

P7. Molekulární mechanismy speciace

Darwin vysvětloval *původ* druhů tak, že uvnitř populace vznikají „rasy“ v důsledku drobných dědičných odchylek; ty, pokud přežívají v soutěži s ostatními členy populace, postupně vytěsní předchozí formu a zvítězí jako nový druh. Tento proces charakterizoval jako „*descent with modification*“ (modifikace v generačních liniích) Takto ale popisuje jen postupné, *lineární nahrazování* jednoho druhu jiným, tedy to, co dnes nazýváme *fyletickou transformací* (nebo *anagenezí*).

● *Příklad: evoluce koňovitých, postupná evoluce mozku hominidů, linie vedoucí k Homo sapiens.*

Uvědomoval si, že kdyby evoluce probíhala jen ve fyletických liniích, počet druhů na Zemi by zůstával neměnný. Přitom na základě pozorování odlišností galapážských pěnkav mu bylo zřejmé, že jejich druhová rozrůzněnost v tomto geografickém prostoru musela být důsledkem relativně rychlého *rozvětvení* z jednoho zdroje v důsledku adaptace na různé druhy potravy.

☞ *Fyletická transformace* v průběhu času vede pouze k *nahrazování* jednoho druhu jiným, *nevede ke množování druhů v tomtéž časovém horizontu.*

☞ *Poznávání mechanismu divergentní evoluce, adaptivní radiace, tj. vlastní speciace, je záležitostí posledních 50-60 let.*

Jednotná definice druhu jako jednotky evoluce však dosud chybí.

1) Simpson (Simpson 1961) předložil abstraktní definici druhů na základě „*diskrétního sledu populací (linií) spojených společným původem, s vlastní rolí a tendencemi, evolvujících odděleně od ostatních*“. Tomuto pojetí odpovídá evoluční strom, řezy v jednotlivých časových horizontech pak ukazují skupiny vymřelých nebo dosud žijících druhů. Tato definice je prakticky těžko použitelná.

2) Definici vycházející ze *vztahů mezi skupinami organismů* předložil Meyr (1963): Jeho koncept platný pro pohlavně se rozmnožující organismy specifikuje *druh jako populaci* organismů vnitřně pohlavně kompatibilních, ale od jiných populací oddělenou reprodukční bariérou. Jeho definice se přirozeně nevztahuje na nepohlavně, partenogeneticky, nebo hermafroditně se rozmnožující organismy (bezpohlavní rozmnožování ale může být až druhotným jevem a takto vzniklé populace si zachovávají společné znaky jako druh).

Organismy rozmnožující se pohlavní cestou meioticky produkují gamety s polovičním počtem chromosomů. Klíčovým momentem meiosis je *párování homologních chromosomů* před prvním buněčným dělením. Plynou z toho dvě podmínky: chromosomy buněk vstupujících do meiosis

- musí být párově strukturně srovnatelné,

- obě rodičovské sady musí být v početním souladu.

Tyto podmínky určují fertilitu a naopak situace, kdy může dojít ke vzniku defektních gamet a sterility hybridů.

V rozporu s definicí druhu na základě pohlavní neslučitelnosti se zdají být mezidruhová křížení u rostlin, která účinně přispívají ke speciaci v rostlinné říši. Ve skutečnosti takové hybridizace nepostihují populace jako celek, ale jsou omezeny na jednotlivá křížení; další bariérou je nutnost následné allotetraploidizace, která zajistí fertilitu hybridů (viz dále).

3) *Typologický koncept druhu* vychází z taxonomických kritérií a *konsensu odborníků* - zakládá se na stupni příbuznosti morfologických znaků. Zahrnuje i bezpohlavní organismy, které mohou být charakterizovány jako druhy proto, že jeví dostatečnou fenotypovou stálost.

