

Proměnlivost a evoluce rostlin

Petr Smýkal

Katedra botaniky, PřF UPOL

2013/14

Znaky odlišné mezi rostlinami a živočichy

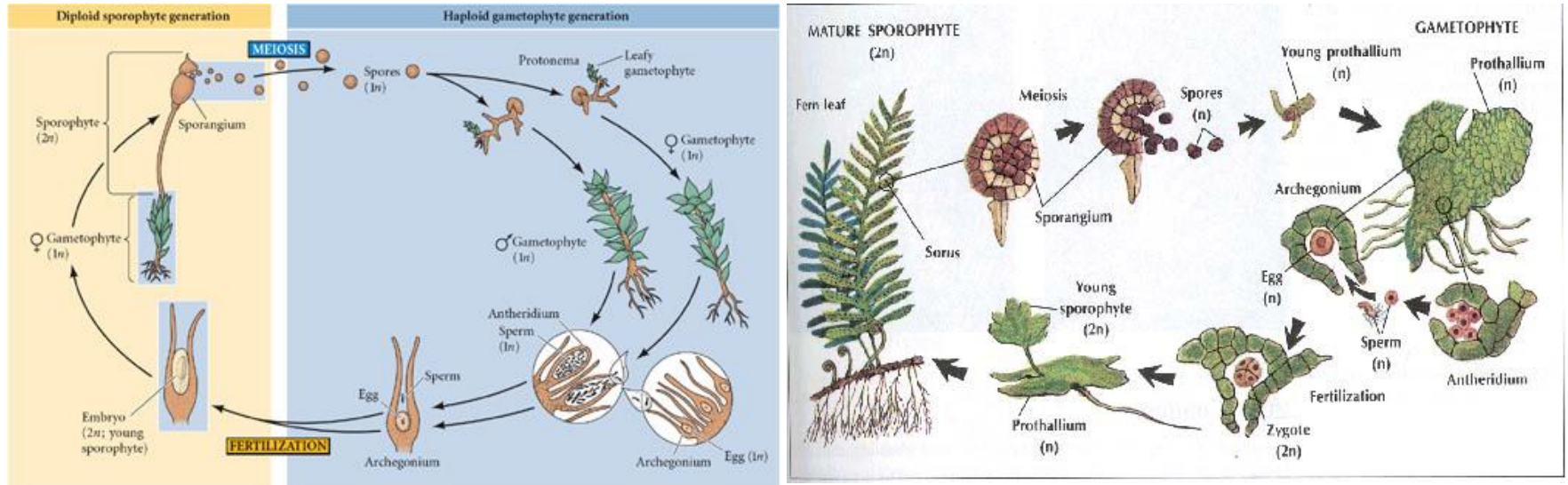
Rostliny vykazují větší fenotypovou variabilitu než “vyšší” živočichové. Rostliny mají meristematická pletiva aktivní po celý svůj život. To jim dovoluje po celou dobu reagovat na podmínky prostředí. Dá se říci, že to rostlinám nahrazuje pohyblivost živočichů.

Rostliny jsou otevřené systémy z hlediska růstu, kde vliv prostředí je důležitý po celý jejich život.

Vývojová plasticita umožňuje variabilitu v počtu a velikosti orgánů.

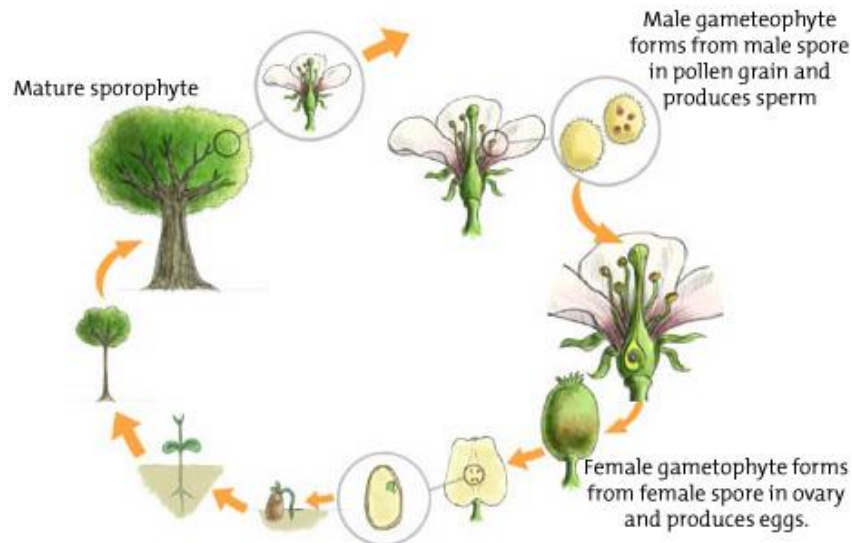
Znaky odlišné mezi rostlinami a živočichy

Gametofyt x sporofyt



mechy

kapradiny



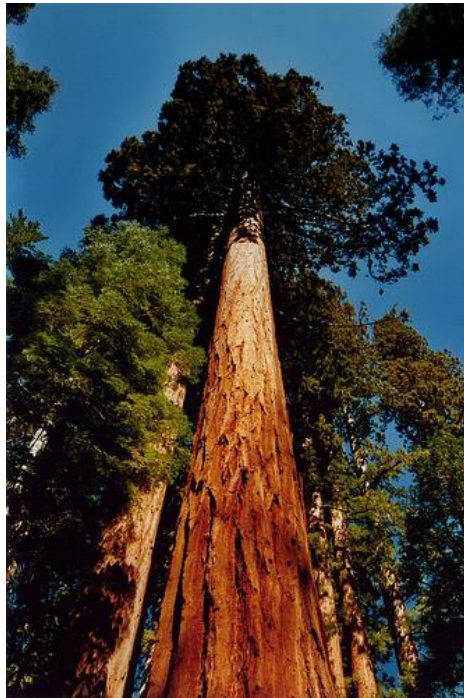
Vyšší rostliny

Rostliny nemají zárodečnou linii

Weissmann's Doctrine (1892) - “germ line (sex cells) set aside in the gonads from somatic cells.”

(Klekowski 1988, Mechanisms that maintain the genetic integrity in plants).

Pohlavní buňky vznikají kontinuálně ze somatických buněk meristému, např. u dlouhověkých stromů proběhne tisíce mitóz než nastane meióza



X



Rostliny jsou potenciálně „nesmrtelné“ resp. dlouhověké ve srovnání s živočichy

(from Halle 1999, In Praise of Plants).

Taxodium mucronatum (Mexico) 4000 let

Pinus longaeva (California) 5-10,000 let

Populus tremuloides (Utah) 10,000 let

Larrea tridentata (western US) 12,000 let

Gaylussacia brachycera (Pennsylvania) 13,000 let



Mutace, přírodní výběr a genetická struktura populace

Hugo de Vries (1848-1935)



Holandský botanik, profesor na universitě v Amsterdamu

Snaha o ověření Darwinovi teorie přírodního výběru-
zjistil že odchylky vznikají skokem (mutací)

1887 – poprvé popisuje a používá termín MUTACE při kultivačních pokusech s *Oenothera lamarckiana*

In the late 1890s, De Vries became aware of Mendel's paper of thirty years earlier and he altered some of his terminology to match. When he published the results of his experiments in the French journal Comptes Rendus de l'Académie des Sciences in 1900, he neglected to mention Mendel's work, but after criticism by Carl Correns he conceded Mendel's priority.

Následně pak vzniká **mutační teorie evoluce** (1900-1903)

1889 publikuje knihu *Intracellular Pangenesis*, kde definuje dědičné jednotky -
pangenes

(*Oenothera lamarckiana*) – během pěstování se objevuje nová variabilita (mutace)

V knize ***Die Mutationstheorie*** (1900–1903) postuloval, že evoluce, obzvláště vznik nových druhů, může probíhat častěji pomocí náhlých změn (mutací) než darwinistickým gradualismem,

navrhujíc tak v podstatě **saltační teorii** (skokovou)

Později se ukázalo že variabilita pupalek je způsobena chromosomovými duplikacemi (polyploidí) a ne mutacemi DNA

1903 (*Befruchtung und Bastardierung*), poprvé navrhnul vliv rekombinace mezi homologními chromosomy, později nazvaná **chromosomové crossovery**



Mutacionalismus

(počátek 20. století)

- Původně alternativa k darwinistické evoluci
- Kladl důraz na **náhlé a výrazné odchylky, nové typy**
- **Druhy vznikají prostřednictvím náhlých změn – mutací**, k jejich výrazným proměnám dochází během určitých a krátkých období
- koncepce chápající evoluci jako proces náhlých změn, skoků, probíhající jen v důsledku **velkých jedinečných dědičných změn, tzv. makromutací (saltací)**, které okamžitě vedou ke vzniku nových druhů.
- Podceňuje úlohu přírodního výběru jako hlavního faktoru evoluce a dochází ke ztotožnění různých procesů, například dědičné proměnlivosti a vlastní vzniku druhu, který je historickým procesem.
- Neřeší otázku vzniku adaptací a jejich evoluce.
- Mutacionalismus zavedl H. de Vries,
- stoupenci R. B. Goldschmidt a T. D. Lysenko.

Mutace

Mutace je dědičná změna genotypu.

Mutace dělíme na mutace:

- **spontánní** (vzniklé chybou v replikačním a reparačním mechanismu DNA)
- **indukované**, tj. uměle vyvolané mutageny (často pro studium funkce genů)

V širším pojetí se pod pojmem indukované myslí mutace vyvolané působením známého mutagenu, zatímco spontánní jsou ty ostatní.



Typy mutací

Podle úrovně, na níž působí

- **genové** (bodové) - týkající se jednotlivých genů, mění nukleotidy nebo jejich pořadí
- **chromozómové** - týkající se struktury chromozómů, mění strukturu chromozomu na větším úseku
- **genomové** - týkající se počtu chromozómů; patří mezi ně aneuploidie a polyploidie (*viz samostatná přednáška – hybridizace a polyploidie*)

Podle typu zasažené buňky

- **gametické** - zasahují gamety, přenášejí se na potomstvo
- **somatické** - zasahují tkáně a orgány, do potomstva se nepřenášejí



(u rostlin v případě meristému však ano)

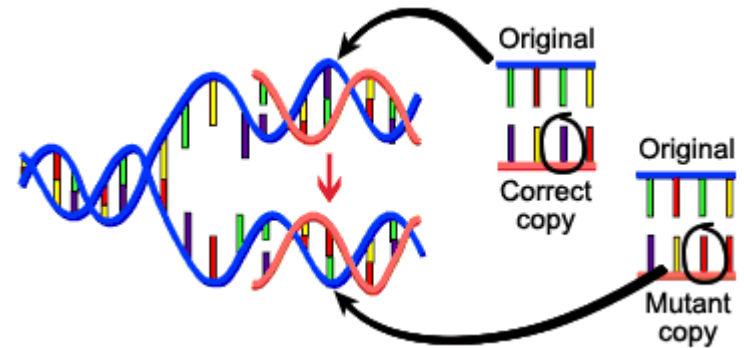


Mutageny:

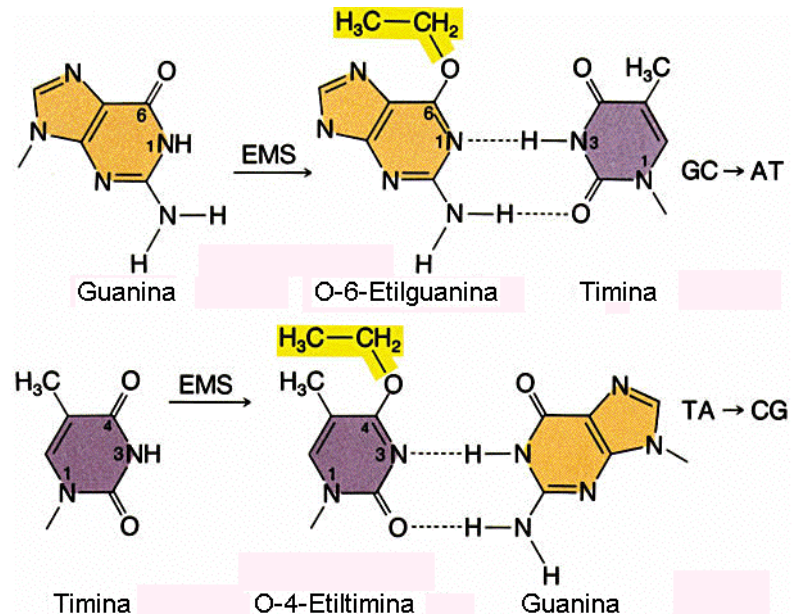
- **fyzikální faktory** (UV a ionizující záření)
- **chemické faktory** (např. planární aromatické sloučeniny, silná oxidans, radikálové iniciátory, herbicidy)
- **biologické faktory** (virové infekce atp.)

