

Botanické inspirace Jana Sudy

Renesanční člověk je podle definice někdo, kdo je charakterizován všestranností zájmů a nezdídkou také jedinečnou genialitou. Právě tak by se bez přehánění, alespoň co se botaniky týče, mohl označit Honza Suda, který vědomostmi a zápalem pro obor nadchl (mnohdy až uhranul) celou generaci svých vrstevníků a studentů, ale i čtenářů Živy, v její redakční radě více než 10 let působil, od r. 2009 i jako její

předseda. Letos by oslavil padesátiny, je to však už 7 let, co naposledy mohl někoho svým neutuchajícím entusiasmem pro studium botaniky získat. Jeho nesmazatelnou stopu se snaží zachytit blok článků s výšečími tématy, kterým se sám věnoval a ke kterým přivedl ty z nás, kdo měli to štěstí se s ním setkat v roli studentů, kolegů a přátel.

Pavel Trávníček,
Zuzana Chumová a redakce Živy



Bartholina burmanniana, Kapsko.
Foto P. Trávníček

Eliška Petříková, Filip Kolář

K čemu je rostlinám genomová duplikace?

Věnováno památce Jana Sudy

Genom eukaryotických organismů nás fascinuje již desítky let. První publikovaná sekvenční data rostlinného genomu huseničky rolního (*Arabidopsis thaliana*) brzy oslaví čtvrtstoletí. Od té doby se genomika stala nedílnou součástí studia biologie a díky tomu dnes můžeme popisovat, jak skrze genetické změny získávají druhy, populace, ale i jednotlivci většinu svých unikátních vlastností. Fascinující skutečností je, jak nestálá může být struktura genomu samotného. Ať už jde o bodové mutace, malá přeskupení v rámci jednoho chromozomu, nebo rozsáhlé změny ve velikosti celého genomu, srovnání genomů mezi i napříč druhy ukazuje, že variabilita je běžná. V tomto článku se zaměříme na důsledky, které může mít na vzhled a evoluci rostlin nejrozsáhlejší mutace – zdvojení nebo i vícenásobné zmnožení kompletního genomu (celé sady chromozomů), tedy polyploidizace.

Polyploidie všude kolem nás

Rozsáhlá chromozomální přeskupení, jako jsou translokace (přemístění koncového úseku) nebo inverze (otočení určitého úseku opačným směrem), mají na rostliny značný vliv. Tyto modifikace chromozomů bývají spojovány se změnami vnějšího vzhledu (fenotypu), ale i s ekologickými preferencemi daných druhů, mohou dokonce vést ke vzniku nových druhů lišících se životními strategiemi nebo způsobem rozmnožování. Polyploidizace, jinak též celogenomová duplikace, je také považována za chromozomální změnu velkého měřítka a představuje jednu z nejzávažnějších mutací, které v přírodě můžeme pozorovat. Vždyť nejde o záměnu jednotlivých nukleotidů DNA ani o přesun částí chromozomů, ale v jedné generaci se zdvojí nebo vícenásobně naroste počet celých chromozomových sad v jádře! Navzdory tomu je však polyploidizace mezi organismy široce rozšířená (např. u hmyzu, ryb

a některých protist). Obzvláště často se s ní setkáme u krytosemenných rostlin, jež provází už od počátku jejich evoluce.

Genetická informace somatických buněk většiny eukaryotických organismů bývá zpravidla uspořádána do dvou sad chromozomů a takový organismus nazýváme diploidním. Polyploidie je pak stav, kdy se v jádře somatické buňky organismu vyskytují tři a více kompletních chromozomových sad. Polyploidizace, mutace vedoucí ke stavu polyploidie, je jedním z nejdůležitějších motorů evoluce vyšších rostlin. Přestože máme v dnešní době zřetelnou představu o tom, že všechny krytosemenné rostliny prošly v průběhu své evoluční historie alespoň jedním, většinou však více koly celogenomové duplikace, stále jen odhadujeme, jak velká část rostlin je v současnosti polyploidní. Běžně rozlišujeme dva základní typy polyploidů, auto- a alopolyploidy. Podle nových odhadů se dnes v přírodě vyskytuje asi 11 % alopoly-

ploidů, kteří vznikají hybridizací dvou geneticky odlišných druhů a následnou duplikací genomu, a 13 % autopolyploidů vznikajících znásobením geneticky shodných chromozomů v rámci jednoho druhu. Procentuální zastoupení polyploidů v přírodě může nicméně být ještě vyšší, protože ne všechny polyploidní rostliny, obzvláště ty autopolyploidní, se vždy dají snadno vizuálně odlišit od diploidních rodičů. S odhadovaným počtem 350 tisíc rostlinných druhů na světě celkem by tak mohlo čekat na své objevení 50–60 tisíc dalších, dosud neznámých polyploidních taxonů.

