuje kontakt a křížení rodičů
 - autopolyploid může vzniknout kdykoliv a kdekoliv
- mají tedy allopolyploidi větší šanci se uchytit?
 - často jiné ekologické nároky než jejich rodiče
 - dva genomy = větší flexibilita genové exprese

Proč je výhodné stát se polyploidem?

- vyšší heterozygotita
 - heterózní efekt (u allopolyploidů fixovaná heterozyg.)
 - nižší inbrední deprese:
 - diploid Aa : $1/4$ potomků aa
 - auto4x $AAaa$: $1/34 - 1/22$ potomků $aaaa$
 - allo4x $AaAa$: $1/16$ potomků $aaaa$

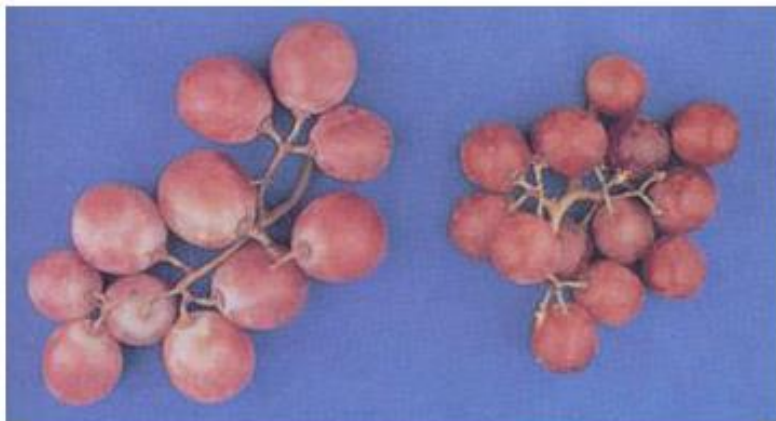
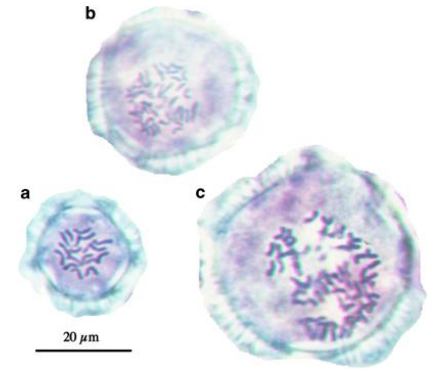


- vliv dávky genů, nadbytečné kopie genů
 - maskování recesivních alel (i gametofyt)
 - možnost měnit sekvence i u nezbytných genů



Proč je výhodné stát se polyploidem?

- větší buňky a potažmo orgány / těla
 - tzv. „gigas effect“ (Stebbins 1971)
- vyšší produkce sekundárních metabolitů
 - efektivnější obrana rostlin
 - výnosnější plodiny



4x

2x

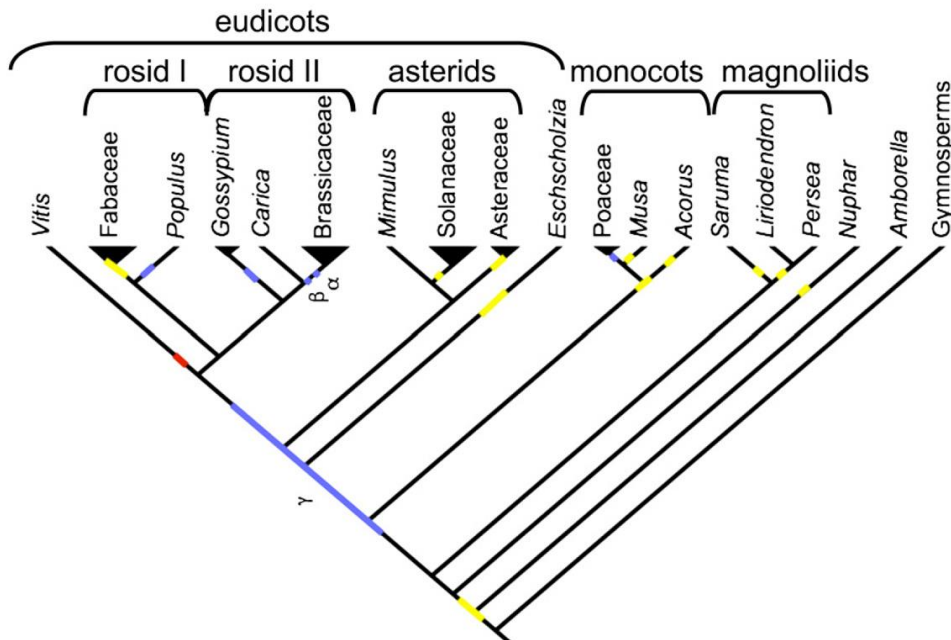


8x

2x

Proč je výhodné stát se polyploidem?

- instantní mechanismus vzniku nových druhů (1 generace!)
- Soltis et al. (2009): polyploidizace spustila diverzifikaci některých rostlinných skupin
 - např. Poaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Solanaceae



Polyploidi na každém kroku

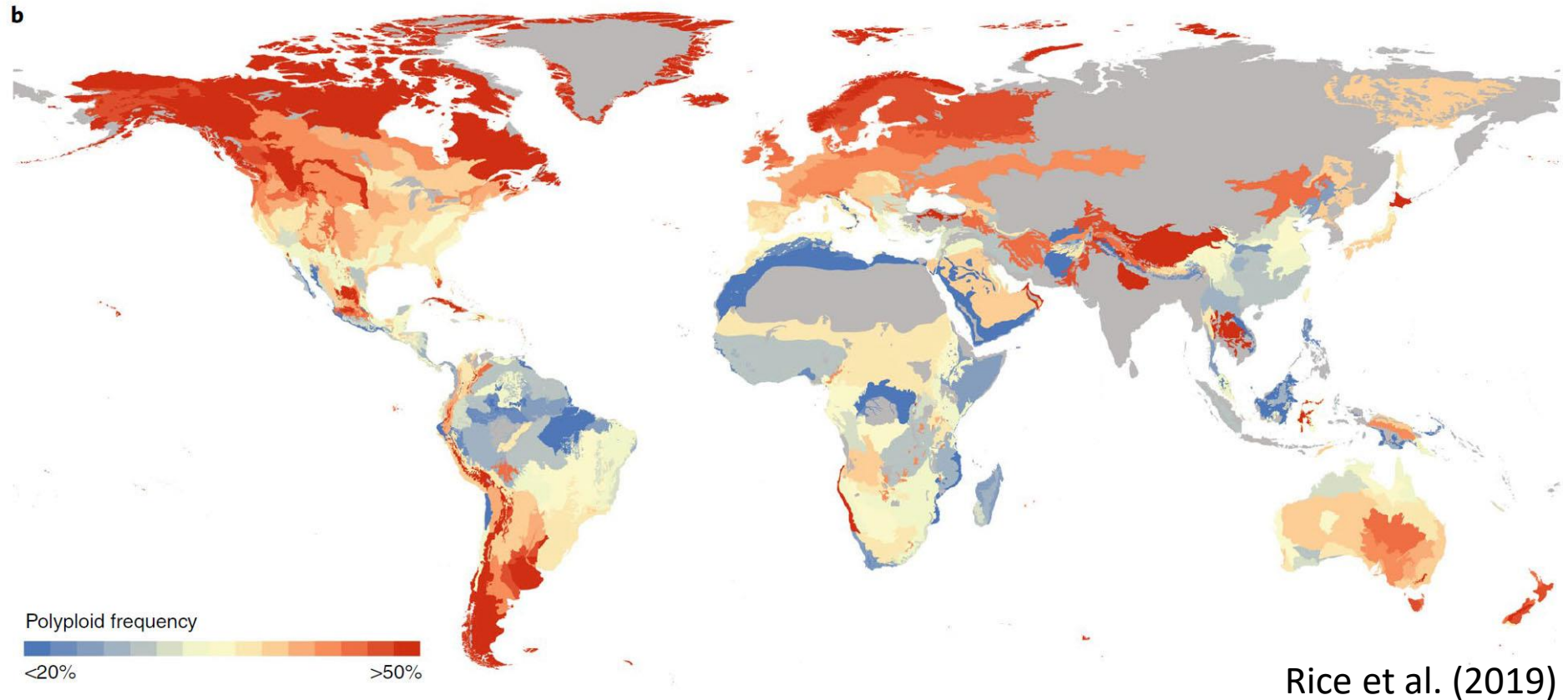
- 71 % pěstovaných druhů
- 3x endosperm, partenokarpie



Má polyploidizace i stinné stránky?

