Lekce 06 – Plant breeding and propagation systems

**Slide 01**

* Rostliny se rozmnožují/propagují sexuálně nebo asexuálně
	+ Sexuálně za tvorby semen/spór buď samooplozením (selfingem) nebo křížením mezi různými jedinci (outcrossingem) – opět kontinuum od samooplození, přes příbuzenské křížení až po nepříbuzenské a mezidruhové křížení
	+ Asexuálně buď za tvorby semen bez nutnosti oplození (apomixie/agamospermie) nebo vegetativním/klonálním růstem
* Většina rostlin je hermafroditních buď zcela, tzn. má pouze ⚥ květy, nebo jsou monoecické, kdy jedinec nese oddělené květy ♂ a ♀ nebo ⚥ a ♀ či ♂ a ⚥, vzácně dioecické (popsat cesty k dioecii)
* Allogamie (cizosprašnost)
	+ Živočichové mají oddělená pohlaví, což je u rostlin spíše vzácnost (dioecie – asi 4-5%, případně gynodioecie, velmi vzácně adrodioecie)
	+ Přesto je mnoho rostlin cizosprašných
	+ Už Darwin ukázal, že potomstvo cizosprášených rostlin je lepší (větší, mohutnější…) než potomstvo samosprášených (např. na lnici, *Ipomoea, Mimulus, Digitalis* nebo kukuřici)
		- Ale pozor, být např. větší nutně neznamená mít vyšší fitness, protože selfing je např. zase jistota rozmnožení (reproductive assurance)
	+ Někdy však po samosprášení nevzniklo žádné potomstvo. Později se zjistilo, že je to v důsledku self-inkompatibility (SI)
		- Gametofytická (GSI), Sporofytická (SSI), late acting SI (LSI)
		- GSI rostliny výhradně homomorfní, SSI bývají často heteromorfní (např. heterostylie u *Primula veris*)
		- SI není totéž, co outcrossing!!! I self-kompatibilní rostliny mohou být převážně outcrosseři (Raduski et al. 2011)
* Autogamie (samosprašnost, selfing)
* Nepohlavní rozmnožování/propagace
	+ Vegetativní propagace
		- Oddenky, šlahouny, pacibulky
		- Pokud nedojde k somatické mutaci, budou mít dceřiné ramety stejný genotyp (klony)
		- Spousta kultivarů vznikla somatickými mutacemi
	+ Apomixie/Agamospermie
		- Nepohlavní tvorba semen
		- Častá u kapraďorostů a krytosemenných, u nahosemenných zatím nezjištěna
		- U kapradin vzniká embryo z vegetativních buněk gametofytu, u krytosemenných se vyvíjí z buněk zárodečného vaku bez meiózy
		- Nese s sebou všechny výhody semen (disperze, dormance)
		- Někdy však potřeba opylení (pseudogamie) – nedochází k splynutí gamet, ale je potřeba opylení např. ke vzniku endospermu (*Potentilla*)
		- U některých čeledí ve většině rodů (Rosaceae, Asteraceae), většinou taxonomicky obtížné skupiny (*Taraxacum, Rubus, Sorbus, Hieracium*)

