

1. ZÁKLADNÍ KONCEPTY EVOLUČNÍ BIOLOGIE

1.1. Evoluce přirozeným výběrem (slajdy 2-3)

Charles Darwin (1809-1882) na své cestě kolem světa (1831-1836) na lodi HMS Beagle četl Základy geologie [Principles of Geology] **Charlese Lyella** (1797-1875), kde Lyell tvrdí, že geologické útvary nevznikaly Boží rukou, ale velmi dlouho pomalými přirozenými procesy, jako jsou eroze, sedimentace a naplavování. [Gen, str. 41].

Na podzim roku 1832 potom v Jižní Americe objevil fosílie obřích savců (lenochody, pásovce, lamy). Zajímavý na tom byl hlavně fakt, že oni vyhynulí obří savci žili v oblastech, kde dnes žijí malí lenochodi, malí pásovcí a menší lamy.

Na Galapágách (podzim 1835), relativně mladém sopečném souostroví, které se „teprve nedávno vynořilo z moře“, si Darwin všiml, že se tu vyskytuje mnoho různých druhů želv nebo ptáků (z jednoho rodu), ale téměř žádný druh se nevyskytuje na dvou nebo více ostrovech současně. Tohle se silně potvrdilo také v rostlinstvu, např. *Euphorbia* (Euphorbiaceae), *Acalypha* (Euphorbiaceae), *Borreria* (Rubiaceae). Poznamenal si: „Rozdělení obyvatel toho souostroví by zdaleka nebylo tak ohromující, kdyby např. jeden ostrov měl svého drozda a druhý ostrov nějaký jiný, zcela odlišný rod, kdyby jeden ostrov měl svůj rod ještěrky a druhý ostrov opět jiný, odlišný rod nebo vůbec žádný, nebo kdyby na jednotlivých ostrovech nežili druhy zastupující tytéž rostlinné rody, ale rody docela odlišné...“ [Cesta kolem světa, str. 359].

Navíc si ty jednotlivé kongenerické druhy byly velmi podobné, což při pohledu na pěnkavy Darwina přivedlo k myšlence: „Pozorujeme-li tento postupný přechod či rozličnost tvarů u tak malé a blízké příbuzné ptačí skupinky, věru bychom si mohli myslet, že vzhledem k původní malé početnosti ptactva na tomto souostroví byl vzat jeden druh a obměňován k různým účelům.“ [Cesta kolem světa, str. 345].

-> Co když se na Galapágách různé druhy želv, pěnkav či rostlin vyvinuly z jednoho společného dávného předka? A co když se dnešní jihoameričtí pásovcí, lenochodi a lamy vyvinuli z kdysi žijících obřích pásovců, lenochodů a lam?

Podle **Charlese Lyella** vznikla současná krajina v důsledku přírodních sil působících miliony let. Podle **Pierra-Simona Laplace** (1749-1827) se i současná sluneční soustava postupným ochlazováním a kondenzací hmoty během milionů let (přišel s touto teorií r. 1796). [Gen, str. 43]

-> Je možné, že i rostliny a živočichové se vyvinuly z původních forem nepřetržitým procesem postupných změn?

Jakým se to však děje mechanismem, jaká je hnací síla takového vývoje? Darwin věděl už od dětství, že rostliny a živočichové občas plodí potomstvo, které se liší od svých rodičů, a že tyto odchylky využívají šlechtitelé. Darwin sám hojně křížil rostliny a holuby. Křížením jedinců s žádoucími odchylkami mezi sebou po mnoho generací lze vyšlechtit nejrůznější odrůdy. Využívá se tu tedy dědičnosti odchylek a umělého výběru člověkem. Jak by to ale mohlo fungovat v přírodě?

Odpověď Darwina napadla v říjnu 1838, když si přečetl knihu reverenda **Thomase Malthuse** (1766-1834) s názvem An Essay on the Principle of Population (1798). Malthus tvrdil, že lidská populace neustále bojuje o své omezené zdroje. Růst populace vede k vyčerpávání zdrojů a zvyšuje konkurenci mezi jedinci. Pak se uplatňují nemoci, neúroda, které sníží velikost populace do rovnováhy s omezenými zdroji. Darwin si uvědomil, že v přírodě je tou hnací silou boj o přežití:

*„Následkem tohoto boje o život bude každá sebenepatrnější odchylka, vzniklá z jakékoli příčiny, směřovat k zachování tohoto jedince, byla-li by jakkoli prospěšná jedinci kteréhokoli druhu v jeho nekonečně složitých vztazích k jiným ústrojným bytostem a k ostatní přírodě, a bude zpravidla děděna jeho potomstvem. Potomci tak budou mít lepší možnost zůstat na živu, protože jen malé množství z mnoha jedinců kteréhokoli druhu, kteří se pravidelně rodí, může zůstat na živu. Tuto zásadu, podle níž je každá nepatrná odchylka, je-li užitečná, zachována, jsem nazval **PŘÍRODNÍ VÝBĚR** (...).“ [O vzniku druhů přírodním výběrem, české vydání 1953, str. 46]*

Vylíhne se pěnkava s divným zobákem, kterým lze ale efektivně louskat semena. Mezi pěnkavami se šíří hladomor, ale tahle zrůda dokáže louskat tvrdá semena. Reprodukují se a tak se začínají objevovat nové pěnkavy a zrůda se postupně stává normou. A cyklus se s různými obměnami opakuje. [Gen, str. 46]

-> Variabilita -> rozdílné schopnosti přežít a plodit potomstvo, dědičnost => evoluce přirozeným výběrem (natural selection), přežitím nejzdatnějších (survival of the fittest)

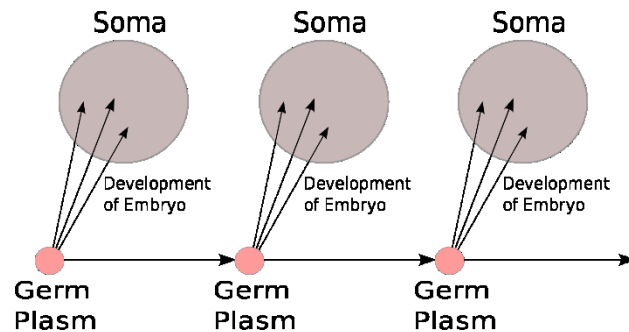
Darwin začal pracovat na O původu druhů přírodním výběrem. V roce 1855 se ale zhrozil, když si přečetl článek **Alfreda Russela Wallace** (1823-1913), kde Wallace formuloval myšlenky velmi blízké Darwinově teorii, k nimž nezávisle dospěl. Nakonec 1. července 1858 teorii přirozeného výběru přednesli společně na zasedání Linnéovy společnosti, ale ohlasy byly vlažné. V květnu 1859 prezident společnosti dokonce napsal, že loňský rok nepřinesl žádný objev, který by stál za zvláštní pozornost. 24. listopadu 1859 vyšla Darwinova kniha O původu druhů přírodním výběrem, byla okamžitě vyprodaná a u laické veřejnosti se setkala s nadšenými ohlasy. Ve vědecké obci však zatím ne. [Gen, str. 46-47].

1.2. Problém dědičnosti (slajd 4)

Jak se vlastně varianty znaků přenášejí na potomky, tj. jaký je mechanismus dědičnosti? V té době bylo obecně známým mechanismem dědičnosti ten, který v 18. století navrhl **Jean-Baptiste Lamarck** (1744-1829), který tvrdil, že se organismy v průběhu života přizpůsobují podmínkám prostředí posilováním nebo oslabováním určitých rysů (natahování krku u antilop, posilování zobáků u pěnkav apod.). Tuto adaptaci pak jedinec předá svým potomkům ve formě instrukce, takže používáním pak jejich zobáky ztvrdnou nebo se krky natáhnou a časem vzniknou žirafy. Podle Darwina ale žirafy nevznikly z deformovaných antilop, ale prostě nějaká dávná antilopa dala vznik dlouhokrké variantě, z níž se postupně vyselektovaly žirafy.

