

Karyologie složnokvětých

Karyologie in *Compositae*

Anna Krahulcová

Botanický ústav AV ČR, Průhonice, CZ-252 43, Česká republika

Krahulcová A. (1997): Karyology in *Compositae*. – Preslia, Praha, 69: 3–8. [In Czech]

A brief review is given, summarizing basic knowledge attained up to now in study of chromosomes in *Compositae*. The extensive variation in chromosome numbers within the family is pointed out. The mechanism of changes in basic chromosome number, as well as the impact of polyploidy on speciation is discussed. The phenomenon of karyotype asymmetry is emphasized, in connection with evolution of specialized taxa occupying unstable habitats. Methods of molecular genetics (isozyme analysis, DNA analysis) are essential tools to verify preceding hypotheses about phylogeny in *Compositae*, often based on karyological data. Examples of such studies in *Compositae*, complementing karyological and biochemical methods one another, are given from the recent literature.

Key words: Karyology, *Compositae*, variation in chromosome numbers, polyploidy, speciation, molecular genetics

Úvod

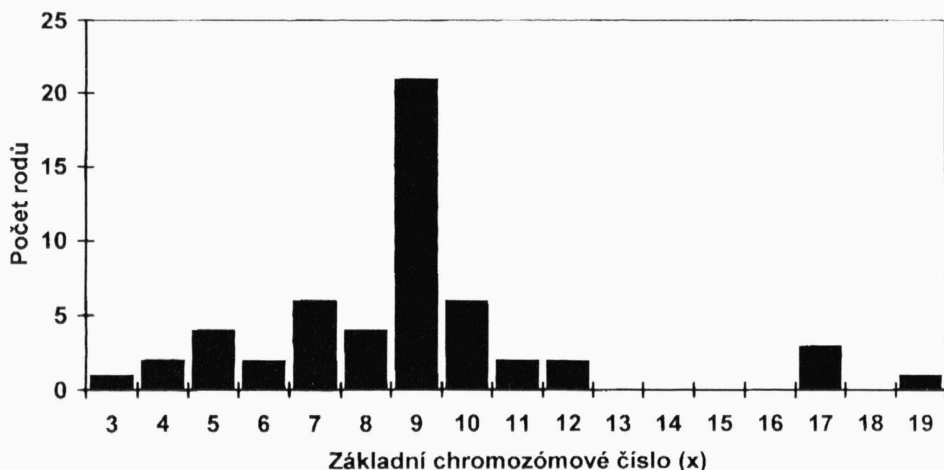
Čeleď *Compositae* patří společně s čeledí *Poaceae* k vývojově nejpokročilejším skupinám cévnatých rostlin. Z hlediska karyologického je to skupina velmi rozmanitá a poměrně dobře probádaná, přinejmenším co se týká údajů o chromozómových počtech. Počty chromozómů u složnokvětých jsou značně variabilní (Solbrig 1977): nejnižší známý somatický chromozómový počet má *Haplopappus gracilis* A. Gray ($n = 2$); v čeledi se však vyskytují i počty značně vysoké, polyploidní (*Melanihera aspera* (Jacq.) Small, $n = 110–120$). Většina karyologicky prozkoumaných druhů má počet chromozómů v gametách v rozmezí $n = 4$ až 18, nejčastěji se vyskytující základní chromozómové číslo je $x = 9$.

Spektrum základních chromozómových čísel složnokvětých v květeně České republiky

Široký rozsah základních chromozómových čísel s převládajícím číslem $x = 9$ lze nalézt i mezi zástupci čeledi *Compositae* v České republice (obr. 1, tab. 1). Zmíněné nejčastější základní číslo $x = 9$ se vyskytuje v 21 rodech. Z území České republiky bylo dosud karyologicky studováno šest rodů di- nebo polybazických, tj. rodů s více než jedním základním chromozómovým číslem (*Crepis*, *Hypochoeris*, *Leontodon*, *Artemisia*, *Ambrosia* a *Serratula*).

Mechanismy změn chromozómového počtu v evoluci složnokvětých

Změny v počtu chromozómů včetně změn v základním chromozómovém čísle probíhaly u složnokvětých v zásadě dvěma mechanismy, někdy i kombinací obou: (1) polyploidii a (2) aneuploidní redukcí.



Obr. 1. – Zastoupení základních chromozómových čísel v rodech čeledi *Compositae* v České republice. Sestaveno na základě dosud publikovaných chromozómových počtů (hlavní zdroj dat Měsíček et Jarolímová 1992, doplňující zdroje Krahulcová 1990, 1991). Rody s více základními čísly jsou znázorněny pro každé z nich zvlášť.