- **všeho moc škodí**
 - existuje „optimální ploidní úroveň“:
 - ječmen 4x (6x zakrslí), pšenice 6x (9x málo zdatní)
 - narušení (epi)genetické regulace genomu
 - nepravidelná meióza autopolyloidů (multivalenty) → omezení fertility
 - příliš mnoho DNA v buňce (velké genomy) prodlužuje dobu nezbytnou k růstu
 - rostliny nemohou být efemery ani jednoletky
 - u hmyzu nižší počet generací, nedokonalá proměna

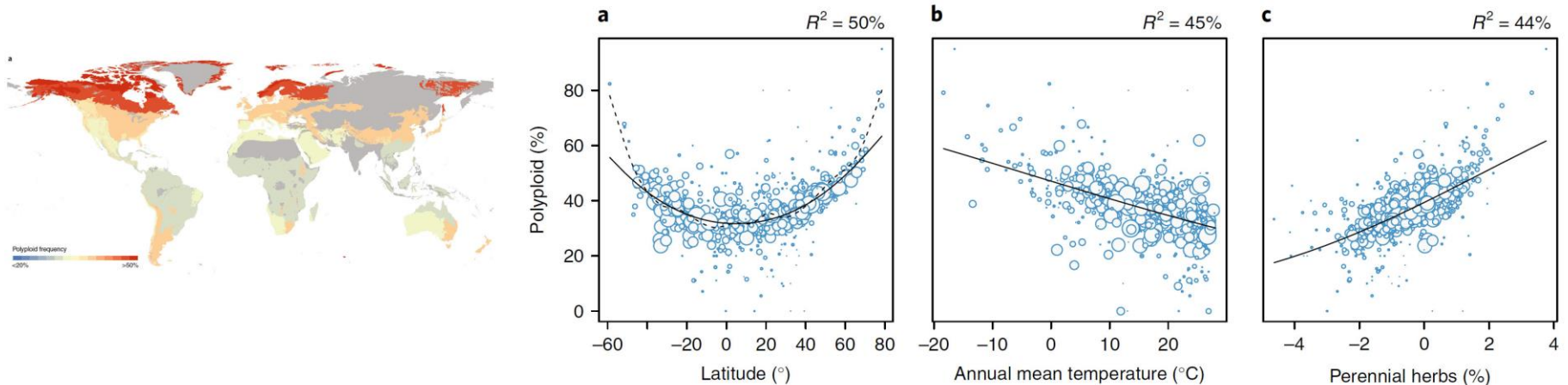
Lze predikovat výskyt polyploidů?



- nápadný latitudinální gradient: frekvence polyploidů u krytosemenných roste od rovníku k pólům

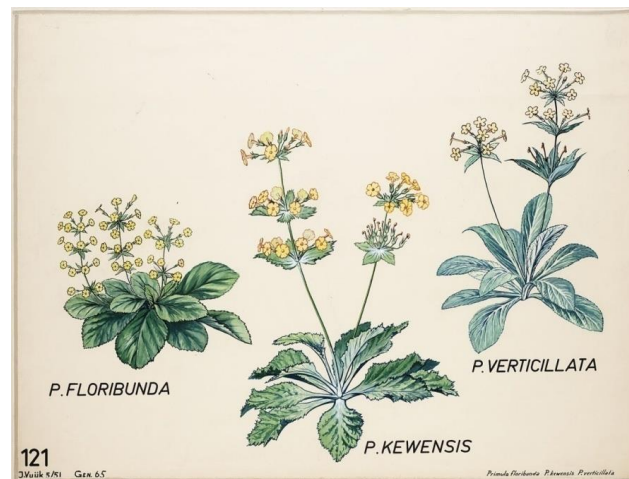
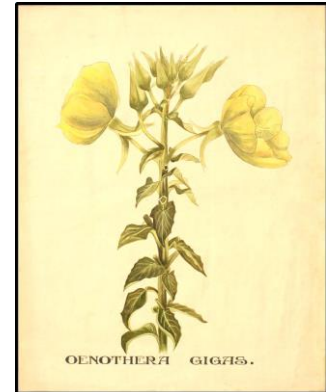
Lze predikovat výskyt polyploidů?

- tropy a subtropy chudé na polyploidy, nejbohatší tundra (51 %), tajga (47 %) a mírný pás (39 %)
- více polyploidů také hory a oblasti dřívějšího zalednění (LGM)
- nejlepším prediktorem teplota, ale působí zřejmě nepřímo přes růstové formy (vytrvalé byliny > jednoletky > dřeviny)



První známí rostlinní polyploidi

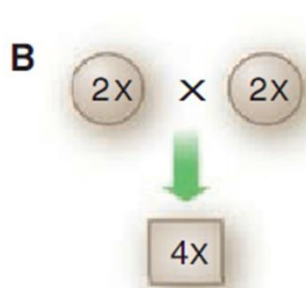
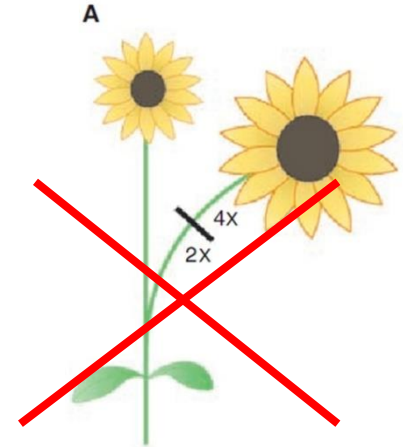
- objev u *Oenothera* (Lutz 1907)
- termín „polyploid“ (Strasburger 1910)
- **polyploidizace v květináči: *Primula kewensis***
 - *Primula floribunda* × *verticillata* (Digby 1912)
 - diploidní hybrid oblíbený ale sterilní, množena výhradně veget.
 - nezávisle spontánní polyploidizace → vyvinutá semena (1905, 1923, 1926)



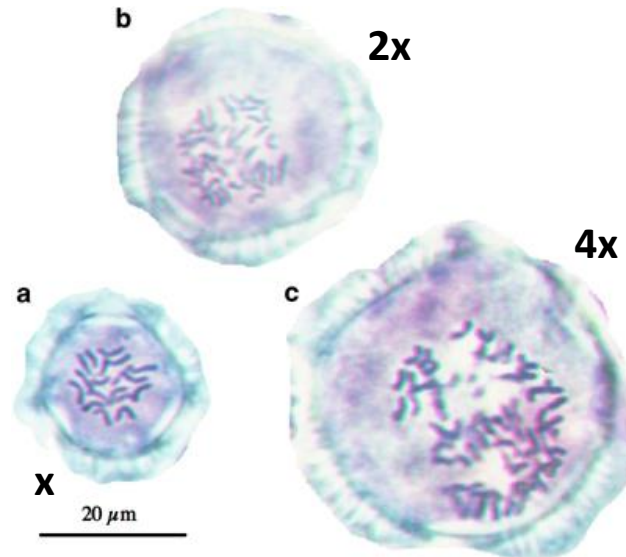
tzv. somatická
polyploidizace

Jak vznikají polyploidie v přírodě?

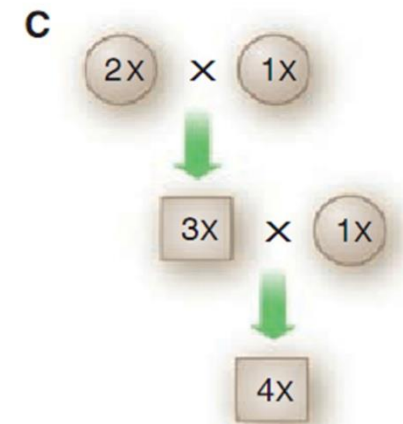
- chyby v meióze → **neredukované gamety**
 - přímo splynutím dvou neredukovaných gamet
 - přes triploidní mezistupeň, tzv. triploidní most



fúze neredukovaných gamet



pylová zrna *Achillea borealis*



triploidní most

Jak vznikají polyploidi v přírodě?