**Slide 02**

* Výhody a nevýhody různých breeding systémů
	+ Autogamie/Samosprášení/Selfing
		- (-) Inbrední deprese
		- (-) Rapidní úbytek heterozygotů (u polyploidů to trvá déle díky fixované heterozygozitě) až k úplně homozygotní generaci
		- (-) Samosprašné populace mají menší počet polymorfních lokusů, méně alel na lokus a méně heterozygotů
		- Mnoho studií selfingu vychází z pozorování na zemědělských plodinách, kde se sleduje vitalita, výnos semen apod., ale ve volné přírodě díky jiným kontextům toto nemusí být vůbec důležité pro lepší fitness!
		- (+) pylem se přispívá na self i outcrossované potomstvo
		- (+) lépe udržuje dobře adaptované genotypy
		- (+) reproductive assurance – výhoda při kolonizaci – selfeři skutečně mají větší areály a zasahují do vyšších zeměpisných šířek (Grossenbacher et al. 2015) - nedostatku partnerů, při sezónním výpadku opylovačů…
	+ Allogamie/Cizosprášení/Outcrossing
		- (+) Vyhnutí se inbrední depresi
			* Např. v případě, kdy semena padají okolo mateřské rostliny a blízce příbuzní tak rostou pohromadě.
		- (+) Pozitivní mutace různých jedinců se mohou sejít v genomu jejich potomků
		- (+) díky větší variabilitě mohou vznikat extrémně adaptované genotypy
		- (-) na reprodukci se „vyplýtvá“ víc biomasy ve formě květů, nektaru apod.
		- (-) hrozí nedostatek opylovačů nebo nedostupnost partnera
		- (-) adaptované genotypy se snadno rozbijí
	+ Apomixie, Vegetativní propagace
		- (+) snadná produkce velkého množství adaptovaných rostlin
		- (+) nemusí se investovat do samčí funkce (pyl bývá často defektní)
		- (+) výhody produkce semen – disperze, dormance
		- (-) pozitivní mutace různých jedinců se nikdy nepotkají v potomstvu
		- (-) vznik nová variability je omezen pouze na mutace
		- (-) dlouhodobě vegetativně množené rostliny projevují známky stárnutí a podléhají chorobám (což zřejmě souvisí s omezenou produkcí variabilního potomstva)
* Evolučně biologické důsledky různých breeding systémů
	+ Autogamie a Apomixie obecně výhodné v relativně stabilních prostředích, výhodné v otevřených raně sukcesních biotopech, na okrajích areálů, v drsných podmínkách velkých zeměpisných šířek a nadmořských výšek
	+ Allogamie naopak výhodná v biotopech s vysokou prostorovou, časovou a biologickou heterogenitou (např. Red Queen – paraziti, choroby)
	+ Z dlouhodobého hlediska mohou být nevariabilní linie nestabilní, protože nebudou schopné reagovat např. na změny klimatu
		- Je potřeba mít na paměti, že allogamie, autogamie či apomixie vznikají jako adaptace jedince (genů) v reakci na krátkodobé změny prostředí (biotického i abiotického), ale adaptace jedinců se pak promítají do celkového breeding systému populací a druhů, které však v jejich důsledku mohou být z dlouhodobého hlediska více nebo méně stabilní. Je to vlastně důsledek toho, že evoluce je oportunistická a tak „pro dobro jedince může vyhynout celá linie“!
		- => rostlinné druhy tudíž často vykazují spíše kombinaci dvou či více breeding systémů!
			* Allogamie a vegetativní propagace (např. *Trifolium repens, Lysimachia nummularia*)
			* Allogamie a viviparie (např. Agrostis, Allium, Deschampsia, Poa bulbosa v reakci na fotoperiodu)
			* Allogamie a Autogamie (mixed mating)
				+ za nepříznivých podmínek (vysoké teploty, dlouhá absence cizího pylu, na konci kvetení) jsou i cizosprašné druhy příležitostně samosprašné (např. *Primula veris*)
				+ někdy se allogamie s autogamií střídají pravidelně, např. Viola mívá jarní květy cizosprašné, letní kleistogamické
				+ gynodioecie (ale pozor, to už není vlastnost jedince, nýbrž populace)
			* Apomixie obligátní a fakultativní
				+ Apomixie je častá u hybridů a/nebo polyploidů