Brzy tomu bude 120 let, kdy byla polyploidie objevena, avšak stále mnoho o polyploidních organismech nevíme. Co ale víme s jistotou, je, že polyploidní rostliny rostou všude kolem a provázejí nás v každodenním životě, i když si to často neuvědomujeme. Velké množství ekonomicky významných plodin je současně polyploidních a v jádrech jejich buněk se nacházejí tři (banány, melouny), čtyři (bavlna, brambory, řepka), šest (pšenice, tritikale, oves) nebo i více chromozomových sad (jahody, cukrová třtina). Další zemědělské plodiny, např. rýže, kukuřice, rajče nebo sója, mají dnes jen dvě sady chromozomů, jsou diploidní (2x). Přesto jsme schopni pomocí moderních sekvenačních metod detekovat v jejich genomech stopy historických polyploidizačních událostí a nalézt geny, které v průběhu evoluce zůstaly v duplikovaném stavu a nyní plní různé funkce.

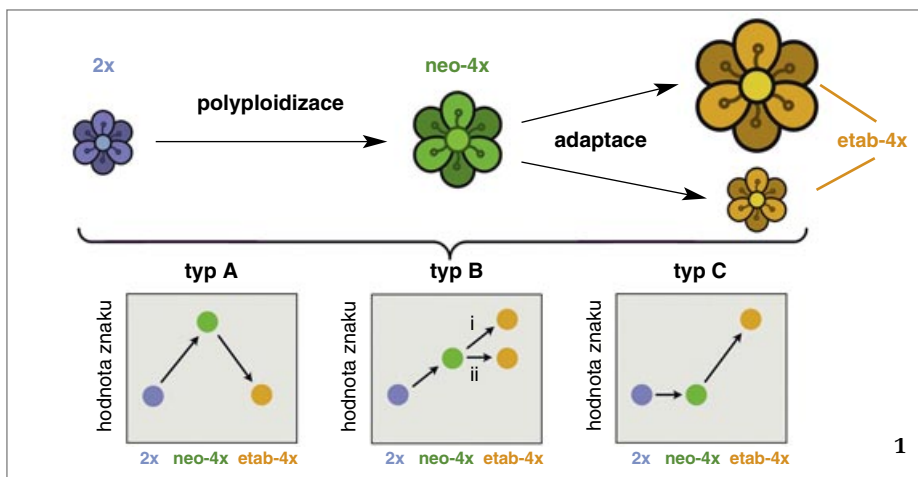
Celogenomová duplikace je u rostlin tak rozšířeným fenoménem, že není pochyb o tom, že rostlinám nějakým způsobem pomáhá. Většina dosud studovaných systémů je však alopolyploidního původu – efekt genomové duplikace se u nich kombinuje s efektem křížení (hybridizace). Skrze rozvoj metod průtokové cytometrie jsme ale nyní schopni pomocí kvantitativní analýzy zjistit přítomnost „čistých“ produktů genomové duplikace, autopolyploidů, v přírodních populacích. I díky tomu se v posledních letech autopolyploidům dostalo zvýšené pozornosti. Abychom totiž mohli mluvit čistě o důsledcích polyploidizace bez efektu mezidruhové hybridizace, budeme se nadále i v tomto článku zabývat jen autopolyploidními organismy. Polyploidizace se stala nedílnou součástí

šlechtění zemědělsky významných plodin, jaký je ale její význam v přírodě a jaké rostlinám přináší výhody a nevýhody?

Evoluční slepá ulička, nebo příležitost?

Mezi biology převládá dlouhé roky názor, že polyploidie přispěla k progresivní evoluci pouze málo a že téměř vždy vede do evoluční slepé uličky. Nevýhody, nebo dokonce problémy, pramenící přímo z polyploidizace, jsou zjevné a velmi rozličné. Hned po svém vzniku musejí polyploidii čelit výzvám souvisejícím se změnami ve stavbě buněk a orgánů. Dvojnásobný obsah DNA ovlivňuje velikost jádra, a to pak i velikost celé buňky – buňka je nejen větší, výrazně se také mění poměr jejího povrchu k objemu. Hned v první generaci pak mají polyploidii obvykle problémy s řazením a rozchodem chromozomů během meiózy, a tím i s tvorbou gamet schopných oplodnění. V polyploidním jádře může docházet ke komplikacím v regulaci základních buněčných procesů, jako jsou transkripce, oprava DNA nebo řízení epigenetických mechanismů, které např. „dohlížejí“ na mobilní elementy DNA. V dlouhodobější perspektivě pak přicházejí výzvy genetické. Polyploidní genom obsahuje více alel, jejichž efekt bývá často maskován – selekce u polyploidů je tedy ve většině případů pomalejší, což může komplikovat proces adaptace. Následkem neefektivní selekce polyploidii hromadí recesivní škodlivé mutace a nesou je s sebou jako genetickou zátěž, kterou předávají dál svým potomkům.

