

Lekce 04 – Hybridogenní (homoploidní a polyploidní) speciace

Slide 01 – Homoploidní vs Polyploidní speciace

- Hybridogenní speciace (HS) – křížením dvou druhů vzniká nový druh, který je reprodukčně a ekologicky oddělený rodičovských druhů => nutno rozlišovat mezi hybridizací (křížení za vzniku hybridních jedinců) a hybridogenní speciací (vznikem hybridogenních druhů)!!!
 - Homoploidní speciací vzniká stabilní, fertillní a reprodukčně izolovaný druh, aniž by došlo ke změně v počtu chromozomů (oba rodiče $2n$, hybrid $2n$)
 - Polyploidní speciací vzniká stabilní, fertillní a reprodukčně izolovaný druh a současně dochází součtu chromozomů/součtu genomů rodičovských druhů
 - Allopolyploidie, autopolyploidie

Slide 02 – Jak poznat homoploidní hybridogenní druh

- Homoploidní HS – polyploida poznáme (relativně) snadno – má prostě víc chromozomů a větší genom, ale jak poznáme homoploidní hybridogenní druh?
 - Aditivita – homoploidní hybrid bude něco mezi rodiči (fenotypově i genotypově) **(NÁSLEDUJÍCÍ VLOŽENÝ SLIDE!!! – *Senecio squalidus*)**
 - U primárních hybridů (F1) skutečně fenotyp bývá někde uprostřed, ale už v F2 mohou hybridy vykazovat tzv. transgresivní (extrémní) znaky, které jsou mimo rozsah obou rodičů => schopnost osidlovat nové niky
 - Když to nemusíme poznat podle fenotypu, tak co genotyp?
 - To by skutečně šlo, v hybridogenním druhu bychom měli vidět půlku genomu od rodiče A a půlku od rodiče B – případně jiný poměr podle toho, jestli k reprodukční izolaci od rodičů došlo v F1, F2, BC1, BC2 či jiné fázi.
 - Problém ale je, že takový pattern může vzniknout i jinak, např.:
 - Incomplete lineage sorting – zejména, pokud zkoumáme malé množství genetických markerů
 - Sekundární genový tok
 - Hybridní roj, kde hybridní jedinci různých fází vznikají opakovaně, ale o reprodukčně oddělený druh nejde
 - Při hybridogenní speciaci by tedy mělo v důsledku hybridizace dojít k vytvoření reprodukčních bariér a ke vzniku znaků, které umožní hybridogennímu druhu se ekologicky odlišit a díky tomu přežít buď v sympatrii/parapatii s rodiči nebo ve zcela (geograficky/ekologicky oddělené) nice.

Slide 03 – Homoploidní speciace v alopatrii

- Nejjednodušší cesta k homoploidní speciaci je alopatrická speciace.
 - *Senecio squalidus* – převezen z hybridního roje na Etně do Oxfordu v roce 1700, odkud se skrze železnici rozlezl po celé Británii
 - Fenotypově i geneticky se liší od svých rodičů i od hybridů v hybridním roji
 - V Británii se teď vesele kříží za tvorby polyploidních hybridů

Slide 04 – Homoploidní speciace v sympatrii/parapatii – chromosomální izolace

- Rekombinační model homoploidní speciace
 - Pokud se rodičovské druhy liší alespoň ve dvou chromozomálních přestavbách (např. translokacích), pak bude hybrid vzniklý z těchto rodičů produkovat 75% neviabilních gamet (v důsledku duplikací nebo delecí), z viabilního zbytku bude půlka gamet rodičovského typu a půlka nový rekombinantní genotyp. Pokud se takový hybrid samospráší, v F2 vzniknou jedinci homozygotní pro rekombinantní genotyp, kteří budou (alespoň částečně) intersterilní při křížení s rodičovskými druhy **(NAKRESLIT!!!)**.
 - => selfing podporuje vznik homoploidních hybridů
 - V dalších generacích se pak rodičovské chromozomy promíchají, což reprodukční bariéru ještě posílí. Příklady promíchaných bloků pro tři hybridogenní druhy slunečnic.
 - Meiotická rekombinace mezi rodičovskými bloky v každé generaci vede ke zmenšování těchto bloků. Místo, kde se na chromozomu setkávají různé rodičovské bloky, je „junction“. Rekombinacemi mezi rodičovskými bloky přibývá junctions, ale k rekombinacím může dojít pouze v heterozygotech pro junctions. Zmenšování (rekombinace) bloků je brzděno selekcí (např. kombinace výhodných alel) nebo driftem, čímž zároveň ubývají heterozygoti a tak se přibývání junctions postupně zpomaluje, až se zastaví, takže se postupně hybridní genom stabilizuje. Z aktuálního počtu junctions lze pak spočítat, jak rychle (měřeno počtem generací) došlo ke stabilizaci hybridního genomu (neplést s rychlostí speciace nebo se stářím druhu!!!).