Fig. 1. – The basic chromosome numbers occurring in the genera of *Compositae* in the Czech Republic. Compiled from the karyological data published up to now (mostly according to Měsíček et Jarolímová 1992, a part of data according to Krahulcová 1990, 1991). The genera possessing more basic numbers are represented for each number separately.

(1) Mezi složnokvětými nalezneme jeden z neznámějších a přímo učebnicových příkladů vzniku druhu allopolyploidii, tj. křížením s následným zdvojnásobením počtu chromozómů. Je to geneze dvou amerických druhů rodu *Tragopogon*, *T. miscellus* Ownbey a *T. mirus* Ownbey (obr. 2). Oba tyto tetraploidní taxony s omezeným rozšířením v USA vznikly křížením mezi třemi diploidními euroasijskými druhy rodu *Tragopogon*, zavlečenými člověkem na americký kontinent. Bylo zjištěno, že první spontánní kříženci mezi zavlečenými rodičovskými druhy, které v Euroasii nejsou sympatrické, vznikli na americkém kontinentě teprve zhruba před 70 lety (Ownbey 1950). První důkazy o původu obou nových hybridních druhů byly přitom založeny na znacích morfologických a karyologických (Ownbey 1950).

V poslední době byly o tomto polyploidním komplexu získány zajímavé poznatky pomocí analýzy chloroplastové DNK a isoenzymů, které podrobněji objasňují genezi obou tetraploidních druhů v oblasti Palouse, ležící ve východní části státu Washington a v přilehlých částech sousedního státu Idaho (Soltis, Plunkett et al. 1995). Ukázalo se, že populace dvou diploidních rodičovských druhů, *T. porrifolius* L. a *T. pratensis* L., byly ve zmíněné oblasti založeny jedním nebo jen několika málo migranty. Na druhé straně *T. dubius* Scop., jehož populace se zde vyznačují mnohem větší genetickou rozmanitostí, musel být do studované oblasti zavlečen vícekrát z různých zdrojů. Také oba tetraploidní kříženci, *T. mirus* a *T. miscellus*, vznikli pravděpodobně nezávisle několikrát, jak ukázalo rozšíření různých genotypů.

(2) Aneuploidní redukce začíná postupnými, většinou několikanásobnými translokacemi (tj. zlomy a přemístěním částí chromozómů na jiné chromozómy sady). Zbylé chromozómové fragmenty obsahující centroméru jsou potom během gametogeneze eliminovány

Tab. 1. – Seznam 47 rodů složnokvĕtých dosud karyologicky studovaných v Āeské republice a jejich základní chromozómová čísla (hlavní zdroj dat Měsíček et Jarolímová 1992, doplňující zdroje Krahulcová 1990, 1991).
 Table 1. – List of 47 genera of *Compositae* and their basic chromosome numbers (only the plants studied from the territory of the Czech Republic). Compiled mostly according to Měsíček et Jarolímová 1992, a part of data according to Krahulcová 1990, 1991.