Na druhou stranu polyploidie může přinést rostlinám mnohá pozitiva a nové příležitosti. Předně, změna ve velikosti a stavbě buněk i celých orgánů vede rovnou, v rámci přechodu jedné až dvou generací, k novým fenotypům, které mohou představovat evoluční příležitost (blíže v následující kapitole). Větší množství alel v polyploidních genomech také umožňuje širší spektrum jejich kombinací v rámci buněčné regulace. Expresní síť polyploida (gene regulatory network) tak může být mnohem širší a flexibilnější než u původního diploida, a to aniž by došlo k novým mutacím. Více genomových kopií představuje i větší zásobu alel (ať už zděděných, nebo nově vznikajících bodovými mutacemi ve větším genomu), které mohou poskytnout vhodné evoluční inovace v měnícím se prostředí. Genová redundance, přítomnost nadbytečných kopií genů, je další nespornou výhodou polyploidů pramenící přímo ze zdvojení genomu. V předcházejícím odstavci jsme zmínili, že v polyploidních populacích se s časem hromadí mutanční alely s negativním efektem na fitness, protože jsou maskovány díky přebytečným kopiím daných genů. Schopnost skrývat škodlivé účinky alel však může poskytovat výhodu, a to zejména, pokud polyploidii rychle kolonizují nějaké nové území, jejich populace jsou malé, a proto vystavené častému příbuzenskému křížení. V souvislosti s polyploidii se uvádějí také scénáře, kdy mohou polyploidii s nadbytečnými kopiemi svých genů během evoluce experimentovat, a získat tak alely s novými funkcemi. Tento jev je však typický spíše pro alopolyploidy, u nichž existují dva jasně oddělené genomy, zatím-



co u evolučně mladých autopolyploidů jsou všechny alely volně kombinovatelné. K funkčnímu rozrůznění genů může docházet až později v evoluci, během tzv. diploidizace, kdy se autopolyploid v důsledku chromozomálních přestaveb a dalších strukturálních změn v genomu postupně „navrací“ k diploidnímu stavu. V případě autopolyploidů se čtyřmi volně kombinovatelnými alelami je rozsah takového evolučního hřiště značně omezený. V průběhu času se však mohou genové kopie i u autopolyploidů začít rozrůžňovat a tento proces nabývá na důležitosti.

Teď už víme, že celogenomová duplikace má řadu pozitivních i negativních přímých důsledků a většina z nich je stále předmětem studia současné vědy. Polyploidní organismy na jednu stranu mohou disponovat větší zásobou genetické variability a fenotypů, a tedy schopností se adaptovat na změny prostředí, na stranu druhou může souhra negativních důsledků duplikovaného genomu vést k selekci proti polyploidům. Abychom ale zjistili, jaké dopady celkové má polyploidizace na rostliny, musíme se na tuto situaci podívat s jistým odstupem od genů, chromozomů a buněk. Polyploidie v daném organismu ovlivňuje všechny stupně, od genetické informace přes fenotyp až po schopnost rostlin se adaptovat. Existuje mnoho dokladů pro to, že polyploidizace jako taková zvyšuje ekologickou plasticitu dané populace. Tato skutečnost též vysvětluje, proč u polyploidů velmi často pozorujeme vyšší odolnost než u diploidů a rovněž velký rozmach polyploidních linií v obdobích extrémního environmentálního

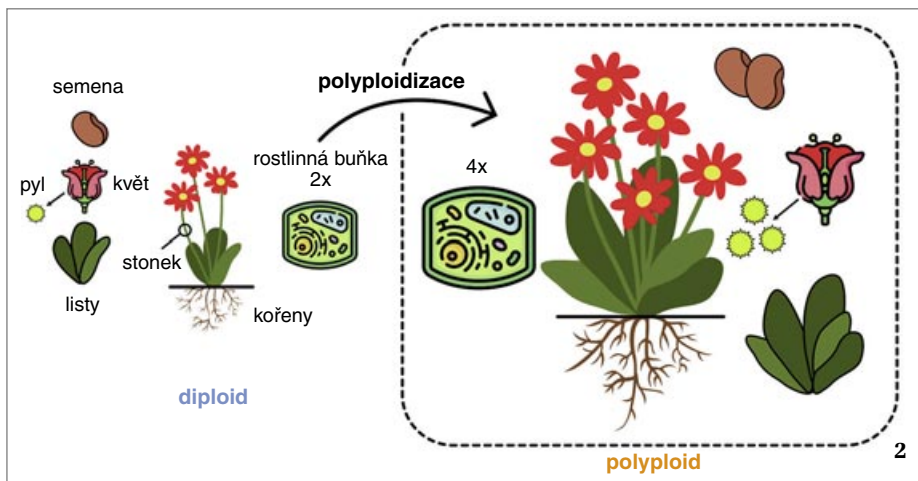
1 Vývoj znaků během evoluce polyploidů – vznik neopolyploida a následná adaptace na polyploidii u etabloyaných populací. 2x – diploid, neo-4x – neotetraploid, etab-4x – etabloyaný tetraploid. Znaky typu A–C popsány v textu. Upraveno podle: K. Bomblies (2020)