Darwin pak přišel s čistě teoretickou konstrukcí, kterou nazval **pangeneze**, kdy si představoval, že buňky všech organismů vytvářejí malé částice (**gemule**), které cirkulují v těle rodiče, a když rodič dosáhne reprodukčního věku, přenesou se informace o „stavu“ těla prostřednictvím gemulí do pohlavních buněk. Gemule vylučovány různými orgány rodičů jsou pak zodpovědné za výstavbu daných orgánů v potomstvu, kde se smísí gemule rodičů. [Gen, str. 50-51]

Ovšem touto Darwinovou teorií, publikovanou v roce 1867, silně otrásl **Fleeming Jenkin** (1833-1885), matematik a vynálezce z Edinburgu, který namítl, že jestliže v každé generaci dochází v potomstvu k mísení, co pak zabráni vyředění dané varianty? V roce 1883, rok po Darwinově smrti pak teorii **pangeneze** dorazil německý embryolog **August Weismann** (1834-1914), který ukázal, že stovky myši, kterým chirurgicky odstraňoval ocásky po pět generací, stále rodí normální myši. Jestliže se tedy informace z těla (uříznutých ocásků) nepředávají na potomstvo, Weismann navrhl, že je dědičná informace obsažena výhradně v pohlavních buňkách, aniž by se do nich cokoli přenášelo. Dědičný materiál pak nazval **keimplasma** (germplazma, zárodečná plazma) a vyslovil myšlenku, že evoluci bychom mohli chápat jako vertikální přenos germplazmy z jedné generace na druhou (NAKRESLIT). [Gen, str. 52, 63].



Darwin (vlastně nikdo) však netušil, že problém dědičnosti už v roce 1866 vyřešil **Johan Gregor Mendel** (1822-1884) ve svém práci *Pokusy s hybridy rostlin*. Bohužel ani sám Mendel si neuvědomil dosah svého objevu ani to, že Darwinově evoluční teorii vlastně vytrhl trn z paty. Mendel v 50. letech 19. století dlouhodobě křížil v opatství v Brně hrách a získal několik čistých linií (vysoké vs. nízké rostliny, hladké vs. vrásčité semeno, bílé vs. fialové květy atd., celkem sedm znaků). Došlo mu, že tyto vytypované znaky se vždy vyskytují ve dvou variantách (vysoký/nízký, bílý/fialový). Mendel osm let křížil čisté varianty mezi sebou (vznikla F1 generace) a pak i vzniklé hybridy mezi sebou (vznikla F2 generace). Měl tak tisíce rostlin a začal si všimnout, že (navzdory očekávání) se u F1 hybridů varianty jednotlivých znaků vůbec nemísily (např. křížení vysoká x nízká rostlina vedlo v F1 pouze k vysokým rostlinám). Znaky F1 hybridů nebyly průměrné, podobaly se jednomu z rodičů -> převažující znaky (alely) nazval **dominantní**, mizející **recesivní**. Kam ale recesivní znaky (alely) zmizely? V F2 generaci hybridů se u některých recesivní znaky (alely) opět objevily (fenotyp v poměru 3:1). **Mendel dokázal, že F1 hybrid je směsicí viditelné dominantní alely (formy) a latentní recesivní alely. Navrhl pak model, podle něhož dědí každá rostlina pro daný znak jednu vložku (alelu) od otce prostřednictvím spermií a jednu vložku (alelu) od matky prostřednictvím vajíčka. V hybridovi zůstávají obě vložky neporušené, ale dokáže se projevit pouze jedna.**

Význam Mendelovy práce byl ale objeven a doceněn až na přelomu začátku 19. a 20. století holandským botanikem **Hugo de Vriesem** (1848-1935) a německým botanikem **Carlem Corrensem** (1864-1933; ten shodou okolností studoval v Mnichově u Carla von Nägeliho, který si s Mendelem kdysi dopisoval, ale považoval ho za amatéra a Corrensovi se nezmínil). Oba také pracovali s hybridy rostlin, ale nejen s hrachem, a objevili tytéž zákonitosti dědičnosti. De Vries nazval jednotky dědičnosti **pangeny**. Tradičně se, že De Vries o Mendelovi věděl, ale nechal si to pro sebe. Když se o Mendelovi dověděl i Correns, obvinil de Vries, že si Mendela přivlastnil, aniž by to přiznal, a tak de Vries ve své další práci již Mendela citoval. De Vries ale šel dál než **Mendel a vyřešil další závažný problém Darwinovy teorie:**

1.3. Mutace a neodarwinismus (slajdy 5-6)

I když už byl vyřešen mechanismus dědičnosti, stále přetrvával problém nebo otázka, že i když se varianty nemísí, je jich konečný počet, který je už předem (stvořením?) dán nebo mohou vznikat úplně nové? Jak vlastně vznikly první varianty genů (alel, pangenu, forem) a kde se berou nové?

Jak se generuje prvotní variabilita? Nebo jsou nové varianty pouze důsledkem kombinací již existujícího (stvořeného?) počtu (pan)genů/alel?

De Vries nahlédl odpověď, když vysel desetitisíce semen divoce rostoucích invazivních pupalek *Oenothera lamarckiana* (Onagraceae) v experimentální zahradě. Postupně se mu v potomstvu objevilo několik set nových dosud neexistujících variant, rostlin s obrovskými listy, chlupatými stonky, různě skvrnitými listy a květy nebo neobvykle tvarovanými květy. Nazval je „mutanty“. **Navíc tito jasně odlišitelní mutanti často nebyli schopni křížit se s normálními rostlinami, takže je de Vries prohlásil za nové druhy (např. velkolistá forma, kterou nazval *Oenothera gigas* - později se ukázalo, že jde o tetraploida s $2n=28$). A přišel s mutační teorií vzniku druhů, kdy tvrdil, že druhy mohou vznikat spontánně v důsledku velkých mutací bez potřeby přirozeného výběru a geografické izolace.**

Corrensovi, de Vriesovi a dalším navíc **ty mutované znaky často segregovaly v Mendelových poměrech, takže bylo zřejmé, že mutace jsou stejné povahy jako Mendelovy vlohy a jsou dědičné.** V té době byl hodně populární rentgen, který v roce 1895 představil německý fyzik **Wilhelm Röntgen** (roku 1901 za to dostal Nobelovu cenu za fyziku), a ozařovalo se kde co. Postupně se zjistilo, že nejen rentgenové paprsky, ale vysokoenergetické záření obecně (taky gamma apod.) znatelně zvyšují frekvenci mutací. Ve 20. letech 20. století pak **Lewis Stadler (1896-1954)** na ječmeni a **Hermann Muller (1890-1967)** na octomilce ukázali, že frekvence mutací je lineárně závislá na dávce záření. Ovšem všimli si, že když se daty proloží křivka, tak při nulové dávce záření je stále nějaká frekvence mutací. Navíc samotná přirozená radiace nedokáže vysvětlit frekvenci spontánních mutací, protože ta je vyšší než by se na základě samotné dávky přirozeného záření čekalo. Z toho vyplynulo, že **vysokoenergetické záření (i to přirozené) sice indukuje mutace, ale spontánní mutace vznikají i nezávisle na záření.** S objevem mutací bylo zřejmé, že:

-> mutace generují variabilitu -> rozdílné schopnosti přežít a plodit potomstvo -> výhodné varianty/alely/geny se dědí prostřednictvím pohlavních buněk => evoluce přirozeným výběrem (natural selection), přežitím nejzdatnějších (survival of the fittest)

Zároveň bylo zjevné, že vlohy, které se dědí z generace na generaci, nejsou neměnné a, ať už je jejich podstata jakákoli, občas vznikne odchylka, které nikdy předtím neexistovala. Poznáním, že vlohy existují ve více variantách, které vznikají mutacemi, došlo ke změně pohledu na evoluci. Nejde vlastně o soutěž různě se lišících jedinců, kteří své odchylky předávají na potomstvo, jak to tvrdil klasický Darwinismus, nýbrž o soutěž mezi alelami v populaci, protože různí jedinci sdílejí tytéž vlohy.

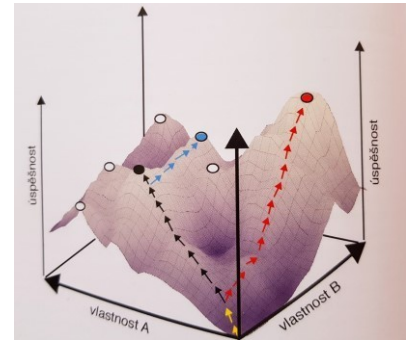
-> V populaci jde především o změny ve frekvenci vloh => populační genetika => neodarwinismus. Konkuruje si pouze vlohy/alely, které se mohou nahrazovat. Souboru vzájemně se nahrazujících alel říkáme gen. Geny lze prostorově identifikovat na chromozomech (lokusy).

