

Proměnlivost a evoluce rostlin

Petr Smýkal

Katedra botaniky, PřF UPOL

2012/13

Druh jako základní článek evoluce

Speciace



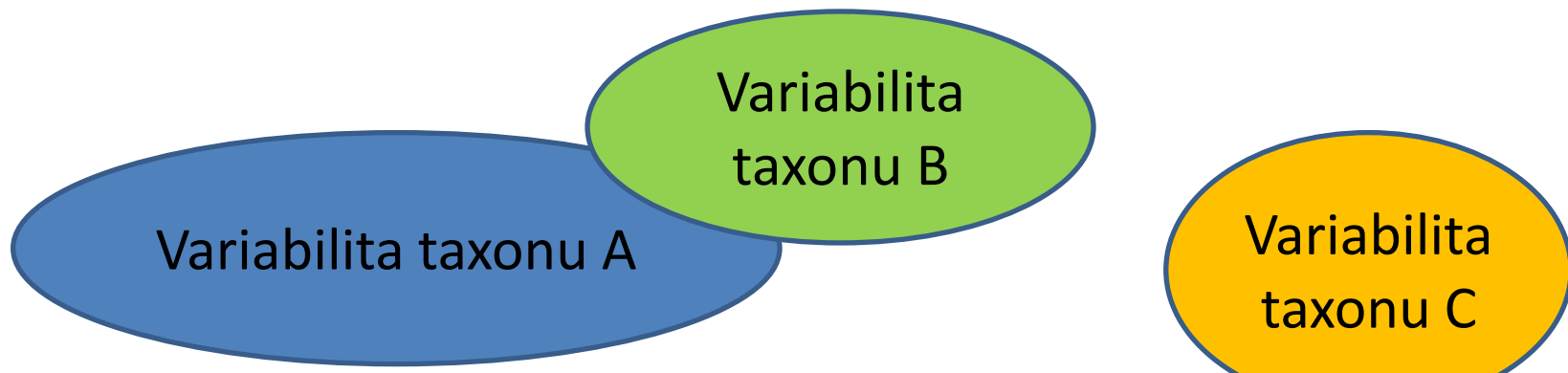
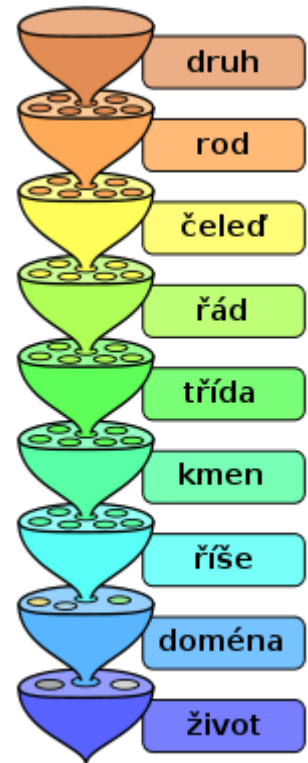
„Evoluce, vole, evoluce !”

Taxonomie

(z řec. *taxis* – uspořádání, *nomos* – zákon) je v užším slova smyslu vědní obor, který **se zabývá teorií a praxí klasifikace organismů**.

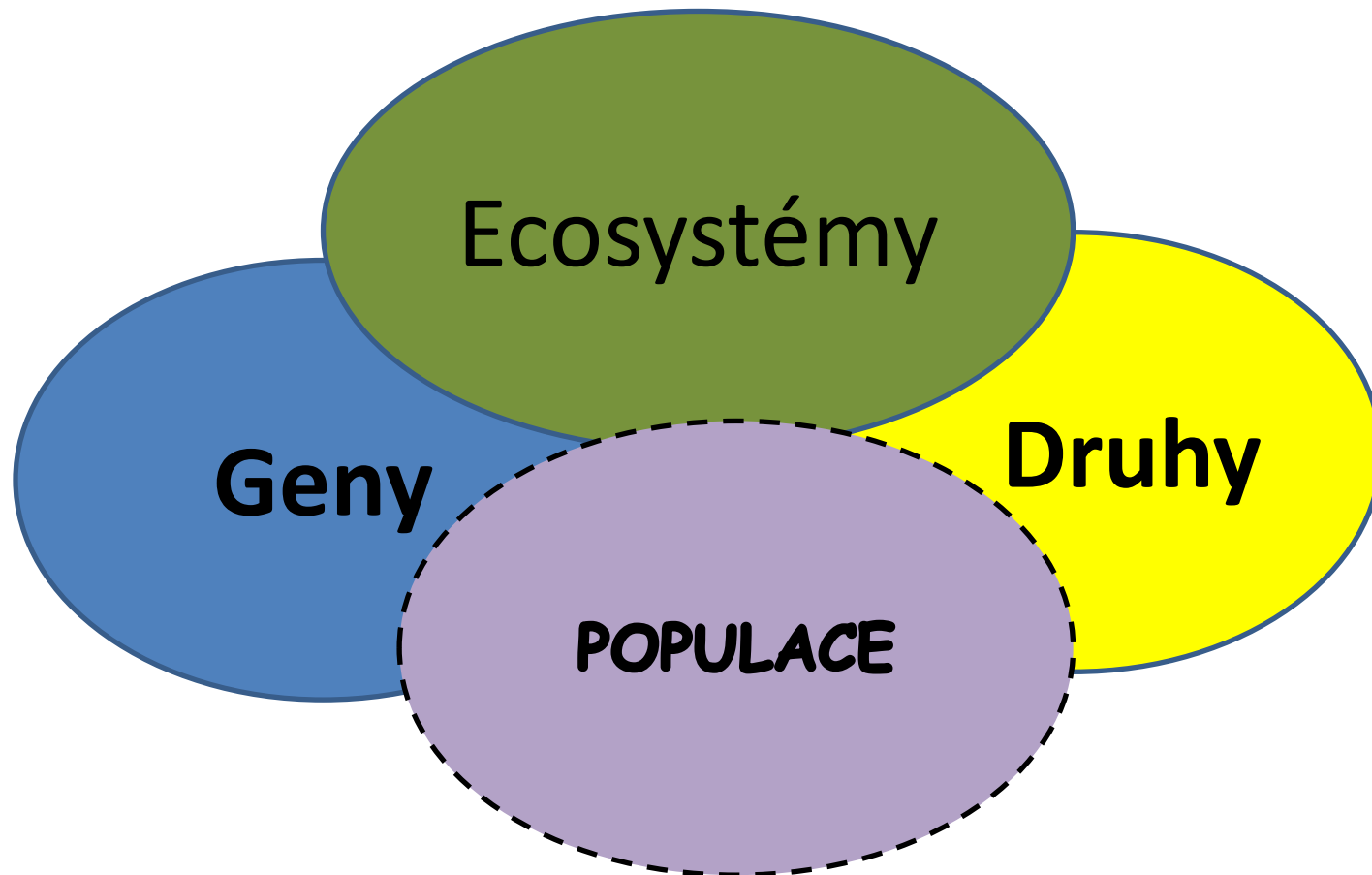
Jejím cílem je klasifikovat všechny známé biologické skupiny (taxony) podle určitých pravidel do jednotlivých hierarchicky uspořádaných biologických kategorií.