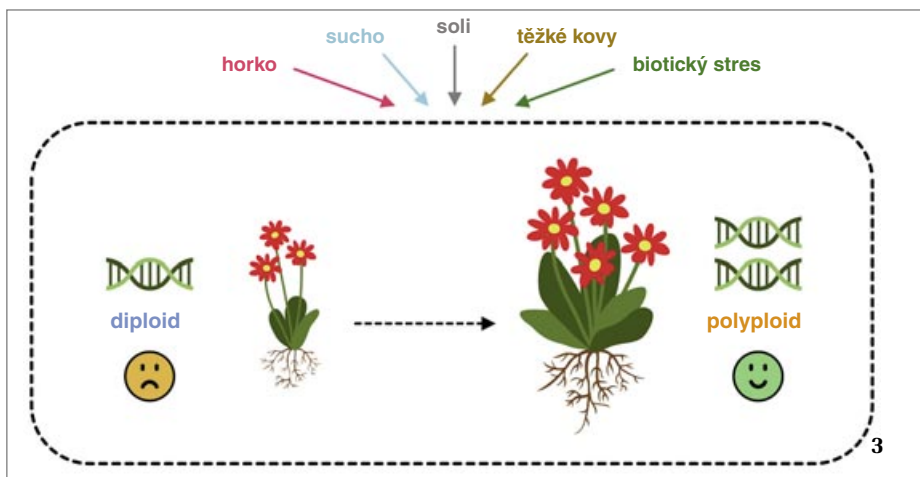
2 Přímé důsledky celogenomové duplikace na rostlinu – gigas efekt. Blíže v textu. Upraveno podle: M. Niazian a A. M. Nalousi (2020)

3 Důsledky biotického a abiotického stresu na diploidy a polyploidy. Podle: X. Li a kol. (2024). Orig. M. Trávníček (obr. 1–3), redakčně upraveno

stresu. Téměř až neuvěřitelné je, že v evoluci cévnatých rostlin jsou jednotlivé polyploidizační události rozmístěny nenáhodně, častěji v období velkých klimatických a globálních změn. S výsledky, které nám poskytla genomika, můžeme říci, že jeden takový shluk polyploidizačních událostí, které se v evoluci udržely, spadá i do období posledního masového vymírání na přelomu období křídly a paleogénu – rozhraní K–Pg. Dokonce i současná distribuce polyploidních taxonů na světě ukazuje, že se polyploidní rostliny mnohem častěji vyskytují na narušovaných a výrazně extrémnějších stanovištích než jejich diploidní předci.

V následující části se blíže podíváme na fenotypové důsledky polyploidizace, a hlavně na to, jak se v průběhu evoluce polyploida mohou tyto znaky měnit a co nám to v konečném důsledku říká o schopnostech polyploidů přizpůsobovat se novým výzvám prostředí.





Evoluce znaků

V předchozí části jsme nastínili, že polyploidie je velmi úzce spjata s mnoha novinkami, ať už mají pozitivní, nebo negativní důsledky. Všeobecný zájem o polyploidy ze strany zemědělství, farmaceutického nebo kosmetického průmyslu pramení především z toho, že oproti diploidům vykazují změny k lepšímu v kýžených znacích. Těmi jsou např. větší semena a plody, pozmeněné spektrum nebo vyšší obsah sekundárních metabolitů, ale také zvýšená tolerance vůči stresu. Co však polyploidizace doopravdy dokáže provést s organismem na úrovni znaků buněčných, ale i makroskopických a fyziologických? Je možné, že na ni všechny rostliny reagují stejně, nebo se odpověď na polyploidizaci mezi druhy liší? V zemědělství se často uplatňuje užití umělé polyploidizace, kdy je nový polyploid (neoaupolyploid) šlechtiteli doslova syntetizován pomocí buněčných jedů, které zastaví mitotické dělení (např. kolchicin, oryzalin). Takto lze vytvořit uměle polyploidní bramboru, jahodu, ale i rajče nebo kukuřici, které přirozeně polyploidní ani nejsou. Klíčová otázka je, jak vzhled těchto uměle vytvořených polyploidů souvisí se znaky polyploidů vzniklých spontánně v přírodě, kteří prošli procesem selekce. Jinými slovy, zda jsou znaky ovlivněné polyploidizací v průběhu evoluce stabilní, nebo dochází k jejich změnám v delším časovém horizontu.