☞ *Speciaci lze vysvětlit na základě*

- A) populačně-genetických modelů,
- B) působením selekce v podmínkách izolace,
 - B1) izolace fyzické (prostorové, geografické)
 - B2) izolace biologické (behaviorální, anatomické, reprodukční)

Ad A) Populační genetika přispívala matematickým popisem změn distribuce alel ve společném genetickém prostoru. Formální modely populační genetiky tak, jak je představili R.A. Fisher nebo J.B.S. Haldane, zahrnují populační dynamiku různých *alel jednoho a téhož lokusu*. Nedostačovaly na to, aby mohly přesvědčivě vysvětlit divergenci druhů. Vyhovují přímočaré fylogenetické evoluci.

Odlíšný přístup zvolil S. Wright, který byl, mimo matematickou erudici, také biologem. Jeho model (1931) uvažuje kombinace *alel mnoha evolučně relevantních genů* uvnitř jakéhosi genetického hyperprostoru. Evoluční situace lze v tomto hyperprostoru zobrazit jako tzv. *adaptivní krajiny* (adaptive landscapes); v nich jsou průměrné hodnoty *darwinovské „fitness“* (adaptivní zdatnosti) vyjádřeny jako funkce vztahů mezi proměnnými - frekvencemi jednotlivých alel.

Na příklad adaptivní krajina v trojrozměrném genetickém prostoru má tři osy koordinát, dvě pro frekvence alel dvou různých genů a jednu pro fitness. V topografickém zobrazení vznikají „pahorky“, tj. geometrická místa průměrných hodnot fitness pro různé kombinace frekvencí alel.

Během doby, jak se postupně mění genetické složení populace - hromadí se mutace (většinou skryté v heterozygotním stavu), populace se pod vlivem nepřetržité selekce posouvá „vzhůru na pahorek“, směrem ke vzrůstající fitness.

Zvýší-li se mutační aktivita, či sníží selekční tlak, pahorek se snižuje a jeho báze se rozšiřuje, naopak snížením mutační aktivity a/nebo zvýšením selekce se pahorek zužuje a narůstá: dochází ke *stabilizující selekci*.

Mění-li se postupně i význam kombinací alel, dochází ke *směřované selekci*, pahorek se v adaptivní krajině posouvá jinam; podobně, *disruptivní selekci*, se může pahorek rozčlenit na subjednotky, demy.

Darwinův současník R.A. Wallace se domníval, že se dědičné změny v populacích mohou šířit bez omezení libovolným směrem. My dnes víme, že ne všechny kombinace alel jsou možné a že evoluce biologických forem je limitovaná předchozími stadii (ku příkladu neočekáváme vznik nové formy šestinohých savců původem z dvounohých předků). Posouvání populací v adaptivní krajině je proto nutně asymetrické, má určitou lokální strukturu.

Zvláštním případem jsou situace, kdy se náhodně oddělí malé vzorky populací, lišící se zastoupením alel ve srovnání s průměrem, a dostanou se do izolace. V takových malých izolovaných populacích vznikají podmínky pro inbreeding, kdy se může projevit homozygosity s pozitivním i negativním efektem, takže populace mohou sklouznout i do podmínek s nižší fitness. Pokud nejsou selekcí eliminovány, skrytě „bloudí“ adaptivní krajinou, než najdou místo pro novou evoluční etapu.

Toto bloudění malých populací za novým osudem Wright nazval *genetickým driftem*. Drift primárně vychází ze statistických odlišností, dočasně není ovlivněn selekcí. Darwinovská selekce je až následným, nicméně rozhodujícím, faktorem.

☞ *Disruptivním štěpením populací a genetickým driftem lze vysvětlit adaptivní radiaci a vznik nových druhů.*

Wrightovo vysvětlení speciace bylo s velkým porozuměním přijato zakladateli neodarwinismu, zejména T. Dobzhanskim a E. Mayrem. Teorie genetického driftu se později stala koncepčním základem Kimurovy „*teorie neutrální molekulární evoluce*“, která přikládá evoluční význam mutacím v daných podmínkách skrytým před selekcí.

Genetický drift, akumulace neutrálních mutací a Dowerova teorie genetického drivu (viz P5) bývají nesprávně interpretovány jako mechanismy nedarwinovské evoluce.