V širším slova smyslu se **taxonomie překrývá s biologickou systematikou**, tedy vědou, která studuje nejen **klasifikaci, ale i obecné principy variability (diverzity)** jednotlivých druhů nebo vyšších taxonů a zabývá se i **příčinami a důsledky této variability**.



Základní členění biodiversity

dle Mezinárodní svaz ochrany přírody
(International Union for Conservation of Nature) IUCN



Druh – species

Latinské slovo znamenající „typ, vzhled, vzezření“

Organismy – přirozená seskupení fenotypově podobných jedinců, lze je uspořádat do hierarchicky uspořádaného systému, tj. taxonomického systému

Existují druhy v přírodě objektivně, nebo je vymezuje až taxonom ?

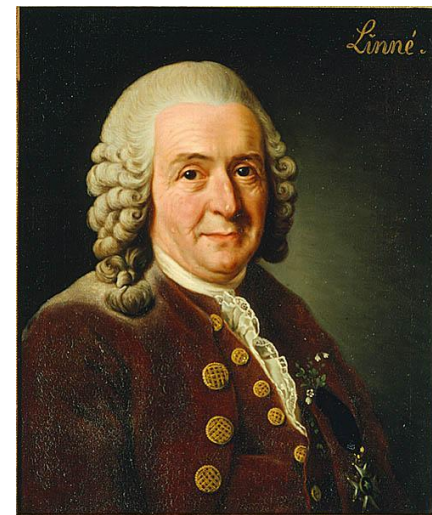
Neexistuje univerzální definice druhu !

John Ray – pravděpodobně první pokus o definici druhu

„Druhy jsou skupiny rostlin, které v mezích své proměnlivosti, plodí shodné potomstvo“.

"In order that an inventory of plants may be begun and a classification of them correctly established, we must try to discover criteria of some sort for distinguishing what are called 'species'. After a long and considerable investigation, no surer criterion for determining species has occurred to me than distinguishing features that perpetuate themselves in propagation from seed."

Carl von Linne (*Carolus Linnaeus*) (1707 – 1778)

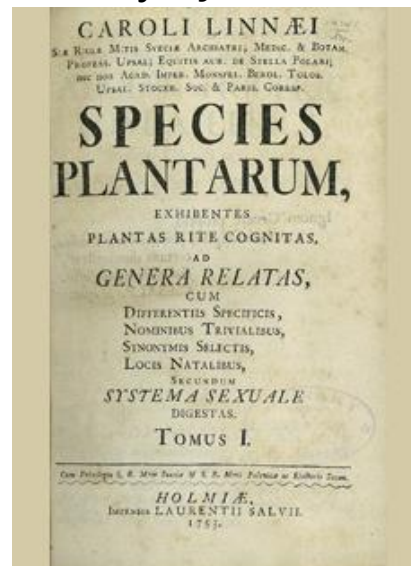


Systema Naturae, *Genera Plantarum*,
Critica Botanica (1737) – znalost variability
rostlin, fixní počet druhů

Platae Hydridae (1751) – 100 druhů/hybridů

Species Plantarum (1753) začátek botanické
nomenklatury a popis 5900 druhů.

Hierarchický umělý, binomický systém.