Jedná se o náhodný proces, ale zároveň bylo prokázáno, že v některých oblastech genomu k mutacím dochází častěji a jsou označovány jako **hot-spots**

supermutagen – vysoce účinný mutagen, který má zároveň nízkou fyziologickou toxicitu, takže může do organismu proniknout ve vysokých koncentracích. Např. alkylační činidla (EMS)



Působení EMS mutagenu



Na úrovni fenotypového projevu lze mutace rozdělit na:

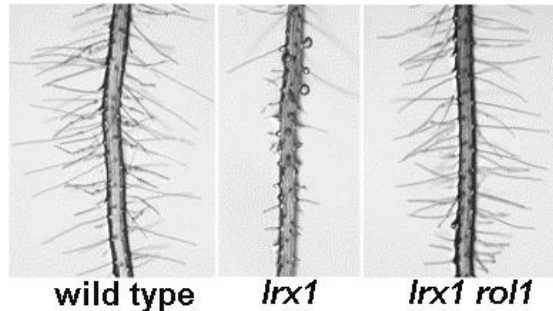
neutralní mutace mající malý nebo žádný fenotypový efekt
Nebo mutace, které neovlivňují Darwinistickou zdatnost jedince

forward mutace – navozující změnu z tzv. divokého na mutantní typ

reverse (= reversion) mutace : navozující změnu z mutantního na divoký typ
exact reversion: AAA --> GAA --> AAA (lys-->glu-->lys)

equivalent reversion: UCC --> UGC --> AGC (ser-->cys-->ser)

suppressor: mutace objevující se na jiném místě genomu a eliminující mutantní fenotyp



intragenická supresorová mutace - ve stejném genu ale na jiném místě

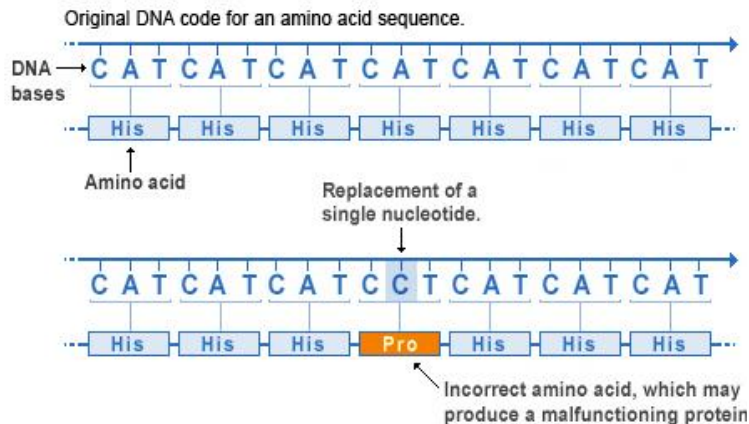
intergenická supresorová mutace - v jiném genu (lokusu) (v supresorovém genu)

projevy se odvíjejí od toho, jestli kodon se zaměněním bází
kóduje aminokyselinu stejnou, jinou, nebo žádnou:



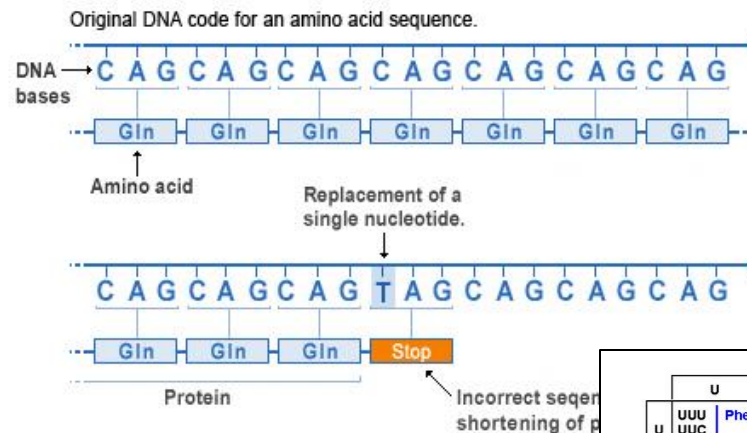
- 1.same-sense (silent)** — jedná se o tzv. tichou mutaci
 (je zařazena stejná aminokyselina)
- 2.mis-sense** — zařadí se jiná aminokyselina a může tak být změněna
 až znemožněna funkce genového produktu
- 3.non-sense** — substitucí vznikne nový stop kodonu a následně kratší
 genový produkt, jenž bude pravděpodobně nefunkční

Missense mutation



U.S. National Library of Medicine

Nonsense mutation



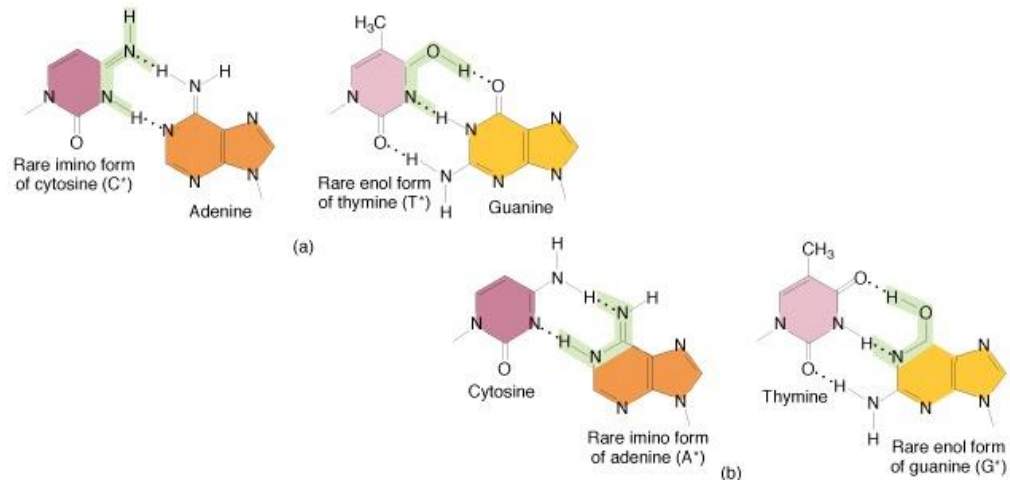
U.S. National Library of Medicine

		Second Letter													
		U			C			A			G				
1st letter	U	UUU Phe	UUC	UUA	UUG	UCC Ser	UCA	UUA	UAC	UAG Stop	UGU Cys	UGC	UGA Stop	UUA	U
	C	CUU Leu	CUC	CUA	CUG	CCU Pro	CCC	CAU His	CAC	CAA Gln	CGU Arg	CGC	CGA	CUA	C
	A	AUU Ile	AUC	AUA	AUG Met	AAU Thr	ACC	AAU	AAC	AAA Lys	AGU Ser	AGC	AGA	AUA	A
	G	GUU Val	GUC	GUA	GUG	GCU Ala	GCC	GAU Asp	GAC	GAA Glu	GGU Gly	GGC	GGG	GUA	G

Genové mutace

mutace v molekule DNA můžeme rozdělit na mutaci **genu strukturního** (která se může projevit na struktuře bílkoviny) a mutaci **genu regulačního** (která se může projevit na jeho regulační funkci a následně na míře exprese jím řízených genů strukturních).

*Tautomerické formy
a chyby v párování*



Typy genových mutací

inzerce a delece - dochází k přidání či vypadnutí jednoho či více párů bází.

inverze - převrácení posloupnosti několika bází

substituce - nahrazení jedné nebo několika bází jinou.

tranzice — změna purinu na purin nebo pyrimidinu na pyrimidin
(C → T, T → C, A → G, G → A)

transverze — změna purinu na pyrimidin nebo naopak
(A → T, T → A, C → A, A → C, G → T, T → G, G → C, C → G)

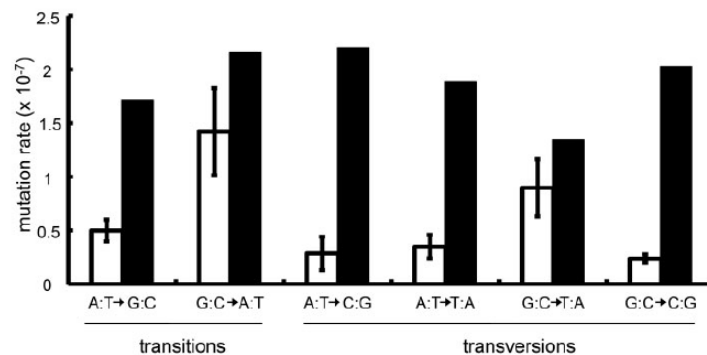
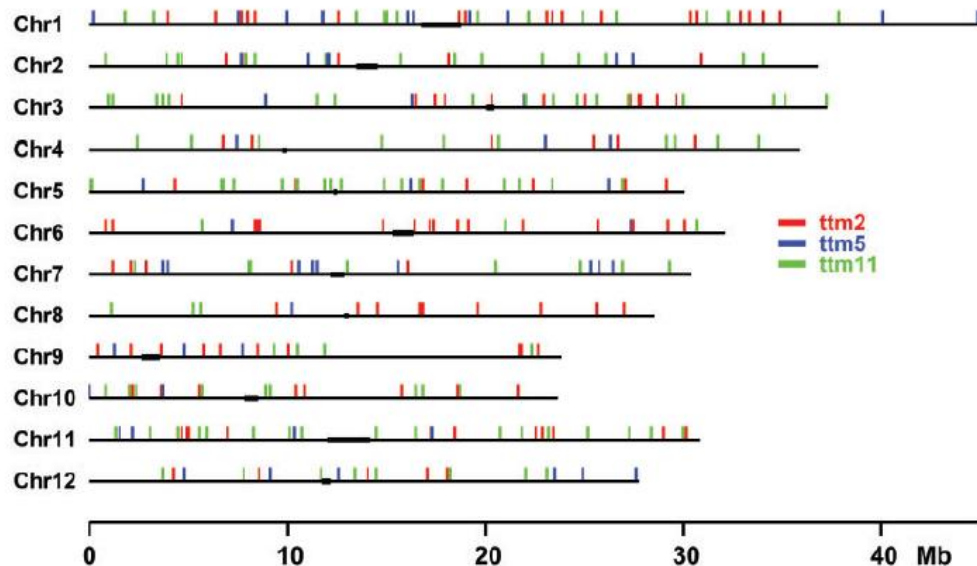
Molecular Spectrum of Somaclonal Variation in Regenerated Rice Revealed by Whole-Genome Sequencing

Akio Miyao^{1,*}, Mariko Nakagome¹, Takako Ohnuma¹, Harumi Yamagata¹, Hiroyuki Kanamori¹,
Yuichi Katayose¹, Akira Takahashi², Takashi Matsumoto¹ and Hirohiko Hirochika¹

Frekvence nukleotidových záměn po 5 měsících in vitro kultivace a regenerace 5 rostlin

spontaneous mutations in *Arabidopsis thaliana*. However, the base change ratio was estimated to be 1.74×10^{-6} base substitutions per site per regeneration, which is 248-fold greater than the spontaneous mutation rate of *A. thaliana*.

Molecular spectrum of somi



Transpositional landscape of the rice genome revealed by paired-end mapping of high-throughput re-sequencing data

François Sabot^{1,†}, Nathalie Picault^{1,†}, Moaine El-Baidouri¹, Christel Llauro¹, Cristian Chaparro¹, Benoit Piegu¹, Anne Roulin¹, Emmanuel Guiderdoni², Mélissa Delabastide³, Richard McCombie³ and Olivier Panaud^{1,*}

¹UMR 5175, Centre de Recherche Public Mito, Université de Montpellier, Montpellier, France; ²UMR 5175, Centre de Recherche Public Mito, Université de Montpellier, Montpellier, France; ³UMR 5175, Centre de Recherche Public Mito, Université de Montpellier, Montpellier, France

Porovnání výchozí rostliny
A dvou regenerovaných R2 rostlin

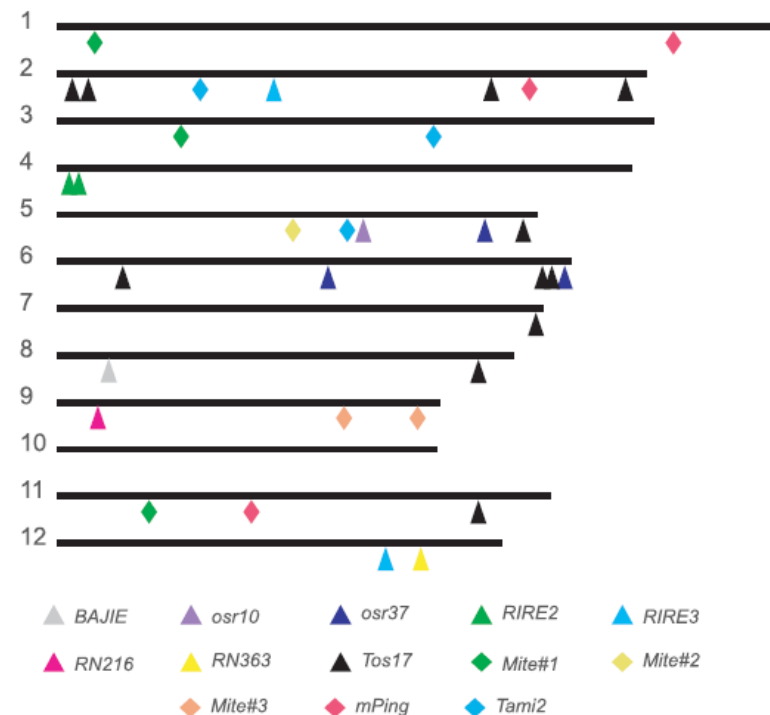
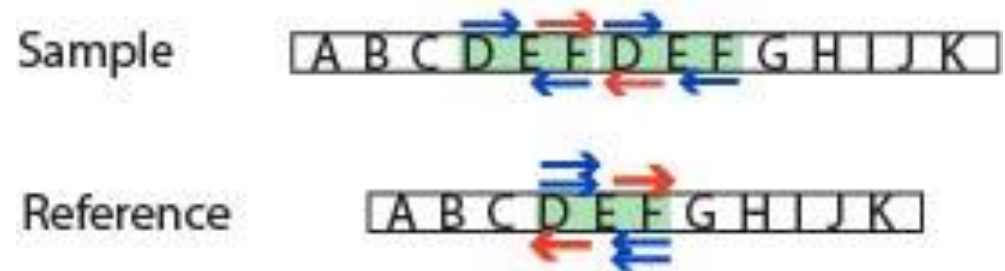


Figure 3. *In silico* mapping of the 34 TE insertions detected using our method on each chromosome (1–12, solid black lines).

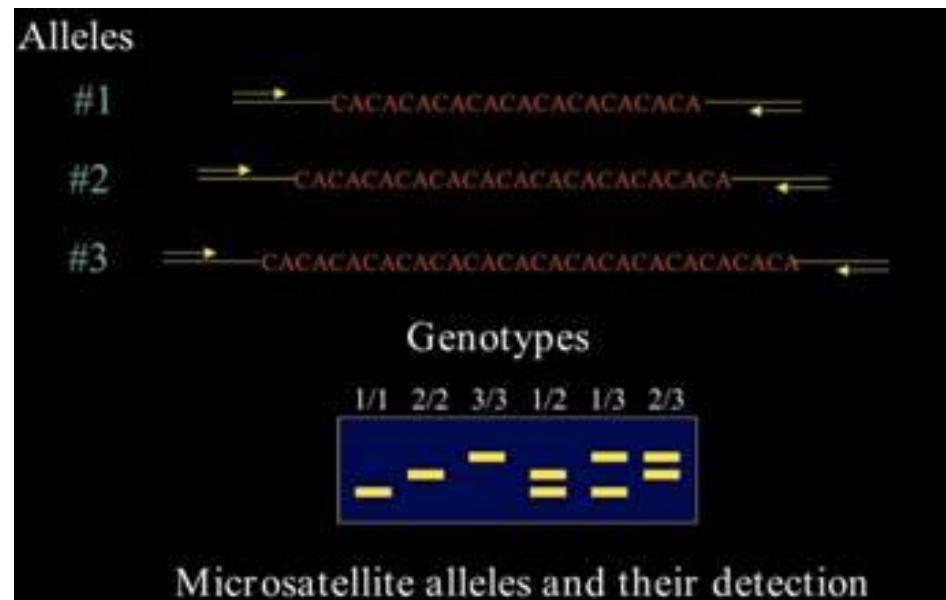
Arrows and diamonds represent LTR retrotransposons and MITEs, respectively.