B) *Selekce v podmínkách izolace.*

☞ B1) *Nutnost geografické izolace* pro speciaci zdůraznil E. Mayr (Mayr 2009). Definoval *alopatrickou speciaci*, kdy dochází k rozdělení populace na části do prostorů s různými životními podmínkami, oddělených fyzickou (geografickou) hranicí. Oddělené subpopulace se postupně geneticky i behaviorálně (etologicky) vzdalují, protože adaptivní změny v nich probíhají nezávisle.

Pokud dojde k rozštěpení původní populace (*demu*) na dva nové, časově koexistující druhy, odstranění hranice již zpravidla nemá za následek obnovení snah o vzájemné křížení.

V přírodě se setkáváme s případy, kdy v *tomtéž* geografickém či ekologickém prostoru postupně vznikají sub-populace, které se nejdříve málo liší např. způsobem obživy či chování, ale pak se odlišnosti zesilují a dochází i k izolaci reprodukční. Vnitrodruhová diferenciací, která takto vede ke vzniku ras, poddruhů a druhů je označována jako *sympatrická*.

Pojetí sympatrického evolučního procesu ale přehlíží možnou existenci vnitřní heterogenity společného prostoru, např. nerovnoměrnost v rozdělení zdrojů potravy (pro hmyz jsou to odlišná rostlinná společenství nebo zabydlení různých pater rostlinného a stromového porostu); taková (mikro)heterogenita může vytvářet podmínky dostačující pro lokální adaptaci. Ve zcela homogenním prostředí by převažovala homogenizace genetických odlišností v celé populaci nad jejich oddělením do lokálních seskupení. Je tedy možné, že sympatrickou speciací, možnou

výjimkou působení molekulárního drajvu, lze při podrobnějším zkoumání, vysvětlit speciaci alopatrickou.

Zajímavý příklad „explosivní“ speciace ryb čeledi *Cichlidae* (*Haplochrominae*) ve Viktoriině jezeře uvádí Wilson; adaptivní radiace do současných více než 300 druhů zde proběhla během posledních 200 tisíc let. Srovnáním mitochondriálních genomů lze prokázat, že všechny druhy těchto cichlid jsou původem z jednoho výchozího. Postupná genetická a fenotypová diferenciaci je v tomto případě v učebnicích popisována jako sympatrická.

Uvažme však, že v tomto obrovském jezeře existuje mimořádná horizontální i vertikální heterogenita vodního prostředí, která navíc procházela velkými změnami od svého vzniku (stáří jezera je odhadováno na 250-700 tisíc let). Rozhodnutí, zda jde o sympatrické, či alopatrické změny je tedy značně problematické. Podobně je tomu i mnoha jiných případech, podrobíme-li je analýze s jemnějším rozlišením.

B2) *Biologické reprodukční bariéry* mohou mít různé formy a mechanismy. (Maynard Smith 1995; Wilson 1995; Futuyma 2005).

☞ *Případy kdy reprodukční izolace předchází páření:*

1. sub-populace změny chování nebo životní styl, nebo změny sezónní načasování páření (říje),
2. dojde k fyzickým (anatomickým) zábránám páření změnami struktury nebo polohy pohlavních orgánů.

☞ *Izolace následuje po aktu páření, ale předchází vzniku zygoty;*

případ prezygotická izolace:

1. spermie ztratí funkčnost dříve, než dojde ke spojení s vaječnou buňkou (příkladem jsou některá mezidruhová křížení drozofil),
2. případy rostlin, kdy pylová láčka není schopná prorůst až k vaječné buňce (nekompatibilita pylu s bliznou, opylení druhů s pestíkem s dlouhou čnělkou pylem druhů s krátkou čnělkou, a pod.)
3. nemůže dojít ke spojení pohlavních buněk v důsledku jejich vzájemné povrchové inkompatibility.