*Oddělení (divisio): – *phyta*

pododdělení (subdivisio): –
phytina

*Třída (classis): – *opsida*

*Podtřída (subclassis): – *idae*

*Řád (ordo): – *ales*

*nadřád (superordo): – *anae*

*Čeleď (familia): – *aceae*

*podčeleď (subfamilia): – *oideae*

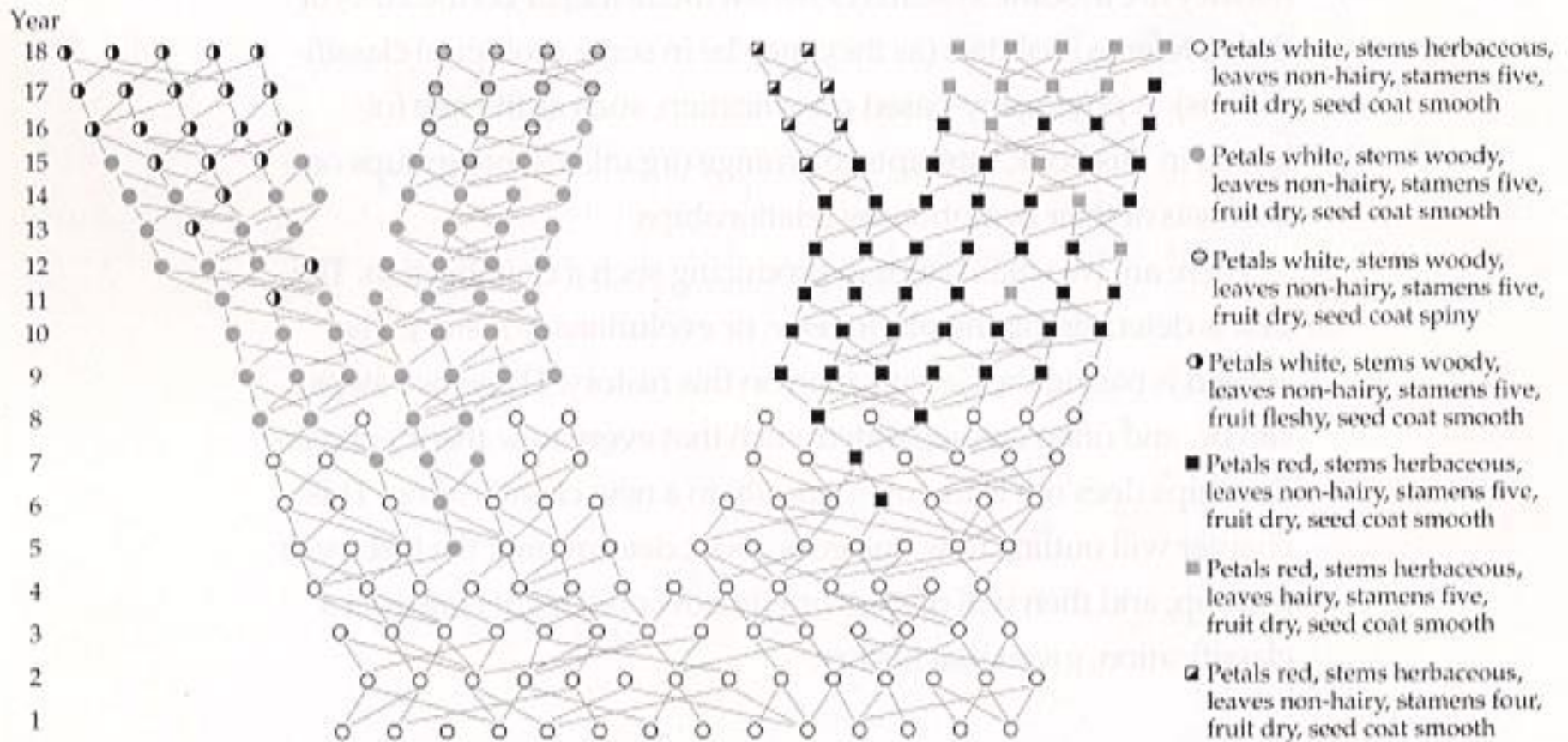
*Rod – genus

*Druh – species

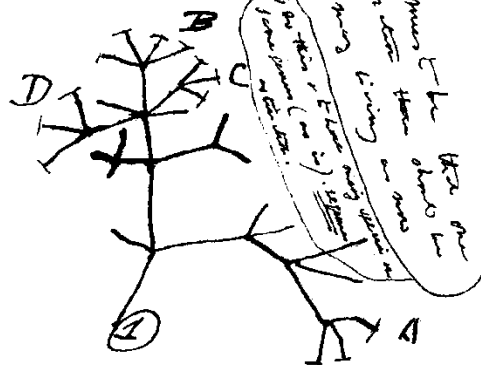
*subspecies

*varietas

Speciace = evoluční proces, při kterém vzniká jeden nebo více druhů nových za účasti jednoho či více původních druhů



I think



Then between A & B. various
 sort of relation. C & B. The
 first predation, B & D
 rather greater distinction
 Then forms would be
 formed. - binary relation

Down, Bromley, Kent,
 October 1st, 1859.

ON THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE
 PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE
 FOR LIFE.

By CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNEAN, ETC., SOCIETIES;
 AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE
 AROUND THE WORLD.'

LONDON:
 JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
 1859.

The right of Translation is reserved.

Speciace

procesy diferenciacie a reprodukční izolace můžou být různorodé, zásadně odlišné svým mechanismem

- různé v různých skupinách
- ekologická, chromozómová, polyploidizační, hybridizační
- proces dlouhodobý (**postupná, gradualistická speciace**)
- čtyři základní procesy – mutace, náhodné změny genofondu, selekce, migrace
- i náhlý (**saltační**) – hybridizace, polyploidizace

Pojetí druhu

vychází z detailního studia morfologických znaků.

Cíl taxonoma

přehledná a snadno použitelná klasifikace materiálu.

Mezinárodní kód botanické nomenklatury (počátek 20. století)

Zavedení přesných pravidel v botanickém názvosloví

Revize každých 5 let projednávány na kongresech.

Pojetí druhu:

- **Nominalistické**
- **Realistické**
 - **historické**
 - **esencialistické**
 - **strukturalistické**
 - **kohezní**

Nominalistické pojetí

- Předpokládá, že druhy v přírodě objektivně neexistují, a že je uměle vymezuje až taxonom
- Reálně existující jsou pouze jedinci, ne taxony
- Hranice mezi druhy je určena konvencí
- Variabilita je přirozenou vlastností, někteří jedinci jsou si více podobní než jiní
- Dceřiný druh vzniká víceméně plynulým vývojem z mateřského druhu, okamžik vzniku nového druhu je určen konvencí

Realistické pojetí

Druhy a hranice mezi nimi existují v přírodě objektivně

Jednotlivá pojetí se liší tím co považují za příčinu odlišnosti druhu.

Historické

Existence odlišných druhů je výsledkem historické náhody. Ve vývoji určitého druhu se střídají kratší období evoluční plasticity s delšími obdobími evoluční stability.

Esencialistické

Předpokládá, že příslušníkům stejného druhu je společná určitá vnitřní kvalita (esence), jíž se odlišují od jiných druhů.

Počet druhů i hranice mezi nimi jsou pevně určeny.

Vnitrodruhová variabilita je výsledkem nestejně míry vyjádření této esence, která má původ ve vlivech okolí.

Strukturalistické

Předpokládá , že **druhy existují objektivně** a že jejich existence a **vzájemná odlišnost vyplývá z vlastností jejich strukturálních prvků.**

Fenotyp je určován především deterministickými procesy vyplývajících z jejich stavebních prvků a mechanismy uplatňujícími se v ontogenezi.

Druhotná role je přisuzována faktorům vnějšího prostředí.

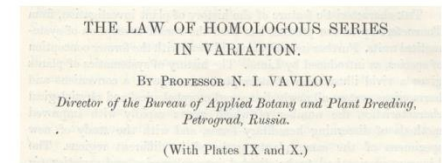
Rozhodující při určení fenotypu a evoluci nového druhu mají vývojová omezení.

Vzhledem k fenotypu složitějších organismů, je málo pravděpodobné, že by strukturalistické zákonitosti rozhodovaly o vzniku nových druhů.

Vavilovova teorie homologických řad (1922)

Ucelená strukturalistická představa o charakteru druhu. V rámci různých rodů rostlin se opakují určité kombinace fenotypových znaků umožňujících od sebe odlišit druhy. Na základě morfologie je možné předpovědět existenci dosud nepopsaných druhů.