1.4. Genocentrická revoluce, genetický drift a adaptivní krajina (slajd 7)

Soustředění se na osudy alel vedlo v 60. letech 20. století ke „genocentrické“ revoluci v evoluční biologii. Začal s tím **George Williams** (1926-2010) v roce 1966 ve své knize *Adaptation and Natural Selection*, významně přispěly práce **Williamam Hamiltona** (1936-2000) o evoluci altruismu nebo **John-Maynard Smith** (1920-2004) a završil a do širokého povědomí prosadil **Richard Dawkins** (*1941) v roce 1976 v knize *Sobecký gen*.

Proponenti přišli s tím, že objektem přirozeného výběru skutečně není jedinec, ani zárodečná plazma, ani genom, ani chromozom, protože nic z toho nepřetrvává. Jedinec

zaniká smrtí, jeho tělo a veškeré znaky taky, protože ty ve vajíčku ani spermii ani zygotě nejsou a musejí se během ontogeneze vybudovat znovu. Genom je rozbit segregací chromozomů a chromozomy jsou rozbité rekombinací (crossing-overem) alel. To, co přetrvává a to, co je předmětem přirozeného výběru, jsou alely (geny). Právě alely jsou nesmrtelné replikátory. Ty alely, které podmiňují vlastnosti, jež jejich nositelům umožní efektivně šířit a množit dané alely z generace na generaci budou přetrvávat, ostatní budou mizet.



Selekce ale není jediným mechanismem, který rozhoduje o osudu alel v populaci. Už staří neodarwinisté věděli, že selekce nepůsobí vždy, ale že někdy prostě rozhodne náhoda, tzv. **genetický drift**. Ale až japonský populační genetik **Motoo Kimura** (1924-1994) ukázal, že genetický drift jsou náhodné procesy, které ovlivňují osud alel bez ohledu na to, zda daná alela má nějaký (negativní či pozitivní) vliv na **fitness** nebo nemá vliv žádný, a že genetický drift prostě působí vždy a všude. Vliv genetického driftu závisí pouze na velikosti populace. Ovšem (generační) doba, která uplyne, než se nějaká alela genetickým driftem zafixuje nebo vymizí, **závisí na velikosti populace (resp. efektivní velikosti populace – např. gynodioecie u Cirsii)**, a pravděpodobnost, že se daná alela fixuje, je dána její počáteční frekvencí v populaci (příklady různě velké šachovnice). Kimura zároveň přišel s tím, a je to podpořeno daty ze sekvenování celých genomů, že většina mutací je nejspíš neutrálních nebo velmi mírně škodlivých. Genetický drift tedy ovlivňuje genové/alelické složení populace, ale na rozdíl od přirozeného výběru to činí výhradně náhodně, takže nedokáže vytvářet adaptace! S napsaným výše to znamená, že neutrální evoluce, kde některé změny a odchylky vlastně nic neznamenají, protože nejsou adaptivní, hraje pravděpodobně větší roli, než jsme si kdysi mysleli.

Ale existuje jeden důležitý vliv driftu. V dostatečně malých populacích může tedy drift zafixovat i mutace, které by ve větších populacích byly škodlivé a selekčně odstraněny. Tato schopnost driftu by řešila problém překonávání údolí v adaptivní krajině (OBR., model, s nímž přišel **Sewall Wright** (1889-1988)), kde je selekcí daná selekce povinnost šplhat po adaptivním vrcholu a neschopnost překonat údolí k jinému vrcholu, i kdyby byl vyšší. Drift to náhodně a nesystematicky občas zařídí.

1.5. Výjimečnost rostlin z hlediska evoluční biologie (slajd 8)

Genocentrická revoluce se v principu připomíná to, co téměř o devadesát let dříve navrhl August Weismann na základě stříhání myších ocásků, totiž to, že *evoluci bychom mohli chápat jako vertikální přenos zárodečné plazmy z jedné generace na druhou*. **(NAKRESLIT) Weismannova bariéra**, tedy oddělení zárodečné a somatické buněčné linie, vyvracela Lamarckovu dědičnost získaných vlastností. Ovšem Weismannova bariéra funguje pouze u živočichů. U rostlin dochází k tvorbě pohlavních buněk ze somatických meristematických pletiv, které po různě dlouhém vegetativním období života rostliny dají vznik generativním orgánům, takže u rostlin se mohou mutace získané během života přenášet na potomstvo. Podobně je to tomu u některých bazálních živočišných linií (živočišné houby nebo u žahavců, kteří mají pluripotentní buňky, jež mohou dát vznik jako somatickým tak zárodečným liniím).

Literatura:

Charles Darwin - Cesta kolem světa

Charles Darwin - O vzniku druhů přírodním výběrem

Siddhartha Mukherjee - Gen: O dědičnosti v našich osudech

Richard Dawkins – Sobecký gen

A. H. Sturtevant – A History of Genetics

Zrzavý a kol. – Jak se dělá evoluce: Labyrintem evoluční biologie

2. KONCEPT DRUHU

2.1. Co je to druh?

Když se řekne „druh“, tak si asi většina z nás představí jakési skupiny jedinců (či populací), které mají nějakou společnou historii a mají toho spolu více společného než jiné takové skupiny vyskytující se v přírodě. Ale už tato představa s sebou nese určité potíže. Je potřeba mít stále na paměti, že jedinci přece hynou a to, co přetrvává, jsou alely (viz **kap. 1.4.**). Jak ale poznáme, že nějaké soubory alel mají nějakou společnou evoluci?

2.1.1. Morfologický koncept druhu (morfospecies)

Karl Linné (1707-1778), který položil základy binomické nomenklatury druhů, popsal mnoho rostlinných a živočišných druhů na základě morfologické podobnosti jejich jedinců (**morfospecies, morfologický koncept druhu**). Z pohledu alel, o nichž Linné samozřejmě neměl nejmenší tušení, bychom morfospecies mohli chápat jako soubor alel, jejichž vzájemné kombinace dávají vznik morfologicky podobným jedincům. Morfologický koncept druhu ale nemá univerzální platnost, protože například podobné selekční tlaky mohou vést k podobné morfologii u jedinců i zcela nepříbuzných druhů (procesem tzv. **konvergentní evoluce**).

Např. u kosmopolitního druhu mechu *Grimmia laevigata* (Grimmiaceae), který vykazuje unimorfni morfologii napříč svým areálem, se zjistilo, že v Kalifornii nejde o jeden, ale nejméně o dva (kryptické) druhy, které se geneticky jasně liší (Fernandez et al., 2006). Podobně byl na dva druhy rozdělen druh *Tolmiea menziesii* (Saxifragaceae), který rostl podél západního pobřeží Spojených států, když se zjistilo, že severní populace jsou (auto)tetraploidní s 28 chromozomy, zatímco populace jižní části areálu jsou diploidní se 14 chromozomy. Navzdory morfologické uniformitě zde byly i rozdílné ekologickými nároky, kdy tetraploidi lépe snášeli větší úhrny srážek, a zejména silná reprodukční bariéra, jelikož kříženci diploidů a tetraploidů téměř netvořili semena (Visger et al., 2016). Tetraploidům bylo ponecháno jméno *Tolmiea menziesii*, diploidi byli popsáni jako nový druh *T. diplomenziesii*.

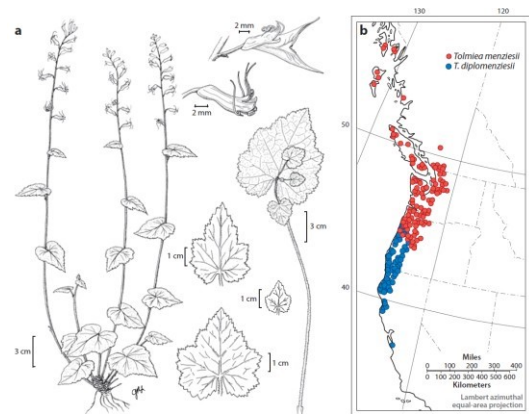


Figure 9
Autopolyploid speciation in *Tolmiea*, showing (a) the recently described *Tolmiea diplomenziesii* (83) and (b) the allopatric distributions of *T. menziesii* ($2n = 28$; red circles) and *T. diplomenziesii* ($2n = 14$; blue circles). Modified from Reference 83.

