

Běžný polní plevel oknem do evoluce polyploidů: příběh heřmánkovce nevonného

Článek je věnovaný památce prof. Jana Sudy, který mi (se svým příznačným nadšením) otevřel dveře do světa rostlinných polyploidů.

Polyploidizace neboli duplikace celého genomu je evoluční proces, který bezprostředně vede k zdvojnásobení počtu chromozomů ve všech buňkách těla. Z původně diploidního organismu se dvěma sadami chromozomů, obdrženými po jedné od každého rodiče, tak vznikne tetraploid, který má čtyři kompletní sady chromozomů a alespoň jednu náhradní kopii od každého genu. Již v r. 1907 publikovala americká genetička Anne M. Lutzová výsledky svých mikroskopických pozorování rostlinných buněk u mutantů pupalek (*Oenothera*) s dvojnásobným počtem chromozomů, které vedly k odhalení polyploidizace. Přestože po několika následujících desetiletích byla tomuto fenoménu přisuzována spíše role kuriózní mutace vedoucí rostlinné linie do slepých vývojových uliček, dnes na polyploidizaci nahlížíme úplně jinak, jak v Živě ukazuje i řada dalších článků s botanickými a zoologickými tématy. Polyploidizační události (dávne nebo recentní) byly odhaleny prakticky ve všech hlavních skupinách eukaryotických organismů a polyploidizací poskytnuté evoluční novinky jsou v některých případech spojovány i s následnou diverzifikací evolučních linií.

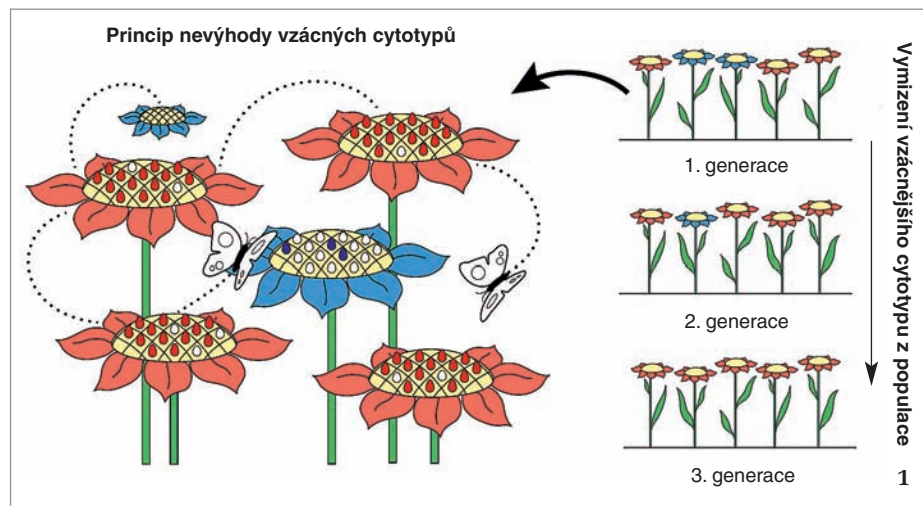
Polyploidní organismy lze definovat přítomností tří a více kompletních sad chromozomů v jádrech buněk. Můžeme tak dále rozlišovat triploidy se třemi sadami (značí se 3x), tetraploidy (4x), pentaploidy (5x), hexaploidy (6x), nebo hovořit obecně o různých cytotypech. K polyploidizaci buď může docházet v populacích jednoho druhu (autopolyploidizace), nebo je tento proces navíc spojen s mezidruhovou hybridizací (allopolyploidizace). Patrně největší roli sehrála polyploidizace v evoluční historii cévnatých rostlin a právě rostlinní autopolyploidie budou předmětem tohoto článku. Duplikace genomu vede bezprostředně k celé řadě změn, z nichž některé jsou zdrojem nových výhodných vlastností u polyploidních rostlin. Ostatně z tohoto důvodu se umělé indukce poly-

ploidů dlouhodobě využívá ve šlechtitelské praxi a zhruba tři čtvrtiny pěstovaných kulturních plodin jsou polyploidy. Jako přímý důsledek přítomnosti nadbytečných kopií genů např. vzrůstá metabolická aktivita buněk, včetně produkce (ceněných) sekundárních metabolitů. Dalším typickým fenoménem je zvětšení polyploidních buněk (gigas efekt), které se může následně odrazit i ve větší velikosti rostlinných orgánů (včetně květů a plodů) a větším množství celkové vyprodukované biomasy. Přestože by se na základě těchto skutečností mohla polyploidizace jevit jako recept na zaručený evoluční úspěch, její výhody někdy vyrovnává např. snížení fertility (plodnosti), nestabilita genomu nebo méně efektivní zbavování se nevýhodných mutací.