Tandemová duplikace

Tandem Duplication

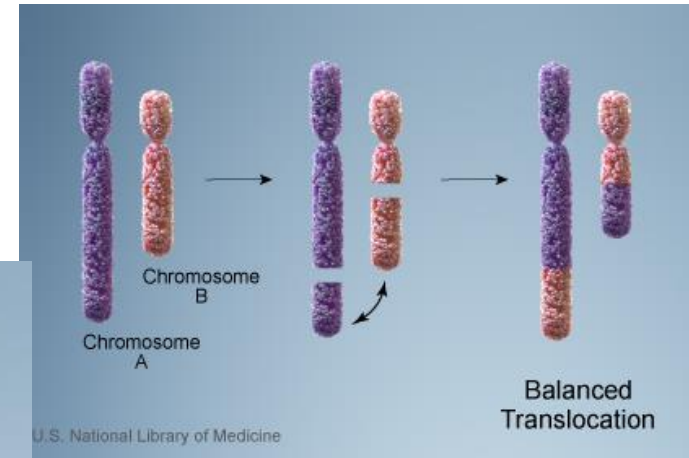


Repetice – expanze (mikrosatelite)

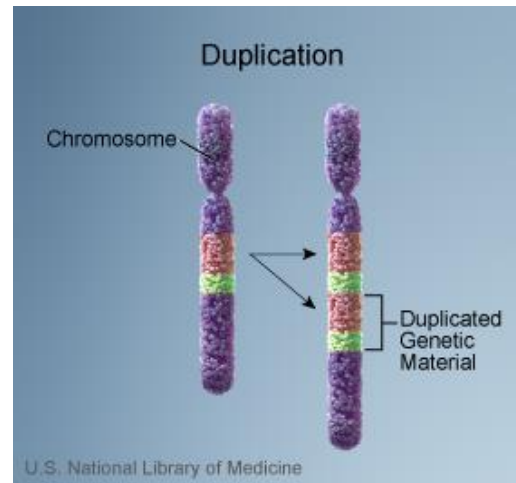


Chromozómové změny / přestavby

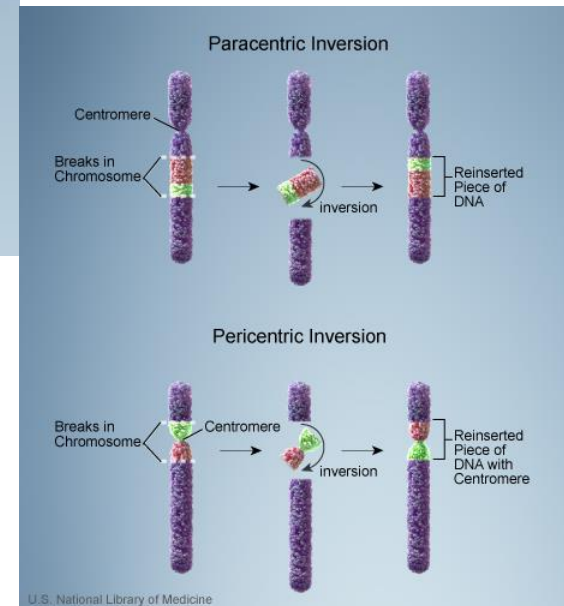
Translokace



Duplikace

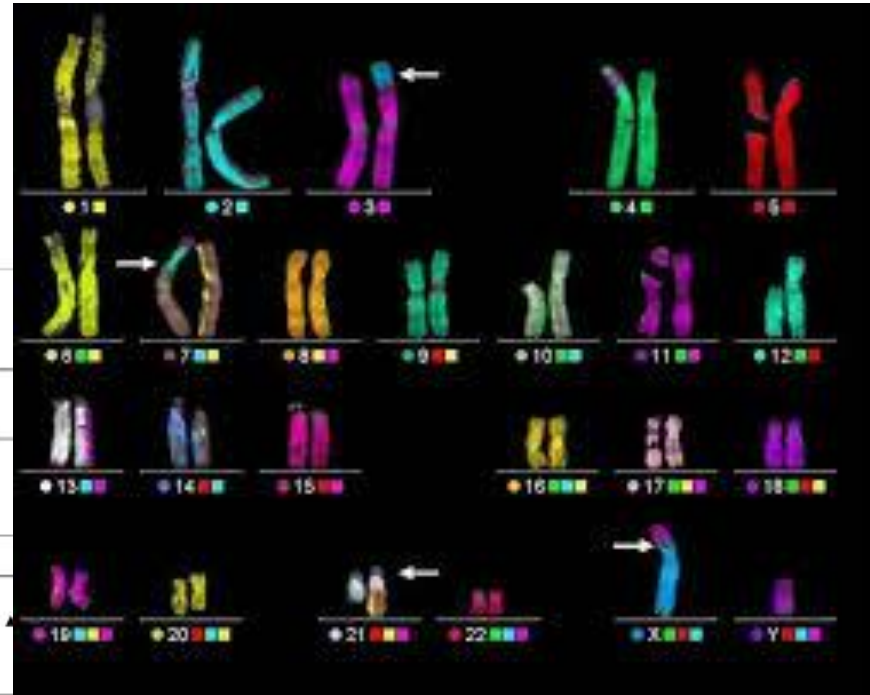
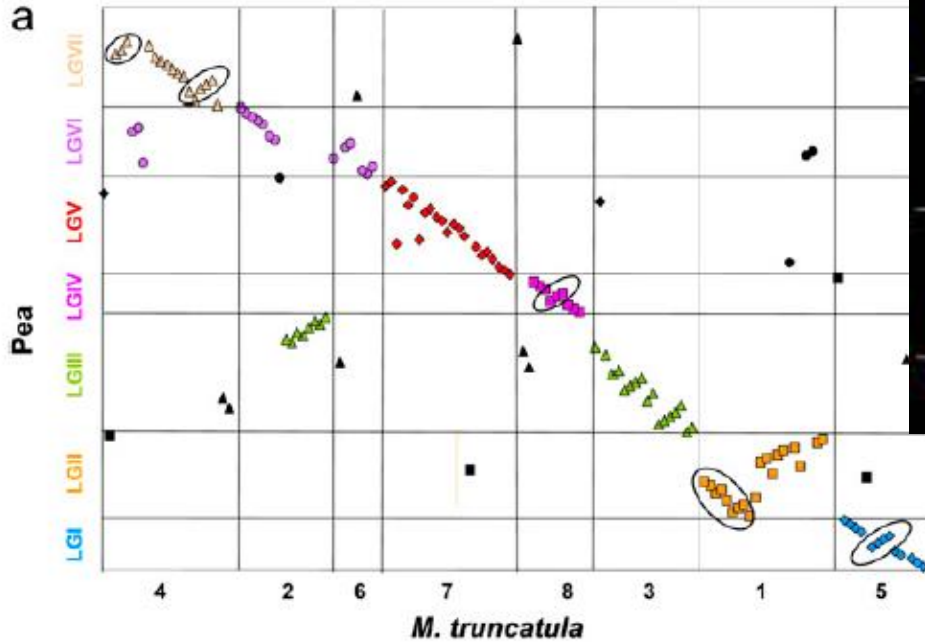


Inverze



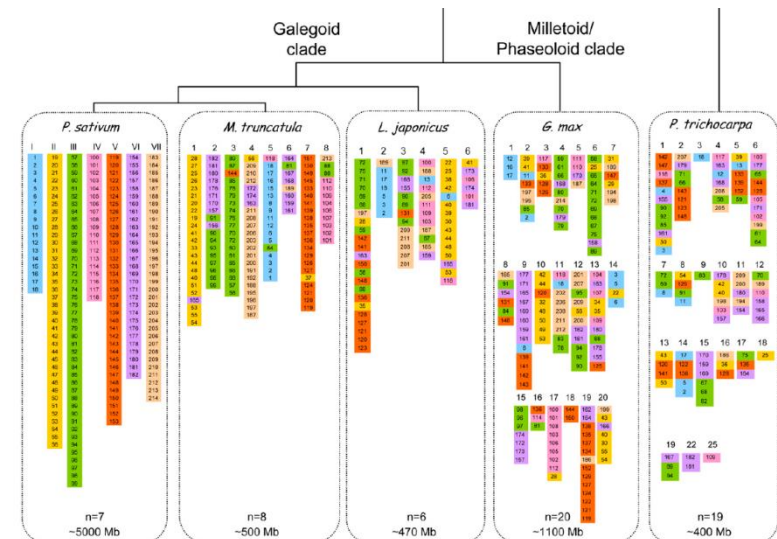
Jak zjistit Translokace ?

Pomocí cytogenetiky

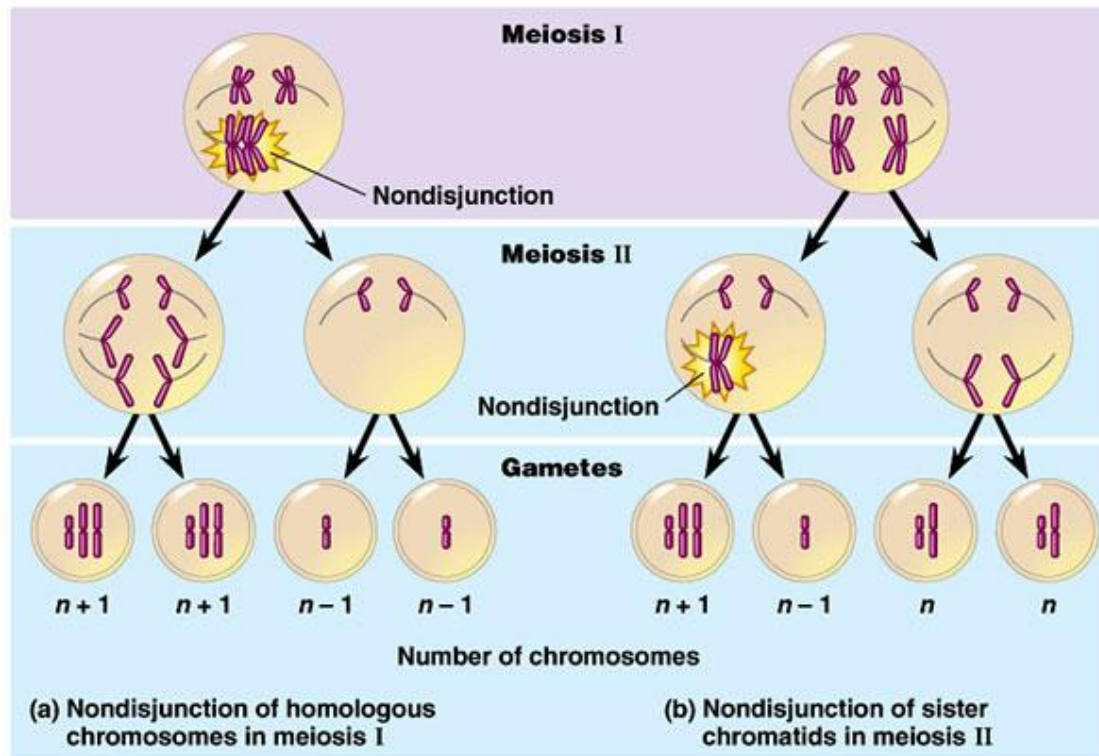


Prostřednictvím mapování
mezi příbuznými druhy (nebo i jedinci)

Narušují synteny a kolinearitu



Změny v počtu chromozómů – segregáčn  chyby



Copyright   Pearson Education, Inc., publishing as Benjamin Cummings.

Situace, kdy sch z  cel  chromozomov  p r, se ozna uje jako **nulliz mie**, pokud sch z  jeden chromoz m z p ru, jde o **monoz mii**. Pokud je nadbyte n  jeden chromoz m a v j dru se tedy nach zej  t i homologn  p ry, jedn  se o **triz mii**, p i dal ších nadbyte n ch p rech jde o tetraz mii, pentaz mii, atd.

Aneuploidie je [genomov  mutace](#). Jde o jev, kdy doch z  k chyben  nebo nadbytku chromoz m  ve v ech bu k ch ur it ho organismu. P   inou aneuploidie je nespr vn  pr b h mei zy (reduk n ho d len ), jde o n sledek poruchy d l c ho v et nka nebo centromery, je  zap   in  neodd len  homologn ch p r  chromoz m , tak e vznikl  gamety obsahuj  p ebyte n  chromoz my, nebo jim naopak n kter  chromoz my chyb . Takt   ji m  e zap   init vliv ionizuj c ho z  en , mutagen  a cytostaticky p sob c ch chemick ch l tek.

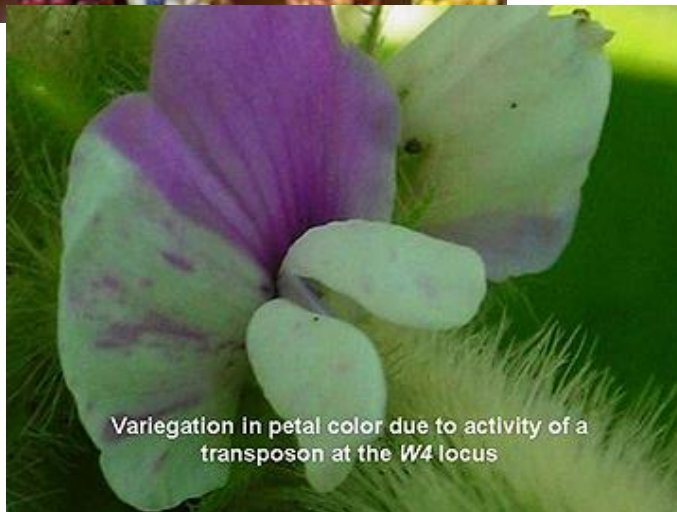
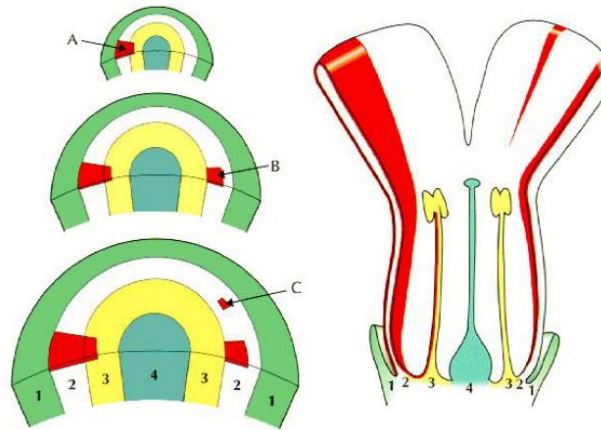
Substituční rychlosti pro neutrální mutace zpravidla výrazně převyšují substituční rychlosti pro mutace selekčně významné; v genech vystavených intenzivní pozitivní selekci však může naopak převažovat fixace mutací selekčně významných.