- chyby v meióze → neredukované gamety
 - průměrná frekvence tvorby neredukovaných gamet u krytosemenných (Ramsey & Schemske, 1998): **0,56 %** (nehybridi) vs. **27,5%** (hybridi)
 - značná variabilita v populacích
 - možnost zvýšení ve stresu (kolísání teplot, nedostatek živin)



Levin (2002)

2-10 %



0,5 % (0,1-14 %)



0,06 % (1-84 %)

Jak vznikají polyploidi v přírodě?

- chyby v meióze → neredukované gamety
 - detailní průzkum (60 pop. 24 druhů Brassicaceae): 2n pyl zpravidla < 2 %, nápadně zvýšená frekvence u převážně asexuálních druhů

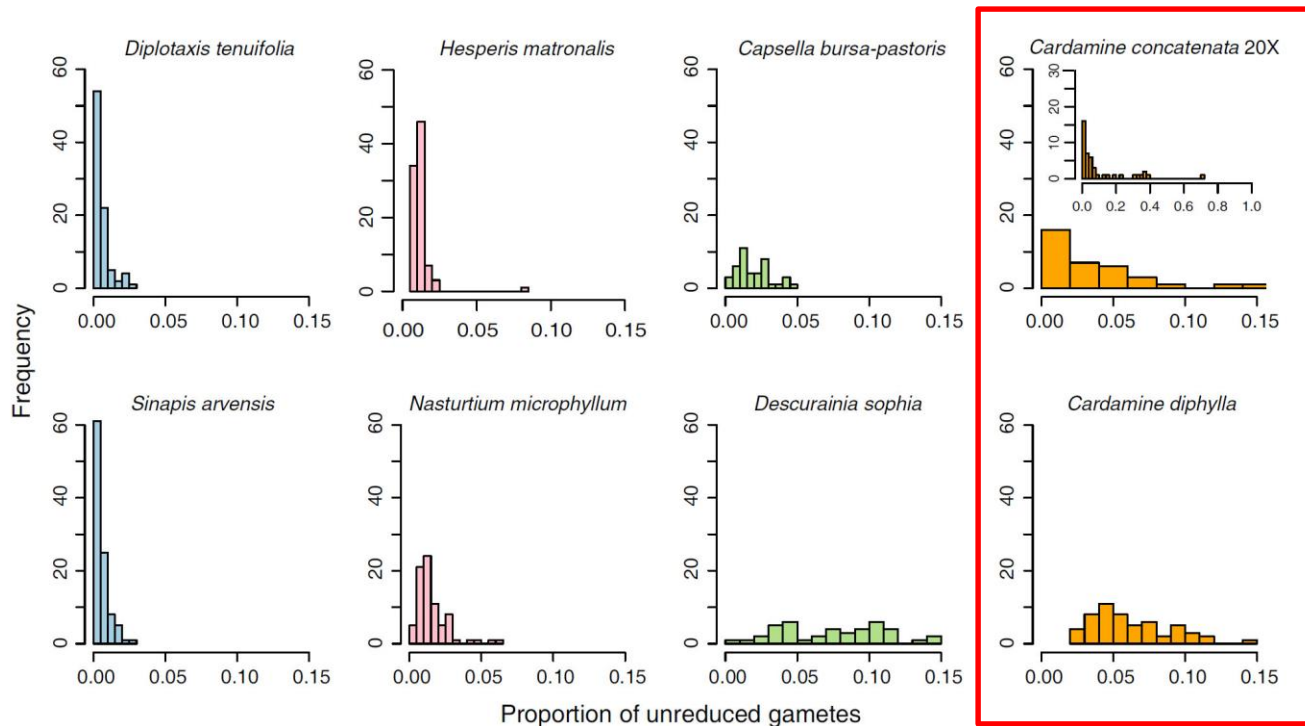
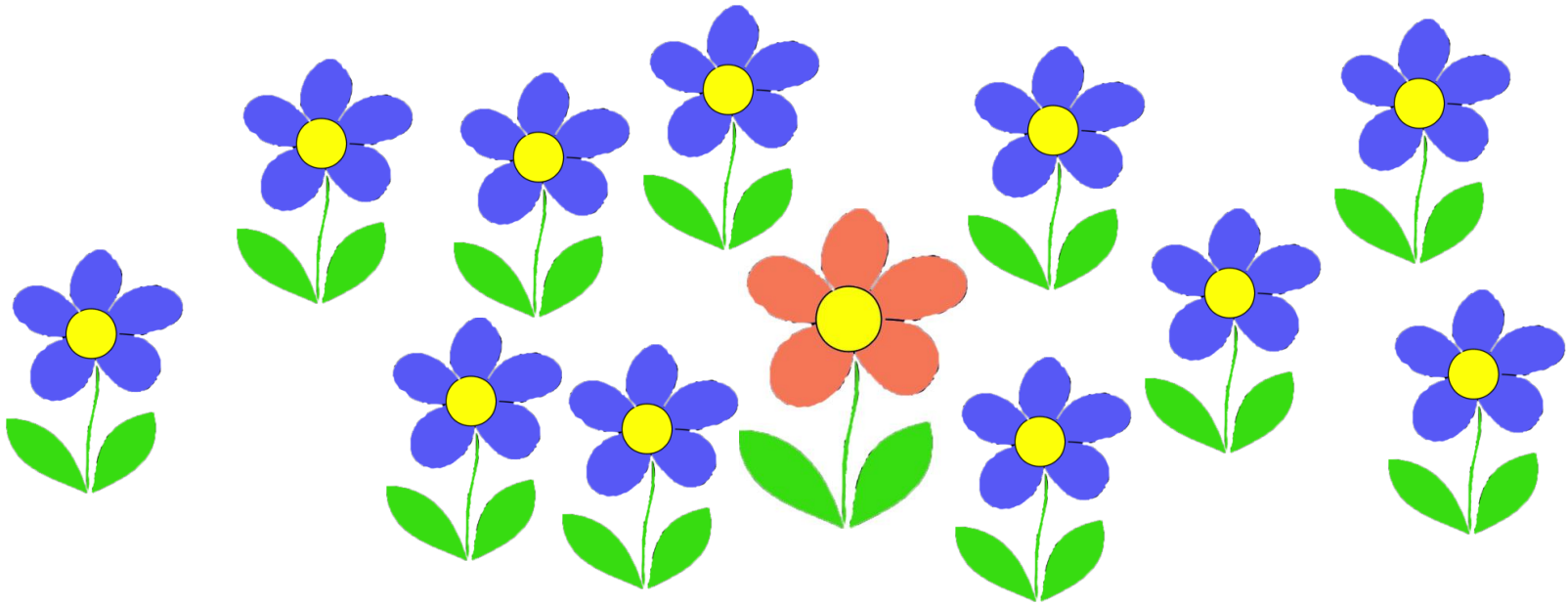


Fig. 3 Examples of the distribution of the proportion of unreduced gametes for species with different mating systems (blue, predominantly outcrossing; pink, mixed-mating; green, predominantly selfing; orange, predominantly asexual). The *Cardamine concatenata* 20× inset shows the full range of the distribution, with individuals producing unreduced gametes up to c. 75%.