S přibývajícými studiemi, jež se věnují problematice přímého efektu polyploidizace na organismy a k výzkumu využívají přirozené se vyskytující a také laboratorně vytvořené neoaupolyploidy, se naše šance odpovědět na předcházející otázky zvyšuje. Problémem však je, že nám kriticky scházejí studie porovávající všechny tyto kategorie najednou, tedy diploidy a z nich jak syntetizované, tak přirozeně vzniklé polyploidy. Je to zejména proto, že zatímco zemědělské aplikace typicky experimentují se syntetickými polyploidy, ekologické a taxonomické studie srovnávají diploidy s přírodními polyploidy, ale do pokusů se většinou nepouštějí. Proto nám schází obecné porovnání, které by poskytlo jednoznačnou odpověď. I přesto můžeme říct, že v některých případech si polyploidie ponechávají výhodné znaky, v jiných může být změna v daném znaku pouhou únikovou cestou, jak se vypořádat se životně neslučitelnou situací. Některé ze znaků, jež v následujících odstavcích rozebereme,

mohou být v průběhu krátko- až střednědobé evoluce neměnné, jiné se zase velmi rychle vracejí co nejlíže k hodnotám pozorovaným u diploidů.

Americká vědkyně Kirsten Bomblies, momentálně pracující ve švýcarském Curychu, ve své studii z r. 2020 představuje nový koncept, podle kterého můžeme znaky studované u polyploidů rozdělovat podle jejich evolučního vývoje (obr. 1). Znaky typu A vykazují změnu krátce po duplikaci genomu, ale protože jsou nevýhodné, jsou selekcí tlačeny zpět na původní hodnoty. Tyto znaky mohou být problematické pouze krátce po polyploidizaci a pro jejich studium musíme využít naší schopnosti vytvářet nové polyploidy v laboratoři. Patří mezi ně např. velikost buněk v listech nebo rychlost růstu pylové láčky. U znaků typu B pozorujeme změnu již krátce po polyploidizaci, tato změna se ale drží na stejné hodnotě nebo je dále modifikována v populacích ustálených tetraploidů. Takovým znakem typu B je např. hustota průduchů nebo tolerance vůči suchu – tedy znaky, které se novému polyploidovi mohou hodit v adaptaci na výzvy prostředí, a proto je výhodné si je ponechat. Znaky typu C nevykazují žádnou okamžitou změnu související s celogenomovou duplikací jako procesem, ale jsou dále modifikovány selekcí teprve v případě, že se daný znak ukáže jako výhodný. Znaky typu C jsou zatím jen hypotetickým konceptem.

Polyploidizace v organismu ovlivňuje všechny organizační úrovně. Je ale zároveň důležité říci, že všechno souvisí se vším a posun v některém ze znaků může mít vliv i na několik dalších. Změna na genetické nebo buněčné úrovni působí na fyziologii celého organismu, stejně tak má vliv na jeho velikost. Změna v buněčné fyziologii se zase projeví např. na toleranci vůči některým stresovým faktorům. Jedním z nejsloňovanějších znaků v tomto kontextu je již výše uváděná velikost buňky. Ta je totiž ovlivněna skrze nukleotypický efekt – fenotypovou změnu spojenou s celkovým obsahem DNA v buňce. Při zdvojnásobení obsahu DNA lze tedy očekávat, že buňka bude už jen kvůli tomu mnohem větší než buňka původní. Polyploidie byla proto od počátku spojována s větším vzrůstem.

Dnes již víme, z čeho odlišný vzhled polyploidů pramení. Už počátkem 20. století nizozemský botanik a genetik Hugo de Vries u svých pupalek pozoroval, že jedna z nich, přestože vypadá stejně jako *Oeno-*

thera lamarckiana, je výrazně větší. Pomenoval ji *Oenothera gigas* a zjistil, že má zdvojený počet chromozomů. Dodnes říkáme změně ve velikosti tělní stavby polyploidů gigas efekt (obr. 2). K takové změně velikosti jednotlivých orgánů s největší pravděpodobností dochází už jen kvůli znásobení počtu chromozomů v jádře. Dochází k němu ale na všech úrovních, nejen na té buněčné. U polyploidů běžně pozorujeme větší vegetativní znaky (velikost listu, šíře stonku, počet jednotlivých orgánů), změnu ve velikosti květů a jejich počtu, taktéž se u nich velmi často vyskytují větší a těžší semena. Větší celková stavba rostliny je rovněž spojována s jejím pomalejším růstem (větší tělo potřebuje více času na rozvoj). Pomalejší růst by v takovém případě mohl vést i k oddálení vývojových fází polyploida, a díky tomu pak k většímu celkovému vzrůstu.