Jak vzniká polyploidní druh

Polyploidizace zároveň patří mezi významné speciální mechanismy, umožňuje totiž vznik nových rostlinných druhů. Odhaduje se, že se podílela na 15 % všech speciálních událostí u krytosemenných rostlin a 31 % u kapradorostů (Wood a kol. 2009). Pro polyploidní speciace je typické, že noví polyploidní mutanti vznikají jednotlivě přímo v populacích diploidních rodičovských taxonů (sympatricky) a potřebná reprodukční bariéra se tvoří okamžitě jako jeden z přímých důsledků duplikace genomu. Nejčastějším zdrojem polyploidních mutantů jsou chyby při redukčním dělení (meióze), které dávají vzniknout pohlavním buňkám s dvojnásobným počtem chromozomů – neredukovaným gametám. V přírodních populacích rostlin je náhodně takovou chybou postižena v průměru 1 z 200 gamet (vzácně i více, např. pokud jsou rostliny vystaveny stresovým podmínkám nebo mají genetické predispozice) a vzájemným splynutím dvou neredukovaných gamet vznikne v diploidní populaci tetraploidní potomek. Přestože tyto „evoluční experimenty“ probíhají neustále, v každé generaci, naprostá většina z nich je neúspěšná. Ke vzniku nové polyploidní linie (a tedy i druhu) je totiž nezbytné lokální uchycení a další šíření polyploidních mutantů.

Již zmíněná reprodukční bariéra mezi diploidy a polyploidy působí postzygoticky – vede k tomu, že potomstvo vznikající křížením mezi různými cytotypech má značně sníženou zdatnost (fitness). Obecně se označuje jako triploidní blok (triploid block), a to podle nejčastějšího scénáře, kdy přenosy pylu mezi diploidy a tetraploidy mají za následek tvorbu triploidních hybridů trpících omezenou fertilitou a někdy i nízkou životaschopností. Omezená fertilita triploidních hybridů pramení z toho, že tři sady chromozomů v jádrech není možné rovnoměrně rozdělit do tvořících se pohlavních buněk. Většinou gamet tak některé chromozomy chybějí nebo naopak přebývají, a po jejich splynutí vznikají aneuploidní potomci, kteří se buď nedožijí dospělosti, nebo svým nevyváženým karyotypem přenášejí problémy s fertilitou do dalších generací. U některých rostlin je efektivita triploidního bloku ještě větší a triploidní potomci hynou záhy po svém vzniku, často ještě během embryonálního vývoje, což se projevuje



1 Společnému výskytu různých cytotypů v rostlinných populacích brání evoluční proces zvaný nevýhoda vzácných cytotypů. Pokud jsou přenosy pylu náhodné, vzácnější cytotyp (modře) obdrží většinu pylu od nekompatibilních partnerů druhého cytotypu a ve výsledku tvoří převážně nevyvinutá semena hybridního původu (bíle). Běžnější cytotyp (červeně) se naopak rozmnožuje převážně s kompatibilními partnery. Poměrně zastoupení vzácnějšího cytotypu mezi dospělci se vždy razantně sníží při obnově populace ze semen v následující generaci, a to do doby, než vzácnější cytotyp z populace úplně vymizí. Tento proces významně brání uchycení polyploidních mutantů v populacích. Orig. M. Čertner



2 Heřmánkovec nevonný (*Tripleurospermum inodorum*) patří mezi běžné zástupce naší synantropní flóry.

Před několika lety byl v populacích na našem území potvrzen výskyt diploidního i tetraploidního cytotypu.