Polyploidizace v přírodě

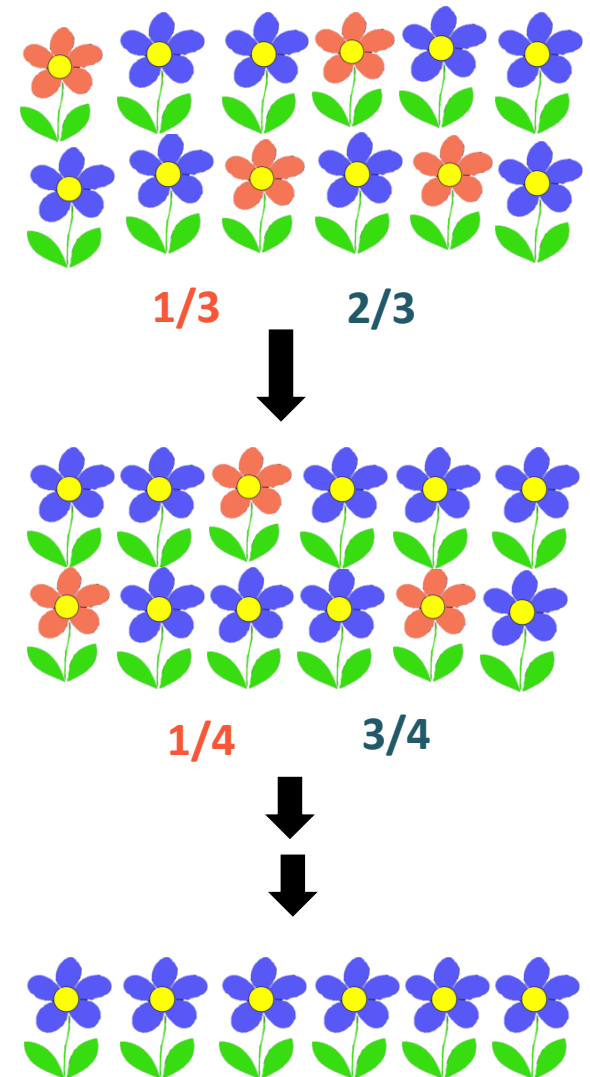
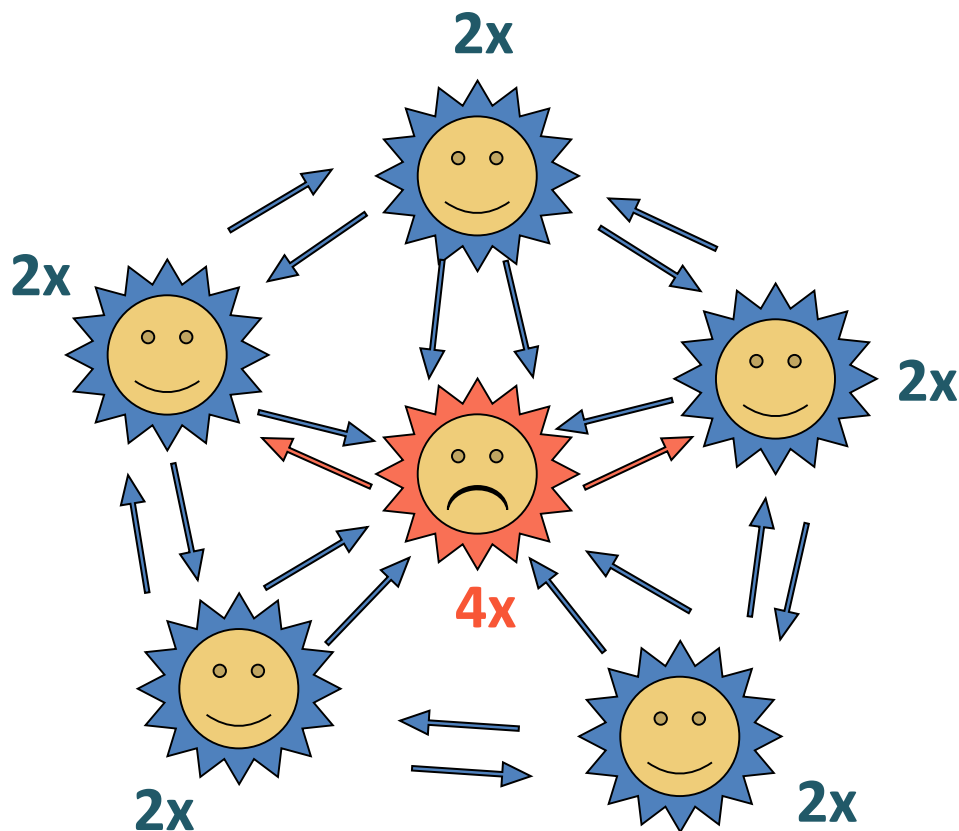


polyploidi vznikají vzácně a to přímo v populacích svých 2x rodičů

- **reprodukční interakce mezi polyploidem a diploidy**
- kompetiční vyloučení polyploida
- demografická stochasticita

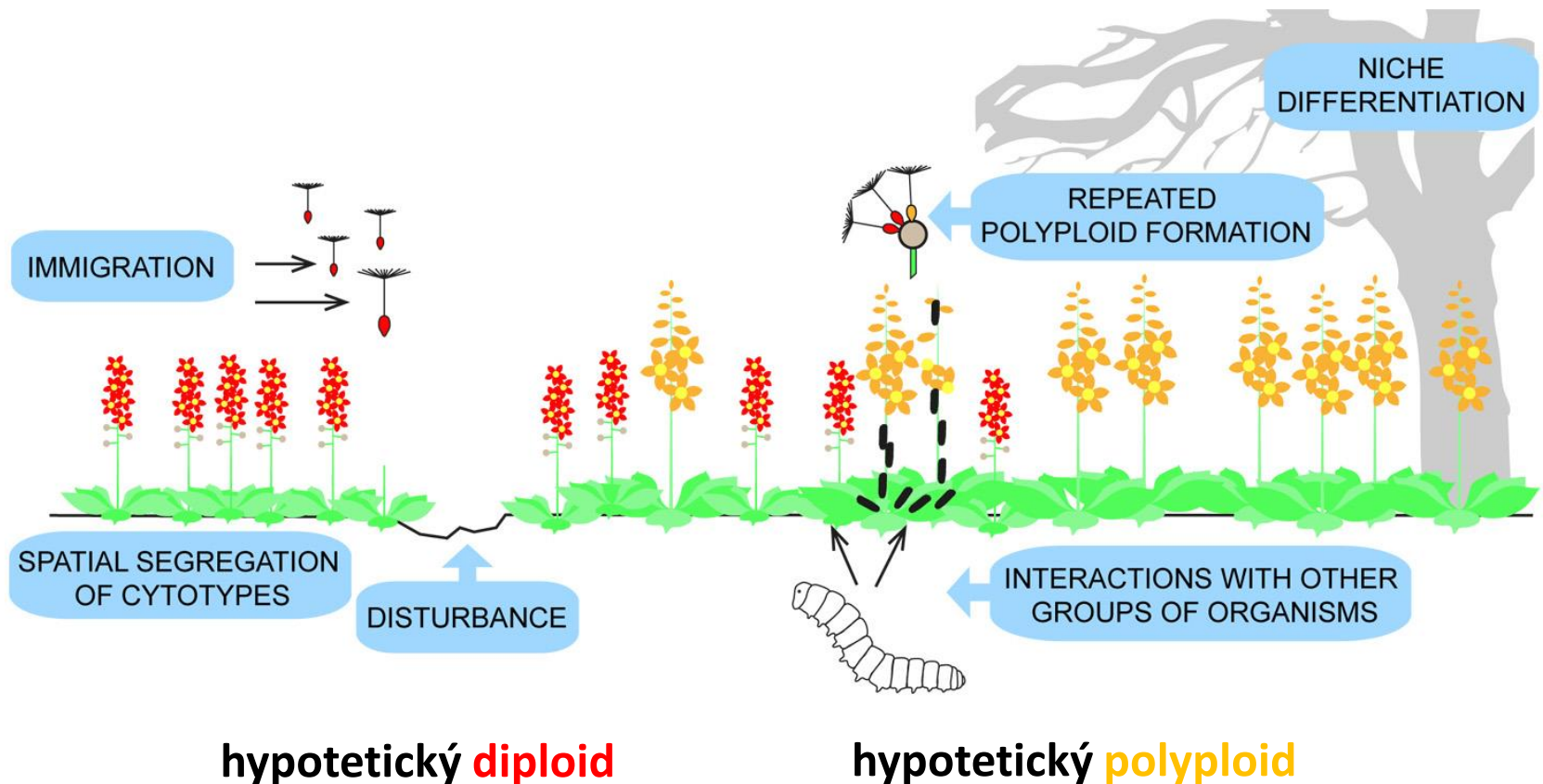
Co komplikuje uchycení polyploidů?

