

Lekce 03 – Reprodukční bariéry a speciace u rostlin

Slide 1

- Přirozený výběr může vytvořit morfologické rozdíly mezi populacemi, ale to neznamená, že se ty populace vyvíjejí nezávisle -> může mezi nimi probíhat genový tok
 - Nezávislost vyžaduje vznik reprodukčních bariér (RB), které pak dále mohou umocnit rozdíly
 - Darwin vnímal RB jako vedlejší produkt evoluce přirozeným výběrem, tj. druhy se rozrůzní např. adaptací na ekologické podmínky a RB se s tím už nějak svezou
 - Dobzhansky a Mayr ale vnímali speciaci jako akumulaci RB, která vede ke vzniku zcela oddělených biologických druhů
 - Stebbins pak toto aplikoval i na rostliny, byť se u rostlin klade důraz na jiné aspekty, jako přisedlost (ekotypy uvnitř druhu), polyploidní speciace, hybridogenní speciace
- RB a geografie
 - Geografie ovlivňuje genový tok, rozsah a pattern lokálních adaptací a selekční tlaky
 - Genový tok brání diferenciaci
 - Nutná vzdálenost závisí na způsobu šíření pylu a diaspor
 - I druhy s velkým areálem vykazují nemalý genový tok, což může bránit diferenciaci populací
 - Čím větší genový tok, tím silnější musí být selekce proti hybridům, aby došlo k rozrůznění populací
 - Sympatricita u rostlin je častá – např. díky selfingu nebo polyploidizaci
 - Ale co je to sympatricita?
 - Překryv na velké škále nemusí znamenat překryv na malé škále (skvrnitost, demy)
 - U různých druhů lze považovat za oddělené populace něco jiného v závislosti na způsobu šíření pylu a diaspor
 - Časové hledisko – alopatrie a teprve později sympatricita
 - Kapská flóra – překryv areálů je často doprovázen ekologickou diferenciací (různé půdy, klima, nadmořská výška)
 - Divergence za přítomnosti genového toku v důsledku různých selekčních tlaků je u rostlin při vzniku RB častá
- RB u rostlin
 - PreZ (prezygotické) RB přispívají k divergenci silněji než PostZ (postzygotické) RB
 - Stejně procesy fungují mezi rostlinnými druhy i uvnitř druhů
 - Hybridi nižší fitness jako důsledek intermediárního fenotypu vs. vyšší fitness díky komplementaci recesivních mutací (hybrid vigor)
 - čistý rodič (imigrant) a hybrid v habitatu druhého rodiče
 - Někdy oba v pohodě
 - Někdy na tom byl hybrid líp
 - Někdy oba špatně
 - ➔ V průměru hybrid vyšší fitness, tzn. je problém, aby vznikl, ale když už vznikne, zvládá to líp než čistý rodič
 - Transplantační experiment (*Mimulus guttatus*, Lowry et al. 2008)
- Genetické změny a RB – co ty PreZ a PostZ bariéry způsobuje
 - Mutace (SNP, genová duplikace, chromosomální přestavby, polyploidie), selekce, drift

- Efekt mutace závisí na načasování – mutace podmiňující silnou RB nebude mít skoro žádný vliv, vznikne-li v době, kdy už je RB téměř úplná, a naopak (např. polyploidie, chromozomální přestavby mohou vést k silné RB téměř okamžitě)
- Drift hraje roli zejména v menších populacích (founder effect, peripatrická speciace)
 - Rostliny však většinou mají velkou efektivní velikost populace
- Většina RB u rostlin nejspíš vzniká v důsledku selekce buď přímo, nebo nepřímo (vazba, pleiotropie, epistáze)