3 Heřmánkovec dominující vegetaci na poli čerstvě ponechaném ladem.

Východoslovenská nížina

4 Šmel okoličnatý (*Butomus umbellatus*) se na území České republiky také vyskytuje ve dvou cytotypech, vzácnějším diploidním a podstatně běžnějším triploidním. Převaha triploidů navzdory problémům s pohlavním rozmnožováním, které u nich lze předpokládat, je možná jen díky tomu, že se druh množí převážně nepohlavně, prostřednictvím oddenků a specializovaných pacibulek.

5 Starček kraňský (*Senecio carniolicus* agg.), rostlina osídlující vyšší polohy Alp a Karpat, patří se svými 8 zdokumentovaných cytotypy (2x, 3x, 4x, 5x, 6x, 7x, 8x a 9x) mezi evropské rekordmany.



tvorbou nevyvinutých semen. Genetický mechanismus tohoto procesu byl již popsán u některých modelových druhů (např. huseníček – *Arabidopsis* spp., kokošek – *Capsella* spp.) a zdá se, že triploidním stavem není přímo ovlivněno embryo, ale zásobní pletivo endosperm, které je zodpovědné za jeho vyživování. Když byla triploidní embrya transplantována na živné médium a kultivována *in vitro*, mohla nerušeně dokončit svůj vývoj v semenáček (Lafon-Placette a kol. 2017).

Nevýhoda vzácných cytotypů

Důsledkem působení triploidního bloku je, že přenosy pylu mezi diploidy a tetraploidy přímo ovlivňují množství vyvinutých semen, a tedy i fitness rodičovských jedinců, kteří se jich účastní. To vede k velmi zajímavé situaci, která zásadním způsobem ovlivňuje evoluční perspektivy společného výskytu různých cytotypů v jedné populaci. Přestože na vzájemné přenosy pylu doplácí oba cytotypy, pokud je jeden z nich v populaci méně častý, bude mít k dispozici méně kompatibilních partnerů a snížením fitness bude o to více zasažen. V následujících generacích se proto

bude jeho frekvence (a s ní i fitness) dále a dále snižovat, až z populace úplně vymizí (viz obr. 1). Tento fenomén, označovaný jako nevýhoda vzácných cytotypů (minority cytotype disadvantage), je přímo učebnicovým příkladem frekvenčně závislé selekce – situace, kdy fitness jedince závisí na jeho kvalitách (jak dobře je přizpůsoben), ale pouze odráží relativní četnost jeho genotypu (fenotypu) v populaci. Princip nevýhody vzácných cytotypů platí i v případech, kdy triploidní hybridů dosáhnou dospělosti, jsou částečně fertillní

a kříží se mezi sebou nebo zpětně se svými rodiči. Přestože nestabilní rozdělení chromozomů při tvorbě gamet u triploidů umožňuje vznik ohromného množství různých (a často neživotaschopných) variant v potomstvu, šance, že by vytvořili životaschopné diploidní nebo tetraploidní potomky, je jen velmi malá. Pokud by k tomu ale došlo, a takové rostliny se dále křížily s etablovanými di- a tetraploidy, je teoreticky možné, že by to vedlo k prolomení reprodukční bariéry mezi cytotypy, tedy k přenosu genů z diploidů do tetraploidů a opačně. Ani rozdíly v ploidii tak nemusí být nepřekonatelnou bariérou pro genový tok. Zřejmě častěji než přes triploidy však k němu v přírodě dochází splýváním neredukovaných gamet diploidů s normálními gametami tetraploidů, i když přenos genů touto cestou je možný pouze v jednom směru (z diploidů do tetraploidů).