HERITABLE VARIABLE CHARACTER		<i>Pisum sativum</i> L.— Pea	<i>Vicia sativa</i> L.—Vetch	<i>Vicia faba</i> L.—Broad-bean	<i>Lens esculenta</i> Moench.—Lentil	<i>Lathyrus sativus</i> L.—Grass pea	<i>Cicer arvense</i> L.—Chick pea	<i>Glycine hispida</i> Max.—Soybean	<i>Phaseolus vulgaris</i> L.—Bean	<i>Canavalia gladiata</i> DC.—Canavalia	<i>Stizolobium hassioides</i> Piper—Velvet bean	<i>Cajanus indicus</i> Spreng.—Pigeon pea	<i>Medicago sativa</i> L.—Blue alfalfa	<i>Trifolium pratense</i> L.—Red clover	<i>Lotus corniculatus</i> L.—Bird's foot trefoil
BLOSSOM CHARACTERS	Color of blossom	White	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Rose	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Variegated: Color of standards quite different from color of wings	Red	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Violet-blue	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
FRUIT CHARACTERS	Size of blossom	Yellow	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Wings and standard spotted or striped	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Structure of pod wall	Large	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Small	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Form of pod	Without parchment layer	With parchment layer	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Without parchment layer	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Linear	Linear	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Rhombic	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Smooth	Crescent shaped	Crescent shaped	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Sword shaped	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Beak-like	Beak-like	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Hairy	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Smooth	Hairy	Smooth	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Smooth	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Hairy	Hairy	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		Smooth	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+



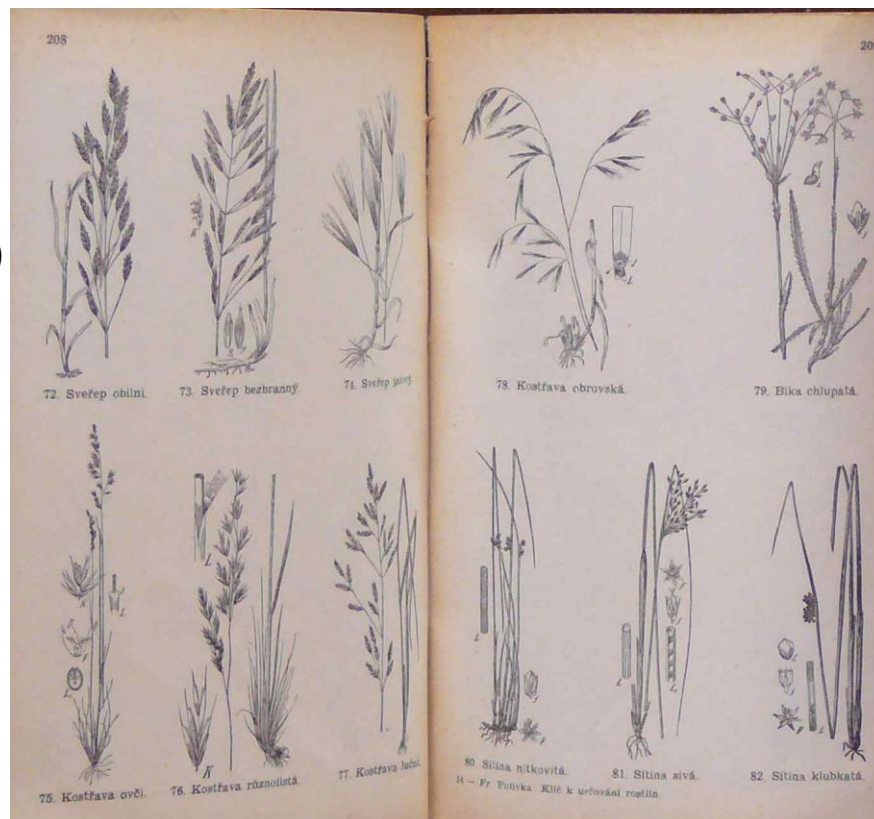
V současnosti toto vysvětluje syntenie a kolinearita genomů.

Morfologická (typologická) koncepce druhu

Druh je skupina jedinců, kteří se sobě navzájem morfologicky podobají (morphospecies).

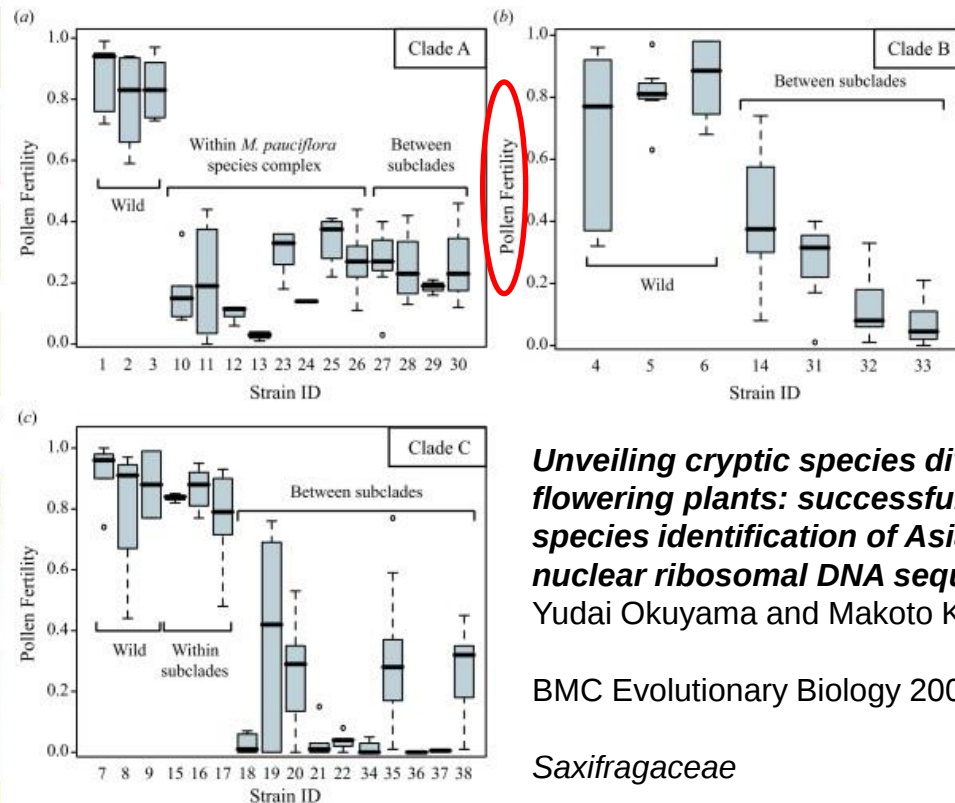
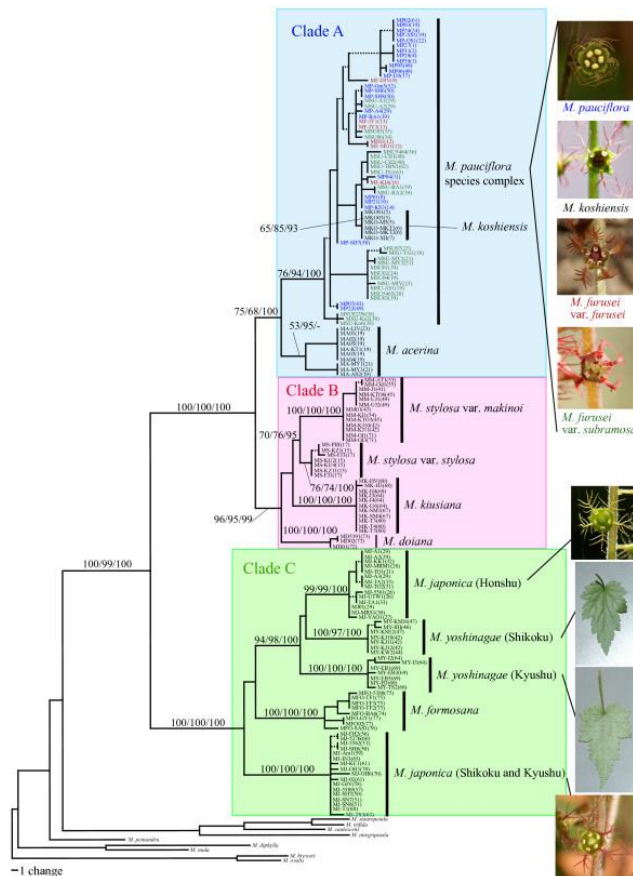
Praktičnost: určovací klíče, atlasy
Rozpoznávání v rámci/mezi druhy