- „minority cytotype disadvantage“
 - méně četný cytotyp (nově vzniklý polyploid) má úměrně nižší fitness

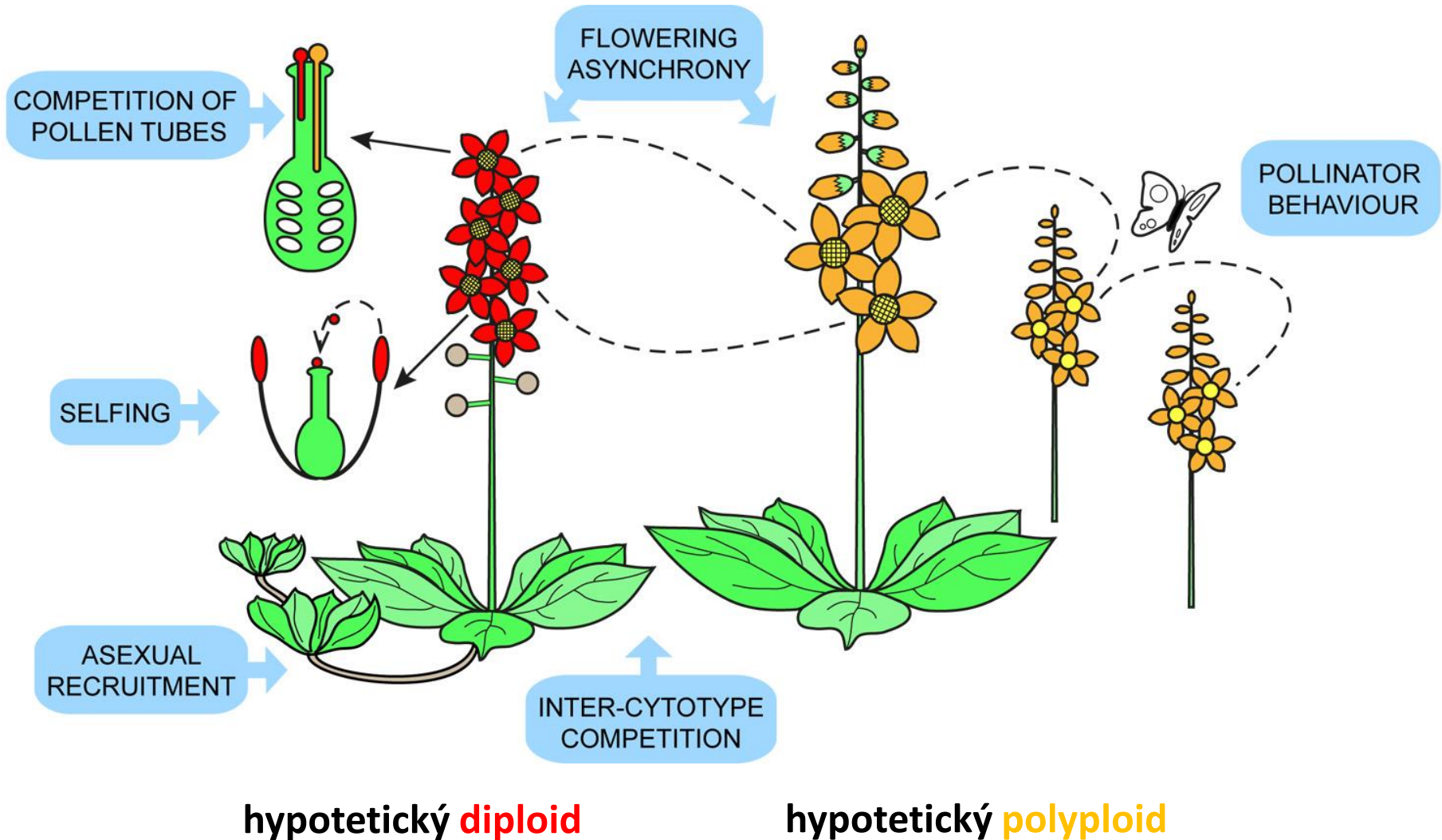


Mechanismy koexistence cytotypů

- **problém:** zajímá nás uchycování polyploidů, ale můžeme studovat jen ty, kterým se to úspěšně podařilo
- navržena řada možných mechanismů, ale chybí empirická data



Mechanismy koexistence cytotypů

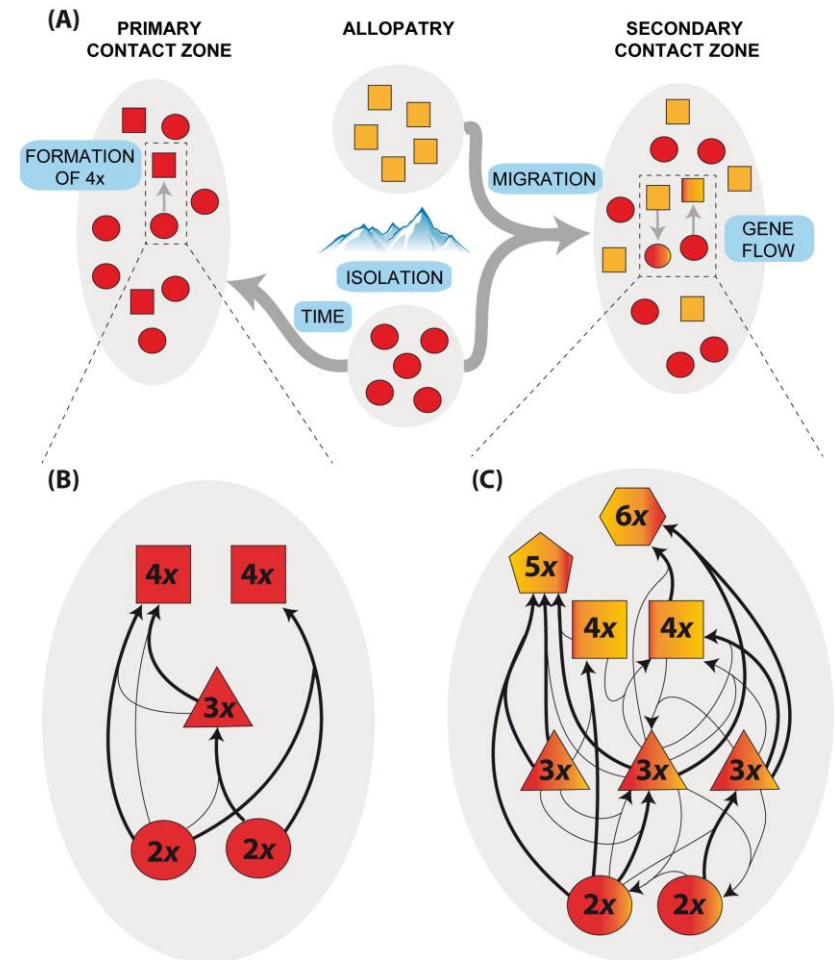


Mechanismy koexistence cytotypů

- **problém:** zajímá nás uchycování polyploidů, ale můžeme studovat jen ty, kterým se to úspěšně podařilo

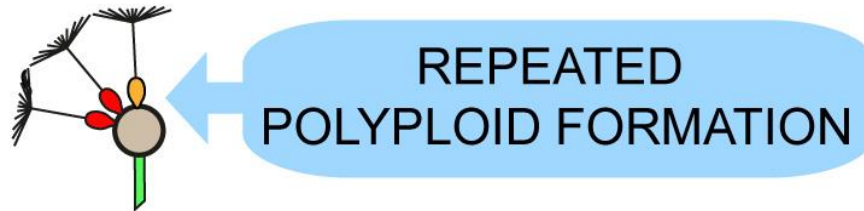
- **možná řešení:**

- umělá indukce polyploidů, srovnání s rodiči
- FCM screening polyploidních mutantů v populacích / v potomstvu z $2x \times 2x$ křížení
- studium $2x$ a $4x$ v primárních kontaktních zónách