Předpokládá se, že právě princip nevýhody vzácných cytotypů je zodpovědný za to, že naprostá většina nově vzniklých polyploidních mutantů z populací rychle vymizí. Za jakých podmínek tedy k úspěšnému uchycení polyploidních linií může docházet? Značnou roli vždy jistě hraje náhoda, ale zároveň se v přírodních populacích setkáme s řadou (často i triviálních) mechanismů, které do různé míry šance rostlinných polyploidů zvyšují. Kupříkladu nevýhodou vzácných cytotypů je přímo ovlivněn pouze úspěch pohlavního rozmnožování, takže pokud se polyploid vyznačuje schopností vegetativní reprodukce (včetně agamospermie – tvorby klonů prostřednictvím semen), může svou početní nevýhodu kompenzovat (obr. 4). Stejně tak přispívá i schopnost samosprašení, která garantuje opylení kompatibilní (vlastní) gametou. K překonání nevýhody vzácných cytotypů také napomáhá, pokud přenos pylu v populaci není čistě náhodný, ale častěji k němu dochází mezi jedinci stejného cytotypu. Toho může být docíleno např. nerovnoměrným rozmístěním cytotypů v populaci (shlukováním v prostoru) nebo drobnými rozdíly v nástupu kvetení či délce jeho trvání mezi cytotypy.

Osud nových polyploidních linií je vždy, především zpočátku, velmi nejistý. Z pohledu taxonomů takové linie nejsou

oficiálně popisovány jako samostatné druhy, tedy alespoň dokud se dostatečně morfologicky (případně geneticky) nerozrůzní od rodičovských taxonů. Do té doby jde o skrytou složku rostlinné diverzity, o které leckdy ani nevíme. Odhaduje se, že přibližně 16 % druhů krytosemenných rostlin na světě je ve skutečnosti tvořeno dvěma nebo více liniemi s odlišnou ploidní úrovní (Rice a kol. 2015). Pokud bychom se detailněji zaměřili na takové cytotypově variabilní skupiny (polyploidní komplexy), zjistíme, že ke koexistenci různých cytotypů dochází v přírodě podstatně častěji, než bychom mohli předpokládat (Kolář a kol. 2017). V naprosté většině případů (96 %) se různé cytotypy vyskytují společně alespoň v geograficky omezené části celkového areálu rozšíření druhu, čímž vznikají kontaktní zóny cytotypů. Představují vlastně speciální případ podstatně známějších hybridních zón, které se tvoří na pomezí výskytu dvou blízké příbuzných a vzájemně se křížících druhů. Hybridizace (a následný genový tok) je však v kontaktních zónách velmi neefektivní kvůli rozdílům v ploidní úrovni. Ani společný výskyt různých cytotypů přímo v populacích není vzácností, v průměru 16 % populací u těchto druhů je cytotypově smíšených. Překvapivá je někdy i vlastní cytotypová diverzita těchto skupin. Jednoznačně nejčastější kombinací cytotypů v přírodě je diploidní a tetraploidní, obvykle je ale doprovázejí i další, minoritní cytotypy s výrazně nižší frekvencí výskytu (např. tri-, hexaploidní). Polyploidní komplexy jsou tak v průměru tvořeny 3–4 různými cytotypy, ale ojediněle byly zdokumentovány případy, kdy bylo až 8 různých cytotypů. Mezi takové rekordmany cytotypové diverzity ve střední Evropě patří např. vysokohorský starček kraňský (*Senecio carniolicus*, obr. 5) nebo hvězdnice chlumní (*Aster amellus*).

Proč právě heřmánkovce?

K testování zajímavých evolučních hypotéz není vždy zapotřebí vydávat se do exotických krajín za učebnicovými modelovými systémy, jakými jsou cichlidy z afrických jezer nebo galapážské pěnkavy. Můžeme vystačit s rostlinou, která roste za domem na poli, je běžná a zdánlivě obyčejná. Pěkným příkladem je jednoletá bylina z čeledi hvězdnicovitých (*Asteraceae*) heřmánkovce nevonný (*Tripleurospermum inodorum*, obr. 2), hojně rozšířená po většině temperátních oblastí severní polokoule jako plevel na polích a rumišťích. Tento druh, který se dnes vyskytuje takřka výhradně na sekundárních, lidskou činností vytvořených nebo pozmeněných stanovištích (obr. 3 a 6), se zřejmě do Evropy kdysi rozšířil spolu se zemědělstvím. Jeho původní domovinou by snad mohla být východní Anatolie, Kavkaz a přilehlé oblasti, které jsou zároveň s výskytem zhruba 30 druhů centrem diverzity celého rodu *Tripleurospermum*. Již před více než 50 lety byla u heřmánkovce nevonného zdokumentována cytotypová variabilita. Převládajícími cytotypy jsou diploidi s 18 chromozomy v jádrech tělních buněk ($2n = 18$) a (auto)tetraploidi s dvojnásobným počtem chromozomů ($2n = 36$). Zatímco diploidní rostliny převládají v oceánicky



laděných částech Evropy (Britské ostrovy, západ kontinentální Evropy), tetraploidní preferují kontinentální klima střední a východní Evropy. Na pomezí obou oblastí pak bylo možné předpokládat společný výskyt obou cytotypů, tedy jejich kontaktní zónu.