Slide 05 – Homoploidní speciace v sympatrii/parapatii – ekologická izolace

- Může samotná hybridizace vést ke kombinacím znaků, které povedou ke speciaci? Jak ověřit roli ekologickou divergenci v homoploidní speciaci? Odpovědi na následující otázky:
 - Liší se hybridogenní druh ekologicky od druhů rodičovských?
 - Přispívá ekologická divergenci k reprodukční izolaci?
 - Vznikly kombinace genů a znaků zodpovědných za ekologickou izolaci v důsledku hybridizace nebo až po speciaci postupnou akumulací nových mutací?
 - Jsou znaky a geny odpovědné za ekologickou divergenci v habitatech hybridních druhů také selektovány?
 - Je ale selekce dost silná na to, aby překonala genový tok?
 - Mohou homoploidní hybridogenní druhy vznikat opakovaně?
- **Liší se hybridogenní druh ekologicky od druhů rodičovských?**
 - *Iris nelsonii* = *I. fulva* x *I. hexagona* x *I. brevicaulis* (Iridaceae)
 - *I. fulva* – stinné okraje mělkých mokřadů
 - *I. hexagona* – slunné hlubší mokřady
 - *I. brevicaulis* – sušší louky až lesy
 - *I. nelsonii* – stinné hlubší cypress swamps, kombinace rodičů
 - *Helianthus annuus* x *H. petiolaris* = *H. anomalus*, *H. deserticola*, *H. paradoxus*
 - *H. annuus* – mesické, jílovité půdy
 - *H. petiolaris* – sušší, písčitéjší půdy

- *H. anomalus* – písčité duny
- *H. deserticola* – pouště Great Basin Desert (Nevada a okolí)
- *H. paradoxus* – solné pouště
- **Přispívá ekologická divergence k reprodukční izolaci?**
 - *Helianthus* – i když se na velké škále hybridi překrývají s rodiči, tak na malé je díky rozdílným ekologickým preferencím dělí dostatečné vzdálenosti na to, aby se nekřížili.
 - Transplantační experimenty s vysazením rodičovských druhů v habitatech hybridů ukázaly, že rodičovské druhy to nepřežívají.
 - Navíc dosud nebyl v přírodě zaznamenán kříženec mezi hybridy a některým z rodičů, přestože se v oblastech intenzivně bádá.
 - Krom toho, např. *H. paradoxus* kvete podstatně později než rodiče.
- **Vznikly kombinace genů a znaků zodpovědných za ekologickou izolaci v důsledku hybridizace nebo až po speciaci postupnou akumulací nových mutací?**
 - Hybridogenní speciace poskytuje jedinečnou příležitost zrekonstruovat speciální událost umělým křížením.
 - *Agryranthemum sundingii* = *A. broussonetii* x *A. frutescens*
 - syntetičtí hybridi byli ve všech devíti měřených znacích intermediární a v osmi z devíti měřených znaků shodovali s přírodním hybridem
 - *Helianthus* – hybridi jsou v mnoha znacích extrémní ve srovnání s rodiči
 - křížící experimenty ukázaly, že všechny tyto extrémní znaky u všech tří hybridů mohou vzniknout hybridizací a navíc pokusy s vysazením rodičů, přírodních hybridogenních druhů a syntetických hybridů v habitatech hybridogenních druhů ukázaly na selektivní výhodu těchto extrémních znaků
 - *H. deserticola* – syntetický i přírodní hybrid vykazovali extrémní znaky, např. malé listy (nižší odpar a menší přehřívání) a dřívější kvetení (vyhnutí se letnímu pouštnímu suchu)
 - *H. anomalus* - syntetický i přírodní hybrid vykazovali extrémní znaky, např. listovou sukulenci
 - *H. paradoxus* - syntetický i přírodní hybrid vykazovali extrémní znaky, např. sukulenci, zvýšenou schopnost příjmu Ca (oba znaky časté v odpovědi na stress zasolením) a vylučování Na. Vyšší koncentrace Ca v buňkách umožňuje efektivnější vylučování Na. Větší obsah vody v listech zase snižuje celkovou koncentraci soli.
- **Jsou znaky a geny odpovědné za ekologickou divergenci v habitatech hybridních druhů také selektovány?**
 - Experimenty s vysazováním umělých hybridů *Helianthus* v habitatech tří hybridogenních druhů (viz výše) ukázaly, že ano. Jedinci s extrémními znaky jako sukulence, dřívější kvetení, vyšší příjem Ca a nižší příjem toxických prvků měli skutečně vyšší fitness.
- **Je ale selekce dost silná na to, aby překonala genový tok?**
 - Hybridy vznikají v blízkosti rodičů, takže genový tok může vznikající hybridní druh rozpustit, pokud selekce není dost silná, aby ho překonala.
 - Introgrese je mnohem častější důsledek hybridizace než speciace, takže buď ekologicky hnaná selekce neumí překonat genový tok, nebo nejsou k dispozici vhodné niky pro vznikající hybridogenní druh.