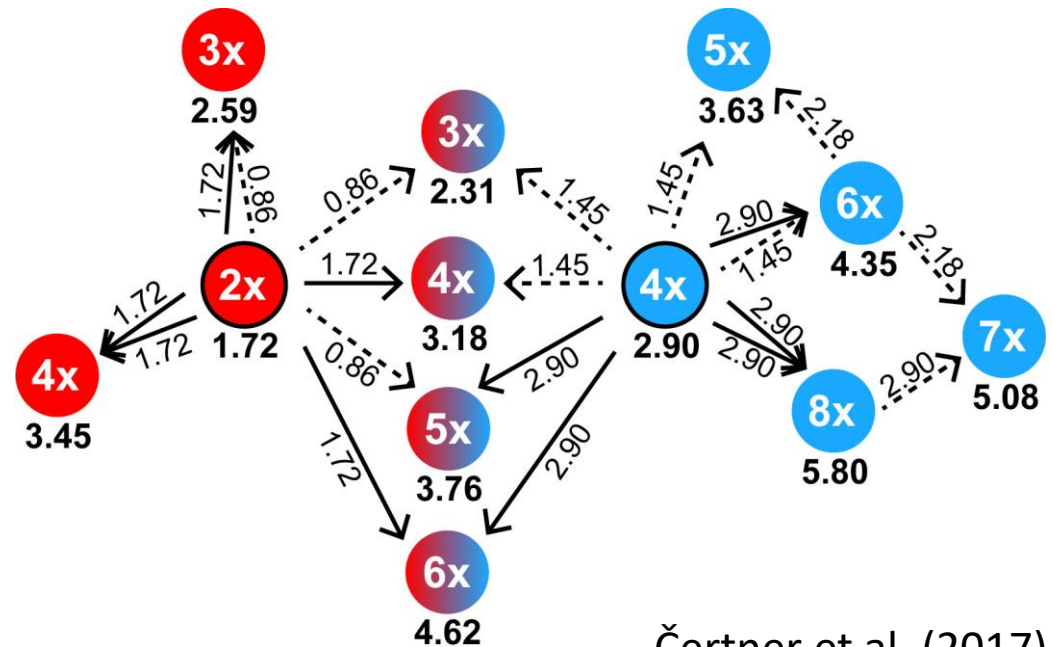
Případová studie 1

Jak často vznikají noví polyploidi v přírodě a jaký je jejich osud?



Spontánní polyploidizace v přírodě

- **tradiční komplikace:** migrace cytotypů, jejich vznik hybridizací
- ***Tripleurospermum***
 - ca 19% rozdíl v Cx mezi 2x a 4x
 - = **snadná identifikace nových polyploidů**



- neopolyploidi (4x, 6x):
0,04 % mezi 11 018 jedinci

Spontánní polyploidizace v přírodě

- frekvence neopolyploidů podobná u obou modelových druhů



0,05 % (3x, 6x)

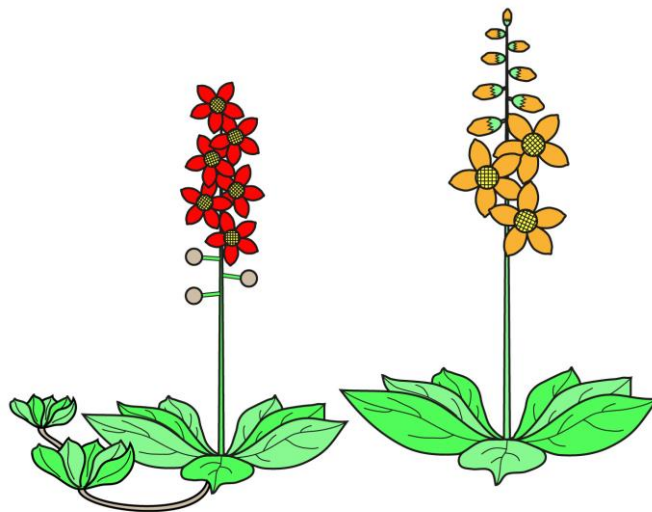


0,04 % (4x, 6x)

- o řád vyšší pravděpodobnost než pro autopolyploidy udávají Ramsey & Schemske (1998)
- žádné známky jejich úspěšného uchycování

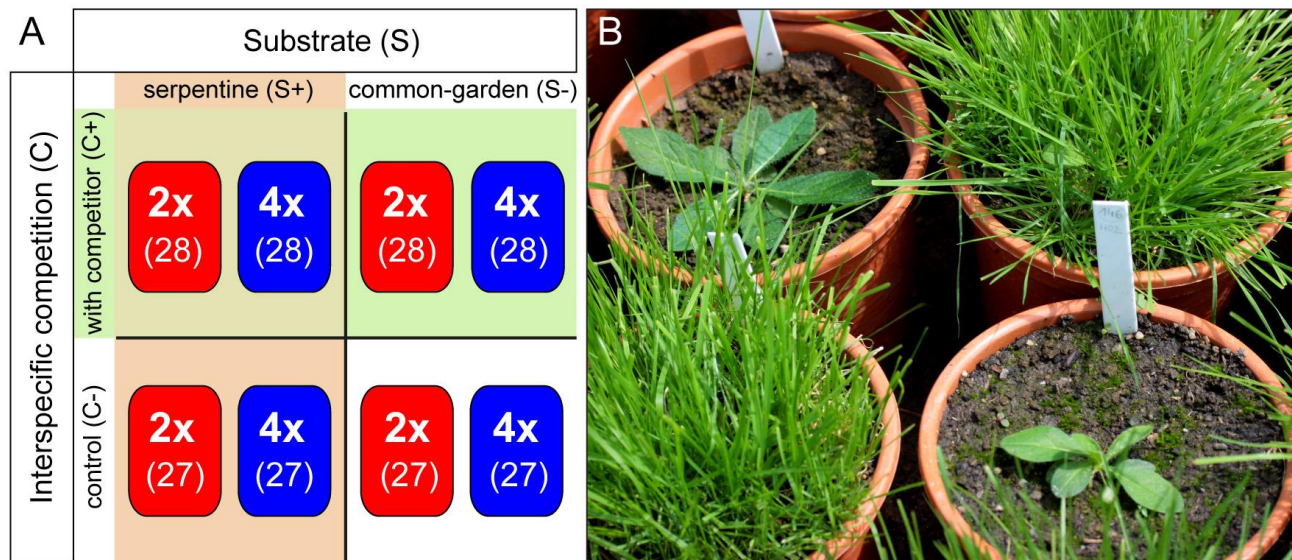
Případová studie 2

Jaké jsou přímé důsledky duplikace genomu? Mohou ovlivnit úspěšnost uchycení nových polyploidů?