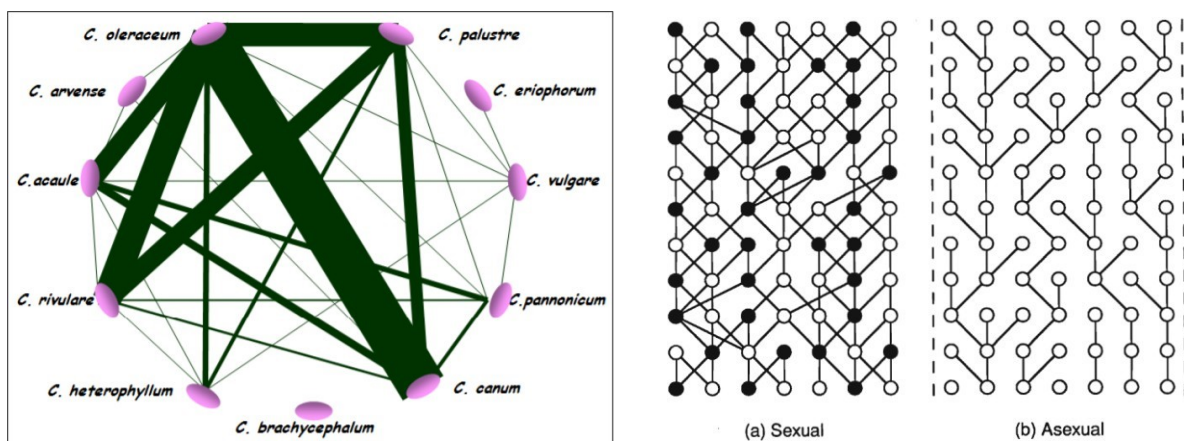
Kryptické druhy se ale morfologicky lišit mohou, jenom ty rozdíly nemusejí být výrazné a nikoho je předtím nenapadlo hledat. Např. nově popsáný diploidní ($2n=34$) druh *Cirsium greimlerinii* (Asteraceae) má tmavší barvu úborů než tetraploidní *C. waldsteinii*, s nímž byl dříve sloučen. Navíc se oba druhy

liší i areály výskytu a geneticky (Bureš et al., 2018). Na druhou stranu, ani jasná morfologická odlišnost nemusí znamenat, že se jedná o různé druhy. Krásným ilustrativním příkladem je lakušník *Batrachium baudotii* (Ranunculaceae), který může růst jak přímo v řečišti tak i na břehu a podle toho se také výrazně liší jeho morfologie (Prančl 2015).



2.1.2. Biologický koncept druhu

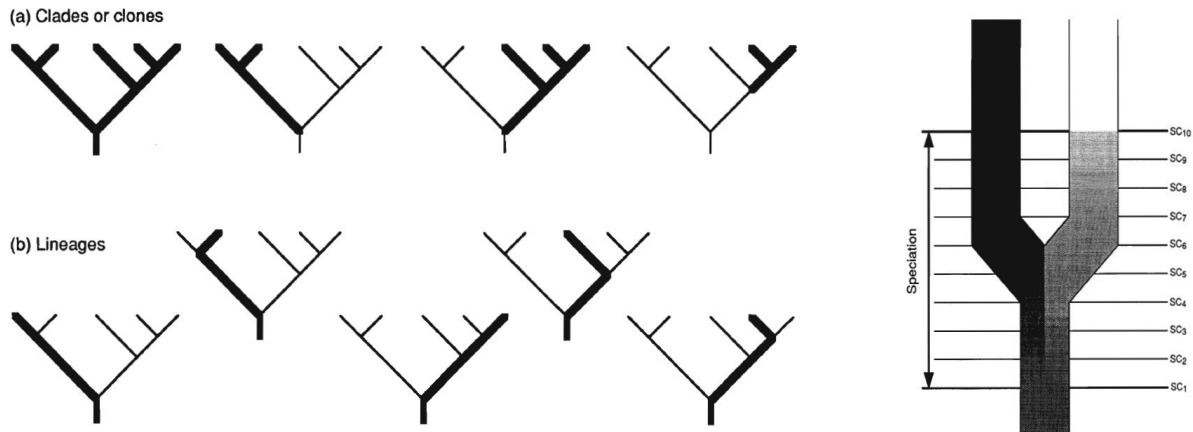
V roce 1942 definoval americký evoluční biolog **Ernst Mayr** (1904-2005) druh jako skupiny vzájemně se křížících přírodních populací, které jsou reprodukčně odděleny od jiných takových skupin (biologický koncept druhu). Ovšem ani tento Mayrův koncept není univerzální. Například různé druhy se mezi sebou kříží i za tvorby plodného potomstva. Taková mezidruhá hybridizace není zejména u rostlin vůbec vzácná (např. právě rod *Cirsium*) a dokonce může vést jak k zániku existujících druhů, tak ke vzniku druhů nových (např. rod *Helianthus*). Biologický koncept druhu také nelze aplikovat na nepohlavně se množící (asexuální) organismy. Přesto taxonomové popsali stovky asexuálních druhů (např. rody *Pilosella*, *Sorbus*, *Taraxacum*), které vykazují jakési podobné vlastnosti i ekologii, přestože si nevyměňují alely.



2.1.3. Řada dalších konceptů aneb všichni koukají na jinou část téhož slona

Během posledních desetiletí se objevily desítky dalších pojetí druhů. Uvedme například fylogenetický koncept, ekologický koncept, evoluční koncept, kohezni koncept, koncept genotypového shluku a řada dalších (de Queiroz 1998). Podstatné je, že spíše než o koncepty jde většinou pouze o různá kritéria vymezující, jak poznat druh. Uvědomíme-li si, že speciace (vznik druhu) je proces, který trvá

nějakou dobu a probíhá za nějakých podmínek, které se mohou i měnit, pak snadno nahlédneme, že většina konceptů druhů považuje za hotový druh nějakou jinou fází speciálního procesu. Všechny definice druhu vlastně buď explicitně, nebo implicitně považují druh za segment evoluční linie na úrovni populací (de Queiroz 1998).



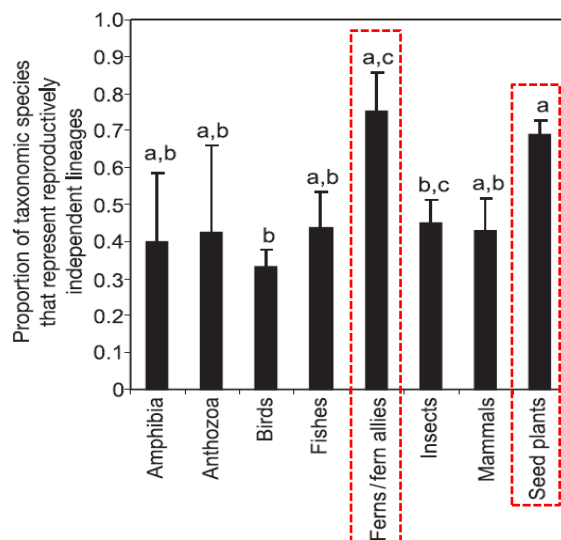
2.1.4. General lineage species concept

Druh lze tedy chápat jako populaci či populace tvořící segment evoluční linie, který vykazuje nějaké společné vlastnosti/znaky, má nějaký areál, nějakou ekologii (čili také nějaké adaptace) a dříve nebo později je druh oddělen od ostatních druhů reprodukčně izolační bariérou, která ale nutně nemusí být nepropustná. (*Jak pak druhy vymezovat, na základě jakých znaků s využitím jakých metod bude podrobněji probírat Petr Šmarda v taxonomické části kurzu.*)

2.2. Odpovídají taxonomicky vymezené druhy reálně existujícím reprodukčně odděleným entitám?

Tuhle otázku si položili Riesberg et al. (2006) a pokusili se na ni odpovědět. Vzali si přes 400 rodů rostlin a živočichů a nejdříve se ptali, zda počty taxonomicky vymezených druhů v těchto rodech odpovídají počtům morfologicky odlišitelných shluků získaných na základě statistických analýz. Ukázalo se, že jen zhruba z poloviny a že to je většinou tím, že taxonomové na základě morfologie vymezují více druhů, než je skutečně

existujících morfologicky oddělených entit. Pak se podívali, zda tyto morfologické shluky v rámci rodů jsou také reprodukčně izolované entity, tedy jestli to, co vypadá jako druhy, jsou skutečně druhy. K tomu využili tzv. crossability index (CI; McDade & Lundberg 1982). CI vyjadřuje poměr úspěšných křížení mezi druhy a uvnitř druhu, kde je mírou "úspěšnosti" např. produkce semen, životaschopného potomstva, klíčivost semen apod. či kombinace těchto měr. $CI=0$ pak odráží kompletní interspecifickou sterilitu, $CI=1$ kompletní interspecifickou fertilitu ($CI>1$ může ukazovat na existenci kryptických



druhů). Jako hodnotu, kdy už jde o oddělené druhy, stanovili hodnotu $CI=0.8$. Ukázalo se, že v závislosti na skupině (semenné rostliny, kapradiny, práci, hmyz atd.) pouze 35-75% taxonomicky vymezených druhů odpovídá reprodukčně odděleným liniím. Lze tedy říci, že taxonomicky vymezené druhy odpovídají skutečným evolučním liniím pouze z části.