- Alespoň v případě slunečnic se ukazuje, že při efektivní velikosti populace hybrida mezi 10 – 40 jedinci by měla být selekce dost silná na překonání genového toku. Populace slunečnic jsou většinou stovky jedinců, takže to mohlo být možné.
- **Mohou homoploidní hybridogenní druhy vznikat opakovaně?**
 - Ano.
 - *Pinus densata* = *P. yunnanensis* x *P. tabulaeformis*
 - Chloroplasty se dědí po samčí linii a mitochondrie po samičí
 - Některé populace *P. densata* mají jako otce *P. yunnanensis* a matku *P. tabulaeformis* a jiné naopak => opakovaný nezávislý vznik

Slide 06 – Polyploidní speciace

- Allopolyploidie vs. Autopolyploidie (x krát větší genom, x krát víc chromozomů)
 - Dělení je značně zjednodušující, protože autopolyploidi mohou vznikat křížením různě příbuzných/geneticky podobných jedinců/populací uvnitř druhu. V závislosti na podobnosti rodičů uvnitř druhu pak může autopolyploid tvořit u některých chromozomů multivalenty, zatímco u jiných bivalenty, takže i autopolyploid může být vlastně allopolyploid a mezi auto- a allopolyploidem existuje víceméně plynulý přechod.
 - Různé autopolyploidní cytotypy uvnitř druhu jsou často považovány za jeden druh s diploidem, i když splňují nároky na to být považovány za biologický druh (reprodukční izolace od diploida, jiná ekologie apod.). To může být taxonomický bias, kdy taxonomové hledí spíše na morfologii (fenetiku) a autopolyploidi bývají často morfologicky obtížně odlišitelní - příklad *Tolmiea diplomenziesii* ($2n=14$), *T. menziesii* ($2n=28$) (Saxifragaceae) – reprodukčně, molekulárně i geograficky oddělené cytotypy (druhy) tvořící monofyletický clade na základě mnoha markerů!
 - Většina polyploidních druhů allopolyploidi
 - K homoploidní speciaci může docházet, když jsou si rodičovské chromozomy/genomy natolik podobné, aby spolu v hybridovi ještě dokázaly koexistovat. Čím jsou odlišnější (geneticky, chromozomálními přestavbami), tím méně pravděpodobné je, že vznikne homoploidní hybrid a častěji pak vzniká allopolyploidní hybrid, obsahující celé genomy svých rodičů (viz. Paun et al. 2009). S další rostoucí odlišností už nevznikne ani allopolyploid, ale allopolyploid může vznikat i při větší podobnosti.
 - Polyploidi skutečně častěji vznikají při hybridizaci -> allopolyploidie je zřejmě opravdu častější než autopolyploidie (ale pamatovat na kontinuum!)

Slide 07 – Polyploidní speciace

- Polyploid musí nějak vzniknout
 - Somatická mutace, splynutím neredukovaných gamet, triploidní můstek
 - Somatic doubling
 - k polyploidizaci dojde v somatickém pletivu, které dá později vzniknout generativním orgánům
 - Příkladem somatického zdvojení je *Primula kewensis*
 - Neredukované gamety
 - zřejmě nejčastější cestou k polyploidizaci