Během našeho terénního průzkumu byl odebrán rostlinný materiál z více než 1 000 středoevropských populací heřmánkovce, který jsme následně využili ke stanovení ploidní úrovně jedinců průtokovou cytometrií (Čertner a kol. 2017). Tato technika, založená na měření celkového obsahu DNA v buněčných jádrech nabarvených fluorescenčním barvivem, umožňuje rychlé stanovení ploidie u velkého počtu jedinců a zároveň použití mitoticky neaktivních rostlinných pletiv, v našem případě vzorků odebraných listů. Ukázalo se, že v České republice (stejně jako ve zbytku střední Evropy) výrazně převládá tetraploidní cytotyp, rozšířený po celém území, zatímco vzácnější diploidní cytotyp (21 % studovaných jedinců) se vyskytuje ostrůvkovitě jen v některých regionech. Mezi oblasti s výskytem diploidů patří třeba okolí Mariánských Lázní, Rakovnícko, Soběslavsko, Českomoravská vrchovina nebo Vysoké Sudety a jejich podhůří. I zde se však diploidi vyskytují po boku běžnějších tetraploidů, nezářídka i společně v populacích. Naš průzkum ve třech prvně jmenovaných regionech dokonce odhalil, že 33–43 % všech populací heřmánkovce obsahuje oba cytotypy, a že tedy společná koexistence těchto cytotypů je nečekaně častým fenoménem. Pomocí molekulárně-genetických analýz jsme pak prokázali, že cytotypová diverzita heřmánkovce nepramení z častého a nezávislého vzniku nových tetraploidů z místních diploidů, ale že jde o lokální mísení dávno vzniklé a již etablované di- a tetraploidní linie. K tomu, že cytotypová variabilita populací heřmánkovce zůstala po dlouhou dobu skryta, významně přispěla i skutečnost, že diploidní a tetraploidní rostliny se zdají být v terénu morfologicky nerozlišitelné.

Koexistence cytotypů a její evoluční důsledky

Pozornost jsme dále soustředili na hledání mechanismů, které navzdory evolučním omezením plynoucím z principu nevý-

hody vzácných cytotypů umožňují u heřmánkovce běžný výskyt cytotypově smíšených populací. Naprostá většina známých modelových druhů pro studium koexistence cytotypů u rostlin patří mezi (dlouhověké) trvalky, u kterých je velmi obtížné zachytit změny cytotypového složení populací mezi jednotlivými generacemi. Heřmánkovce představuje v tomto ohledu unikátní systém díky své jednoletosti. Změřili jsme se proto na sledování vývoje poměrného zastoupení diploidů a tetraploidů ve smíšených populacích během několika po sobě následujících sezon. Navzdory značnému meziročnímu kolísání jejich poměrného zastoupení si většina populací udržela oba cytotypy po celých pět let prováděných pozorování. Přírodné zarůstání narušených ploch vegetací často vedlo k drastické redukci velikosti populací na méně než 10 jedinců, ale přitom nezářídka došlo k zachování obou cytotypů. Hlavním mechanismem se zdá být vytrvalá půdní banka semen v populacích heřmánkovce, v níž mohou semena (nažky, obr. 8) obou cytotypů přežívat po desítky let a sloužit tak jako průběžně uvolňovaná zásoba nových jedinců vzácnějšího cytotypu, který by jinak z populace už vymizel. Přispívá však i efektivní transport nažek mezi jednotlivými populacemi zprostředkovaný lidskou činností, např. s bahnem ulpívajícím na kolech zemědělské techniky, který může být zdrojem migrantů lokálně mizejícího cytotypu. I v přilehlých populacích totiž mohou v důsledku náhody (genetického driftu) převládnout jiné cytotypy.