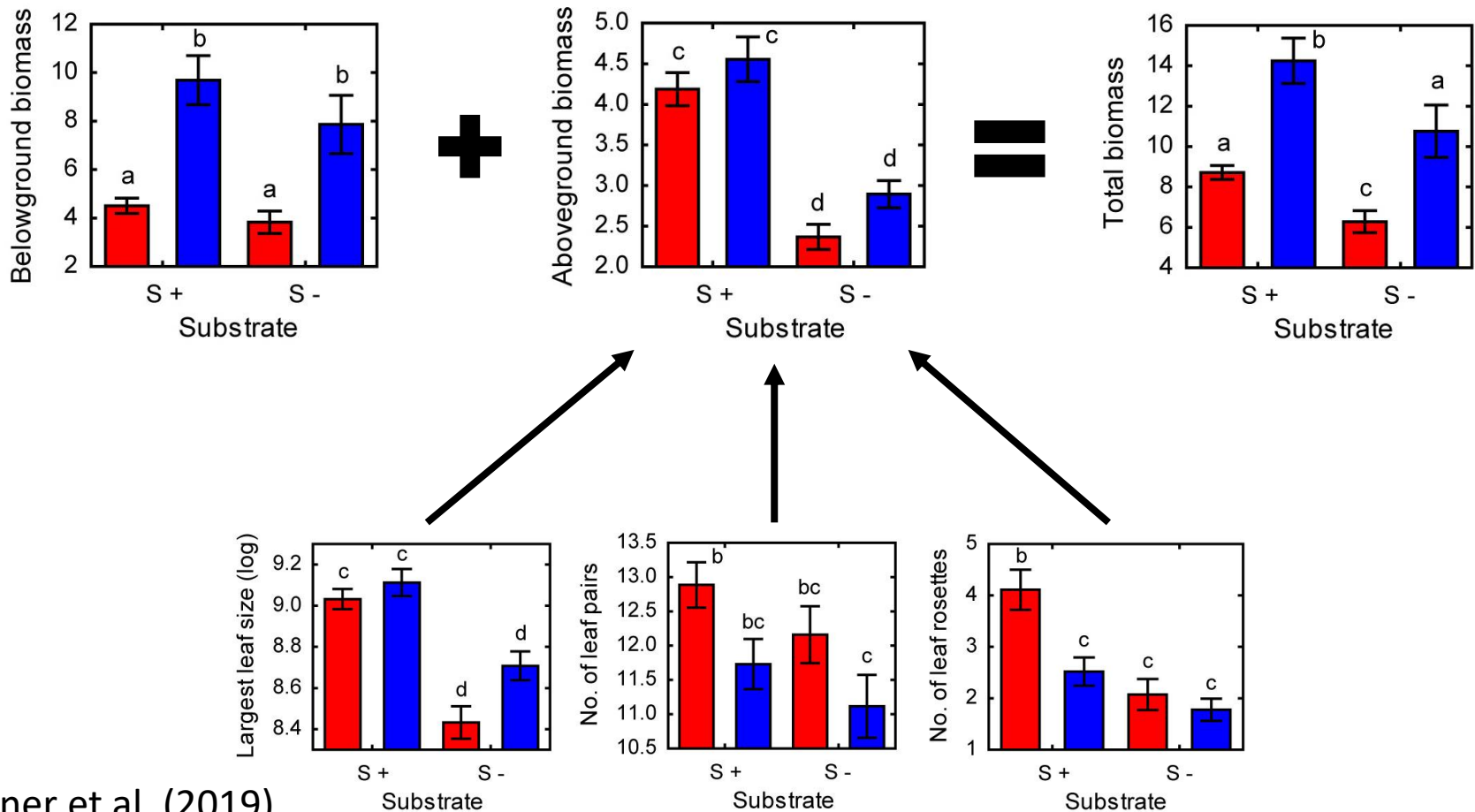
Fenotypové důsledky polyploidizace

- **tradiční komplikace:** srovnávání nepříbuzných cytotypů, laboratorní studium uměle indukovaných polyploidů
- ***Knautia***
 - nedávný lokální vznik 4x z 2x
 - 2x a 4x geneticky nerozlišitelní



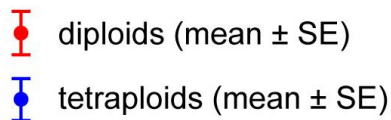
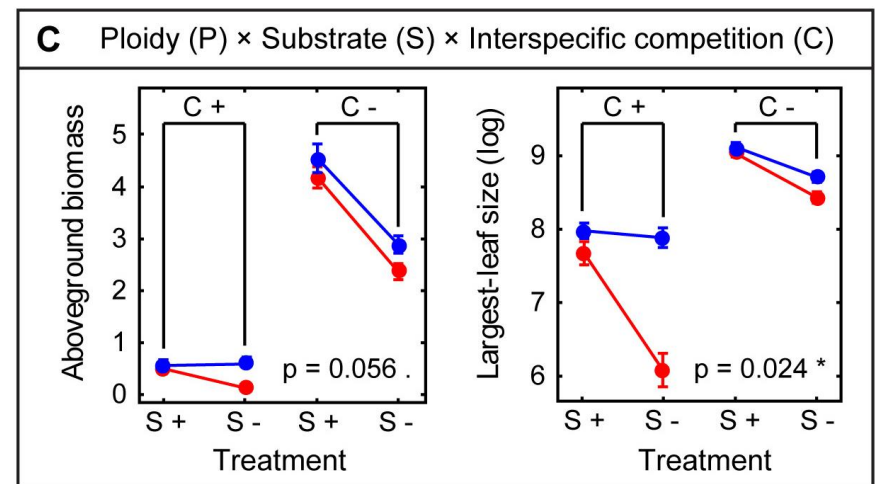
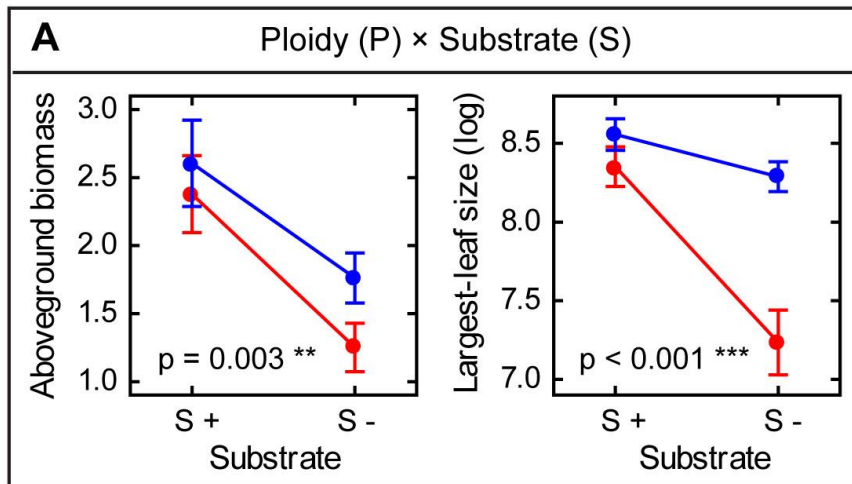
Fenotypové důsledky polyploidizace

- **4x více biomasy**, nadzemní b. lze připsat větším listům 4x rostlin, patrné už mezi semenáčky → „gigas effect“ (Stebbins 1971)



Fenotypové důsledky polyploidizace

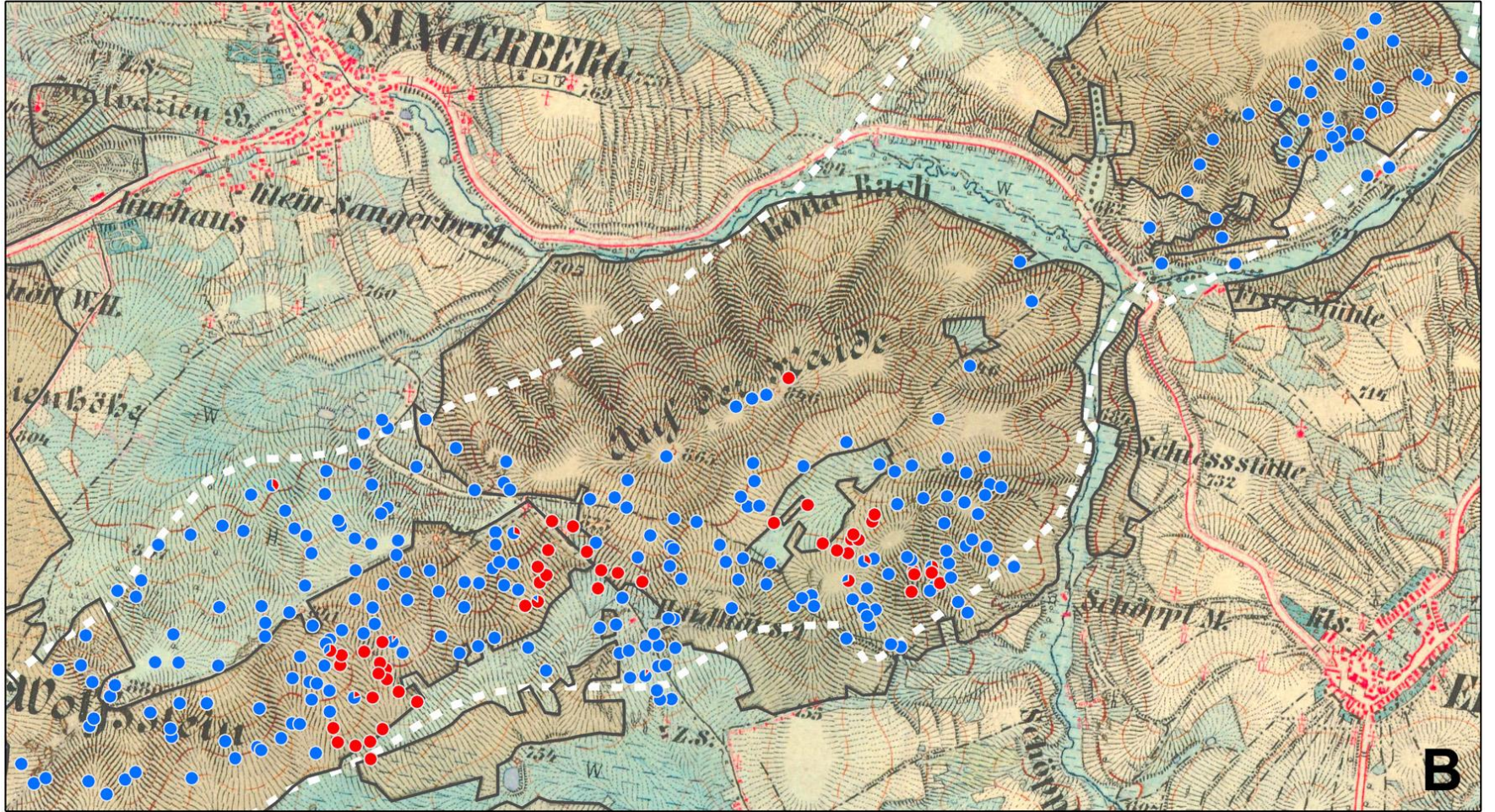
- pokud mají dostatek živin, jsou 4x úspěšnější v tolerování mezidruhové kompetice