Slide 2

- PreZ RB - lokální adaptace – jedinec druhu A má sníženou fitness v habitatu druhu B a (ne nutně vždy) naopak
 - Adaptace na různá prostředí – půda, teplota, patogeny, herbivoři, opylovači
 - Často však chybí trade-offs – alely výhodné v jednom prostředí nesnižují fitness v jiném prostředí (opět kontext, pozitivita, negativita, neutrálnost)
 - Barva květů - *Mimulus lewisii* a *M. cardinalis*
 - QTL yup (karotenoidy), gen pro koncentraci antokyaninu
 - Různí opylovači v různých habitatech selektují různé barvy květů
- PreZ RB – interakce pylu a peštíku
 - Interakce pylu a peštíku mohou být kompletní RB, ale někdy částečnou
 - Durman (*Datura*, Solanaceae) – druhy s dlouhými a krátkými čnělkami – krátkými čnělkami proroste pylová láčka lépe než dlouhými a pyl dlouhočnělečných druhů je schopen fertilizovat širší spektrum druhů (Bucholz et al. 1935)
 - Conspecific pollen precedence – *Helianthus annuus* X *H. petiolaris* (Riesberg et al. 1995) – pylové láčky rostly stejně při intra- i interspecifickém opylení, ale pokud byla na bliznu nanášena směs con- a heterospecifického pylu, conspecifický pyl vítězil i když byl ve značné menšině a hybridního potomstva bylo velmi málo
 - Self-kompatibilita (SK) a Self-inkompatibilita (SI)
 - Geny pro SI mohou fungovat i v RB
 - Solanum – do červeného SK rajčete (*S. lycopersicum*) vpravili proteiny pro SI z SI zeleného rajčete (*S. pennellii*), což vedlo nejen k SI ale zároveň ke vzniku RB mezi *S. lycopersicum* a ostatními červenými druhy, která tam dřív nebyla
- PreZ RB – reinforcement
 - Vznik prezygotických/prepolinačních RB, pokud už postzygotické/postpolinační existují – selekce proti plýtvání gametami
 - Selektace pak slábne, pokud ustupuje hybridizace
 - Týká se pouze sympatrických populací
 - *Anthoxanthum odoratum* – různá doba kvetení, těžké kovy vs louka
 - *Chamerion* – polyploid X diploid

Slide 3

- RB a lokální adaptace – přechod k PostZ RB –

PostZ jsou často o různých obměnách Bateson–Dobzhansky–Muller modelu (BDM) – podle toho, zda jsou nekompatibilní alely dominantní nebo recesivní, projevuje se efekt u hybridů

v F1, F2 či B1 apod. generaci. V principu může jít o nekompatibilitu alel jednoho, dvou či více lokusů, případně celých chromozomů či jejich částí apod.

- RB může být vedlejším produktem pleiotropie, epistáze nebo vazby
 - Pleiotropie, epistáze – některé populace *Arabidopsis*, rajčat či rýže mají toleranci k nemoci, ale geny pro toleranci způsobují svým pleiotropním vlivem nekrózu v genetickém pozadí jiných populací
 - Vazba – *Mimulus guttatus* – gen pro toleranci k mědi, s nímž je ve vazbě gen způsobující RB
- PostZ RB – genomický konflikt
 - Killer systém v rýži (*Oryza sativa* ssp. *japonica* vs *O. sativa* ssp. *indica*)
 - Cytoplasmic Male Sterility – mitochondrie vs jádro
 - Plastom-genome incompatibility (Greiner et al. 2011) – chloroplast vs jádro
 - Obr. (a) An F1 individual of *Passiflora menispermifolia* X *P. oerstedii*. The incompatible plastid type is from *P. menispermifolia*.
 - Obr. (d) *Oenothera grandiflora* with native plastome III and foreign plastome I of *Oe. elata* ssp. *elata* (genotype BB-III/I, white tissue contains plastome I, green tissue plastome III).
- PostZ RB – různý umlčování duplikovaných genů
 - Genová duplikace v ancestrální populaci -> v dceřiných populacích se umlčí různé kopie -> při hybridizaci pak vzniká problém, když se potkají dvě umlčené kopie
- PostZ RB – chromozomální přestavby
 - Chr. přestavby snižují fitness heterozygotů a tím genový tok, navíc mohou omezovat rekombinaci, protože rekombinantní produkty jsou inviabilní
 - Nejčastěji inverze a translokace
 - Přestavby často „nesou“ geny pro RB, v důsledku čehož může být obtížné rozlišit, zda je RB důsledkem genů pro RB nebo samotné přestavby
 - To lze testovat indukovanou polyploidí (Stathos & Fishman 2014)
 - Pokud přestavby vedou k RB v důsledku nižší fitness u heterozygotů (underdominance), tak jak se ale fixují uvnitř populace?
 - Drift v malých populacích
 - Pokud nesou silně pozitivní mutaci
 - Pokud snižují rekombinaci mezi lokálně adaptovanými alelickými komplexy
 - Meiotický drive
- PostZ RB – polyploidie – obrázky - *Solanum commersonii* (a,b), *Medicago sativa* (c,d)
 - Jedna „makromutace“ -> okamžitá RB ($2n \times 4n \rightarrow 3n$ se sníženou fertilitou – špatný vývoj endospermu, problémy v meioze)
 - Nový polyploid má nevýhodu nízkého počtu v populaci (minority cytotype disadvantage)
 - Možné řešení v asexualitě a pozdější reverzí zpět k sexualitě