Ve většině genů je substituční rychlost pro **synonymní mutace** větší než substituční rychlost pro **mutace nesynonymní** a v průměru dosahuje téměř hodnot charakteristických pro úseky DNA nekódující funkční biologické produkty.

		Second Letter					
		U	C	A	G		
1st letter	U	UUU Phe UUC UUA Leu UUG	UCU Ser UCC UCA UCG	UAU Tyr UAC UAA Stop UAG Stop	UGU Cys UGC UGA Stop UGG Trp	U	C
	C	CUU Leu CUC CUA CUG	CCU Pro CCC CCA CCG	CAU His CAC CAA Gln CAG	CGU Arg CGC CGA CGG	A	G
	A	AUU Ile AUC AUA Met AUG	ACU Thr ACC ACA ACG	AAU Asn AAC AAA Lys AAG	AGU Ser AGC AGA AGG	U	C
	G	GUU Val GUC GUA GUG	GCU Ala GCC GCA GCG	GAU Asp GAC GAA Glu GAG	GGU Gly GGC GGA GGG	A	G
						3rd letter	

Hlavním důvodem snížené rychlosti fixace nesynonymních mutací je negativní (=purifikující) selekce odstraňující z populace mutace snižující biologickou zdatnost svých nositelů. V dostatečně velké populaci spadá to této kategorie valná většina všech mutací. Některé geny jsou schopny tolerovat velký počet změn, aniž by byla příliš ovlivněna funkčnost příslušného proteinu. Takové proteiny se v evoluci mění velmi rychle. Naopak jiné geny jsou velmi konzervativní a jakákoli změna v jejich sekvenci se výrazně projeví na funkci proteinu a tedy i na biologické zdatnosti příslušného jedince.

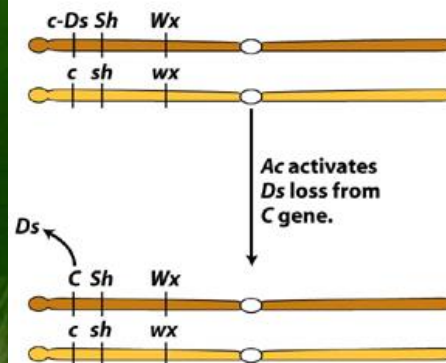
Mutace způsobená (retro) transposonovou inzercí



Variegation in petal color due to activity of a transposon at the *W4* locus

GENOTYPES

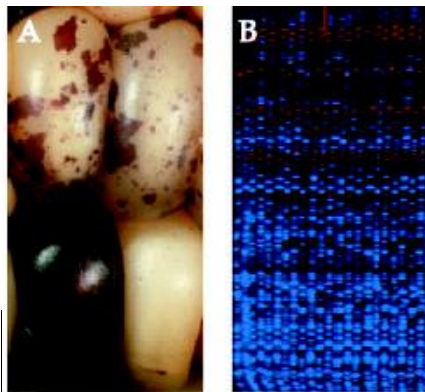
New unstable alleles



Ac activates
Ds loss from
C gene.

Colorless
background

Figure 14-3b
Introduction to Genetic Analysis, Ninth Edition
© 2008 W. H. Freeman and Company



Mobilní elementy



- kódující oblasti - geny+ regulační oblasti (10%, 15 - 40. 000)
- repetitivní DNA - mikrosatelity / mobilní DNA elementy (30-90%)
- mikroRNA kódující oblasti
- C - value paradox

B. McClintock 1944 - 1983 “response of genome to challenge”

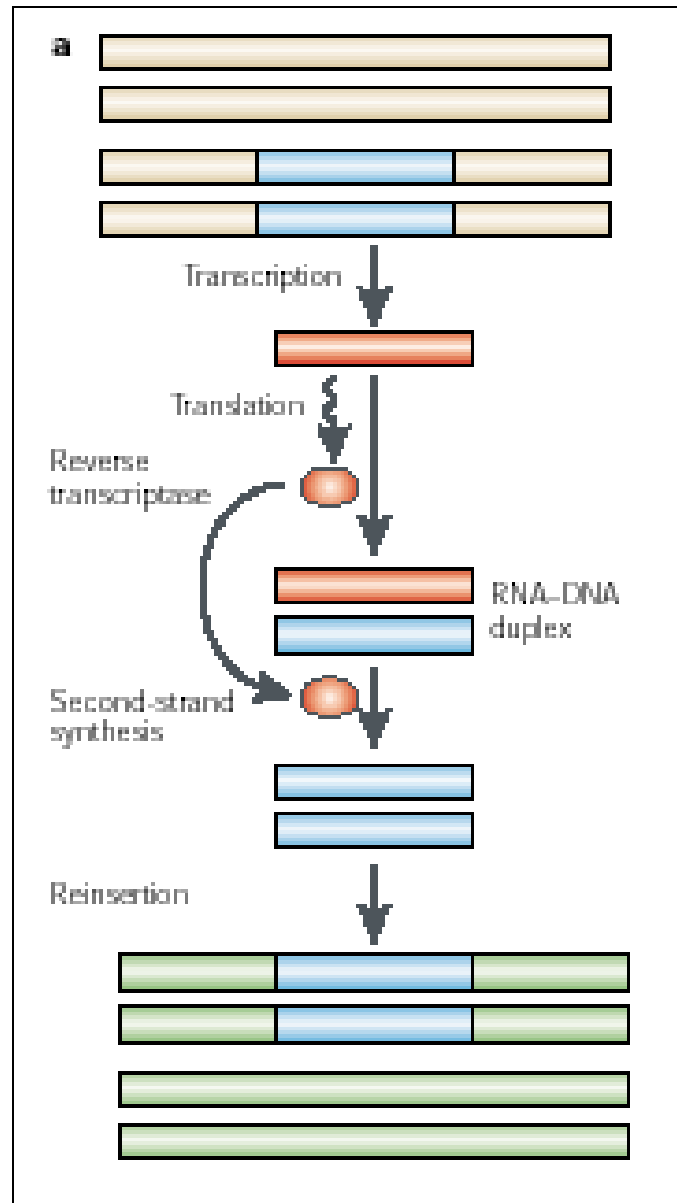
Hamilton / Dawkins 1976 “sobecký gen”

*“I shall argue that the **fundamental unit of selection**, and therefore of self-interest, is not the species, nor the group, nor even, strictly, the individual. **It is the gene, the unit of heredity.**”*

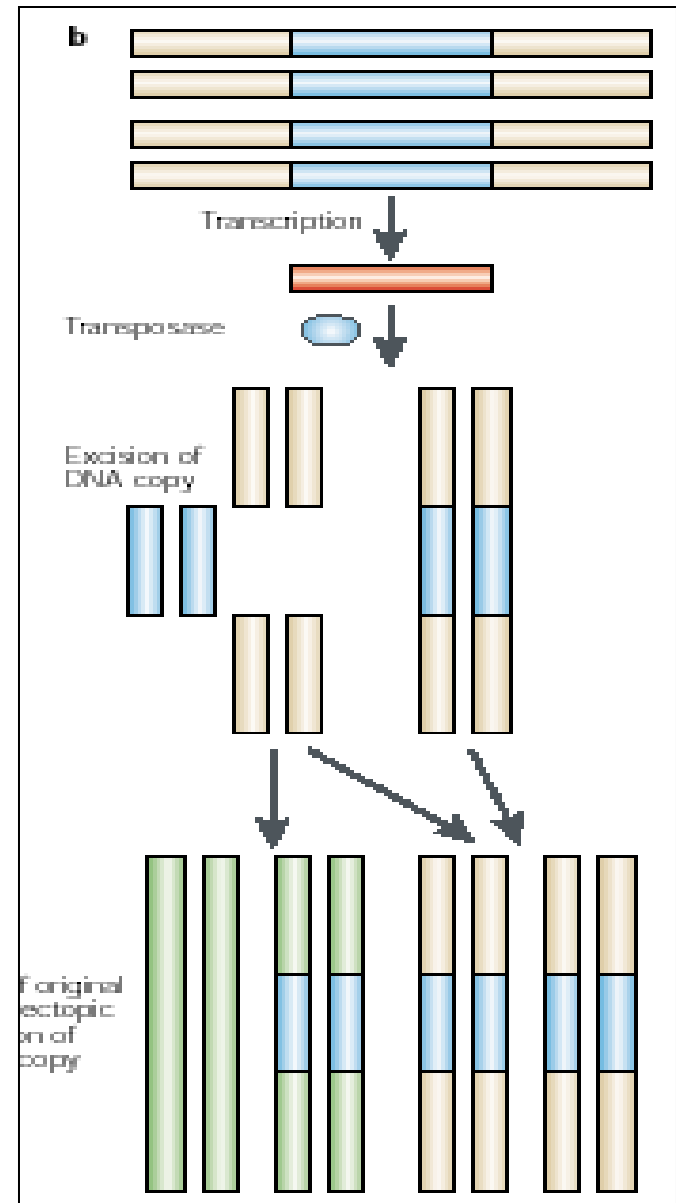
Orgel & Crick 1980 selfish DNA (bez vlivu na fenotyp)

Kidwell - Lisch 1997 ekologie genomu

Retrotransposony



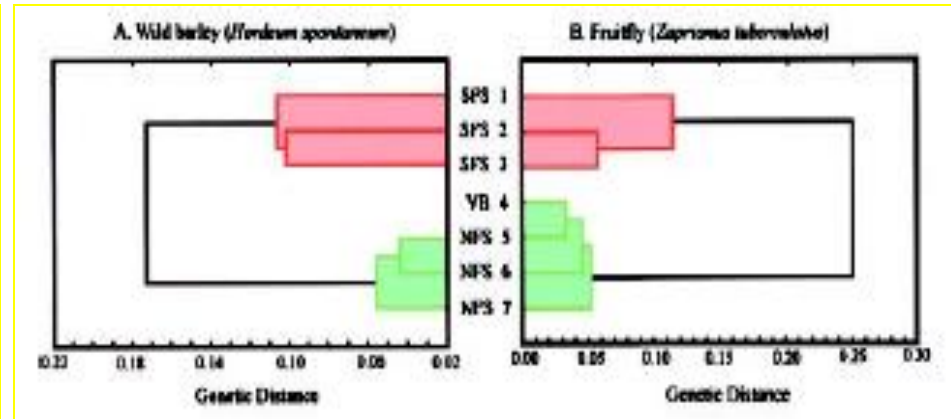
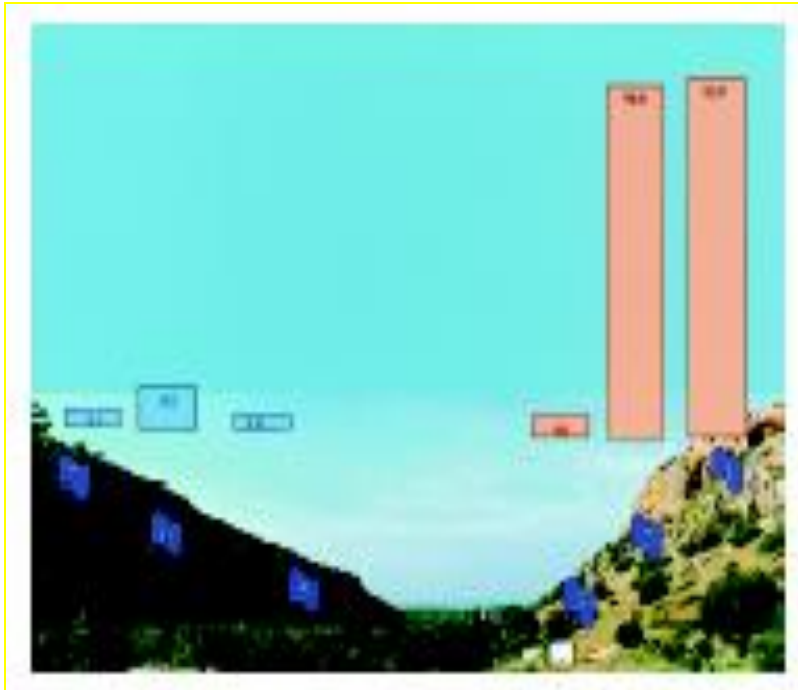
Transposony



Mohou být k něčemu dobré pro svého hostitele ?

- TE - častá místa rekombinace
- přesun kódujících oblastí - exon shuffling
- změna místní/časové specifity exprese
- rychlé zvýšení variability/genetické diverzity organismu přizpůsobení
se změně prostředí, při stresu