Ve smíšených populacích heřmánkovce se i na těch nejmenších prostorových škálách vyskytují diploidní a tetraploidní jedinci společně, vzájemně promíchání, takže přenos pylu mezi různými cytotypy je velmi pravděpodobný. O reprodukčních interakcích mezi cytotypy ostatně vypovídá i častá přítomnost triploidních hybridů. Triploidní rostliny ve smíšených populacích tvořily v průměru 8 % jedinců a vyznačovaly se schopností nasadit plně vyvinuté nažky. Rozhodli jsme se tedy experimentálně zhodnotit, k jakým reprodukčním interakcím mezi cytotypy může docházet a jaké jsou karyologické vlastnosti vznikajícího potomstva (obr. 10).

6 Kromě intenzivně obhospodařované zemědělské krajiny a intravilánu obcí patří mezi vhodná stanoviště pro výskyt heřmánkovce nevonného i obnažená dna stojatých vod. Západní Čechy

7 Rostliny zpravidla produkují desítky úborů, každý z nich dá v průměru vzniknout 250 nažkám. Intenzivní investice do reprodukce je typickou vlastností jednoletých bylin.

8 Plodem heřmánkovce jsou drobné jednosemenné nažky se třemi charakteristickými žebry na ventrální („spodní“) straně a dvěma okrouhlými žlázkami na straně dorzální („vrchní“).

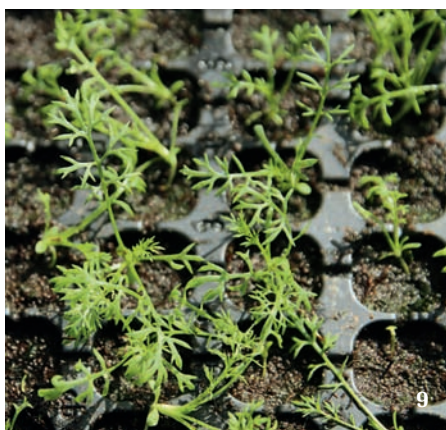
9 Semenáčky (na snímku) nebo následné listové růžice lze ve městech i na polích pozorovat prakticky po celý rok. To souvisí s proměnlivou životní strategií druhu, který může buď klíčit na podzim a přezimovat v podobě listové růžice (ozimá rostlina), nebo oddálit klíčení na jaro a životní cyklus tak dokončit během jedné sezony.

Snímky M. Čertnera, pokud není uvedeno jinak

10 Sáčky z monofilu (jemného umělého vlákna) brání spontánním návštěvám hmyzích opylovačů v průběhu opylovacího experimentu. Studované úbory byly odkryty vždy jen na dobu nezbytně nutnou ke zprostředkování přenosu pylu mezi vybranými jedinci.

Foto H. Ryšavá

Stejně jako u mnoha jiných hvězdnicovitých rostlin jsou také úbory heřmánkovce složeny z několika stovek těsně nahloučených drobných květů (obr. 7) a jako nejpraktičtější způsob manipulovaného přenosu pylu mezi jedinci (cytotypy) se nabízí vzájemné tření terčů úborů o sebe. Výsledky opylovacího pokusu poukázaly na vysokou efektivitu vzájemných reprodukčních interakcí mezi diploidy, triploidy a tetraploidy, které ve všech případech vedly ke vzniku alespoň malého množství životaschopného potomstva. Triploidní hybridi, vznikající ve velkých počtech křížením mezi diploidy a tetraploidy, neprojevovali žádné známky snížené životaschopnosti. Produkovali však výrazně méně vyvinutých nažek a v jejich potomstvu převládali aneuploidní jedinci s neustáleným počtem chromozomů. Nečekaným překvapením bylo, že i takto vzniklí aneuploidi byli značně vitální a schopni aktivně se účastnit reprodukčních interakcí mezi cytotypy. Triploidní a aneuploidní rostliny v kříženích mezi sebou nebo s jinými cytotypy poskytovaly převážně pohlavní buňky s neustáleným počtem chromozomů, čímž generovaly značně variabilní potomstvo. Tato variabilita, dále umocněná tím, že studované rostliny všech cytotypů produkovaly vzácně i neredukované gamety (se somatickým počtem chromozomů), dosahovala bezprecedentních hodnot. Mezi potomky rostlin z opylovacího experimentu bylo odhaleno pět různých ploidních úrovní (2x, 3x, 4x, 5x, 6x) a odrazem karyologické diverzity potomstva bylo i zachycení aneuploidní série, ve které nechyběl žádný počet chromozomů od $2n = 21$ po $2n = 51$, tedy téměř v plném rozsahu od diploidního po hexaploidní komplement. Bez ohledu na počet chromo-