Arabidopsis thaliana – ecotypy (genotypy)



Kryptické druhy – morfologicky neodližitelné

Vzájemně reprodukčně izolované populace, které často koexistují sympatricky, aniž by se křížili. Podle tradičních taxonomických znaků je však nelze odlišit. Odlišení pomocí molekulárních metod (sekvencí DNA).



Unveiling cryptic species diversity of flowering plants: successful biological species identification of Asian *Mitella* using nuclear ribosomal DNA sequences

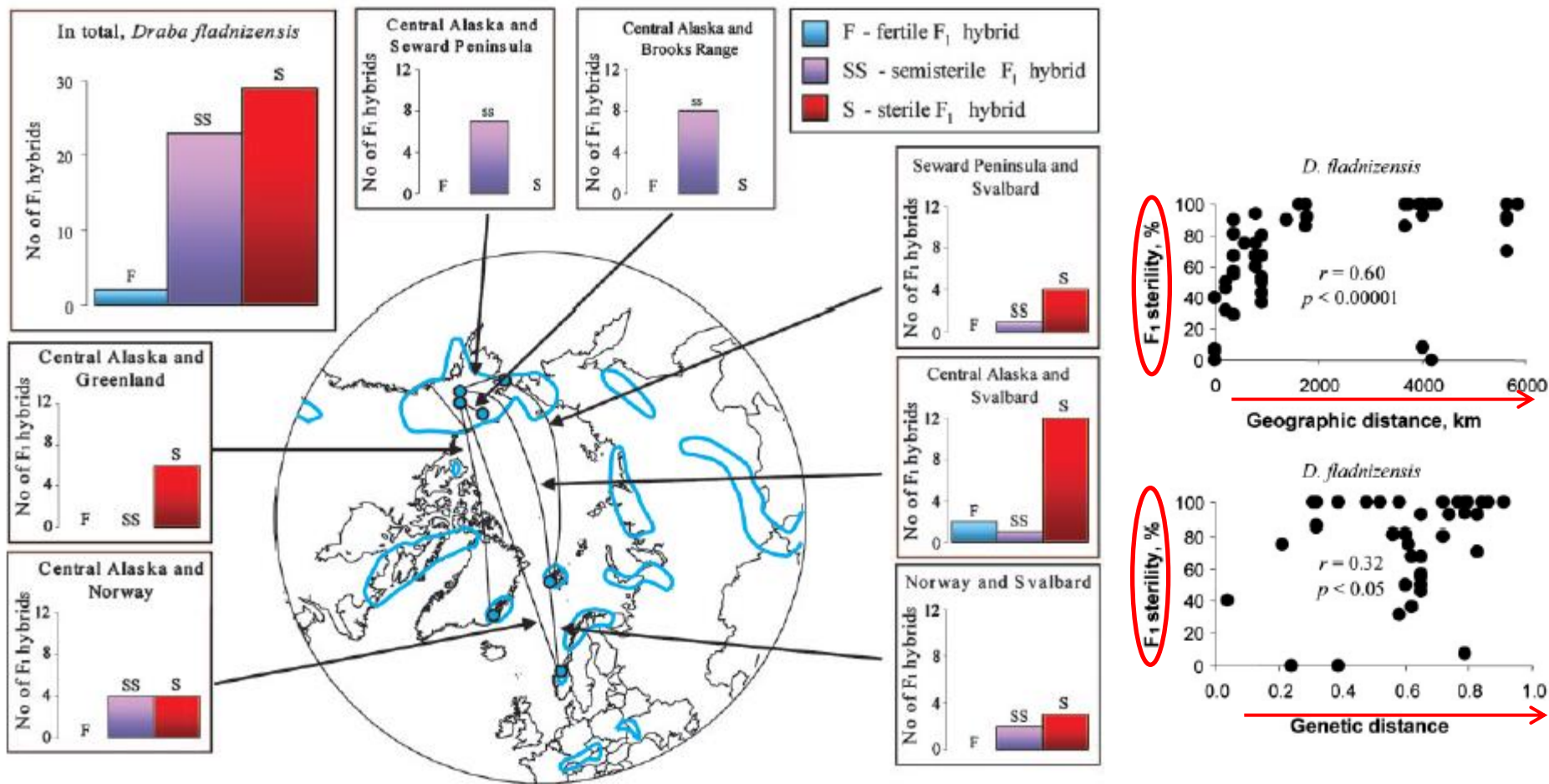
Yudai Okuyama and Makoto Kato

BMC Evolutionary Biology 2009, 9:105

Saxifragaceae

Kryptické biologické druhy

Chudina - *Draba fladnizensis*



Intraspecifické hybridizační bariéry navzdory stejné morfologii a ekologii
 99% fertilita rostlin, ale jen 63% uvnitř populace a 8% mezi populacemi
 Recentní rozrůznění - od pleistocénu (před 12 tisíci lety)

Mechanismus druhové koheze

Druh = nejbližší skupina organismů mající potenciál pro genetickou a demografickou komunikaci (Templeton 1989)

Působí proti rozšiřování fenotypového i genotypového spektra druhů, zabraňuje jejich splývání a prolínání.