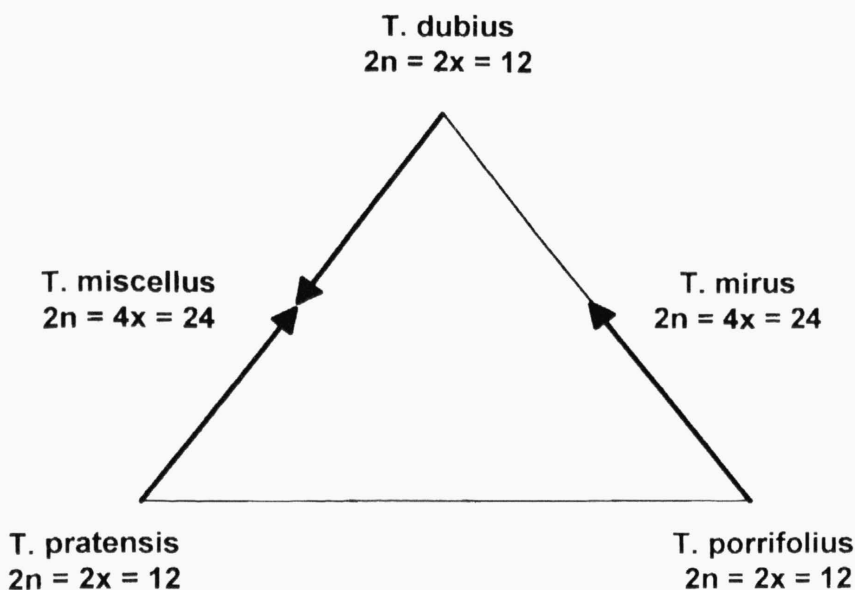
Základní chromozómové číslo (x)	Rody čeledi <i>Compositae</i>
3, 4, 5	<i>Crepis</i>
4, 5	<i>Hypochoeris</i>
5	<i>Calycocorsus</i> , <i>Chondrilla</i>
6	<i>Tragopogon</i>
6, 7	<i>Leontodon</i>
7	<i>Filago</i> , <i>Helichrysum</i> , <i>Lapsana</i> , <i>Podospermum</i> , <i>Scorzonera</i>
8	<i>Inula</i> , <i>Taraxacum</i> , <i>Tephrosieris</i>
8, 9	<i>Artemisia</i>
9	<i>Achillea</i> , <i>Anthemis</i> , <i>Arctium</i> , <i>Aster</i> , <i>Bellis</i> , <i>Cicerbita</i> , <i>Cichorium</i> , <i>Conyza</i> , <i>Hieracium</i> , <i>Lactuca</i> , <i>Leucanthemum</i> , <i>Matricaria</i> , <i>Mycelis</i> , <i>Prenathes</i> , <i>Pulicaria</i> , <i>Solidago</i> , <i>Sonchus</i> , <i>Tanacetum</i> , <i>Tripleurospermum</i>
9, 12	<i>Ambrosia</i>
10	<i>Carlina</i> , <i>Eupatorium</i> , <i>Petasites</i> , <i>Senecio</i> , <i>Tussilago</i>
11, 15	<i>Serratula</i>
11	<i>Carduus</i>
12	<i>Bidens</i>
17	<i>Cirsium</i> , <i>Jurinea</i> , <i>Onopordum</i>
19	<i>Arnica</i>

a počet chromozómů se tak v další generaci snižuje. To bývá často spojeno s narůstajícím rozdílem mezi velikostí jednotlivých chromozómů uvnitř sady. Rovněž stoupá proporce chromozómů s velkým rozdílem v délce obou ramének. Takové odvozené karyotypy se nazývají asymetrické a předpokládá se, že mají obzvláště v některých skupinách složnokvĕtých důležitý evoluční význam (Stebbins 1971, Solbrig 1977). V učebnicích biosystematiky je často citována klasická práce Babcocka (Babcock 1947), demonstrující vývoj karyotypu aneuploidní redukci (tedy na diploidní úrovni) v rodu *Crepis*.

Adaptivní význam asymetrických karyotypů

Nízké počty chromozómů ve spojení s asymetrickými karyotypy (viz výše) se častěji vyskytují u specializovaných odvozených taxonů, jako jsou krátkověké efemérní druhy rostoucí na pionýrských stanovištích (Stebbins 1971). V čeledi *Compositae* je tento trend dobře patrný např. v tribu *Cichorieae* (Stebbins et al. 1953). Asymetrické karyotypy se zde však nevyvinuly ani v rodech tvořených hlavně dlouhovĕkými trvalkami osídľujícími relativně stabilní stanoviště, ani v rodech převážně autogamických, přestože rostoucích na méně stabilních stanovištích. Asymetrické karyotypy rovněž chybí u apomiktických nebo jinak asexuálně se rozmnožujících taxonů (v rodech *Hieracium*, *Taraxacum*).

Vysvětlení tohoto jevu nabízí Stebbinsova hypotéza adaptivních genových bloků (Stebbins 1971: 99–101): asymetrické karyotypy (resp. dlouhá raménka chromozómů) umožňují hromadit do větších bloků geny, které mají adaptivní význam pro přežití početně malých populací na nestabilních efemérních stanovištích. Při omezené rekombinaci se pak tyto bloky přenášejí jako celek do dalších generací. Důležitou adaptační úlohu má



Obr. 2. – Schematické znázornění allotetraploidního původu *Tragopogon mirus* a *T. miscellus* (poprvé navrhl Ownbey 1950). Šipky znázorňují původ chloroplastové DNK v tetraploidních druzích; ta se přenáší na potomstvo pouze od mateřského rodiče. (Převzato ze Soltis, Plunkett et al. 1995).