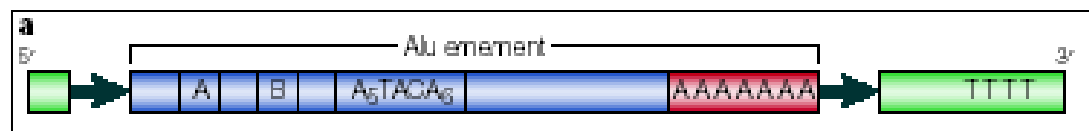
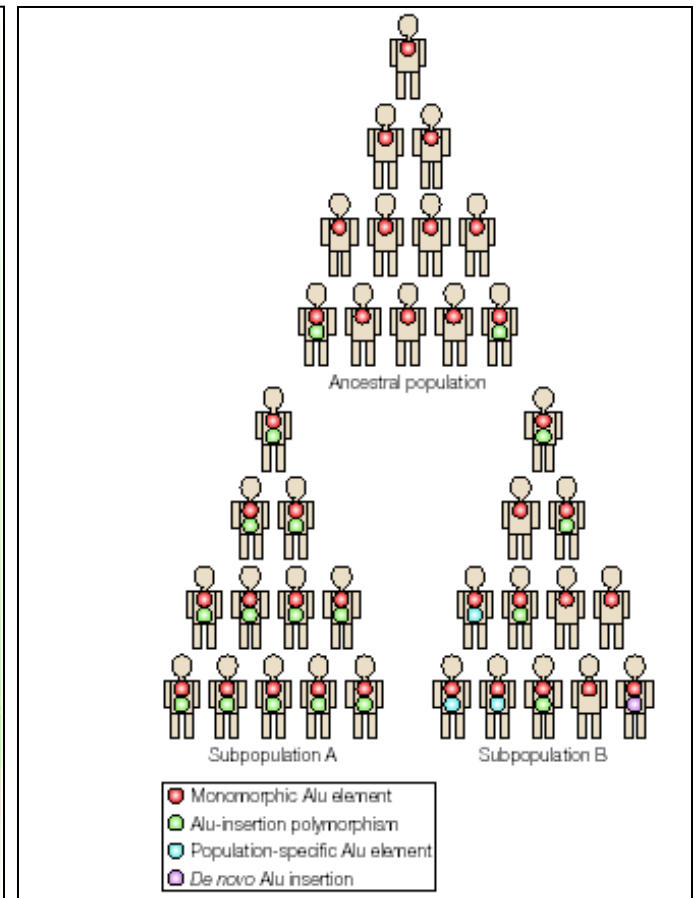
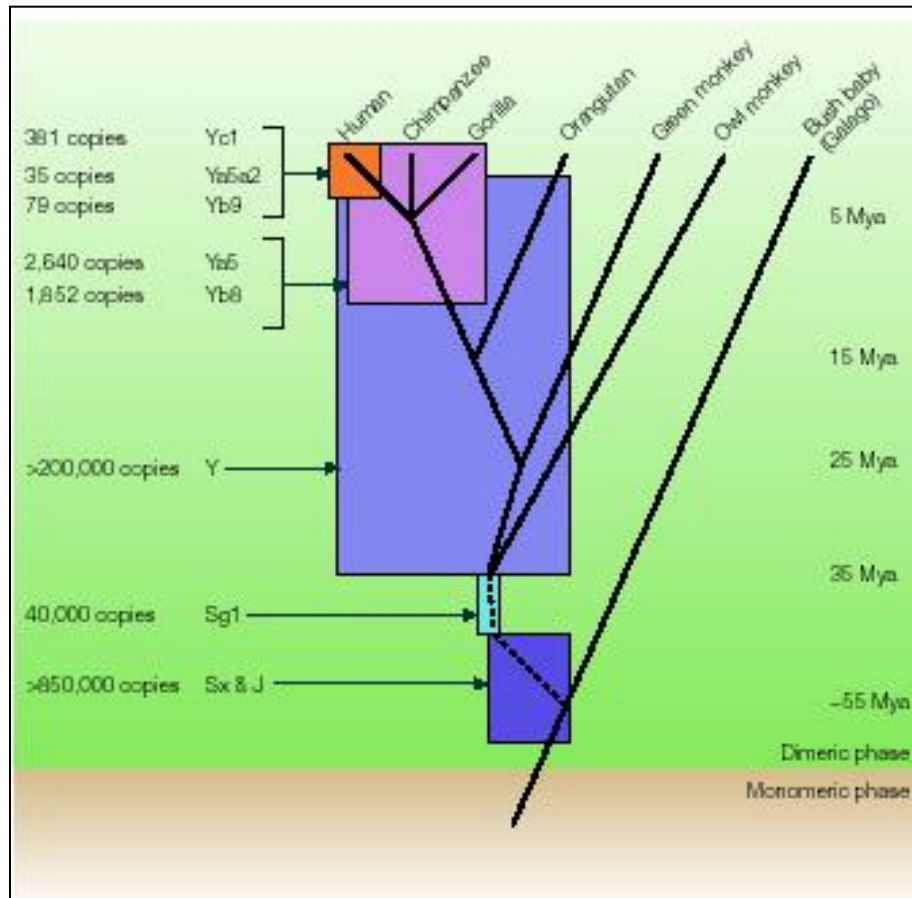
Evolve diverzity genomu-fenomenu v podmínkách stresu prostředí

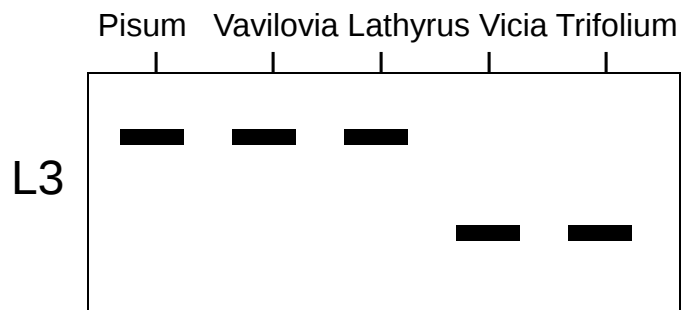
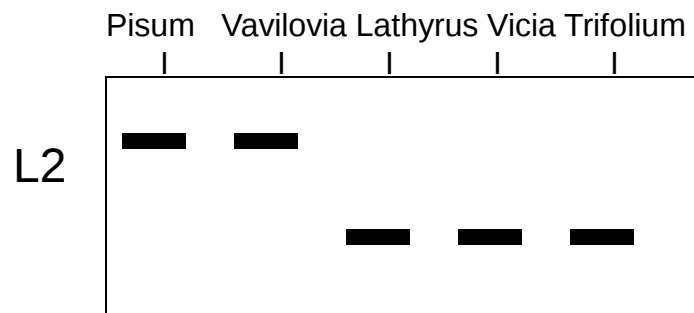
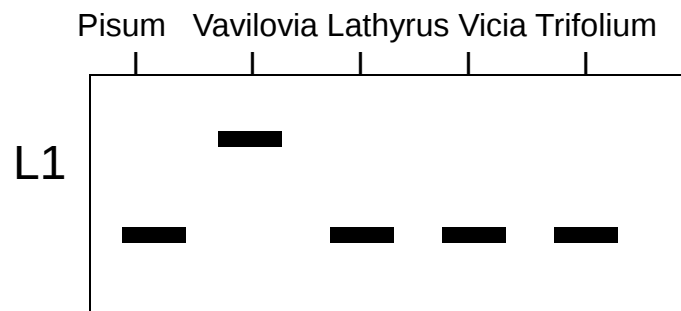


Nei genetická vzdálenost v subpopulacích
Hordeum spontaneum a octomilka

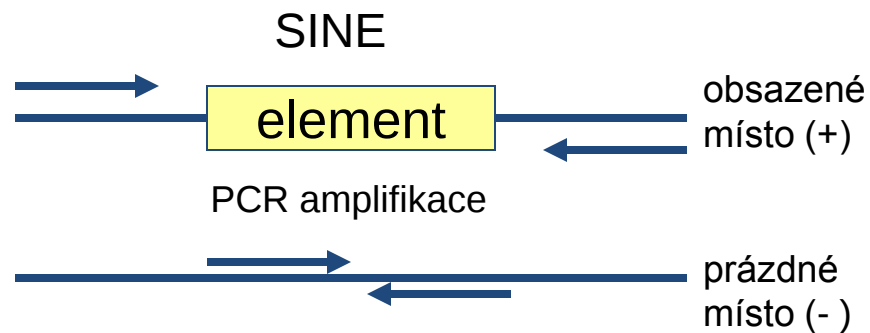
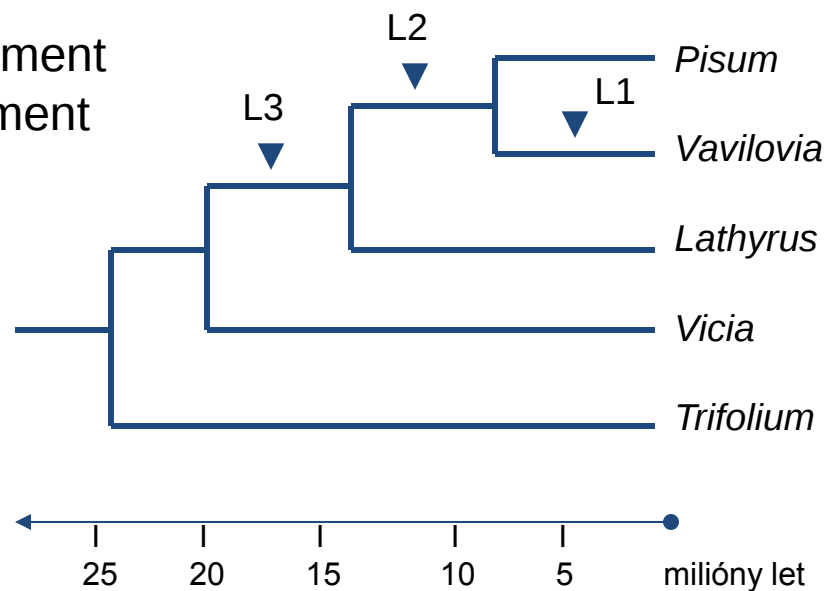
- SFS - jižní extrémní expozice
- NFS - severní expozice