Literatura:

Blizňáková (2010) Rozšíření druhů rodu *Cirsium* v České republice srovnávací studie. Diplomová práce

Bureš et al. (2018) *Cirsium greimleri*: a new species of thistle endemic to the Eastern Alps and Dinarides. *Preslia* 90: 105-134.

de Queiroz (1998) The General Lineage Concept of Species, Species Criteria, and the Process of Speciation, In: D. J. Howard & S. H. Berlocher (eds.), *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford University Press. pp. 57-75

Fernandez et al. (2006) Cryptic species within the cosmopolitan desiccation-tolerant moss *Grimmia laevigata*. *PNAS* 103: 637-642.

McDade & Lundberg (1982) A New Tabular and Diagrammatic Method for Displaying Artificial Hybridization Data. *Syst Bot* 7: 13-25.

Prančíl (2015) Lakušníky – vykladní skříň evoluce skrytá v našich vodách. *Živa* 2015(1): 12-15.

Riesberg et al. (2006) The nature of plant species. *Nature* 440: 524–527.

Visger et al. (2016) Niche divergence between diploid and autotetraploid *Tolmiea*. *Am J Bot* 103: 1396-1406.

Zachos (2016) *Species Concepts in Biology*. Springer.

3. REPRODUKČNÍ BARIÉRY

3.1.

- 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)
 - Lokální adaptace přibřežních populací, které nejsou u vnitrozemských populací, zde vytvářejí reprodukční bariéru, protože vnitrozemští jedinci špatně prospívají na pobřeží. Přestože tu genový

tok je, protože vznikají i hybridy, lokální adaptace je dostatečná k tomu, aby udržela bariéru.

- 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, chromosomální 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

- Škála – lokální adaptace (jedinec druhu má nižší fitness v habitatu druhu B, takže se třeba ani nedožije reprodukce), interakce pyl-pestík (reprodukce se dožil a/nebo jeho pyl dolétl na bliznu druhu B, ale nefunguje to), reinforcement (funguje to, potomstvo vzniká, ale má nižší fitness).
- 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 pestíku
 - Interakce pylu a pestíku 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

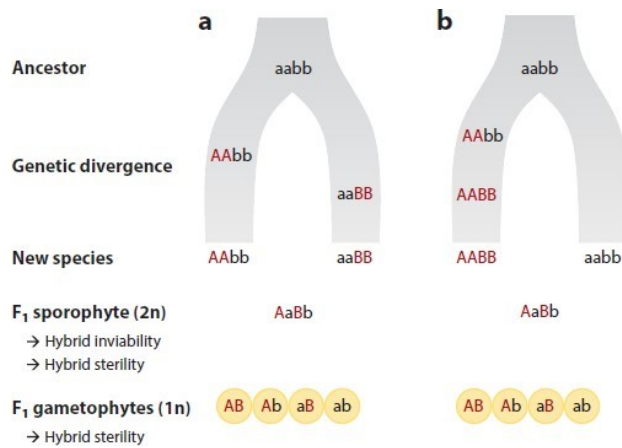
- *Anthoxanthum odoratum* – různá doba kvetení, těžké kovy vs louka
- *Chamerion* – polyploid X diploid

3.2. Postzygotické reprodukční bariéry

Postzygotické reprodukční bariéry se většinou projevují na úrovni hybridního jedince, který vznikl mezipopulačním křížením uvnitř druhu či mezi druhy, tím, že je takový hybrid neživotaschopný nebo sterilní. Tento takzvaný „hybrid breakdown“ je patrně způsoben dvěma či více rozdílnými mutacemi, které se ve dvou různých druzích či populacích vyvinuly nezávisle, a když se setkají v hybridním jedinci, jejich vzájemná interakce snižuje jeho fitness (tzv.

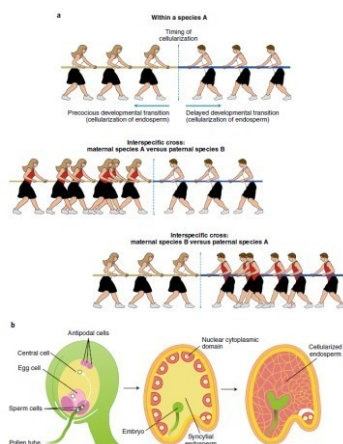
Dobzhansky-Muller model/inkompatibility, někdy též **Bateson–**

Dobzhansky–Muller model/inkompatibility). Tyto mutace nemusejí být uvnitř vlastních populací nebo druhů škodlivé, mohou být neutrální či dokonce adaptivní, ale jejich spojení v hybridním jedinci vede k potížím. Podle toho, zda jsou nekompatibilní alely dominantní nebo recesivní, projevuje se efekt u hybridů v F₁, F₂ či B₁ apod. generaci. V principu jde o narušení koadaptovaných/sehraných týmů, kdy se v hybridovi potkávají hráči, kteří spolu nikdy nehráli, což vede k oslabení týmu nebo jeho úplnému rozkladu. Může jít o nekompatibilitu alel jednoho, dvou či více lokusů, případně celých chromozomů či jejich částí apod. Může jít také o duplikované geny, kde ale v každé populaci či druhu ztratil svou funkci jiný z duplikací vzniklých paralogů. V hybridovi pak kolečka správně nezapadají do sebe a stroj nefunguje. Ale nemusí jít pouze o spolupracující geny/lokusy, může jít tak o geny/lokusy, které jsou v evolučních závodech ve zbrojení. Jeden způsobuje potíže a druhý tyto negativní důsledky eliminuje nebo jim brání. Ale když se v hybridovi setkají potížiště a obránce, kteří se nikdy neviděli, nebude to fungovat. Příkladem může být nekompatibilita jaderných a cytoplazmatických genů způsobující samčí sterilitu.



3.2.1. Jaderné (nukleární) genové inkompability na úrovni semen

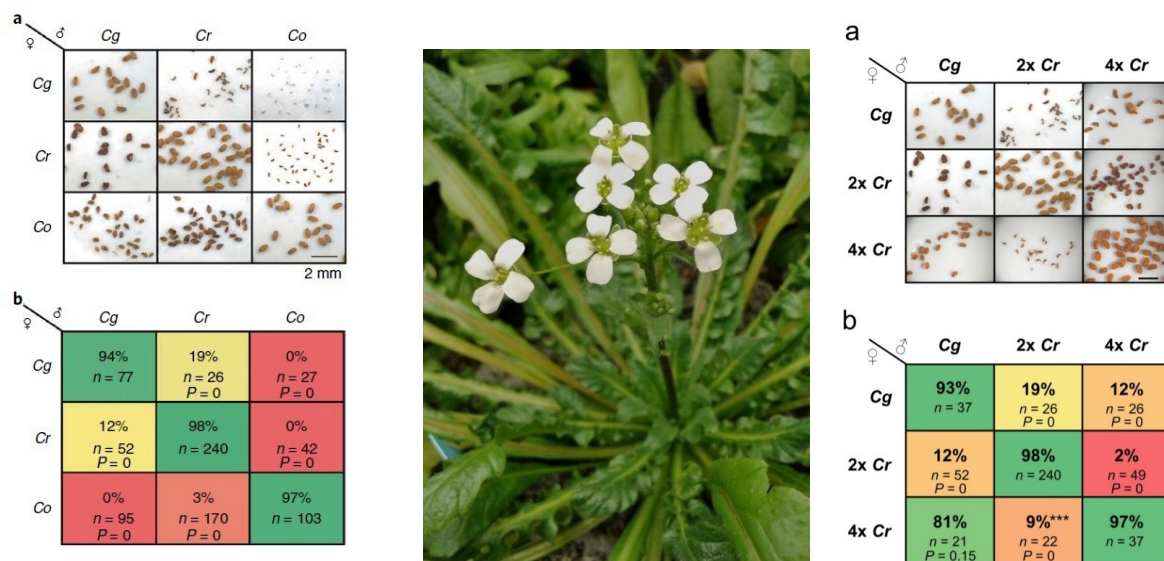
K potížím může docházet už při vývoji F₁ semen, kdy rodičovský konflikt, který je u každé rodičovské populace (nebo druhu) vyřešen jinak, způsobí v hybridním semeni defekty ve vývoji endospermu a