☞ *Dojde ke vzniku zygoty, ale ta není životaschopná, nebo potomstvo je sterilní a/nebo málo životaschopné; případy postzygotická izolace*
- primární postzygotická izolace,

1. v důsledku letálních defektů zygoty (embrya); tento případ izolace může mít souvislost s aktivací mobilních genetických elementů proti nimž není zygota imunní („*genomic disease*“),
2. souvisí s disbalancí v ontogenetických regulačních procesech („*genome reprogramming*“).

- sekundární postzygotická izolace,

1. reprodukční bariéra plyne z malé životaschopnosti hybridů, neschopných soutěže s parentálními typy,
2. hybridy jsou primárně životaschopné a plodné, ale životaschopnost nebo plodnost postupně v dalších generacích zaniká („*hybrid breakdown*“; např. kříženci různých druhů bavlníku jsou v F1 generaci životaschopní, ale pak postupně klesá životaschopnost již na úrovni semenáčků. Křížení drozofil, např. *Drosophila pseudoobscura* x *D. persimilis*, poskytuje životaschopné potomstvo se sterilními samečkami a plodnými samičkami; ty jsou schopné zpětného křížení s oběma rodiči, ale další potomstvo již není životaschopné).

☞ *Izolace v důsledku strukturní inkompatibility rodičovských chromosomových sad a/nebo nesouladu v počtu chromosomů s následnými poruchami v meiose u hybridů. Důsledkem je neplodnost (byť hybrid sám může být životaschopný; příkladem může sloužit mul, produkt krytí kobyly oslem).*

Reprodukčních bariery uvedené *ad A), B)*, mohou vznikat i v důsledku hromadění konvenčních mutací, ovlivňujících etologické vlastnosti organismů nebo některé jejich anatomické struktury.

Ukázali jsme (P5.), že bloky repetitivních sekvencí jsou potenciálním zdrojem genetické nestability a makromutací (transposic, amplifikací sekvencí, delecí, inverzí, nerovnoměrných genetických výměn), indukovatelných působením vnějších faktorů (příčinou genomové dynamiky). Zatímco klasické evoluční paradigma připouští působení zpětných vazeb [*populace* \leftrightarrow *ekosystémy*], současné představy uvažují možnost fixace genetických změn i v cyklech [*genomové přestavby* \leftrightarrow *gametogeneze*], tj. v podprostoru dočasně skrytém působení selekce.

Případy izolace v důsledku inkompatibility chromosomových sad mohou mít původ právě v těchto „nedarwinovských“ mechanismech, především v molekulárním drajvu, který představuje kolektivní chování sekvencí v genových rodinách v rámci jednoho genomu, - transpozice, reverzní transkripce, genové konverze, nerovnoměrné genetické výměny, neprogramované a aberantní replikace („slippage replication“), „hitchhiking“ (translokace neselektivních genů spolu s geny vystavenými selekci). Molekulární drajv (Dover 1986) umožňuje neselektované šíření variantních sekvencí uvnitř chromosomů i mezi různými chromosomy v rámci téhož genomu. Touto cestou může variantní sekvence postupně nahradit většinu příbuzných paralogních sekvencí (proces „homogenizace“) a významně se podílet na genetické výbavě meiotických produktů. Rychlost intragenomové homogenizace zaostává za rychlostí směny generací, což snižuje pravděpodobnost eliminace a umožňuje vznik a nárůst subpopulací, vzdalujících se geneticky populačnímu průměru; takové subpopulace mohou být sympatricky fixovány.

Byť některé genetické změny, vedoucí k post-zygotickým izolacím, lze vysvětlit i klasickým neodarwinistickým mechanismem, nyní převažuje názor, že nejúčinnějším mechanismem speciace v izolovaných subpopulacích jsou *intra*-genomová přeskupování genů a repetitivních sekvencí (následně pak rozdílná heterochromatinizace chromosomů)

☞ *Odlišnosti v uspořádání sekvencí DNA v chromosomech (i při zachování původního informačního obsahu) jsou jednou z hlavních příčin poruch meiotického párování.*

Působení genomové dynamiky v izolačním procesu si můžeme zobrazit zjednodušeným příkladem: Adaptivně stabilizovaná populace je rozdělena do dvou odlišných geografických prostorů s odlišnými podmínkami. V obou subpopulacích nezávisle probíhají genomové restruktury působením rozličných molekulárních mechanismů. Na příklad, v různých časových intervalech se v různých genomech aktivují některé z mnoha mobilních genetických elementů. Každý z nich může iniciovat sled dalších strukturních změn.