Ačkoli jsme již dnes schopni popsat vliv obsahu DNA na fenotyp jednotlivých buněk, stále nemáme doopravdy ustálenou představu, jaký je přesný vztah mezi velikostí buňky a stavbou pletiv a celého organismu, a to i přesto, že máme jistá všeobecná očekávání. V následujícím odstavci se pokusíme alespoň přiblížit k rozuzlení této zapeklité situace.

Z důvodu zvětšení buněk v daném organismu se snížil poměr jejich povrchu vůči objemu, což má funkční dopad jak na pletiva, tak na celý organismus. Větší buňky mají relativně menší povrch vzhledem ke svému objemu, tedy mnohem méně celkového objemu pletiva zabírá buněčná stěna. Představme si list a pletivo, které ho tvoří. Zvětšené buňky mají oproti původním větší objem, a tím i větší úložnou kapacitu. Už jen z tohoto důvodu se můžeme domnívat, že u polyploidů s většími buňkami budeme pozorovat změnu i v odpovědi na rozličné faktory životního prostředí. Větší celkový objem pletiva může znamenat značnou výhodu v prostředí, kde je limitujícím faktorem voda. Nový polyploid má oproti diploidnímu protějšku prostor ukládat více vody do buněk. Pouze díky větším buňkám je tak zvýhodněn v prostředí s dlouhotrvajícím nebo opakujícím se suchem. U některých přirozených, ale i syntetických polyploidů byla pozorována vyšší tolerance vůči periodickému suchu nebo chybějícím srážkám. Polyploidie jako taková se ale ukázala být užitečná i za jiných nepříznivých podmínek, např. při zasolení půdy, přítomnosti toxických prvků, nebo dokonce v odolnosti vůči patogenům (obr. 3).

Zvětšení buňky však není zadarmo. Je k tomu zapotřebí mnohem více materiálu. Polyploid může mít sice mnohem větší šance tolerovat suchu, má ale zároveň vyšší nároky na dostupné živiny jako dusík nebo fosfor, základní stavební kameny pro nukleové kyseliny. Dusík je i nedílnou součástí aminokyselin, z nichž se skládají proteiny. Polyploid, kterým nejčastěji myslíme tetraploida se čtyřmi sadami chromozomů, má tedy dvakrát tolik DNA a tím dvakrát více proteinů k syntéze než diploid. V živinově chudém prostředí proto mohou být polyploidy spíše limitovány v růstu. S přítomností velkých a objemných buněk dochází i k zásadním biomechanickým změnám, a to kvůli snížení celkového

oměru buněčné stěny v pletivech. Jemná a křehká pletiva tak mohou trpět při vyšší mechanické zátěži, způsobené větrem, deštěm, ale třeba i gravitací.

Existuje mnoho dalších znaků ovlivněných polyploidii, které bychom mohli po jednom rozebrat. To by ale vydalo na mnoho dalších článků. V nedávné metaanalýze (Clo a Kolář 2021) jsme se proto pokusili shrnout vývoj znaků obecně, přes studie zabývající se porovnáním diploidů a z nich vzniklých syntetických a/nebo přírodních polyploidů. Znaky jsme shrnuli do čtyř širokých kategorií a porovnali jejich hodnoty u tetraploidů (syntetických nebo přírodních) vždy s jejich příslušnými diploidy. Polyploidie obecně ovlivnila všechny druhy znaků v souladu s očekáváním nastíněným výše – zejména noví polyploidii měli sice větší orgány i buňky, ale menší počet buněk a krátkodobě nižší fitness. Evoluční trajektorie znaků se však výrazně lišila. Zatímco u makroskopických znaků měli etablovaní polyploidii tendenci si nově změněné znaky spíše ponechávat (typ B z obr. 1), u znaků buněčných a souvisejících s evoluční zdatností (fitness) se hodnoty u etablovaných polyploidů vracealy spíše k hodnotám známým u diploidů (typ A). Obecně napříč znaky a druhy vychází, že se změny v důsledku genomové duplikace vyplácejí spíše u znaků jako velikost listů, stonků, květů apod. Naopak změny ve velikosti buněk jsou spíše nevýhodné a v evoluci dochází k návratu k původním hodnotám známým u diploidních předků. V souladu s očekáváním přírodní polyploidii vykazují v průměru vyšší relativní fitness oproti syntetickým neopolyploidům. Není divu, přírodní polyploidii, které nyní sledujeme, jsou jen ti úspěšní mutanti, kteří zřejmě prošli jemným sítem selekce.

Co dokáže příroda bez nás a co dokážeme my s přírodou?