Zodpovědný za udržení podobnosti mezi příslušníky stejného druhu a zároveň nepřímo za existenci rozdílů mezi různými druhy.

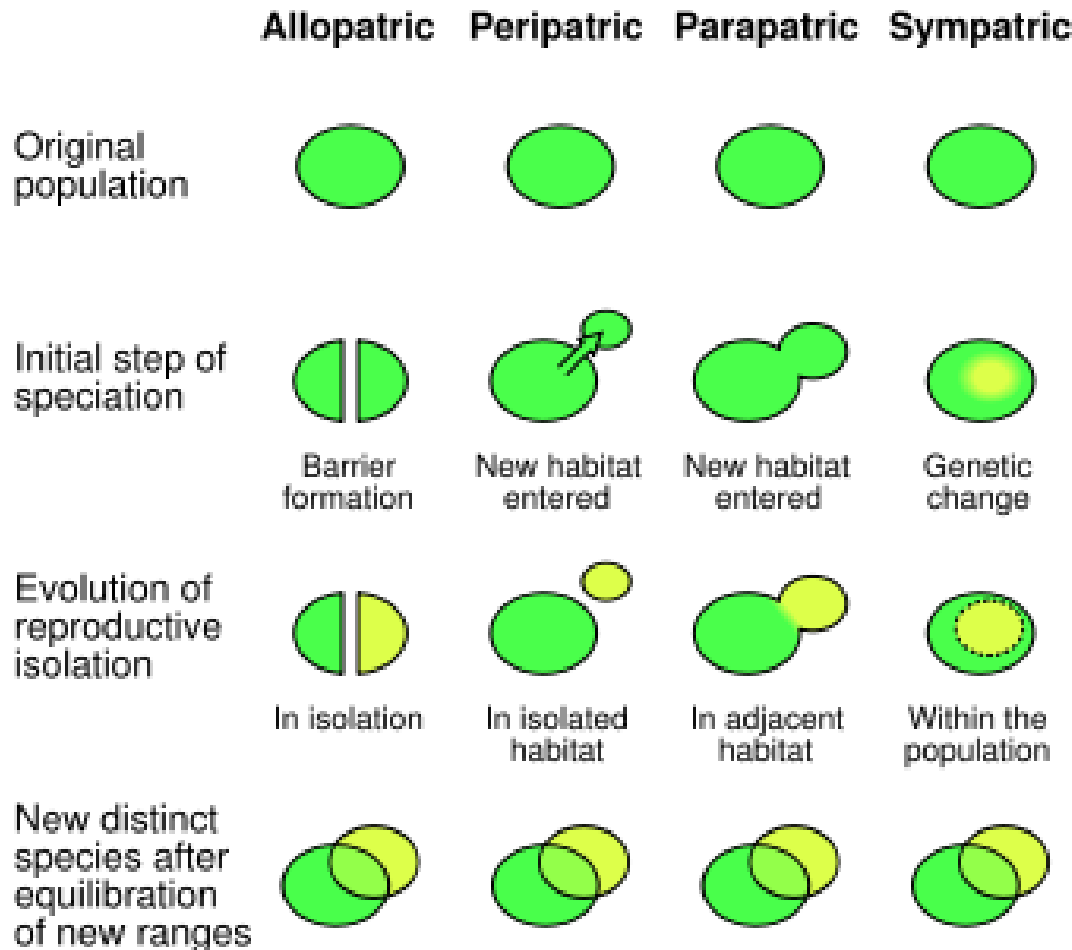
Nejrozšířenějším mechanismem druhové koheze je pohlavní rozmnožování, čímž dochází ke genovému toku, genofond se tak vyvíjí jako celek.

U druhů se strukturovanou populací a nízkou intenzitou genového toku zajišťuje genovou kohezi pouze určitá podmnožina genů (selekčně výhodných)

Představa že v určitém prostředí existuje pouze omezený počet potenciálních nik – proto omezený počet druhů které se mohou těmto nikám přizpůsobit.

Jedinec příliš odlišný od fenotypu (genotypu) optimálního pro danou niku je eliminován – *model ekologického druhu*.

Speciace a geografie



allopatrická speciace - část populace se oddělí do dvou geografických celků

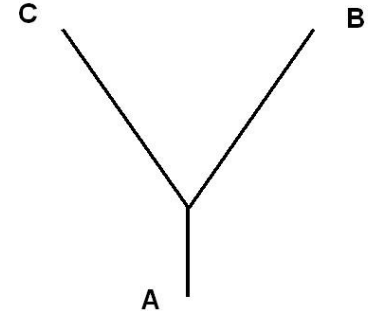
peripatrická speciace – malá zakládající populace pronikne do nové izolované niky

parapatrická speciace – k oddělení může dojít buď proto, že mutant si najde jiný biotop (u cizopasníků například jiného hostitele) a následně se nemůže křížit s většinovou populací (saltační speciace)

sympatrická speciace – speciace bez fyzického oddělení

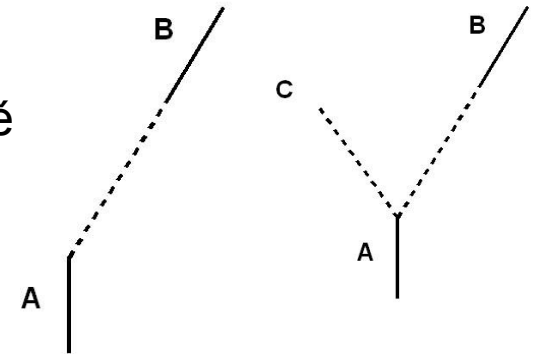
Štěpná speciace

je dichotomická, kdy se druh štěpí na dva druhy, nebo polytomická, kdy se stávající druh se zmnoží na větší počet biologických druhů. Proces probíhá tak, že se díky izolačním mechanismům druh změní náhle či pozvolna na dva nebo více druhů nebo se od původního druhu, který dále existuje, oddělí reprodukčně izolovaná populace.



Fyletická speciace

je podstatná změna vlastností téže vývojové linie, tedy jediného evolučního i biologického druhu taková, že časově oddálené populace je možno objektivně přiřadit odlišným druhům. Nedochozí ke zvýšení počtu druhů.



Fyletické vymírání

nastává, když mizí starý taxon a je transformován na taxon nový.

Mnohem častější je však štěpná speciace.

Pozvolná speciace

Probíhá prostřednictvím mutací, náhodné události a genetického driftu, selekce a migrace.

Dlouhodobý proces – tisíceletí, miliony let (během lidského života obtížně zaznamennatelný).