Protože genomová dynamika má povahu determinovaně-chaotického procesu s nepředpověditelným průběhem, rozptyl genomových změn a jejich akumulace v každé z obou subpopulací bude postupně směřovat k reprodukční bariéře.

☞ Významnou příčinou reprodukční bariery je početní nesoulad rodičovských chromosomů, způsobující sterilitu hybridů. Ale křížením jedinců s odlišným počtem chromosomů také může vzniknout druh nový, pokud jsou odstraněny poruchy meiotického párování. V tomto případě je řešením premeiotické zdvojení celého souboru chromosomů, tetraploidizace.

a) $\underline{n}^m + \underline{n}^p \rightarrow (2n) \rightarrow \rightarrow 1/2 [(2n)] \rightarrow \underline{1n}$

b) $\underline{N}^m + \underline{n}^p \rightarrow (N+n) \dots \dots$

c) $\underline{n}^m + \underline{n}^p \rightarrow (2n) \rightarrow \rightarrow 2(2n) \rightarrow 1/2[2(2n)] \rightarrow \underline{2n}$

d) $\underline{N}^m + \underline{n}^p \rightarrow (N+n) \rightarrow \rightarrow 2(N+n) \rightarrow 1/2[2(N+n)] \rightarrow \underline{N+n}$

ad a): \underline{n}^m , \underline{n}^p , mateřské a otcovské gamety; spojení umožňuje korektní redukční dělení a normální meiosu; gamety jsou haploidní, $\underline{1n}$

ad b): rodičovské gamety s nekompatibilními chromosomovými sadami (početně nebo strukturně), následuje defektní meiosa

ad c): situace jako a), pak následuje auto-tetraploidizace; spojení gamet většinou umožňuje meiosu s korektním redukčním dělením; výsledné gamety jsou diploidní, $\underline{2n}$ (potomstvo je fertillní, pokud dojde ke spojení gamet stejného druhu, tj. $2n+2n$; triploidní kombinace ($2n+n$ by produkovala aneuploidní gamety); tento ideální případ se týká situací, kdy se v meiose autotetraploidů homologní chromosomy správně párují (vytvářejí bivalenty); mohou se však tvořit i čtveřice pro každý typ autosomu (kvadrivalenty, kvartety; (Futuyma 2005), a v důsledku toho proběhne nerovnoměrná segregace chromosomů a aneuploidní gamety.

ad d): situace jako u b); Na rozdíl od b) následuje alo-tetraploidizace, umožňující meiosu s korektním redukčním dělením; výsledné gamety jsou $\underline{N+n}$; v meiose alotetraploidů je situace jednodušší než u c), protože nevznikají kvartety chromosomů; mohou vznikat jen bivalenty a proto jsou gamety vždy euploidní.

Alotetraploidizace, zdvojení nesourodého souboru chromosomů, umožňuje správné párování meiotických chromosomů, vznik funkčních gamet a efektivní genetické oddělení. Potomstvo s dvakrát dvěma sadami chromosomů, vzešlé ze spojení těchto gamet, je již fertillní a je reprodukčně odděleno od původních členů diploidní populace - *odštěpil se nový druh*. V dalších generacích dochází k adaptivním úpravám alotetraploidního genomu v důsledku hybridní (stresové) disgeneze tak, aby výsledný genom byl strukturně a funkčně stabilizován. Jde především o korekci genomové dóze a korekci transkripčních aktivit (Osborn, Pires et al. 2003). V tomto korekčním mechanismu se uplatňují, kromě genetických změn, i regulace z kategorie epigenetických jevů (metylace DNA, modifikace

chromatinových proteinů; vznik specifických, klonálně dědičných komplexů transkripčních faktorů). V důsledku takových genetických úprav se chromosomální výbava nového druhu stále více vzdaluje od rodičovských typů. Tetraploidizace a zejména alotetraploidizace se významně uplatňovala (a uplatňuje) jako účinný mechanismus adaptivní radiace rostlinných druhů.