Alu- elementy a lidská diversita

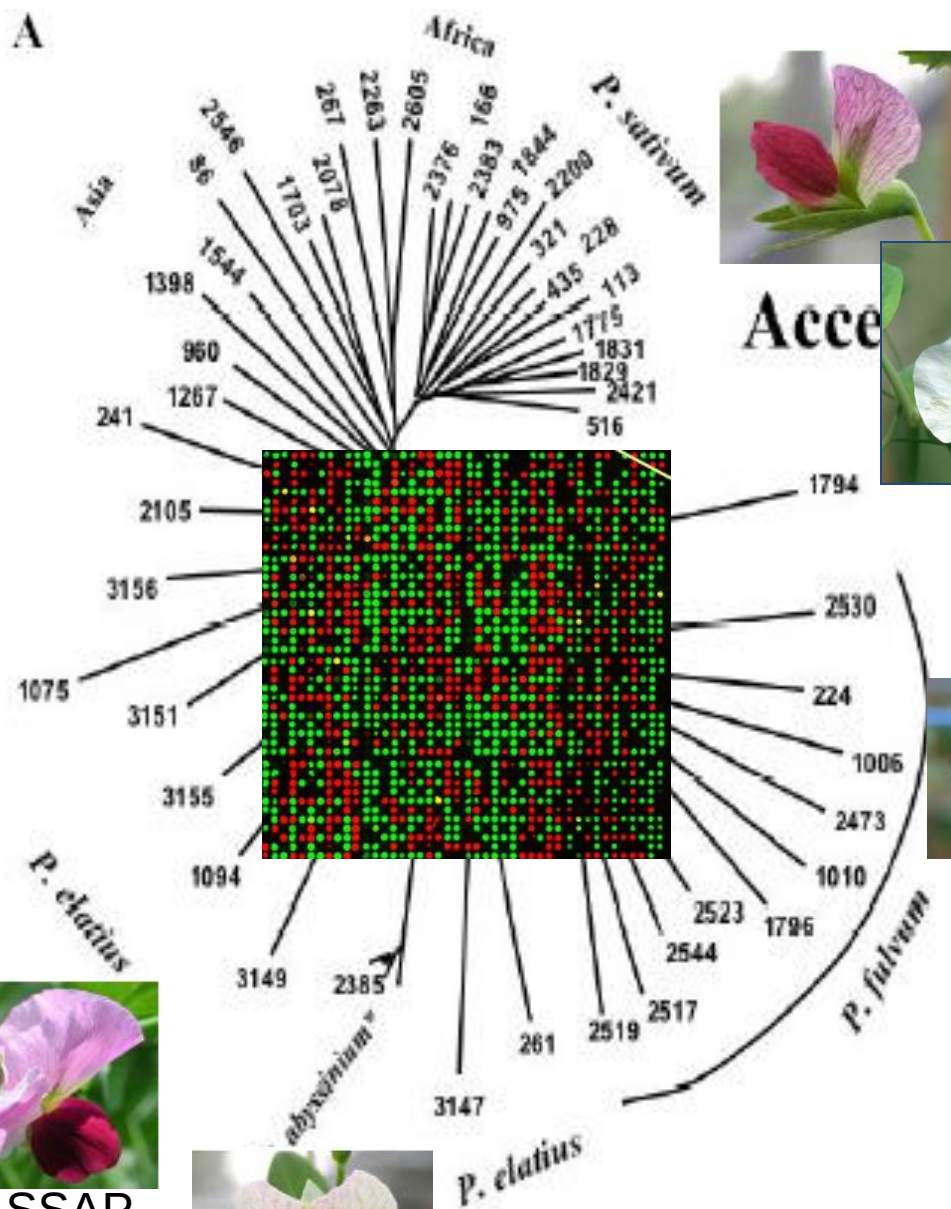




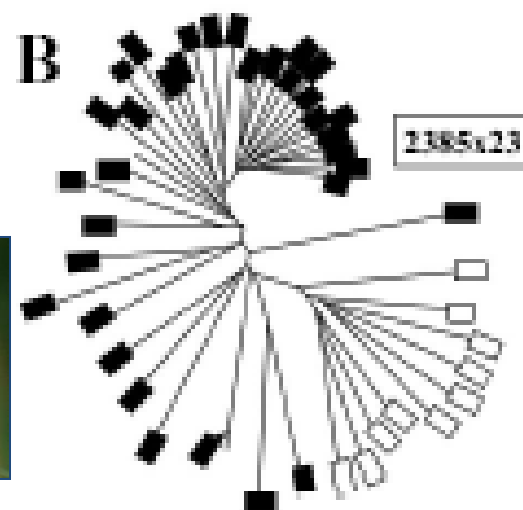
Inzerce jako fylogenetická značka



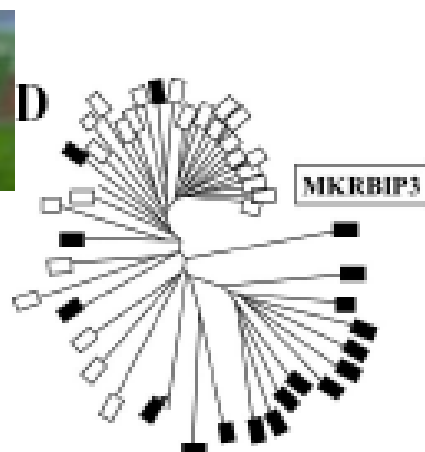
A



B



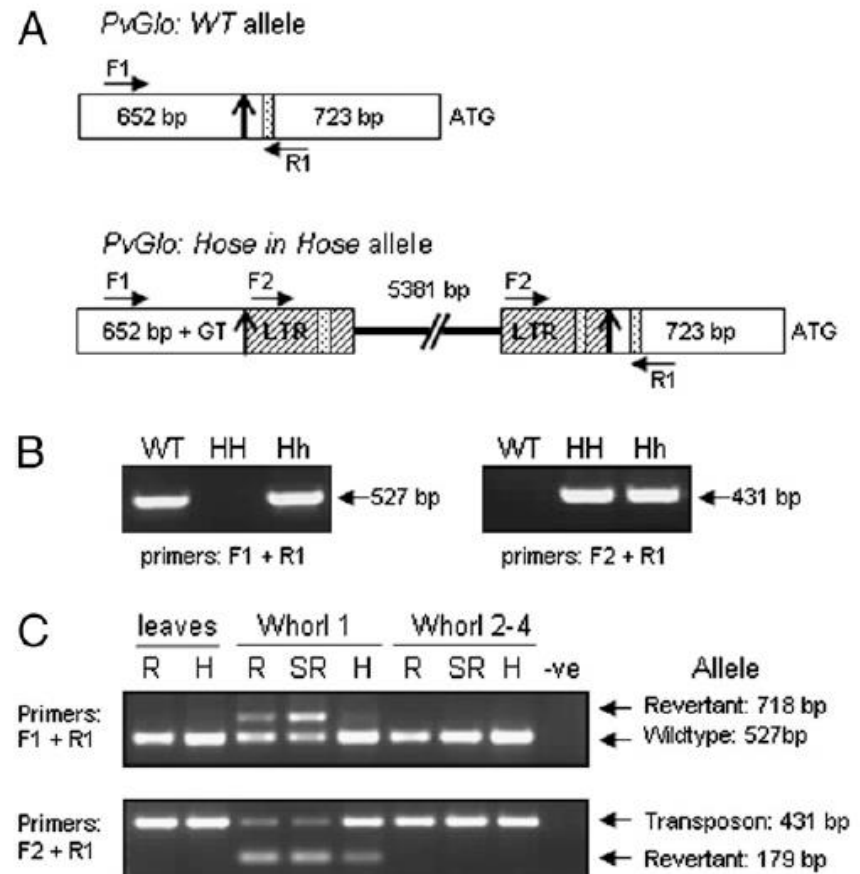
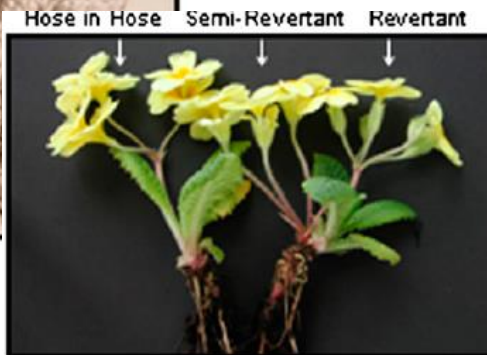
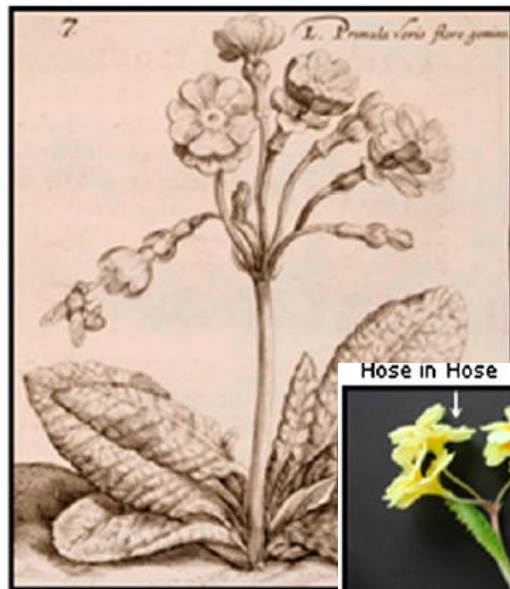
r. Pisum



SSAP

Hose in Hose, an *S* locus–linked mutant of *Primula vulgaris*, is caused by an unstable mutation at the *Globosa* locus

Jinhong Li¹, Brigitta Dudas², Margaret A. Webster, Holly E. Cook, Brendan H. Davies, and Philip M. Gilmartin^{1,3}



Mimojaderné (plastidové) mutace

Mutantní geny v chloroplastové DNA – většinou maternálně děděné

albomaculatus

Mirabilis, Nicotiana, Petunia, Epilobium

paraalbomaculatus (paternálně)

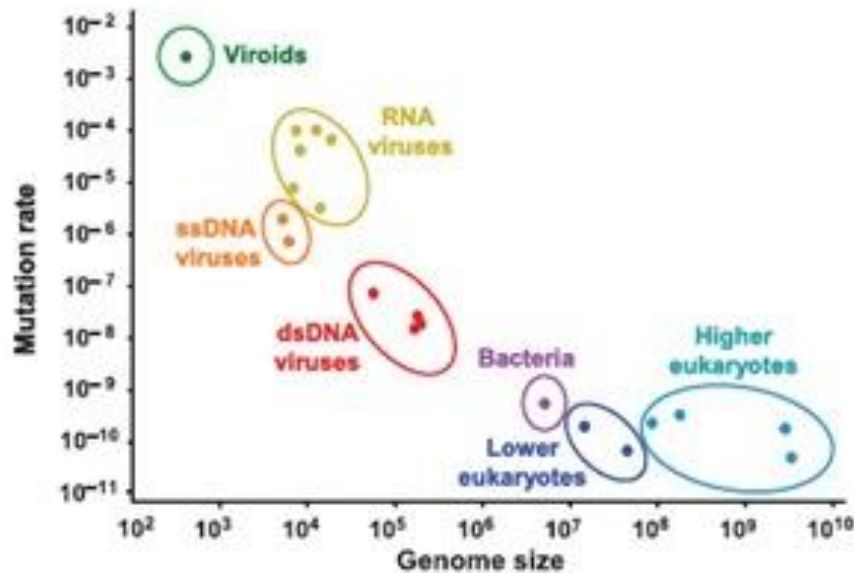
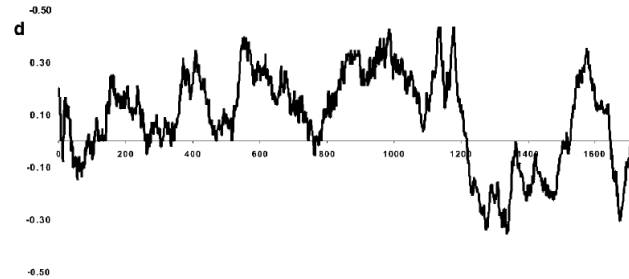
Pelargonium, Oenothera, Hypericum



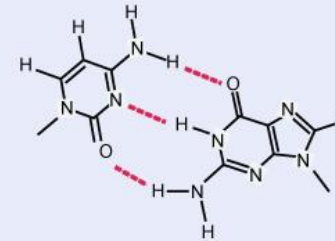
Mutační rychlost

Variabilní v kontextu genomu (vyšší mutace = hotspots), ovlivněné strukturou např. repetice – vyšší variabilita

Variabilní mezi organismy



Mutation rates increase with target size



Mutation rate

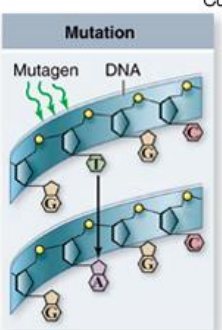
Any base pair
1 in 10⁹ - 10¹⁰
generations

....ATCGGACTTACCGGTTA....
....TAGCCTGAATGGCCAAT....

Any gene
1 in 10⁵ - 10⁶
generations



The genome
1 in 300
generations



Evoluční vliv mutací a migrace a jejich vzájemná interakce v případě velkých populací

Rychlosti vzniku mutací

Typy mutací

Morfologické změny

Mikrosatelity

SNP změny

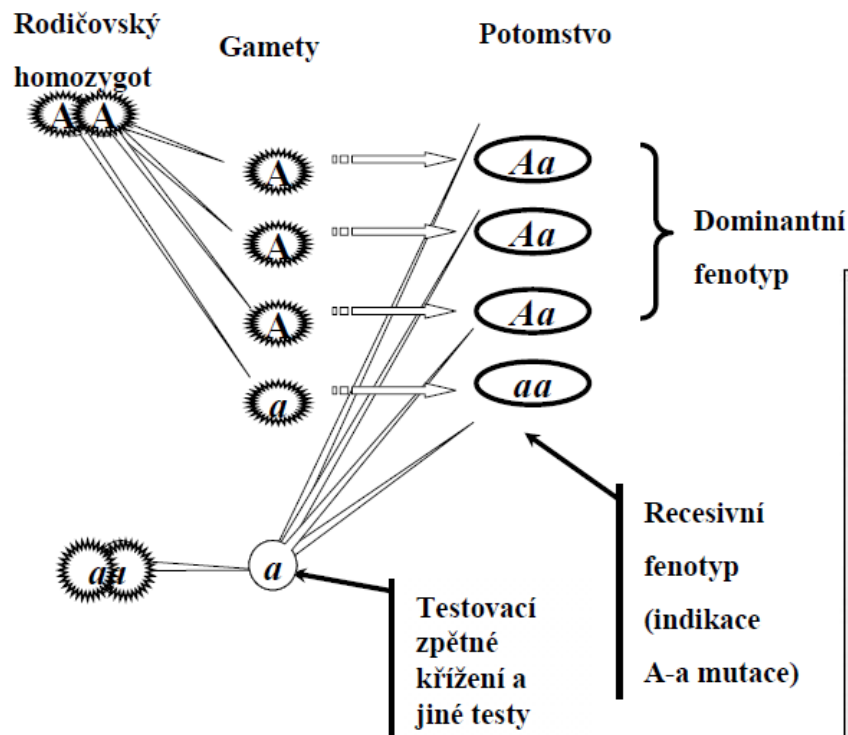
četnost na generaci

1×10^{-5} / lokus

1×10^{-4} / lokus

$1 \times 10^{-8-9}$ / lokus

Testování četností mutací pomocí křížení a segregace potomstva



Frekvence spontánních mutací - z poměru gamet A a a zjištěných při zpětném křížení

Gen	Počet testovaných gamet	Počet mutací	Četnost na milion gamet
<i>R</i>	554 786	273	492
<i>I</i>	265 391	28	106
<i>Pr</i>	647 102	7	11
<i>Su</i>	1 678 736	4	2
<i>C</i>	426 923	1	2
<i>Y</i>	1 745 280	4	2
<i>Sh</i>	2 469 285	3	1
<i>Wx</i>	1 503 744	0	0

Jak dlouho získání nové genetické diverzity prostřednictvím mutací ?

$p_1 = p_0 (1 - u)$ což představuje jednu generaci změny v četnosti

$$p_2 = p_1 (1 - u)$$

$p_2 = p_0 (1 - u)^2$ četnost po T generacích p_t je

$$p_t = p_0 (1 - u)^t$$

$$t = (\ln p_0 - \ln p_t) / u$$

což pro mikrosatelity mutační rychlosti $u = 10^{-4}$ a četnosti výskytu nové alely $p_t = 0.5$ představuje:

$$t = (\ln 1 - \ln 0.5) / 10^{-4} = 6931 \text{ generací !!!!!!!}$$

Mutace podle vlivu působení na organismus

- **Mutace selekčně pozitivní**
- **Mutace selekčně negativní**
- **Mutace selekčně neutrální**

Toto rozdělení platí ve zcela konkrétním genetickém a ekologickém kontextu

Většina mutací neutrálních nebo mírně negativních – o jejich osudu rozhoduje genetický drift

Užitečné mutace postupně fixovány

V evoluci adaptivních struktur mají větší význam mutace se středně velkými selekčním koeficientem

Evolve, mutace a speciace

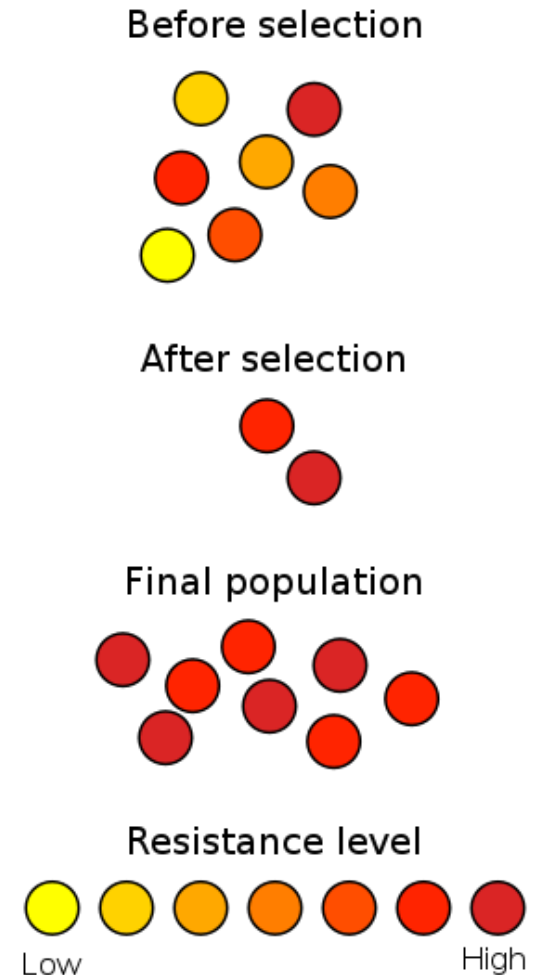
- Mutace vytvářejí genetickou variabilitu, jsou zdrojem evolučních novinek
- Mutace se fixují v rámci genetického driftu
- Pravděpodobnost fixace mutované alely je určena její výchozí frekvencí
- O osudu nové alely rozhoduje především náhoda (pravděpodobnost že nebude eliminována, nezávisí v prvních generacích na její výhodnosti)
- Doba potřebná k fixaci mutace, je přímo úměrná efektivní velikosti populace

Přírodní výběr

Pro působení přírodního výběru je nezbytná existence určité formy konkurence a variability daných systémů.

Přírodní výběr se uplatňuje prostřednictvím fenotypů.

Vzhledem k tomu, že určitý fenotyp je vnějším projevem genotypu (resp. přibližně stejným vnějším projevem více genotypů), je možné hodnotit působení přírodního výběru jako selekci proti určitému genotypu (resp. proti určité alele).

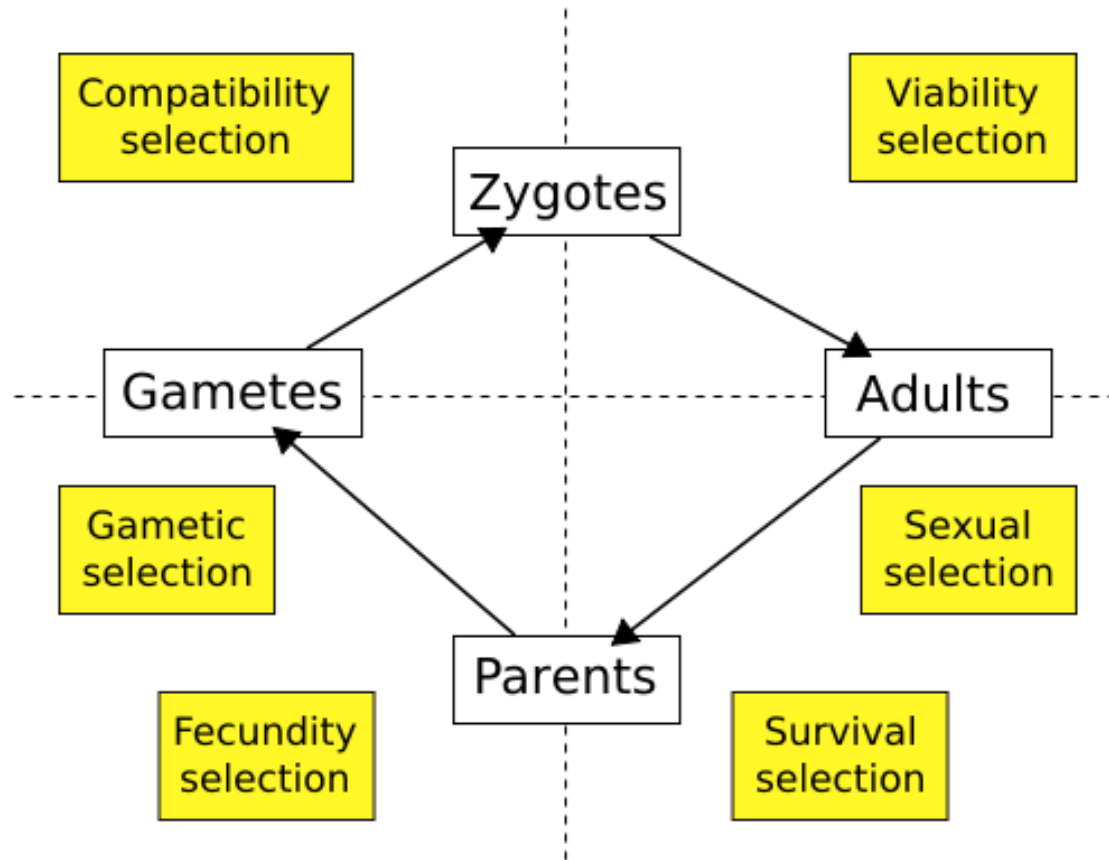


Přírodní výběr prostřednictvím selekčního tlaku, jehož hodnotu udává selekční koeficient ($s \in \langle 0; 1 \rangle$), působí proti určité alele (genotypu) a snižuje relativní příspěvek příslušného genotypu do genového (resp. gametového) fondu populace;

v důsledku toho genotypy, proti nimž přírodní výběr nepůsobí, svůj relativní příspěvek do gametového fondu zvyšují, což má za následek změny relativních genových a genotypových četností.