embrya. Vývoj endospermu, který má za normálních okolností ze 2/3 mateřský a z 1/3 otcovský genotyp, je řízen maternálními (mateřskými) i paternálními (otcovskými) geny a jejich množstvím a/nebo úrovní jejich exprese. V rodičovském konfliktu, který probíhá u outcrosserů, se otcové „snaží“ o endosperm s co nejvíce živinami pro embryo prostřednictvím paternální exprimovaných genů (PEG). Matka se neopak snaží růst endospermu držet na uzdě prostřednictvím maternálně exprimovaných genů (MEG) (Fishman & Sweigart 2018). Úroveň exprese je dána epigeneticky, tzv. imprintingem (různé modifikace DNA nebo histonových proteinů, které ovlivňují přístup transkripčních faktorů ke genu a tím i úroveň exprese). Je-li úroveň exprese MEG a PEG genů vyvážena, což u

vnitropopulačních nebo vnitrodruhových křížení většinou platí, endosperm se vyvíjí normálně. Ovšem tato rovnováha může být vychýlena v důsledku meziplodních nebo mezidruhových (i mezi populačních) křížení. Pokud pak převažuje exprese mateřských genů, celularizuje (přestane růst) endosperm příliš brzy, pokud převažují geny otcovské, přestane růst (celularizuje) příliš pozdě. V obou případech pak dochází k aborci embrya (Kinoshita 2018; Fishman & Sweigart 2018).

Lafon-Placette et al. (2018) provedli vzájemná reciproční křížení mezi třemi diploidními ($2n=16$) druhy kokošek (*Capsella*, Brassicaceae): *Capsella grandiflora*, *C. rubella* a *C. orientalis*. U všech mezidruhových křížení se ukázala vysoká aborce semen. U mezidruhových křížení s Cg se endosperm vyvíjel příliš rychle, naopak nejpomaleji se vyvíjel u všech mezidruhových křížení s Co, takže dávka mateřský a otcovských genů (tzv. efektivní stupeň ploidie) byla v pořadí $Cg > Cr > Co$. Autory napadlo, že pokud je tam takhle sestupná dávka genů, možná by polyploidizace „nízkodávkového“ druhu a jeho křížení s Cg mohlo dát životaschopná semena. A skutečně, na rozdíl od diploida, syntetický tetraploid Cr dával při křížení s Cg většinou vialbilní semena. To znamená, že reprodukční bariéra mezi Cg a Cr je na úrovni semen spíše kvantitativního než kvalitativního charakteru (Lafon-Placette et al. 2018).



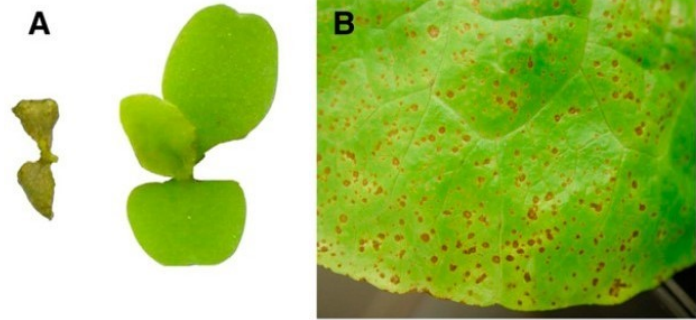
Za různými mírami exprese MEG a PEG zde stojí transpozony, které jsou se u těchto analyzovaných druhů kokošek v blízkosti těchto genů a metylace těchto transpozonů tak ovlivňuje i expresi MEG a PEG (Lafon-Placette et al. 2018). Imprintované geny se často pojí s inzercemi transpozonů. Navíc obligátní outcrosseři (např. Cg) mají obvykle víc transpozonů než obligátní selfeři (např. Cr a Co). Nedávné studie ukazují, že narušení imprintingu MEG a PEG vede k embryo-endospermové letalitě také u meziplodních a mezidruhových křížení u *Arabidopsis* (Brassicaceae), *Solanum* (Solanaceae) či *Mimulus* (Phrymaceae).

3.2.2. Genové inkompability na úrovni hybridních semenáčků či dospělých rostlin

3.2.2.1. Nekróza hybridů v důsledku přehnané imunitní reakce na patogeny

Nekompatibilita rodičovských genů se v hybridním potomkovi může projevit až na úrovni semenáčku nebo dospělé rostliny jako důsledek tzv. nekrózy hybrida (hybrid necrosis). Hybridní jedinec má v takovém případě sníženou fitness nebo umírá kvůli nekróze pletiv, která je způsobená jeho přehnanou imunitní reakcí (Bombliés 2010). Tato přehnaná imunitní reakce je důsledkem nekompatibility genů, které stojí za rezistencí vůči patogenům. Reakce na patogeny se řeší programovanou buněčnou smrtí postiženého pletiva, aby se zabránilo šíření patogena. Imunitní geny se většinou vyvíjejí velice rychle, protože patogeny jsou všudypřítomné a je potřeba se jim neustále

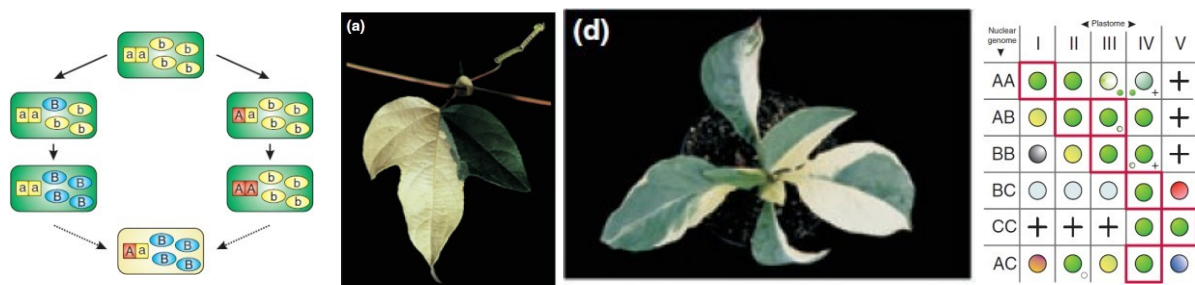
bránit. Jednotlivé geny účastníci se imunitní reakce jsou uvnitř druhů nebo populací proto obvykle dobře sešrané. Ale v hybridovi se setkávají imunitní geny, které spolu nefungují dobře, což často vyústí v přehnanou imunitní odpověď a rozsáhlou nektrózu. Např. mezidruhový hybrid salátů *Lactuca sativa* a *Lactuca saligna* (Asteraceae) vykazoval výraznou nektrózu v reakci na plísňového patogena *Bremia lactucae*



buď už na úrovni semenáčků (Obr XXX A vlevo, vpravo pak nehybridní wild type) nebo šestitýdenní rostliny (Obr XXX B) (Jeuken et al. 2009). Zároveň byla míra odpovědi závislá na teplotě, od úplné letality, přes zvýšenou nektrózu až po rezistentci vůči patogenu. Jeden z účastníků se genů byl gen Rin4, který se účastní přehnané imunitní reakci vůči *Pseudomonas syringae* u hybridů *Arabidopsis* (Jeuken et al. 2009).

3.2.2.2. Snížená fitness hybrida v důsledku nekompatibility jaderných a chloroplastových genů (Cytonukleární chloróza)

Hybridní rostliny mohou mít sníženou fitness také v důsledku jaderně-cytoplazmatických nekompatibility, kdy spolu dobře nefungují jaderné a mitochondriální geny často za vzniku samčí sterility hybrida (viz níže) anebo jaderné a chloroplastové geny, což pak může vést ke ztrátě chlorofylu a omezené fotosyntéze. Tohle se dobře studuje na modelech, které přenášejí chloroplasty



biparentálně, jako jsou třeba *Passiflora* (Passifloraceae) nebo *Oenothera* (Onagraceae). F1 hybrid F1 *Passiflora menispermifolia* X *P. oerstedii* vykazuje na listech mozaiku jaderně plastidové inkompatibilitity (Obr XXX a), přičemž nekompatibilní plastid pochází z druhu *P. menispermifolia* (Greiner et al. 2011). Intenzivně prostudovanou skupinou je subsekcce *Euoenothera* z rodu *Oenothera*, kde existují tři genomy (A, B, C), které se v různých druzích kombinují (např. AA, AB, BC atd.), pět geneticky odlišných chloroplastových genomů (I-V). V přírodě existuje pouze sedm kombinací genomů a chloroplastů (na obrázku ohraničených červeně), které jsou zároveň normální a životaschopné, protože mají normálně zelené listy. Experimentálním křížením bylo dosaženo všech možných 35 kombinací, přičemž nově byly zjištěny ještě 4 další normální a ostatní byly buď zcela letální (např. CC/I, CC/II, AB/V) nebo nějakým způsobem poškozené (např. AB/I či BC/III). Příkladem poškození je kříženec *Oenothera grandiflora* x *Oe. elata* s genotypem BB-III / I (Obr XXX d). *Oenothera grandiflora* má za normálních okolností chloroplast III, *Oe. elata* chloroplast I (Greiner et al. 2011).