Na rozdíl od kvetoucích rostlin, které většinou jsou, nebo byly hermafroditní, *chromosomální determinace pohlaví typu XX/XY (s heterogametickými samci), běžná v živočišné říši, neumožňuje využití tetraploidů pro účel speciace.*

Na příklad (v jednodušším případě autotetraploidů s homologii autosomů) by u samců vznikl genotyp 4AXXYY (A = autosomy) a u samic 4AXXXX; v meióse by u samců nepochybně docházelo k přednostnímu párování X/X, Y/Y, a tudíž ke vzniku samčích gamet typu 2AXY. Z nich by následně vzešlo pouze potomstvo s genotypem 4AXXXY,

- pokud by genotyp 4AXXXY určoval samce, zanikly by zcela samice,
- pokud by tento genotyp určoval intersexuální fenotyp, důsledkem by byla sterilita.

Meiotický mechanismus, který by z tetraploidních spermatogonií zajistil přednostní vznik diploidních gamet samičího (2AXX), nebo samčích (2AYY) genotypu neexistuje, protože homologní párování X/X (Y/Y) je mnohem pravděpodobnější, než párování X/Y v důsledku neúplné homoloxie (i při eventuelním vzniku bivalentů X/Y, X/Y, by typy (2AXX), (2AYY) vznikaly nanejvýš jen v polovině případů).

Tetraploidizace je takto nemožná u plazů, ptáků a savců (navíc, tetraploidní stav je pro savce letální). Naopak odlišný způsob genetického určení bisexuality u obojživelníků a ryb evoluční využití tetraploidizace umožňuje.

Genetické určení pohlavního dimorfismu ryb a obojživelníků je buď heterogametické u samců XY (samice jsou XX), nebo heterogametické u samic WZ (ZZ jsou samci), viz (Gaisler and Zima 2007).

Pohlavní chromosomy ryb a obojživelníků jsou evolučně primitivnějšími, dosud ne zcela diferencovanými předchůdci pohlavních chromosomů suchozemských obratlovců: mohou vyměňovat některé domény i s autosomy za vzniku „neo-pohlavních chromosomů“ (např. s možností vzniku XX neo-samců); X/Y a W/Z mají řadu společných homologii a jsou zastupitelné; Tím je na příklad zajištěna životaschopnost jedinců s genotypem (2AOY) nebo (2AYY), tedy konfigurace, které by u savců byly letální.

Různé cesty vedoucí k témuž cíli, zde k pohlavnímu dimorfismu, vyjadřují funkční plasticitu genomů; označují se jako *genetický oportunismus* genetický oportunismus souvisí i se vznikem analogických forem konvergentní evolucí (Raff 1996).

Rozličné možnosti využití změn chromosomové výbavy v procesu speciace rozebírá Ohno (Ohno 1975). Podle něj evoluce genomů suchozemských obratlovců, primárně založená na amplifikaci sekvencí polyploidizací, musela proběhnout ještě na úrovni rybích a obojživelných předchůdců.

Na zmíněné rychlé evoluci cichlid v afrických jezerech by se mohla v některém stadiu podílet právě polyploidizace.

Polyploidizace v přírodě probíhají spontánně; existují dvě nejpravděpodobnější možnosti: splynutí dvou spermatogonií (oogonií), nebo dvě opakované replikace genomu před prvním meiotickým dělením. Předností polyploidizace, ve srovnání s jinými mechanismy amplifikace sekvencí, je skutečnost, že se primárně přenášejí kompletní sady genů, včetně regulačních sekvencí.

V souladu s hypotézou, že duplikace genů a genomů byla významnou hnací silou evoluce (Ohno) jsou paleontologické nálezy o adaptivní radiaci suchozemských rostlin.