Přírodní výběr tímto mechanismem vede k postupným změnám genetické struktury příslušné populace.

Různé stupně působení přírodního výběru (selekce)



Released under public domain, <http://en.wikipedia.org/wiki/User:Wykis>

Důsledky přírodního výběru v dané populaci vždy odrážejí způsob reprodukce (sexuální, asexuální) a některé další významné charakteristiky populace, které s reprodukčním procesem souvisejí (typ populace – autogamní, alogamní, panmiktická, s pravidelnými systémy inbrídinku, velikost populace, místo v areálu rozšíření druhu apod.).

Předpokladem působení přírodního výběru je taková genetická struktura populace, která umožňuje jeho působení a současně je jeho důsledkem, jinými slovy, musí se jednat o populaci s jistou genetickou variabilitou a zároveň vysoce adaptovanou k daném prostředí.

Rozhodujícím znakem z hlediska přírodního výběru je schopnost přežití a reprodukce v daném prostředí.

Přírodní výběr je v zásadě selekcí na maximální reprodukční zdatnost (fitness) a proto je v tomto ohledu podstatný účinek jednotlivých alel příslušných lokusů na reprodukční zdatnost, vyjádřenou adaptivní hodnotou.

Úspěšnost přírodního výběru (stejně jako umělé selekce) závisí na genetické variabilitě výchozí populace; jenom populace s genetickou variabilitou se mohou vyvíjet.

Genetická variabilita je podmíněna především spektrem alel různých lokusů a chromozomálních přestaveb (aberrací) vyskytujících se v populaci.

Přestože jsou přírodní populace v mnoha charakteristikách heterogenní, hodnoty většiny polygenně založených znaků (tj. znaků kvantitativních) se u nich pohybují kolem určité modální hodnoty, která obvykle bývá shodná s populačním průměrem nebo se mu blíží.

Studium reprodukční zdatnosti v těchto populacích opakovaně prokázalo, že fenotypy s průměrnou hodnotou mají nejvyšší vitalitu, kdežto fenotypy vzdalující se od průměrné hodnoty směrem k maximu i minimu se vyznačují klesající vitalitou.

Fenotypy s průměrnou hodnotou označují jako **fenotypy optimální** a ostatní jako **fenotypy suboptimální**.

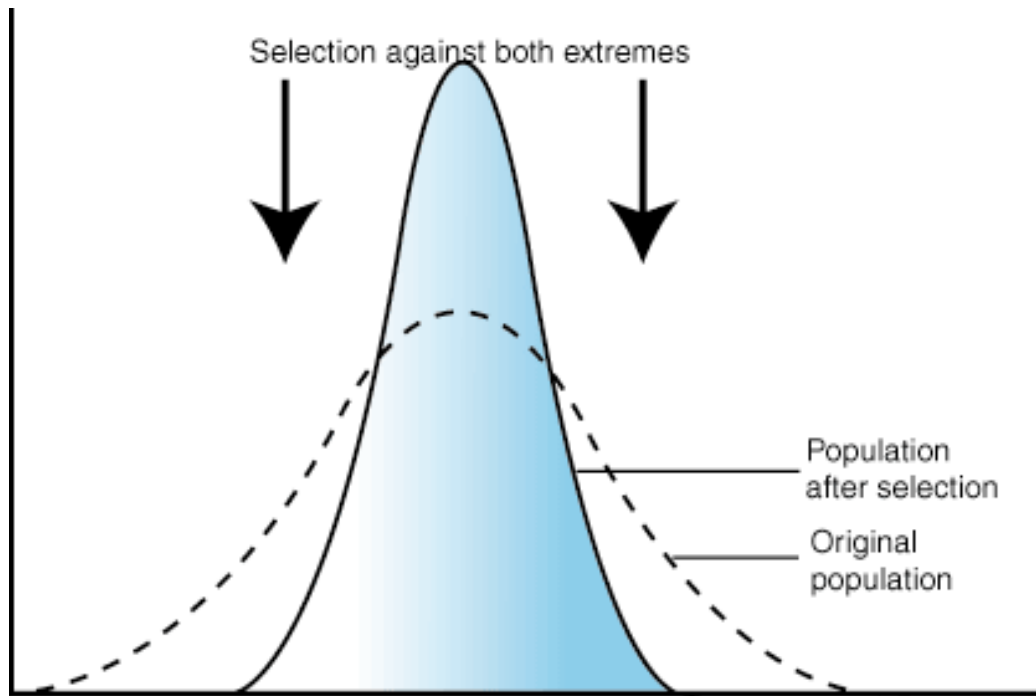
v populaci existuje v důsledku přírodního výběru selekce proti suboptimálním fenotypům. Tuto selekci je možné vyjádřit jako selekční tlak (E) pomocí adaptivní hodnoty optimálního fenotypu (w_{op}), adaptivní hodnoty suboptimálního fenotypu (w_{sub}) a podílu suboptimálních fenotypů ve vzorku (s_o):

$$E = (w_{op} - w_{sub}) \times s_o$$

Selekční tlak může nabývat všech hodnot v uzavřeném intervalu $<0;1>$. Jestliže je $E = 0$, pak selekční tlak nepůsobí, což jinými slovy znamená, že populace je složena pouze z optimálních fenotypů. Naproti tomu při $E = 1$ by byly všechny fenotypy suboptimální a žádný z nich by nepřežil.

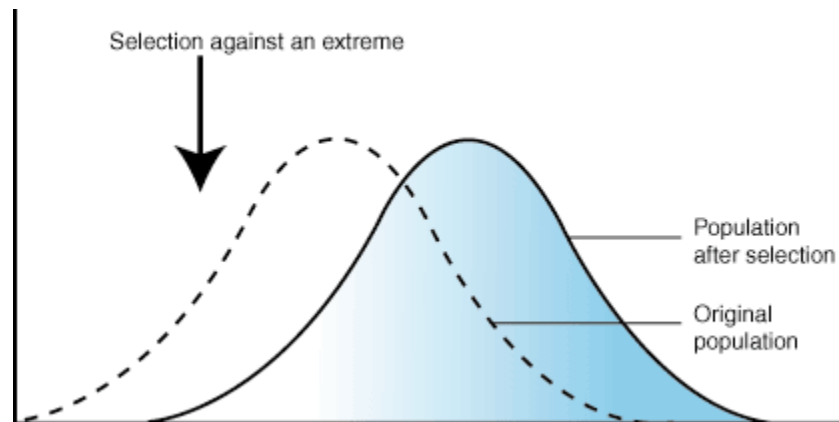
Selekce stabilizující (centripetální)

uplatnit za situace, kdy dochází pouze k malým změnám prostředí, které se vcelku vyrovnávají (suma odchylek v jednom a opačném směru je teoreticky rovna nule).



Selekce usměrněná (centrifugální)

zvýhodňuje některý z extrémních fenotypů, tj. fenotyp, jehož fenotypová hodnota se nachází v oblasti minima nebo naopak v oblasti maxima variačního rozpětí příslušného uvažované populaci. Důsledkem tohoto typu přírodní selekce je posun populačního průměru ve směru selekce (tj. k extrémním hodnotám) a snížení genetické variability populace. Reakce druhu na změnu životních podmínek.



Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations

MARTIN L. CODY and JACOB McC. OVERTON*

Department of Biology, University of California, Los Angeles, CA 90095, USA

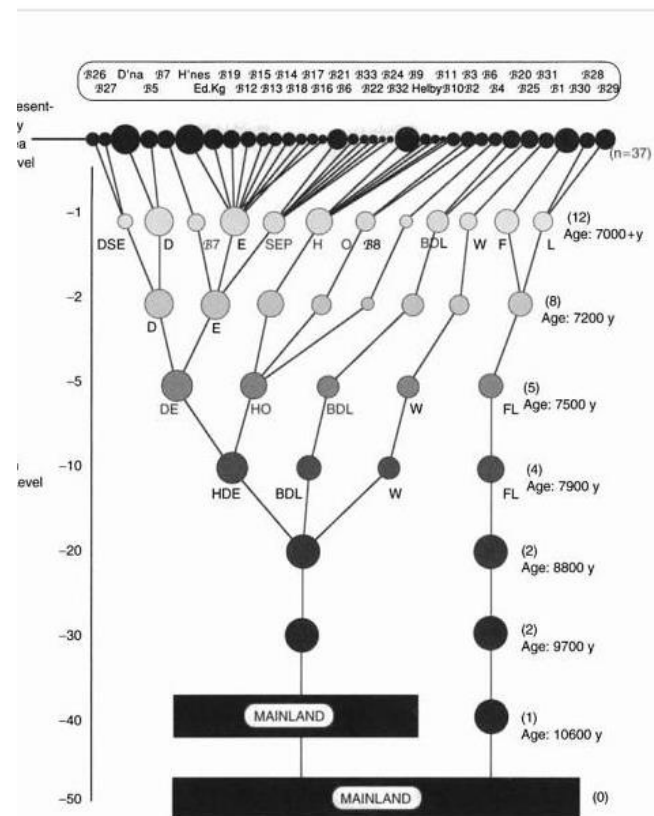
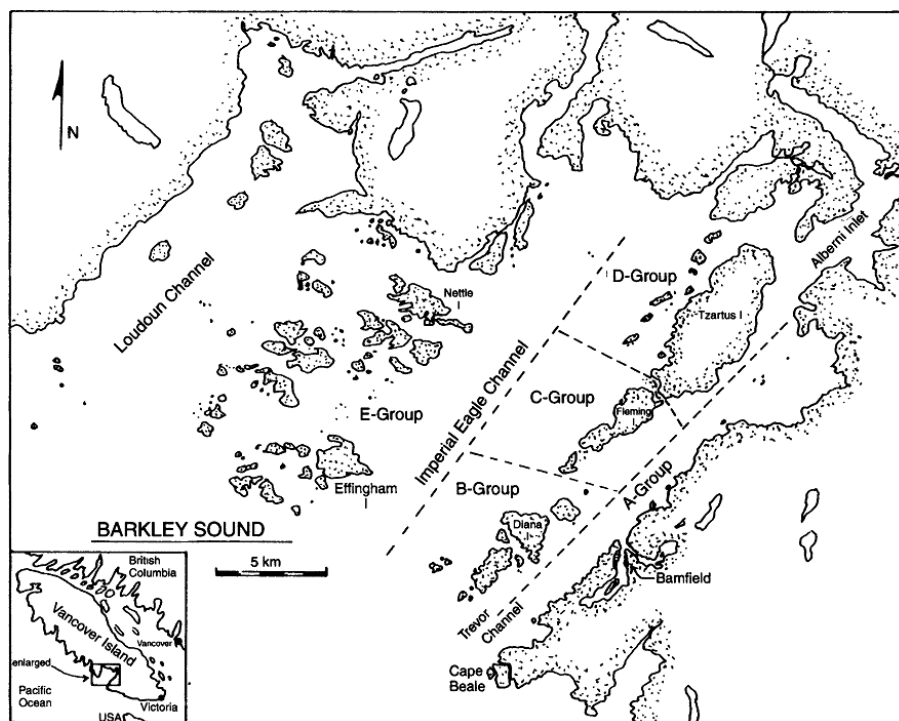
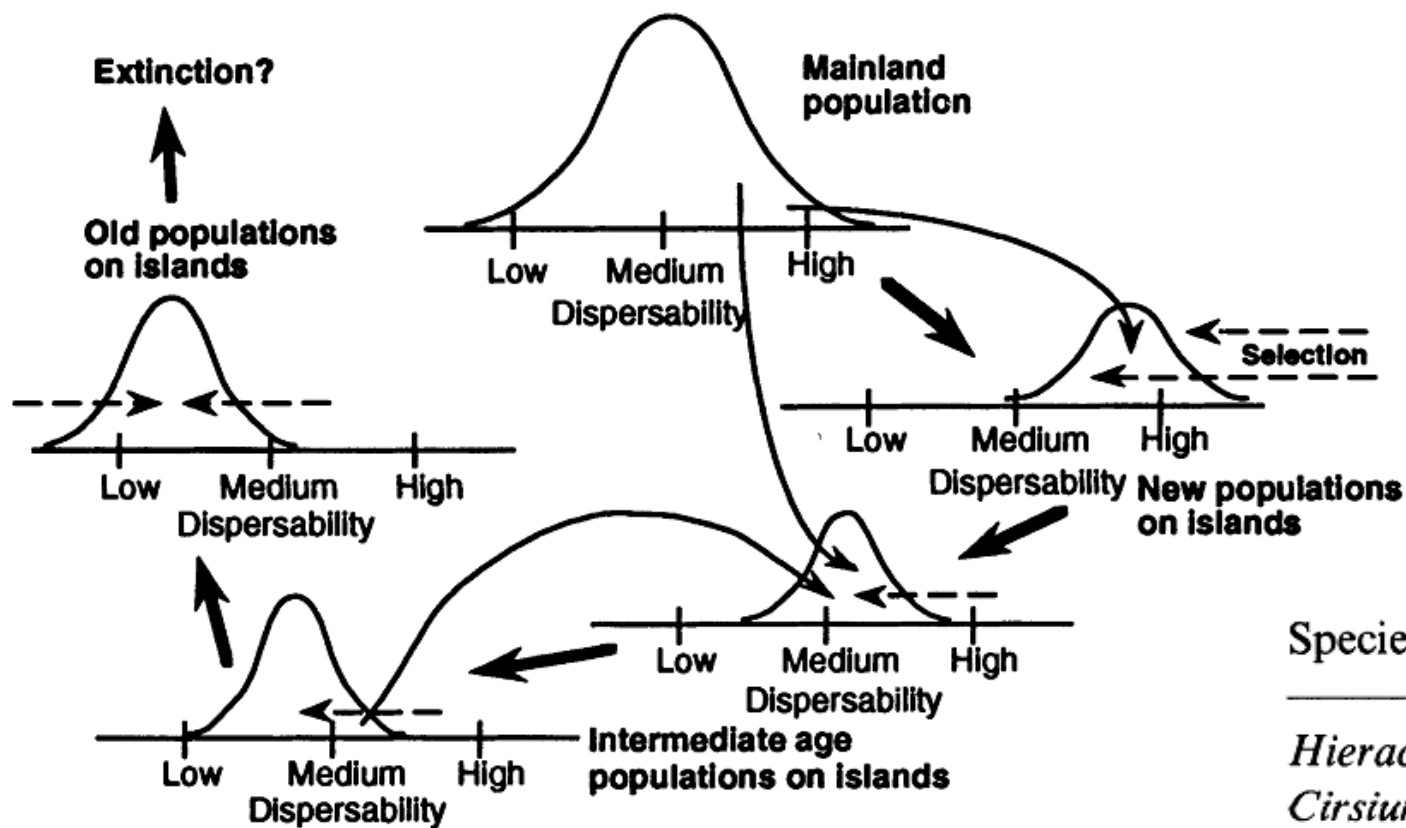