Fig. 2. – Scheme showing the allotetraploid origin of *Tragopogon mirus* and *T. miscellus* (at first proposed by Ownbey 1950). The arrows represent the origin of the chloroplast-DNA in the tetraploid species; the donor of this DNA can be the female-parent only. (After Soltis, Plunkett et al. 1995).

nižší obsah DNK, dovolující rychlejší buněčné dělení a tedy i rychlejší růst a snížení rekombinace genů dané nízkým počtem chromozómů. Konzervování výhodných adaptivních genových bloků se však může dít i jinými způsoby, často změnou reprodukčního systému (přechodem od allogamie k autogamii nebo asexuálním rozmnožováním jako u výše zmíněných apomiktických druhů r. *Taraxacum* a *Hieracium*). Vývoj asymetrických karyotypů spolu se snížením chromozómového počtu je tedy jednou z cest, jak může být zachována výhodná kombinace vloh v následných generacích.

Trend ke snižování počtu chromozómů spojený s asymetrií karyotypu u odvozených a specializovaných taxonů je patrný u řady zástupců čeledi *Compositae*, a to na různé taxonomické úrovni. Lze se s ním setkat jak uvnitř rodů, tak i v rámci vyšších taxonomických jednotek (subtribus *Centaureineae* – García-Jacas et al. 1996, tribus *Eupatorieae* – Watanabe et al. 1995). Asymetrické karyotypy u specializovaných taxonů však lze nalézt i v jiných čeledích: vyskytují se např. v rodech *Delphinium* a *Aconitum* (*Ranunculaceae*) s vysoce specializovanými zygomorfními květy, na rozdíl od rodů *Caltha* nebo *Trollius* s květy pravidelnými a méně specializovanými (Stebbins 1971).

Biochemické metody jako významný doplněk karyologického přístupu při studiu evoluce složnokvětých

Řada původních představ o genezi určitých skupin složnokvětých a o fylogenetických vztazích mezi taxony uvnitř těchto skupin byla založena mimo jiné na poznacích o počtu

a morfologii chromozómů. Nové biochemické metody, zejména analýza isoenzymů nebo různé způsoby molekulární analýzy různých typů DNK, umožnily rozlišovat a porovnávat individuální genotypy. Během posledních zhruba dvaceti let měly nesporný význam ve studiu složnokvětých i některé kvantitativní genetické přístupy, např. stanovení obsahu DNK, resp. geneticky aktivní chromozómové hmoty v jádře (Nagl et Ehrendorfer 1974). Tyto metody se někdy doplňovaly i klasickými postupy, např. srovnávací anatomii květů a vegetativních orgánů (přehled viz Stebbins 1977) nebo morfologickými znaky pylových zrn (Garcia-Jacas et al. 1996).

V literatuře z posledních let existuje celá řada prací, v nichž se syntézou poznatků karyologických a molekulárně-genetických podařilo upřesnit představy o fylogenezi čeledi *Compositae*, a to v rámci různě rozsáhlých taxonomických skupin. Jedna z takových prací již byla výše zmíněna v souvislosti s vývojem mladého polyploidního komplexu v rodu *Tragopogon* v Severní Americe. Biochemické metody byly dále úspěšně aplikovány např. při studiu vztahu mezi velikostí aktivního genomu a jednoletou, resp. vytrvalou růstovou formou v tribu *Anthemideae* (Nagl et Ehrendorfer 1974). V tribu *Astereae* přinesly srovnávací analýzy DNK upřesněný pohled na genezi nejčastějšího základního chromozómového čísla $x = 9$ v této skupině (Jones 1985, Semple 1995). Ukázalo se, že u většiny studovaných zástupců tribu se zřejmě jedná o číslo původní, z něhož byla aneuploidní redukcí dosažena čísla nižší. V některých případech však bylo toto číslo odvozeno druhotně, a to křížením a polyploidizací taxonů s nižšími základními čísly (např. $x = 4$ a $x = 5$). Molekulární metody spolu s metodami karyologickými dále významně přispěly k objasnění fylogenetických vztahů např. v subtribu *Centaureinae* (Garcia-Jacas et al. 1995) nebo v tribu *Eupatorieae* (Watanabe et al. 1995).