Experimental treatments:
 C + with competitor
 C - control
 S + serpentine soil
 S - common-garden soil

Čertner et al. (2019)

- únik před 2x rodiči do sekundárních lesů na hadcovém tělese?



Případová studie 3

Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow

Justin Ramsey¹

Department of Biology, University of Rochester, Rochester, NY 14627

Edited by Douglas Futuyma, State University of New York, Stony Brook, NY, and approved February 18, 2011 (received for review November 4, 2010)

Chromosome evolution in flowering plants is often punctuated by polyploidy, genome duplication events that fundamentally alter DNA content, chromosome number, and gene dosage. Polyploidy confers postzygotic reproductive isolation and is thought to drive ecological divergence and range expansion. The adaptive value of polyploidy, however, remains uncertain; ecologists have traditionally relied on observational methods that cannot distinguish effects of polyploidy per se from genic differences that accumulate after genome duplication. Here I use an experimental approach to test how polyploidy mediates ecological divergence in *Achillea borealis* (Asteraceae), a widespread tetraploid plant with localized hexaploid populations. In coastal California, tetraploids and hexaploids occupy mesic grassland and xeric dune habitats, respectively. Using field transplant experiments with wild-collected plants, I show that hexaploids have a fivefold fitness advantage over tetraploids in dune habitats. Parallel experiments with neohexaploids—first-generation mutants screened from a tetraploid genetic background—reveal that a 70% fitness advantage is achieved via genome duplication per se. These results suggest that genome duplication transforms features of *A. borealis* in a manner that confers adaptation to a novel environment.

biogeography | ecological speciation | range boundary

and hexaploid ($2n = 6x = 54$) populations that is endemic to North America (28–30). These cytotypes are reproductively isolated by partial inviability and sterility of pentaploid ($2n = 5x = 45$) hybrids (31, 32). Hexaploids reside in Mediterranean environments (winter wet, summer dry) on the western coast of North America, including sand dunes and oak woodlands, but tetraploids inhabit more mesic environments, like coastal grasslands, coniferous forest, and alpine meadows (28, 33). The two cytotypes occur in close proximity in parts of California, Oregon, and Washington state (Fig. 1A) (30, 32, 34).

My studies were conducted on a 200-km stretch of California's north coast and had three primary components. First, to provide an ecological context for field experiments, I characterized the spatial distributions and habitat associations of tetraploid and hexaploid *A. borealis*. Second, I compared survivorship of wild-collected tetraploids and hexaploids that were experimentally transplanted to a dune environment normally inhabited only by hexaploids. Finally, I transplanted related tetraploid and neohexaploid plants to the dune environment previously used to compare wild-collected tetraploids and hexaploids. This research tests the contributions of polyploidy per se to ecological divergence, although it does not evaluate the performance of neohexaploids in the grassland environments from which they originate.

Literatura:

- **Barker MS**, Arrigo N, Baniaga AE, Li Z, and Levin DA. (2016) On the relative abundance of autopolyploids and allopolyploids. *New Phytologist*, 210: 391–398.
- **Čertner**, M., Fenclová, E., Kúr, P., Kolář, F., Koutecký, P., Krahulcová, A., & Suda, J. (2017). Evolutionary dynamics of mixed-ploidy populations in an annual herb: Dispersal, local persistence and recurrent origins of polyploids. *Annals of Botany*, 120, 303–315.
- **Čertner**, M., Sudová, R., Weiser, M., Suda, J. & Kolář, F. (2019): Ploidy-altered phenotype interacts with local environment and may enhance polyploid establishment in *Knautia serpentinicola* (Caprifoliaceae) – *New Phytologist*, 221(2): 1117-1127.
- **Clausen J**, Keck DD, Hiesey WM. (1945) Experimental studies on the nature of species. II. Plant evolution through amphiploidy, with examples from the Madiinae. Washington, DC, USA: Carnegie Institution of Washington Publication, 564.
- **Digby L.** (1912) The cytology of *Primula kewensis* and of other related *Primula* hybrids. *Ann. Botany*, 26: 357–88.
- **Goldblatt P.** (1980) Polyploidy in Angiosperms: Monocotyledons. In: Lewis W.H. (eds) *Polyploidy. Basic Life Sciences*, vol 13. Springer, Boston, MA.
- **Grant V.** (1963) *The origin of adaptations.* Columbia University Press, New York.
- **Jiao Y**, Wickett NJ, Ayyampalayam S, Chanderbali AS, Landherr L, Ralph PE, Tomsho LP, Hu Y, Liang H, Soltis PS, et al. (2011) Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms. *Nature*, 473: 97–100.
- **Kreiner**, JM. et al. (2017) Frequency and maintenance of unreduced gametes in natural plant populations: Associations with reproductive mode, life history and genome size. *New Phytologist*, 214: 879–889
- **Levin DA.** (2002) *The role of chromosomal change in plant evolution.* New York, NY, USA: Oxford University Press.
- **Lewis WH.** (1980) Polyploidy in species populations. In: Lewis WH, ed. *Polyploidy: biological relevance.* New York, NY, USA: Plenum Press, 103–144.
- **Lutz**, AM. (1907) A preliminary note on the chromosomes of *Oenothera lamarckiana* and one of its mutants, *O. gigas*. *Science*, 26: 151–152.

Literatura:

- **Masterson, J. (1994)** Stomatal size in fossil plants: Evidence for polyploidy in majority of angiosperms. *Science*, 264: 421–424.
- **Müntzing A. (1936)** The evolutionary significance of autopolyploidy. *Hereditas*, 21: 363–378.
- **Otto SP, Whitton J (2000)** Polyploid incidence and evolution. *Annual Reviews of Genetics*, 34: 401–437.
- **Ramsey J, Schemske DW. (1998)** Pathways, mechanisms, and rates of polyploid formation in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29: 467–501.
- **Ramsey, J. (2011)** Polyploidy and ecological adaptation in wild yarrow. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 108: 7096–7101.
- **Rice, A., Šmarda, P., Novosolov, M., Drori, M., Glick, L., Sabath, N., ... Mayrose, I. (2019)**. The global biogeography of polyploid plants. *Nature Ecology and Evolution*, 3(2): 265–273.
- **Soltis DE, Albert VA, Leebens-Mack J, Bell CD, Paterson AH, et al. (2009)** Polyploidy and angiosperm diversification. *Am J Bot*, 96: 336–348.
- **Soltis DE, Soltis PS, Schemske DW, Hancock JF, Thompson JN, Husband BC, Judd WS. (2007)** Autopolyploidy in angiosperms: Have we grossly underestimated the number of species? *Taxon*, 56: 13–30.
- **Stebbins Jr GL. (1938)** Cytological characteristics associated with the different growth habits in the dicotyledons. *American Journal of Botany*, 25: 189-198.
- **Stebbins, GL. (1971)** Chromosomal evolution in higher plants. Addison-Wesley, Reading, MA.
- **Strasburger E. (1910)** Chromosomenzahl. *Flora*, 100: 398–446.
- **Wood TE, Takebayashi N, Barker MS, Mayrose I, Greenspoon PB, Rieseberg L. (2009)** The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, 106: 13875–13979.