Vyšší rostliny osídlily zemský povrch asi před 460 miliony let. První adaptivní radiace oddělila mechorosty od cévnatých rostlin (fosilní spóry jätrovek pocházejí z pozdního Devonu, -360 milionů let, nejstarší spóry mechů jsou z Permu, -270 milionů let). Většina mechorostů a kvetoucích rostlin krytosemenných je asi paleoploidních, prokázane kukuřice, soja a brkev. Odhaduje se, že předchůdci dnešních krytosemenných rostlin prodělali první genové a/nebo genomové duplikace před 100-160 miliony let, během pozdní Jury a ranné Křídly. Recentní analýzy svědčí o paleoduplikacích i u některých druhů rostlin nahosemenných.

Další duplikační akty následovaly později v různých evolučních větvích opakovaně. Z hospodářsky významných rostlin prodělaly autopolyploidizaci vaječnice a brambor, alopolyloidizaci pšenice, oves, bavlník, kávovník. Oblíbený experimentální objekt rostlinných molekulárních biologů alotetraploidní tabák, *Nicotiana tabacum*, vznikl hybridizací dvou druhů rodu *Tabacum* (*N. sylvestris*, *N. tomentosiformis*) někdy na úsvitu lidských dějin. U tohoto druhu lze pozorovat genové konverze některých lokusů, které často doprovázejí alotetraploidizaci.

Genové redundance v důsledku polyploidizace poskytují příležitost rychlé molekulární evoluci a diverzifikaci sekvencí. Zároveň ale přinášejí energetickou zátěž a potenciální zdroj regulačního chaosu. V různých případech se proto setkáváme s různými způsoby úprav, jak bylo výše uvedeno.

Polyploidizace však přinášejí výhody, pro které nejsou v populaci rychle eliminovány (v rostlinných potomstvech se spontánní autotetraploidizace vyskytují s relativně vysokou frekvencí $\sim 10^{-5}$): polyploidní rostliny často vykazují vlastnosti, které překračují vlastnosti diploidních předchůdců; vyznačují se vyšším vzrůstem a větší hmotností, často zvýšenou odolností k interferujícím faktorům v prostředí, vykazují změny v načasování a periodicitě kvetení, schopnost apomiktické (asexuální) produkce semen aj.

Příkladem umělé syntézy rostlinného druhu alotetraploidizací je hybrid, vzešlý z křížení ředkvičky (*Raphanus sativus*) a zelí (*Brassica oleracea*). Byť oba tyto výchozí druhy (z čeledi brukvovitých) mají stejný počet chromosomů v haploidní sadě ($n=9$), chromosomy se v meiose nemohou párovat, jsou strukturně odlišné a hybrid je proto sterilní. Ale zdvojením kompletní sady chromosomů byl již v r. 1928 získán fertilní alotetraploidní hybrid, „rafanobrasika“, nový druh (G.D. Karpechenko).

Doporučená četba:

Darwin, C. (2007). O vzniku druhů přírodním výběrem. Praha, Academia.

Dover, G. A. (1986). "Molecular drive in multigene families: how biological novelties arise, spread and are assimilated." Trends in Genet. **2**: 159-165.

Futuyma, D. J. (2005). Evolution. Sinauer.

Gaisler, J. and j. Zima (2007). Zoologie obratlovců. Praha, Academia.

Maynard Smith, J. (1995). The theory of evolution. Cambridge.

Mayr, E. (1963). Animal species and evolution. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press.

Mayr, E. (2009). Co je evoluce. Academia. Praha.

Ohno, s. (1975). Evoluce genovou duplikací. Praha, Academia.

Osborn, T. C., J. C. Pires, et al. (2003). "Understanding mechanisms of novel gene expression in polyploids." Trends in Genet. **19**: 141-147.

Raff, R. A. (1996). The shape of life. Genes, development, and the evolution of animal form. Chicago, London, Univ. Chicago Press.

Simpson, G. G. (1961). Principles of animal taxonomy. N.York, Columbia Univ. Press.

Wilson, E. O. (1995). Rozmanitosti života. Praha, Lidové Noviny.