3.2.2.3. Inkompabilita v důsledku umlčení různých paralogů

Pokud dojde v ancestrální populaci (druhu) ke genové duplikaci a v jedné dceřiné populaci (druhu) pak dojde k umlčení jedné kopie, zatímco v druhé dceřiné populaci (druhu) k umlčení druhé kopie, můžou se v hybridovi potkat dvě umlčené kopie, což snižuje fitness nebo má letální účinky v závislosti na funkci dotčeného genu. Toto se může uplatňovat na různých ontogenetických úrovních.

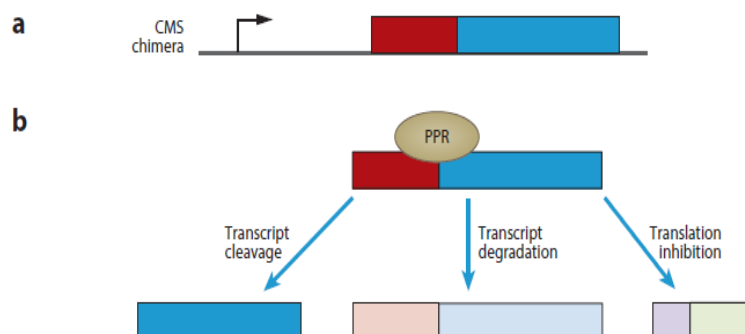
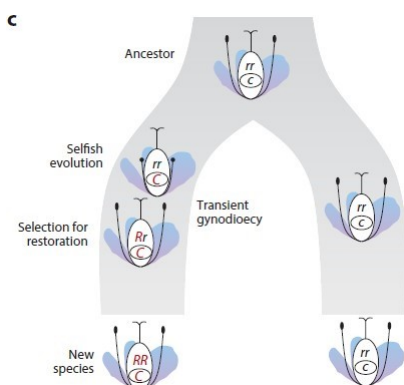
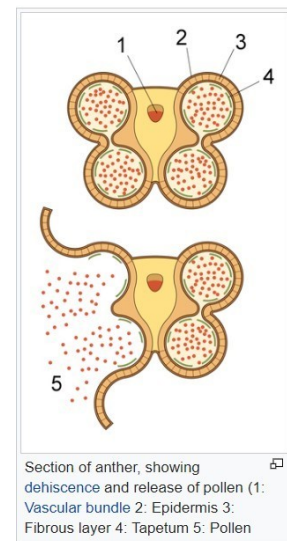
3.2.3. Snižovaná fertilita nebo sterilita hybridů

3.2.3.1. Zabijáci gamet (killer systems)

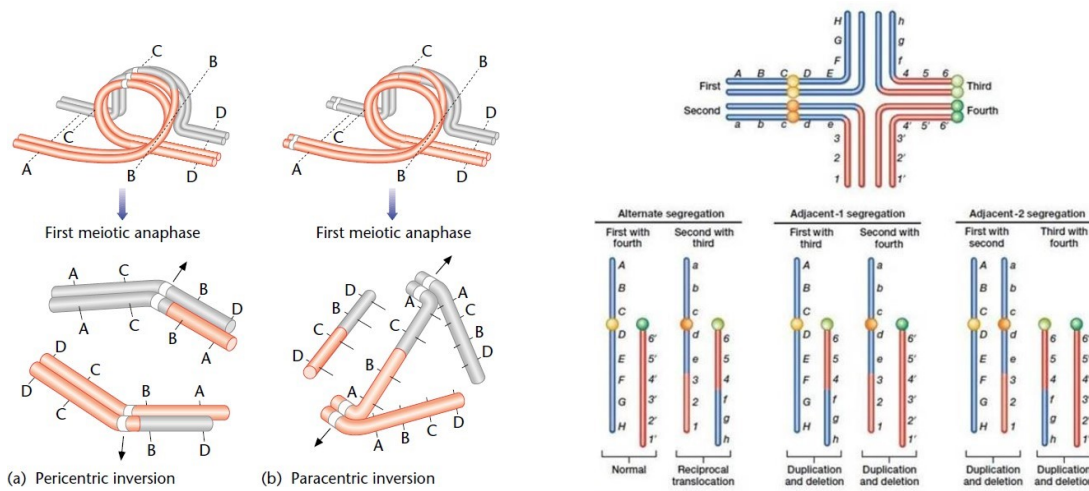
Killer systém v rýži (*Oryza sativa* ssp. *japonica* vs *O. sativa* ssp. *indica*) – hybridy vzniklé křížením poddruhů mají sníženou fertilitu, protože dochází k aborci vajíček v důsledku znovuaktivovaného killer systému (DOPSAT).

3.2.3.2. Cytoplasmatická samčí sterilita (CMS) hybridů

CMS Vyskytuje se asi u 6-7% druhů krytosemenných rostlin. CMS se fenotypově projevuje neschopností tyčinek produkovat pyl. Jelikož eliminuje produkci pylu, aniž by ovlivnila produkci semen, využívá se CMS ve šlechtitelství k vynucení outcrossingu. Geneticky je CMS většinou důsledkem strukturní přestavby mitochondriálního genomu, které vedou k chimérickým transmembránovým genům účastnících se procesu dýchání, které jsou nově složeny s původního genu (např. *atp6*, *cox1* atd.) a přilepeného kusu jiné kódující sekvence (Fishman a Sweigart 2018). Takto narušený dýchací systém pak nedokáže dostatečně zásobovat energií energeticky náročné buňky tapeta, které jsou nezbytné pro vývoj pylu. Proč se dysfunkce projevuje právě a jenom tady, je zatím nejasné. Hermafroditi se tak funkčně mění v samice, které nemusejí investovat energii do produkce pylu, a to, co ušetří mohou investovat do produkce semen. Gen pro CMS se tak bude rychle šířit populací. Jenomže když bude v populaci příliš mnoho samic, bude nedostatek pylu, takže jakákoli mutace, která by CMS zvrátila bude pozitivně selektována. To se děje v jádře, kde vzniká tzv. jaderný restorer (nuclear restorer), který potlačí CMS a obnoví samčí funkci. Velmi často jde proteiny z rodiny Pentatricopeptide repeat (PPR), které jsou ve skupinách uspořádány tandemově za sebou, a modifikují RNA-transkripty z mitochondrií. Jelikož jsou CMS a PPR restorery druhově (nebo i populačně) specifické, může se v hybridovi CMS opět projevit, způsobit samčí sterilitu a tím snížit jeho fitness. (DOPLNIT PŘÍKLADY)



3.2.4. Chromozomální přestavby



Literatura

Bomblies K. (2010) Doomed lovers: mechanisms of isolation and incompatibility in plants. *Annu Rev Plant Biol* **61**: 109-124.

Fishman L, Sweigart AL. (2018) When Two Rights Make a Wrong: The Evolutionary Genetics of Plant Hybrid Incompatibilities. *Annu Rev Plant Biol* **69**: 707-731.

Greiner et al. (2011) The role of plastids in plant speciation. *Molecular Ecology* **20**: 671–691.

Jeuken et al. (2009) Rin4 causes hybrid necrosis and race-specific resistance in an interspecific lettuce hybrid. *Plant Cell* **21**: 3368-3378.

Kinoshita T. (2018) A parental tug-of-war. *Nat Plants* **4**: 329-330.

Lafon-Placette et al. (2018) Paternally expressed imprinted genes associate with hybridization barriers in *Capsella*. *Nat Plants* **4**: 352-357.