- ovšem setkání dvou neredukovaných gamet je velmi vzácná událost, takže to jde často přes triploidní můstek
- vznikají chybou v meioze, k níž často dochází ve stresu, čili v narušovaných a nestabilních či drsných prostředích (výkyvy teplot, extrémní teploty, herbivoři, poškození, vysychání, nedostatek živin)
- to může souviset s vysokou frekvencí polyploidů ve vysokých zeměpisných šířkách a vysoko v horách -> otázka je, zda tam ale víc polyploidů prostě vzniká nebo tam lépe přežívají nebo obojí
- Triploidní můstek
 - Splynutím neredukované (2n) gamety s normální (1n) gametou vzniká triploid
 - Triploid bývá vysoce sterilní, protože v meióze triploida dochází k nondisjunkcím a vznikají polyzomické či nulizomické gamety, tj. vysoký podíl neviabilních gamet. Sem tam ale vzniknou i viabilní gamety haploidní (1n), diploidní (2n) nebo triploidní (3n). Splynutím např. 3n s 1n pak vzniká tetraploid (4n).
 - I když nejvíc gamet, které triploid produkuje, jsou aneuploidní gamety s počtem chromozomů $3x/2$, tak tyto gamety se právě díky své neviabilitě téměř nepodílejí na tvorbě potomstva. Naopak euploidní či téměř euploidní gamety (blízko 1n, 2n, 3n) jsou viabilní a tak potomci triploidů bývají často vyšší polyploidi (viz. *Zea* a *Aquilegia*)

Slide 08 – Polyploidní speciace – výhody a nevýhody polyploida

- Nevýhody
 - Když už polyploid vznikne, což je většinou v sympatrii, tak má problém se sháněním partnera (=minority cytotype exclusion). Lze to řešit:
 - selfingem (zejména u polyploidních jednoletek)
 - nejvíc selferů je u angiosperm mezi jednoletými polyploidy (Barringer 2007)
 - vegetativním růstem
 - asexuálním rozmnožováním (apomixií) a případným zpětným přechodem na sexualitu
 - *Rubus* subg. *Rubus* – v Evropě 750 druhů, z nichž pouze 3 jsou sexuální diploidi, zbytek většinou asexuální (apomiktičtí) polyploidi
 - *Sorbus*, *Hieracium*, *Taraxacum*, *Poa*
 - Problémy v meióze – ztráty chromozomů, nondisjunkce
- Výhody
 - Fixovaná heterozygotita – vysvětlit proč u selfujícího diploida v každé generaci klesá podíl heterozygotů o polovinu!
 - Duplikované geny -> lze s nimi evolučně pracovat -> nové funkce; zároveň genové duplikáty pufrují negativní vliv mutací
 - Asexualita, klonalita a selfing mohou být i výhodou
 - Mohou vznikat opakovaně (polytopní speciace), což vede ke vzniku velmi geneticky variabilního polyploidního druhu -> schopnost přizpůsobení

- Mohou osídlovat drsná (Arktida) nebo disturbovaná území – ale zase, v arktidě převažují *Poaceae* a *Rosaceae*, u nichž je polyploidie častá, takže zvýšený výskyt polyploidie v Arktidě může být prostě důsledkem fylogeneze nikoli schopnosti polyploidů samotných

Slide 09 – Polyploidní speciace – frekvence polyploide u rostlin

- Frekvence extantních polyploidů u různých rostlinných linií
- Je však potřeba si uvědomit, že frekvence polyploidie není totéž co frekvence polyploidní speciace!!!

Slide 10 – Polyploidní speciace – recentně vzniklé polyploidní druhy a paleopolyploidie

- *Spartina anglica* – vznikla 1870 v Anglii, roste na pobřežích, toleruje vysokou salinitu
 - Introdukovaná do Ameriky, na Zéland a do Austrálie a Asie, kde svou invazivitou představuje vážný problém
- *Tragopogon miscellus* – vznikl opakovaně a to i recipročním křížením -> forma s krátkými a s dlouhými jazykovitými květy, které jsou navzájem nekřížitelné (kryptické druhy)
- Ze sekvenovaných genomů lze vyčíst (duplikované geny) dávné polyploidní události. Ukazuje se, že drtivá většina linií krytosemenných rostlin prošla v minulosti jednou až několika polyploidními speciacemi. Otázka tedy nezní, zda je ten či onen druh polyploid, ale kolikrát jeho předci prošli polyploidizací.
- Ovšem paleopolyploidní události nám nic neříkají o frekvenci polyploidní speciace. Frekvence polyploidní speciace u cévnatých rostlin se odhaduje na 15% u krytosemenných a 31% u karpadin a plavuní.