FIG. 2.8. Historical phylogeny of the B-series islands. Present-day islands (listed at top of figure) are



Species

Hieracium albiflorum
Cirsium vulgare
Hypochaeris radicata
Sonchus spp.†
Lactuca muralis‡
Senecio sylvaticus§
Taraxacum officinale

Species	<i>n</i>	V_a (mm ³)	V_p (mm ³)	Corr. coeff.* V_a vs. V_p
<i>Hypochaeris radicata</i>				
Mainland	4	1.17 ± 0.19	4331 ± 542	-0.03
Islands	29	1.46 ± 0.38	2847 ± 1257	
<i>Lactuca muralis</i>				
Mainland	3	0.79 ± 0.07	1245 ± 209	-0.01
Islands	49	0.74 ± 0.11	902 ± 244	
<i>Senecio sylvaticus</i>				
Mainland	3	0.35 ± 0.13	906 ± 387	0.16
Islands	30	0.39 ± 0.09	939 ± 207	

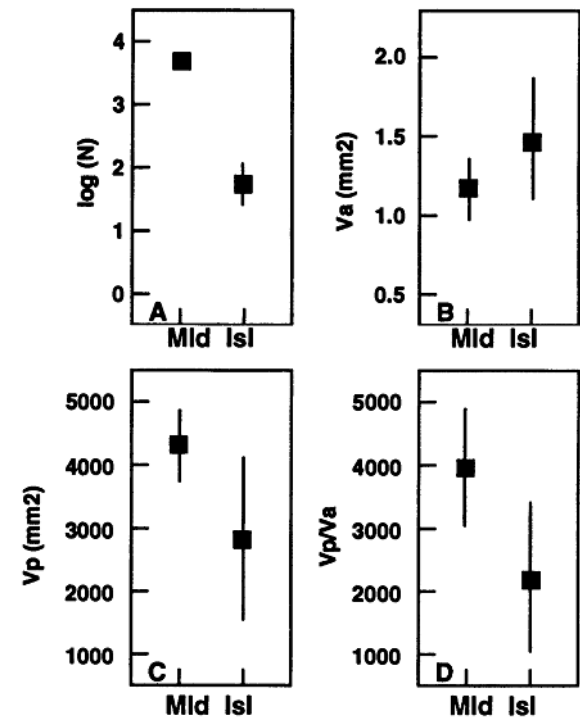


Fig. 5 Comparison of population size (N), achene volume (V_a), pappus volume (V_p) and their ratio between old populations on islands ($n = 29$ populations) and mainland populations ($n = 4$) of *Hypochaeris radicata*. Mean values $\pm$ standard deviations are shown. Old island populations have smaller pappus volumes and tend to have larger achenes than mainland populations, both contributing to a significantly lower dispersal potential V_p/V_a on the islands.

Příklady usměrněné selekce

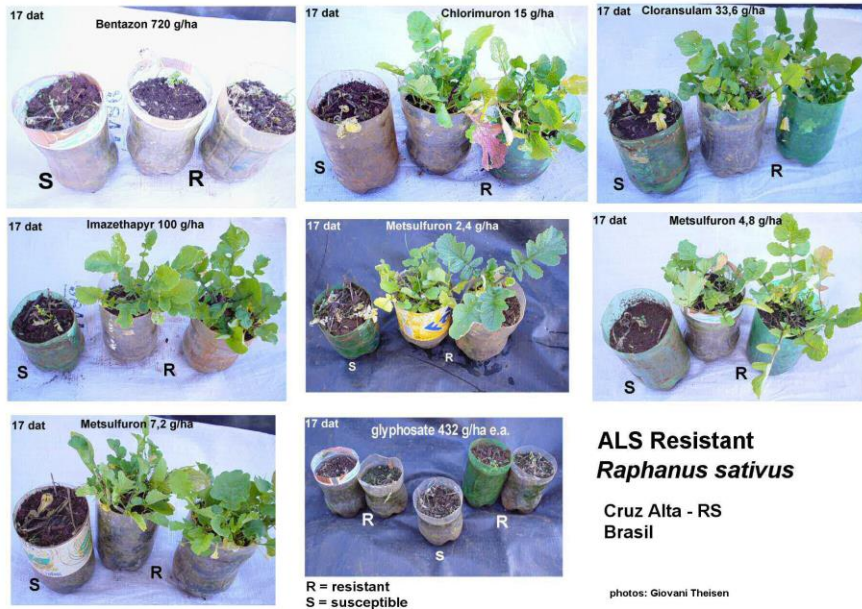
Tolerance k těžkým kovům

Reakce na znečištění prostředí

Tolerance vůči herbicidům

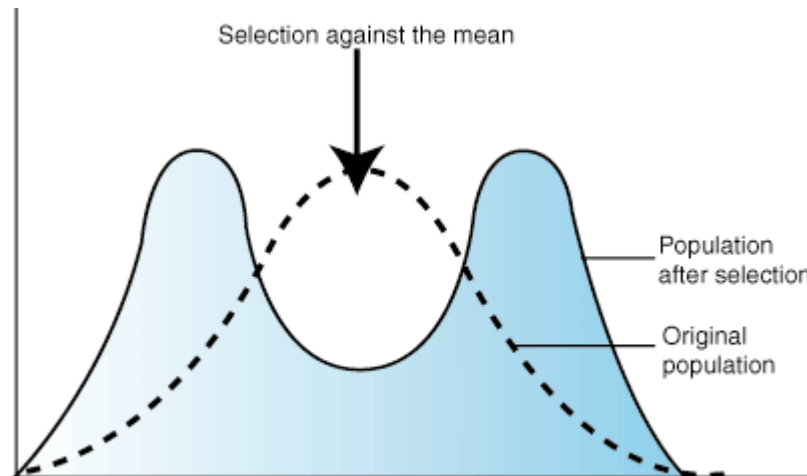
Šlechtění – domestikace rostlin

Mikroevoluce na orné půdě – plevelné rostliny



Selekce disruptivní

Uplatňuje se tehdy, když se během jedné generace část členů určité výchozí populace dostane do prostředí (mozaikovitě nesouvislé), v němž je selekcí preferován jeden extrémní fenotyp (např. nacházející se oblasti minima variačního rozpětí výchozí populace) a druhá část členů populace se dostane do prostředí, v němž je selekcí preferován opačný extrémní fenotyp (v daném případě nacházející se v oblasti maxima variačního rozpětí výchozí populace). Pokud obě skupiny nejsou izolovány a mezi jejich členy je možná vzájemná reprodukce, potom se v populaci jako celku zachovává genetická variabilita s tím, že může docházet k posunu populačního průměru v té části populace, která osidluje prostředí, v němž je selekce intenzivnější.



Selekce disruptivní

Ekotypická diferenciacie – edafické faktory (např. Ca/Mg)

Změna opylovačů

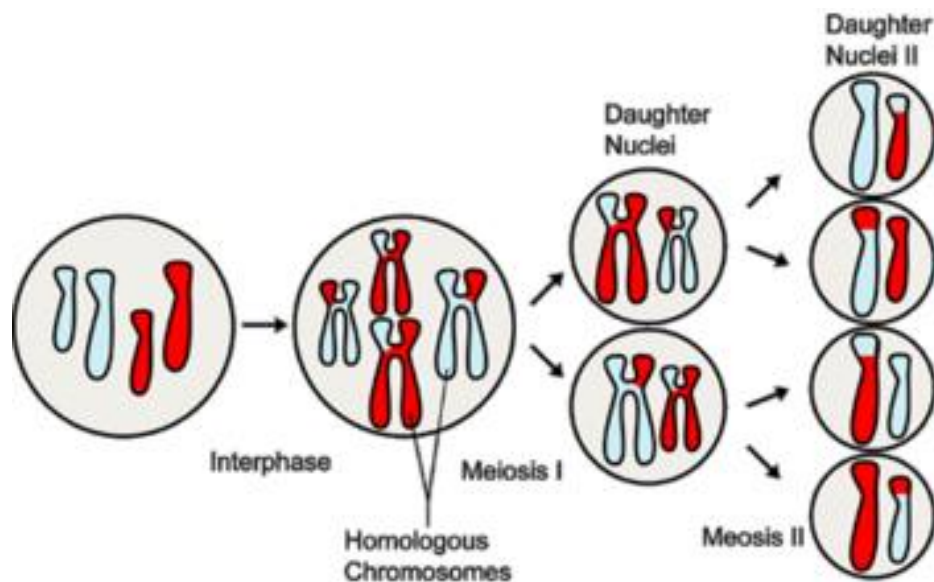
Geografická separace

Změna reprodukčního systému – inkompatibilita



Evoluční význam proto mohou mít **mutantní alely (mutace)** jenom v případě, že změna prostředí je taková, že dojde i ke změně dosavadních adaptivních hodnot a některé mutantní genotypy nabydou vysoké reprodukční zdatnosti. Pouze za této situace může být evoluční změna ve struktuře populace dostatečně rozsáhlá a evoluční pokrok dostatečně rychlý.

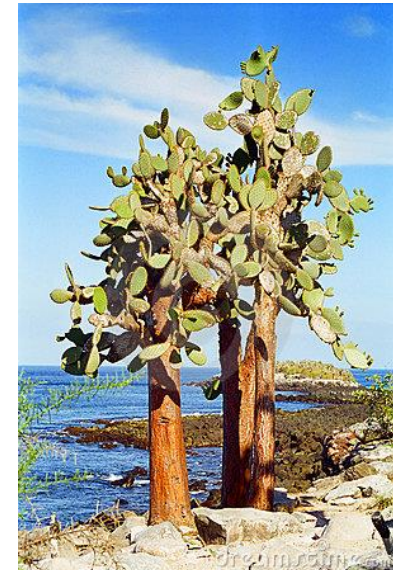
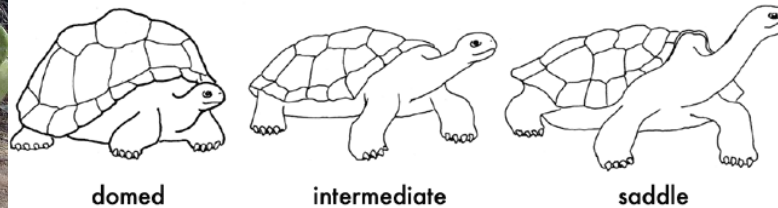
V evoluci má nezanedbatelnou úlohu též **rekombinace**. Dokladem toho je, mimo jiné, nutnost zapojení výhodných mutací rekombinačním procesem do genofondu populace, aby se mohly v evoluci pozitivně uplatnit.



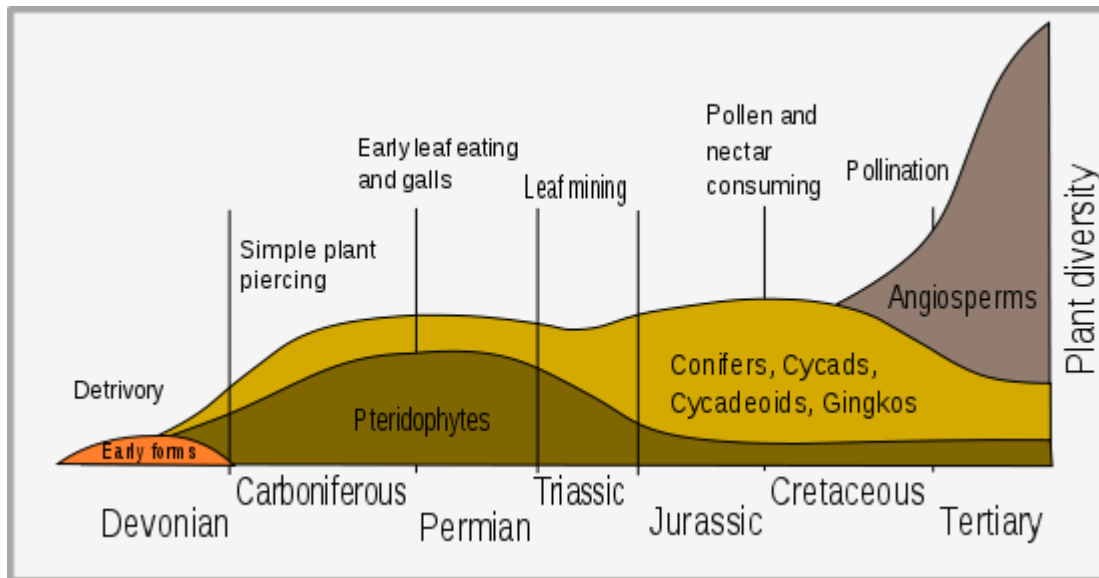
Adaptivní a neadaptivní znaky

Adaptivní znak – takový, který má v daném prostředí selekční výhodu

Evoluční reakce na herbivory



Evoluční reakce na herbivory



Viburnum lesquereuxii leaf with insect damage; Dakota Sandstone (Cretaceous)



změny:
Fenologie
Morfologie
Chemického složení