Závěr

Studium chromozómů může díky obrovské karyologické rozmanitosti složnokvětých stále přinášet nové poznatky. Pro rekonstrukci fylogeneze v této obsáhlé a velmi variabilní čeledi jsou cenná zejména nová data o základních chromozómových číslech u dosud neprobádaných taxonů. Cenné jsou rovněž informace o morfologii karyotypu, zejména uvnitř skupin s obecně rozšířeným základním chromozómovým číslem 9. Je velmi žádoucí kombinovat karyologické poznatky se studiem na úrovni genotypů, což umožňují molekulární metody analýzy isoenzymů a DNK. Na jejich základě je pak často možné buď potvrdit hypotézy založené na karyologickém a morfologickém bádání, případně hledat jiná řešení.

Summary

The family *Compositae* is characterized by a wide range of chromosome numbers, including extensive variation in basic chromosome number. The overview of basic chromosome numbers in 47 genera of *Compositae* is given, consisting of representatives of the flora of the Czech Republic, studied up to now. Both basic mechanisms of chromosome number change, polyploidy and aneuploid reduction, are common in the family. The reduction of chromosome number connected with karyotype asymmetry played an important part in evolution of specialized annual taxa adapted to pioneer habitats. This phenomenon is explained by the "linked gene cluster hypothesis" proposed by Stebbins in 1971. A number of views of phylogeny in various taxonomic groups in *Compositae* was initially based on studies in karyology and morphology. Recently, the use of methods of molecular genetics makes possible to verify these hypotheses. Several examples from recent literature are presented, illustrating the important contribution of these methods for understanding the evolution in the family (*Tragopogon*, tribe *Astereae* and *Eupatorieae*, subtribe *Centaureinae*).

Literatura

- Babcock E. B. (1947): The genus *Crepis*. Part I. The taxonomy, phylogeny, distribution and evolution of *Crepis*. – Univ. Calif. Publ. Bot., Berkeley, 21: 1–198.
- Garcia-Jacas N., Susanna A. et Ilarslan R. (1996): Aneuploidy in the *Centaureinae* (*Compositae*): is $n = 7$ the end of the series? – Taxon, Utrecht, 45: 39–42.
- Jones A. G. (1985): Chromosomal features as generic criteria in the *Astereae*. – Taxon, Utrecht, 34: 44–54.
- Krahulcová A. (1990, 1991): Selected chromosome counts of the Czechoslovak flora II., III. – Folia Geobot. Phytotax., Praha, 25: 381–388, 26: 369–377.
- Měsíček J. et Jarolímová V. (1992): List of chromosome numbers of the Czech vascular plants. – Academia, Praha.
- Nagl W. et Ehrendorfer F. (1974): DNA content, heterochromatin, mitotic index and growth in perennial and annual *Anthemideae* (*Asteraceae*). – Plant Syst. Evol., Wien et New York, 23: 35–54.
- Ownbey M. (1950): Natural hybridization and amphiploidy in the genus *Tragopogon*. – Amer. J. Bot., Baltimore, 37: 487–499.
- Semple J. C. (1995): A review of hypotheses on ancestral chromosomal base-numbers in the tribe *Astereae* and the genus *Aster*. – In: Hind D. J. N., Jeffrey C. et Pope G. V. [red.], Advances in *Compositae* systematics: 153–165, The Royal Botanic Garden Kew.
- Solbrig O. T. (1977): Chromosomal cytology and evolution in the family *Compositae*. – In: Heywood V. H., Harborne J. B. et Turner B. L. [red.], The biology and chemistry of the *Compositae* 1: 267–281, Academic Press, London.
- Soltis P. S., Plunkett G. M. et al. (1995): Genetic variation in *Tragopogon* species: additional origins of the allotetraploids *T. mirus* and *T. miscellus* (*Compositae*). – Amer. J. Bot., Columbus, 82: 1329–1341.
- Stebbins G. L. (1971): Chromosomal evolution in higher plants. – E. Arnold Ltd., London.
- Stebbins G. L. (1977): Developmental and comparative anatomy of the *Compositae*. – In: Heywood V. H., Harborne J. B. et Turner B. L. [red.], The biology and chemistry of the *Compositae* 1: 91–109, Academic Press, London.
- Stebbins G. L., Jenkins J. A. et Walters M. S. (1953): Chromosomes and phylogeny in the *Compositae*, tribe *Cichorieae*. – Univ. Calif. Publ. Bot., Berkeley, 26: 401–430.
- Watanabe K., King R. M. et al. (1995): Chromosomal cytology and evolution in *Eupatorieae* (*Asteraceae*). – Ann. Missouri Bot. Gard., St. Louis, 82: 581–592.

Došlo 28. srpna 1996
Přijato 15. listopadu 1996