Různé skupiny se nacházejí v různých stádiích speciace (ekotypy, poddruhy, druhy).

Důkazy pozvolné speciace

(Clausen 1951): *Stages in the evolution of plant species.*

„*Layia* je příkladem rodu, jehož druhy dospěly do nejrozličnějších fází evoluční diferenciace“

Výzkum ekotypů

Potentilla glandulosa

subsp. *hansenni*

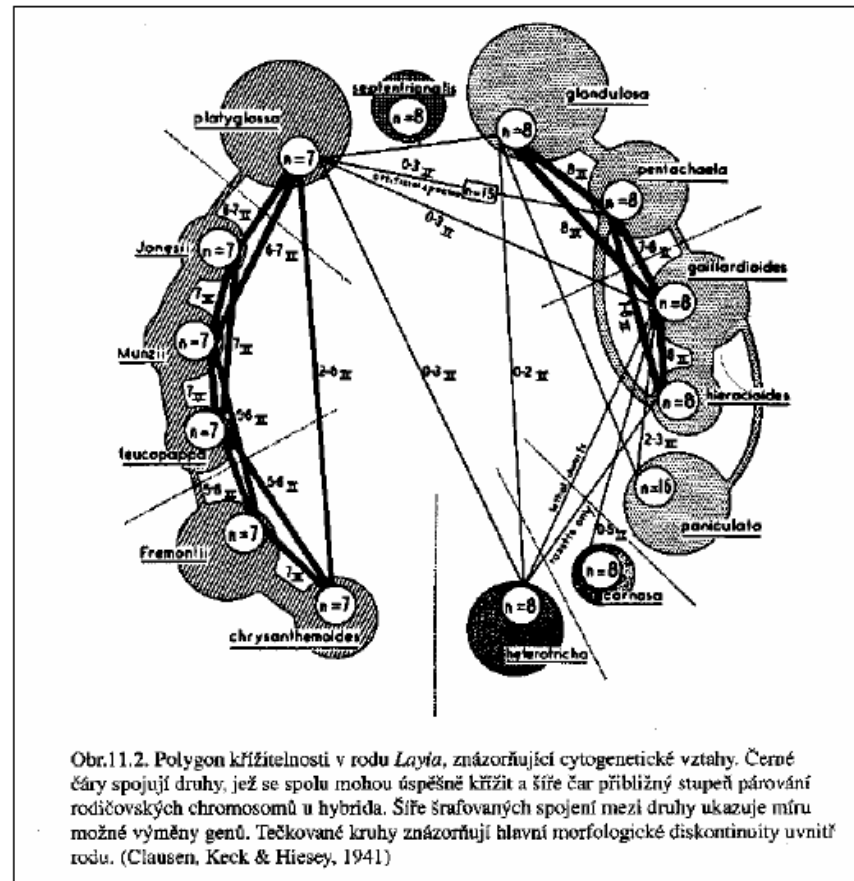
subsp. *nevadensis*

subsp. *reflexa*

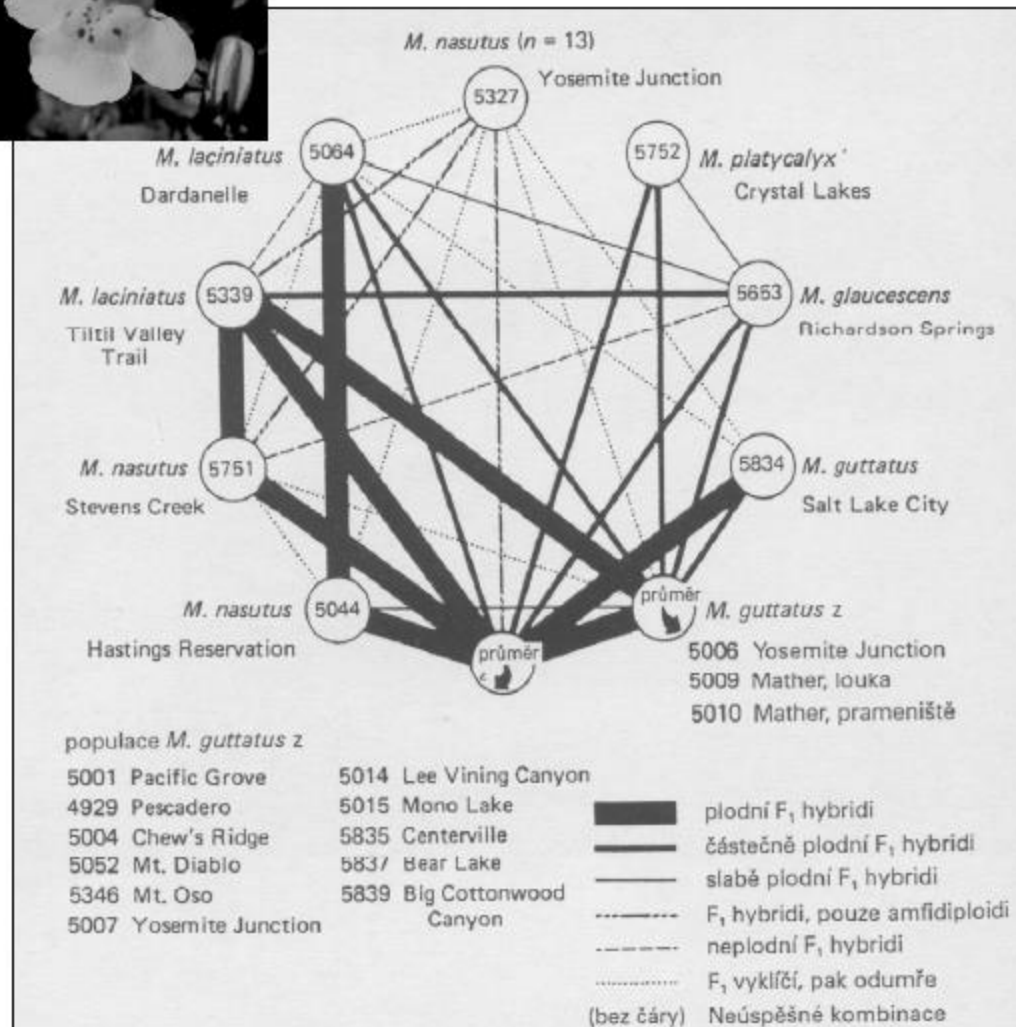
Hybridizační pokusy

Layia glandulosa

Mimulus sp.



Plodnost F_1 hybridů mezi různými populacemi druhového komplexu *Mimulus guttatus*



(Clausen 1951)

Obecný koncept druhů

Liniový – evoluční koncept

Linie je definována jako **sekvence předchozích a následných populací, vyvíjející se odděleně** od ostatních (Simpson 1951).