Všeobecné předpoklady, jak se bude nově vzniklý a etablovaný polyploid chovat a jak se bude v různých znacích lišit od svých diploidních rodičů, jsme již popsali výše. Tyto předpoklady ale nejsou jen hypotézou, většina z nich vychází ze studií přirozených cytotypově smíšených druhových systémů. Jedním z takových druhů je i šmel okoličnatý (*Butomus umbellatus*), u něhož byla polyploidie studována od 90. let minulého století. Šmel je trochu unikátní v tom, že se v přírodě vyskytuje v základním diploidním cytotypu, a pak jako triploidní (se třemi sadami chromozomů), a ne tetraploidní, jak bychom očekávali. Rozeznat diploidní a triploidní kvetoucí jedince u tohoto druhu většinou není problém. Triploidii všeobecně dorůstají větších rozměrů, a především jejich květy jsou oproti diploidním větší a mnohdy i tmavší (obr. 4). Přestože se ekologická nika dvou cytotypů téměř neliší a vzácně se vyskytují v cytotypově smíšených populacích, triploidii jsou odolnější vůči eutrofizaci vod, a stali se dokonce hlavním cytotypem ve střední Evropě. Ne vždy ale lze diploidy a polyploidy v přírodě snadno rozlišit, jako je tomu např. u řeřišničníku písečného (*Arabidopsis arenosa*, obr. 5 a 6). Druhů, jejichž cytotypy nelze rozlišit bez průtokové cytometrie, existuje mnoho.



U některých přirozených polyploidů však pozorujeme posun jejich ekologické niky, a v různých prostředích se tak dá očekávat i jiný cytotyp. Všeobecně je v takových případech ale téměř nemožné určit, zda vznikla případná adaptace na odlišné ekologické podmínky přímým důsledkem polyploidizace, nebo až následných evolučních procesů, které se odehrávaly v již ustálených polyploidních populacích.

Pro studium přímých důsledků zdvojení genomu jsou dnes hojně využíváni syntetičtí polyploidii, uměle vytvoření v laboratoři. V ideálním případě pak studujeme trojici přirozených diploidů, jim příbuzných etablovaných tetraploidů a syntetických neotetraploidů vycházejících z diploidní linie. Podobné studie dosud nejsou četné a většinou se setkáváme s pracemi porovnávajícími pouze přirozené populace diploidů a polyploidů, nebo diploidy a z nich vytvořené neotetraploidy, nepopisují tak reálnou situaci v přírodě. V tomto směru se novým hrdinou na poli české

4 Šmel okoličnatý (*Butomus umbellatus*), květ diploidního (vpravo) a triploidního (vlevo) jedince s viditelnou změnou ve velikosti mezi cytotypy. Foto J. Rydlo

5 Porovnání některých makroskopických znaků (velikosti listové růžice, listové plochy, velikosti květů) u etablovaných linií diploidů a tetraploidů z přírody a neotetraploidů vytvořených v laboratoři na příkladu řeřišničníku písečného (*Arabidopsis arenosa*).

Diploidi a tetraploidi z přírody nevykazují průkazné rozdíly, ale neotetraploidi se od obou přirozených cytotypů liší větší listovou plochou i výrazným zvětšením korunních lístků. Foto E. Petříková

6 Tetraploid řeřišničníku písečného se adaptoval i na extrémní podmínky, např. toxické hadcové půdy. Foto D. Požárová

vědy nedávno stal řeřišničník písečný, blízký příbuzný modelovému huseníčku rolnímu. Stáří tetraploidů řeřišničníku písečného se odhaduje na 20–30 tisíc gene-



rací, což je v evolučním hledisku velmi krátký čas. I přesto bylo prokázáno, že se zdvojení genomu u jeho přírodních tetraploidů neprojevuje zvětšením celé rostliny. Diploidy a tetraploidy jednoduše nelze rozeznat na základě morfologie. Co se ale s rostlinami děje hned poté, co proběhne duplikace genomu? Již teď víme, že nově vytvoření polyploidie se od svých diploidních rodičů v mnohém liší (některé rozdílly, jako je velikost korunního lístku nebo listové plochy a růžice, jsou ukázány na obr. 5). Konkrétní odpovědi na to, jak se mezi sebou liší etablovaný diploid, tetraploid a neotetraploid od jednotlivých buněk přes fenotyp až po evoluční zdatnost, snad budeme znát brzy. Stejně tak snad brzy zjistíme, zda může polyploidizace v krátkodobém hledisku zvýšit evoluční potenciál dané populace a pomoci jí překonat počáteční obtíže po vzniku neopolyploidů.

Nehoda, nebo náhoda?