4. HOMOPLOIDNÍ A POLYPLOIDNÍ HYBRIDOGENNÍ 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, fertilní a reprodukčně izolovaný druh, aniž by došlo ke změně ploidie, resp. počtu chromozomových sádek (oba rodiče $2n$, hybrid $2n$)
 - Polyploidní speciací vzniká stabilní, fertilní a reprodukčně izolovaný druh a současně dochází součtu chromozomů/součtu genomů rodičovských druhů
 - Allopolyploidie, autopolyploidie

Slide 02 – Jak poznat homoploidní hybridogenní druh

- Homoploidní HS – polyploidia 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)
 - 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 (zcela) 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.
 - Zároveň je potřeba zabránit BDM inkompatibility nebo je nějak vyřešit – příkladem vyřešené BDM1 je *Aegilops tauschii*, který má genom D z komplexu *Triticum/Aegilops* (genomy A, B, D). Ukázalo se, že genom D kdysi vznikl homoploidní hybridizací z genomů A a B, chloroplastový genom ukazuje, že genom A byl mateřský. Problém s cytonukleárním konfliktem byl vyřešen tak, že se v jádře genomu D výrazně převládají geny cytonukleárních komplexů rodiče A, který byl zároveň matkou a tedy poskytl chloroplasty (**Li et al. 2018**). Tyto jaderné a chloroplastové geny spolu totiž dobře fungují, takže selekce zřejmě podržela tu kompatibilitu.

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 potkávají 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 divergence 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.
 - **=> v důsledku hybridizace mohou vzniknout okamžitě i opakovaně vznikat různé kombinace již existujících alel (znaků), které umožní obsadit zcela nové niky, což může vést k rapidní speciaci i adaptivní radiaci**
- **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.
 - Pěkný příklad dokázané introgrese je přenos genu (resp. alely genu) *MaMyb2* pro červené květy (tato alela kóduje TF, který spouští expresi genů účastnících se výroby antokyanů). V rámci komplexu *Mimulus aurantiacus* (7 poddruhů) byla tato „červená“ alela přenesena introgresí/hybridizací z červenokvětého už vyhynulého předka *Mimulus aridus* (který je žlutokvětý, protože schopnost syntetizovat antokyanin od té doby ztratil) do poddruhu *Mimulus puniceus* z komplexu *M. aurantiacus*; ostatní druhy z tohoto komplexu mají květy žluté). Autoři (**Stankowski & Streisfeld 2015**) zároveň dokázali, že nešlo o *de novo* mutaci v *M. puniceus* ani incomplete lineage sorting či ancestrální polymorfismus, který by se v *M. puniceus* projevil. Červená barva vedla k silné selekci opylovači, takže ta hybridizací přenesená alela byla jednak adaptivní, ale zároveň zřejmě mohla spustit reprodukční izolaci a tudíž speciaci!
 - Alespoň v případě slunečnic se ukazuje, že při efektivní velikosti populace hybridu 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 – vznik polyplida

- 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 jednoletků)
 - 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, např. *Tragopogon miscellus*), což vede ke vzniku velmi geneticky variabilního polyploidního druhu -> schopnost přizpůsobení
- Mohou osídlivat 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.

Literatura

- Abbott et al. (2010)** Homoploid hybrid speciation in action. *Taxon* **59**: 1375–1386
- Barringer (2007)** Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. *Am J Bot* **94**: 1527-1533.
- Buerkle & Riesberg (2008)** The rate of genome stabilization in homoploid hybrid species. *Evolution* **62**: 266–275.
- Comai (2005)** The advantages and disadvantages of being polyploid. *Nature Reviews* **6**: 837-846.
- Gross & Riesberg (2005)** The Ecological Genetics of Homoploid Hybrid Speciation. *J Hered* **96**: 241–252.
- Hegarty & Hiscock (2005)** Hybrid speciation in plants: new insights from molecular studies. *New Phytol* **165**: 411–423.
- Husband et al. (2013)** The Incidence of Polyploidy in Natural Plant Populations: Major Patterns and Evolutionary Processes. In: *Plant Genome Diversity Vol. 2*, Springer, pp 255-276.
- Li et al. (2018)** Cytonuclear Coevolution following Homoploid Hybrid Speciation in *Aegilops tauschii*. *Mol Biol Evol* **36**: 341–349.
- Nolte & Tautz (2009)** Understanding the onset of hybrid speciation. *Trends in Genetics* **26**: 54–58.
- Otto (2007)** The Evolutionary Consequences of Polyploidy. *Cell* **131**: 452-462.
- Paun et al. (2009)** Hybrid speciation in angiosperms: Parental divergence drives ploidy. *New Phytol* **182**: 507-518.
- Ramsey & Schemske (1998)** Pathways, mechanisms and rates of polyploid formation in flowering plants. *Ann Rev* **29**: 467-501
- Rice et al. (2019)** The global biogeography of polyploid plants. *Nat Ecol Evol* **3**: 265-273.
- Riesberg & Willis (2007)** Plant Speciation. *Science* **317**: 910-914.
- Schumer et al. (2014)** How common is homoploid hybrid speciation. *Evolution* **68**: 1553–1560.
- Soltis & Soltis (2009)** The Role of Hybridization in Plant Speciation. *Ann Rev* **60**: 561-588.
- Wood et al. (2009)** The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *PNAS* **106**: 13875-13879.

5. ROZMNOŽOVACÍ SYSTÉMY ROSTLIN A JEJICH EVOLUČNĚ BIOLOGICKÉ DŮSLEDKY

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)
 - Některé dioecické druhy mají chromozomální určení pohlaví, jak systémy XY, tak WZ (např. v rodech *Silene*, *Rumex*, *Salix*, *Asparagus*, *Ginkgo*...)
- Allogamie (cizosprašnost, outcrossing)
 - Živočichové mají oddělená pohlaví, což je u rostlin spíše vzácnost [dioecie – asi 5-6% ale asi v 40% čeledí, dioecie častější také v dřevinných rodech; případně gynodioecie – necelé 1% druhů v asi 20% čeledí (např. *Silene vulgaris*, *Cirsium*), velmi vzácně androdioecie - např. *Datisca glomerata* (Datiscaceae), *Sagittaria lancifolia* (Alismataceae)]
 - 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), někdy taky late acting SI (LSI)
 - Igic et al. (2008) reportují 100 čeledí angiosperm, kde byla GSI potvrzena u 36 čeledí, SSI u 10 čeledí, zbytek jsou nějaké formy homomorfní nebo heteromorfní SI bez bližší znalosti molekulárního mechanismu
 - GSI rostliny výhradně homomorfní, SSI bývají často heteromorfní (např. heterostylie u *Primula veris*)
 - Heterostylie u prvosenek je podmíněna genem *CYP734A50*, který produkuje enzym, jenž degraduje růstové hormony brassinosteroidy (Huu et al., 2016). U krátkočnělečných forem (=kartáč=S-morph) je *CYP734A50* aktivní, což brzdí růst čnělek. U dlouhočnělečných (=špendlík=L-morph) je neaktivní. Ale vykoupání S-morph v brassinosteroidech dokázalo obnovit růst dlouhých čnělek.
 - Příklady distylie
 - *Linum grandiflorum* (Linaceae), *Villarsia* (Menyanthaceae), *Chlorogalum angustifolium* (Asparagaceae)
 - Příklady tristylie
 - *Lythrum salicaria* (Lythraceae), *Narcissus triandrus* (Amaryllidaceae)
 - 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 krátkých 79% apomiktických semen
- Diverzifikace linií (rozdíl rychlosti speciace a vymírání)
 - Přejít 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 self-kompatibilitě vs self-inkompatibilitě (není to totéž, co selfing vs outcrossing, protože i SC linie mohou být výhradně outcroseři, 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 outbrední 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

Literatura

Barrett (2002) The evolution of plant sexual diversity. *Nature Reviews Genetics* 3: 274-284.

Barringer (2007) Polyploidy and self-fertilization in flowering plants. *Am J Bot* 94: 1527-1533.

Briggs & Walters – Proměnlivost a evoluce rostlin (kniha)

Grossenbacher et al. (2015) Geographic range size is predicted by plant mating system. *Ecology Letters* 18: 706-713.

Huu et al. (2016) Presence versus absence of CYP734A50 underlies the style-length dimorphism in primroses. *eLife* 5:e 17956.

Igic et al. (2006) Ancient polymorphism reveals unidirectional breeding system shifts. *PNAS* 31: 1359–1363.

Igic et al. (2008) Loss of self-incompatibility and its evolutionary consequences. *Int J Plant Sci* 169: 93–104.

Raduski et al. (2011) The expression of self-incompatibility in angiosperms is bimodal. *Evolution* 66: 1275-1283.

Wright et al. (2013) Evolutionary consequences of self-fertilization in plants. *Proc Roy Soc B* 280: 20130133.