				+ Obligátní se jeví např. většina druhů rodu *Alchemilla*, ale v podstatě nelze vyloučit, že se někdy neuchýlí k sexu => skutečně obligátní apomixie možná ani neexistuje
				+ Fakultativní apomixie – např. *Rubus, Potentilla, Hiearicium* mají jak apomiktická, tak sexuálně vzniklá semena
				+ Apomixie vyvolaná prostředím – *Dichanthium aristatum* mělo za dlouhých dnů 47% apomiktických semen, za dlouhých 79% apomiktických semen
	+ Diverzifikace linií (rozdíl rychlosti speciace a vymírání)
		- Přechod od outcrossingu k selfingu se zdá být mnohem častější, zřejmě proto, že self-inkompatibilita je složitý systém souhry několika faktorů, takže je lehčí ho ztratit než získat
		- Dead-end hypotéza selfingu (Stebbins) tvrdí, že dominantně selfující linie rychleji vymírají, protože mají kvůli nižší variabilitě sníženou adaptibilitu z dlouhodobého hlediska
			* U Solanaceae se to testovalo na na self-kompatibilitě vs self-inkompatibilitě (není to totéž, co selfing vs outcrossing, protože i SC linie mohou být výhradně outcrosseři, ale jistý obrázek to dá.
				+ Fylogenetické metody ukázaly pouze přechody SI -> SC, ale žádný opačný přechod
				+ SC linie měly vyšší speciační rate, ale taky vyšší extinkční rate než SI -> celkový diverzifikační rate byl nižší u SC než u SI, což by bylo v souladu s dead-end hypotézou selfingu
				+ Ovšem u Solanaceae se u daných linií počítalo buď s úplnou SC nebo SI. Otázka je, jak by to dopadlo, kdyby se počítalo se smíšeným stavem.
				+ Skutečně se mixed mating jeví jako evolučně stabilní strategie!
		- Selfing a speciace
			* Vyšší speciační rate selferů může být taxonomický bias, protože různé selfující populace jsou od sebe reprodukčně oddělené a tudíž rozdílnější než OC populace s genovým tokem
			* Vyšší speciační rate u selferů může být vedlejším efektem důležitosti selfingu při speciaci (zejména při hybridogenní speciaci homo- i polyploidní)
				+ Selfing může být selektován, protože snižuje outbrední depresi zejména v sympatrii – reinforcement. Selfeři snadno fixují chromozomální přestavby nebo underdominantní mutace, takže při kontaktu s OC populací vznikají neviabilní hybridi (reprodukční bariéra – reinforcement)
		- Selfing a extinkce
			* Selfing snižuje efektivní velikost populace a tudíž efektivitu selekce
				+ Selfeři snadněji fixují lehce negativní mutace a funguje u nich Mullerova rohatka
				+ Uvolněná selekce byla doložena u selfujících populací *Arabidopsis*, ale rozdíly mezi selfery a OC jsou velmi malé, takže je pravděpodobné, že i slabý OC u dominantně selfujících populací (mixed mating) může vyvážit nevýhodu selfingu a snížit riziko extinkce
			* Vymírají selfeři víc, protože mají snížený adaptivní potenciál?
				+ Při často se měnících podmínkách by selfeři měli více vymírat
				+ Příkladem může být koevoluce s patogeny (Red Queen)

Zdá se, že tam, kde je vysoké promoření např. houbovými patogeny, je i vyšší podíl OC

U *Caenorhadbitis* se navíc skutečně ukázalo, že koevoluce s patogeny vede k vyšší extinkci u selferů

* + - * Selfing ale může vliv malé efektivní velikosti populace vyvážit
				+ Genový tok mezi OC populacemi jim totiž kazí fixaci adaptovaných genotypů/alel, což se u selferů neděje
				+ Sice mají selfeři kvůli malé Ne vyšší riziko extinkce, ale jsou zase schopní rychlejší kolonizace a šíření
		- Celkově to bude tak, že ty linie, které udržují nějakou míru mixed matingu budou stabilnější než čistě OC nebo čistě selfující linie
			* Zmizení navíc nemusí znamenat extinkci, ale tzv. pseudoextinkci, což znamená, že např. OC linie nevymře, ale revertuje zpět k selfingu či mixed matingu. To je zřejmě případ dioecie, u níž se ukazuje, že k reverzi na monoecii či čistý hermafroditismus dochází mnohem častěji, než se dříve myslelo, takže dioecie není (pouze) slepá evoluční ulička