zomů v jádře se většina takových potomků dožila alespoň stadia semenáčku (jejich další osud již nebyl sledován). Opylovací pokusy tak naznačily, že smíšené populace diploidních a tetraploidních heřmánkovců jsou z evolučního hlediska zajímavými generátory cytogenetické variability.

Prolomení reprodukční bariéry

Přestože lze předpokládat, že značná část diverzity vznikající v podobě triploidů a různých aneuploidních variant je nestabilní a v populacích se udržuje jen svým opakovaným vznikem každou generací, nemusí to ještě znamenat, že nemá žádný evoluční význam. V potomstvu hybridních rostlin byli občas zaznamenáni i jedinci s diploidním nebo tetraploidním počtem chromozomů, kteří mohou skrývat směs chromozomů pocházejících z diploidní i tetraploidní linie heřmánkovce. Zpětným křížením takových jedinců s okolními diploidy nebo tetraploidy může dojít k prolomení reprodukční bariéry odlišné ploidie a ke zprostředkování genového toku mezi oběma rodičovskými cytotypy. Přestože tok genů z diploidů do tetraploidů je možný i prostřednictvím neredukovaných gamet diploidů, z tetraploidů do diploidů lze přenést geny jen výše popsaným mechanismem, který předpokládá alespoň částečnou fertilitu triploidních hybridů. Abychom v kontaktní zóně heřmánkovce zhodnotili intenzitu genového toku skrze ploidní bariéru, odebrali jsme vzorky DNA diploidních a tetraploidních jedinců z uniformních i smíšených populací a analyzovali je pomocí metod molekulární genetiky. Konkrétně jsme použili analýzu délkového polymorfismu mikrosatelitových lokusů (úseků tvořených tandemovými opakováními jednoduchých motivů DNA, prodlužovaných či zkracovaných v důsledku náhodných mutací), která umožňuje zhodnocení selektivně neutrální genetické variability napříč genomem studovaných jedinců. Naprostá většina z nich měla genotypy typické pro svůj cytotyp (diploidní nebo tetraploidní), ale menší množství bylo geneticky intermediárních nebo disponovalo genotypem jinak typickým pro příslušný druhého cytotypu. Tito potenciální hybridi se vyskytovali i v čistě diploidních nebo tetraploidních populacích, což naznačuje, že se mohou v přírodních populacích alespoň po nějakou dobu udržovat. Zároveň se ukázalo, že hybridní jedinci tvořili přibližně 7 % diploidních, ale 19 % tetraploidních vzorků, což svědčí o obousměrném genovém toku, jehož intenzita je větší z diploidů do tetraploidů než v opačném směru. Zdá se, že soužití di- a tetraploidních linií heřmánkovce v kontaktní zóně již stihla zanechat stopy v jejich evoluční historii. S přihlédnutím k tomu, že diploidi a tetraploidi se geneticky do značné míry liší, genový tok přes ploidní bariéru by mohl být i zdrojem nových výhodných alel, což bude předmětem navazujícího výzkumu. České populace heřmánkovce nevonného tak lze bez nadsázky označit za unikátní přírodní laboratoře pro studium obecných mechanismů koexistence cytotypů a evoluce polyplodů.

Výzkum vznikl za finanční podpory z projektu Grantové agentury ČR (14-18870S).

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2005, 1: 46–48; 2009, 5: 204–208; 2013, 6: 261–264; 2015, 2 a 3; 2021, 2: 71–72.