

**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  $\square$  květy, nebo jsou monoecické, kdy jedinec nese oddělené květy  $\sigma$  a  $\phi$  nebo  $\square$  a  $\phi$  či  $\sigma$  a  $\square$ , 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 androdioecie)
  - Přesto je mnoho rostlin cizosprašných
  - Už Darwin ukázal, že potomstvo cizosprašených rostlin je lepší (větší, mohutnější...) než potomstvo samosprašených (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 samosprašení 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 kapradin 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/Samosprašení/Selfing
    - (-) Inbrední deprese
    - (-) Rapidní úbytek heterozygotů (u polyploidů to trvá déle díky fixované heterozygotitě) 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!
    - (+) pyl 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/Cizosprašení/Outcrossing
    - (+) Vyhnutí se inbrední depresi
      - Např. v případě, kdy semena padají okolo mateřské rostliny a blízké 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 „vyplývá“ 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 vyhnout 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*, *Hieracium* 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 adaptabilitu 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 speciální 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 speciální 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 speciální rate u selferů může být vedlejším efektem důležitosti selfingu při speciaci (zejména při hybridogenní speciaci homo- i polyploidní)
    - Selfing může být selektován, protože snižuje outbreední depresi zejména v sympatrii – reinforcement. Selfeři snadno fixují chromozomální přestavby nebo underdominantní mutace, takže při kontaktu s OC populací vznikají neviabilní hybridy (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 *Caenorhabditis* 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