Představili jsme si možné výhody a nevýhody genomové duplikace a jejich důsledky pro vzhled a život rostlin. Mnohoznačné, místy až protichůdné výsledky nás však nutí přemýšlet nad tím, co tedy v obecné míře polyploidizace pro rostliny znamená. Je pro svého nositele spíše benefitem,



nebo naopak negativní mutací? K čemu těm všem polyploidům, které ve volné přírodě i na polích vidíme, je znásobená genetická informace? Odpověď může být jednoduchá – výhodu polyploidizace může čerpat jen někdo a jen někdy. Polyploidie, podobně jako další mutace, vzniká náhodně a o tom, zda se vzniklý polyploid uchytí, rozhoduje kromě náhody i kontext – okolních podmínek, ale i vlastností daného

druhu. Jinou šanci bude mít polyploid ve stabilním prostředí obklopený svými diploidními konkurenty a jinou v období klimatických změn, kdy je krajina dynamická a otevírají se nové niky. Jinak se s duplikací genomu vypořádá jednoletka závislá na produkci semen (a tedy na funkční meióze), jinak klonální rostlina, která se po dekády může množit vegetativně pomocí oddenků. V současném polyploidním výzkumu se tak razí koncept polyploida jako „nadějně obludný“ (hopeful monster): genomová duplikace se stane, což sice často nikam nevede, ale pokud se její nositel s novým stavem genomu dokáže rychle vyrovnat, může z vyšší genetické variability a nových znaků těžit a v konečném důsledku uspět. Zejména pokud se příroda kolem dynamicky mění a na obzoru jsou nové příležitosti.

Práci na tomto tématu finančně podpořila Evropská výzkumná rada (ERC) v rámci programu Evropské unie pro výzkum a inovace Horizont 2020 (grantová dohoda č. 850852).

Použitou literaturu uvádíme na webu Živy. K dalšímu čtení např. Živa 2013, 4: 149–153, 6: 261–264; 2015, 1: 4; 2021, 3: 110–113.

Pavel Trávníček, Zuzana Chumová, Jan Ponert

Záhada částečné endoreplikace: orchideje a jejich evoluční trik

Věnováno památce Jana Sudy

Rostliny jsou obdivuhodně přizpůsobivé organismy. Jejich přirozeně přisedlý způsob života je totiž nutí vyrovnávat se s různými nástrahami prostředí, ve kterém žijí. Jedním z fascinujících mechanismů, který jim k tomu dopomáhá, je endopolyploidizace. Probíhá endoreduplikací, při níž se replikuje genom bez následného dělení buněk. To vede ke zvýšení úrovně ploidie (počtu kopií DNA) v buňkách. Výsledkem celého procesu jsou buňky obsahující více než dvě kopie genomu. Obzvláště běžný je tento jev u buněk se zvláštní funkcí (např. u prostorově složitých trichomů), u specializovaných pletiv (např. endospermu – výživného pletiva v semeni) nebo celých orgánů. Předpokládá se, že endoreduplikace hraje klíčovou roli v regulaci velikosti buněk a růstu rostlin. Pokud rostlina z nějakého důvodu potřebuje zvětšit velikost buněk, jednou z cest je zvyšování počtu kopií DNA.

Podle teorie nukleotypového efektu je totiž objem buňky úměrný celkovému množství DNA bez ohledu na informace, které jsou jí kódovány. Zároveň jde o časovou reakci na environmentální stresory, jimž jsou rostliny vystaveny. Např. během sucha mohou zvýšit ploidii v buňkách listů, což jim pomáhá udržet plochu listů a zlepšit účinnost využití vody. Vliv na růst a vývoj určitých orgánů pak dobře demonstrují plody rodu lilce (*Solanum*), u kterých byl prokázán vliv stupně endoreduplikace

na zvětšování buněk, což má přímou souvislost s vývojem a růstem plodů (obr. 3).

Mechanismus a zjišťování endopolyploidie

Endoreduplikace je varianta buněčného cyklu, při které se DNA replikuje bez následného dělení. Takový proces se nejčastěji odehrává při vzniku buněk se speciální funkcí nebo s postupným vývojem již diferencovaných buněk. Dochází ke zdvojení obsahu jejich jaderné DNA, aniž by



1 *Paphiopedilum tranlienianum* – zástupce výhradně asijského rodu *Paphiopedilum* z podčeledi *Cypripedioideae*, který je typický velkými genomy a přítomností částečné endoreplikace. Blíže v textu. Foto J. Ponert

buňka dospěla k metafázi mitotického dělení, tedy k oddělení vzniklých kopií v podobě chromozomů. Protože jde o zdvojení uvnitř jediné buňky, nazýváme proces endoreduplikací. Podobný proces představuje endomitóza, při které se buňky také nedělí, ale proběhne metafáze a výsledkem je větší počet chromozomů uvnitř buňky. Endomitóza se však u rostlin vyskytuje velmi vzácně, a v textu ji proto nebudeme dále rozebírat. Pokud je zřetězeno více cyklů endoreduplikace, obsah DNA se dále násobí. Pro odlišení jednotlivých buněk,