Populace představuje skupinu jedinců stejného druhu, vzájemně se křížících organismů, zaujímajících určitý geografický prostor a vykazující reprodukční kontinuitu mezi generacemi.

Problémem je však určit co jsou druhy, dříve než je vymezena populace.

Problém definice druhu je přesunut na problém definovat co je populace. Důležité hledisko „odděleně se vyvíjejících se jednotek“ je zde neobjasněno. **Přístup oblíbený v systematice.**

Biologický koncept

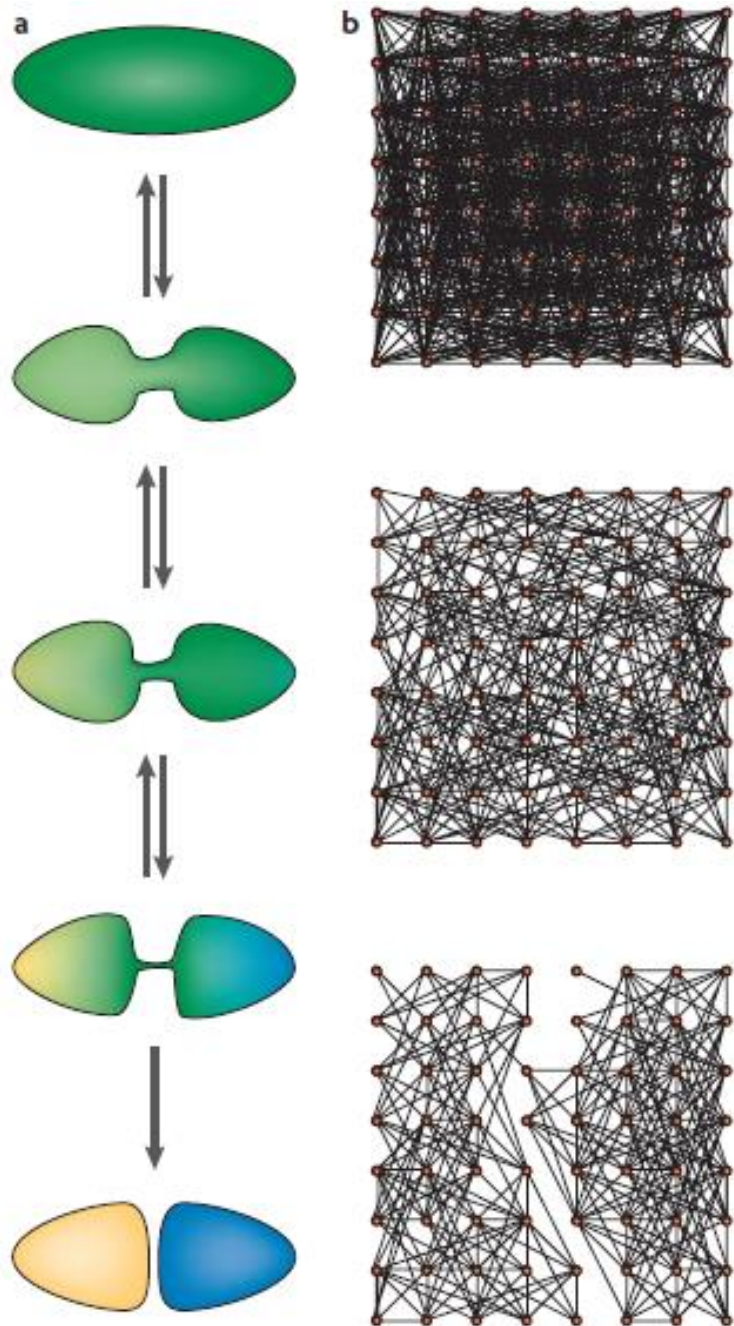
Druh je definován jako skupina aktuálně nebo potenciálně (?) se křížících populací (jedinců) , které jsou reproduktivně izolovány od jiných (Ernst Mayr 1942).

Klíčovým krokem speciace je reprodukční izolace.

Test sympatrie – schopnost růstu ve vzájemné blízkosti aniž by se následkem hybridizace ztrácela druhová identita.

Zjistilo se však, že reproduktivní bariéry mohou být polopropustné k toku genů a také že druhy se mohou diferencovat navzdory probíhajícímu křížení.

Původně tento koncept byl formulován pro oboupohlavní organismy. Problémy s jeho použitím na jednopohlavní prokaryotické organismy, včetně partenogenetických druhů.



omezení toku genů

**Genetická diferenciace
populace**

Reprodukčně-izolační mechanismy

(Lewin 1972)

- při **speciaci** hraje zásadní úlohu izolace genofondů – **reprodukčně-izolační mechanismy (RIM)**
- bariéry
 - **vnější** (nezávislé na biologických vlastnostech rostlin)
 - geografické
 - **vnitřní** (přímo nebo nepřímo určeny genotypem rostlin) – nevýhodnost hybridizace mezi různými biotypy
 - **před opylením**
 - časové – kvetení v jinou roční nebo denní dobu
 - stanovištní (*Cypripedium*)
 - izolace květů – behaviorální (přitahování jiných opylovačů; *Ophrys*), strukturní (*Fuchsia*, *Aquilegia*)
 - **po opylení**
 - **prezygotické** – inkompatibilita pylové láčky a blizny/čnělky (*Iris*)
 - **postzygotické** – po oplození: neživotná semena, hybridi, květní izolace hybridů, sterilita, postupná ztráta viability v dalších generacích (*hybrid breakdown*)
 - **kombinace**
 - existence postzygotických bariér vytváří selekční tlak na evoluci prezygotických mechanismů

Isolační mechanismy před opylením

Prezygotické (funkční před fertilizací)

1. Geografické

Platanus occidentalis (Severní Amerika) a *P. orientalis* (Středozeří)

Geografická izolace po milióny let, ale jsou stále schopné křížení.

Catalpa bignonioides (U.S.) a *C. ovata* (Čína) .

Nazývány vikariózní druhy

2. Ekologické

Vernonia noveboracensis (Asteraceae) osluněné biotopy, naopak

Vernonia glauca zastíněné a vlhké.

3. Časové - odlišná doba kvetení

Hamamelis virginiana (podzim) a *H. mollis* (jaro).

Lactuca graminifolia (jaro) a *L. canadensis* (léto).

Oenothera brevipes (časně zrána) a *O. claviformis* (pozdě odpoledne)

4. Etologické.

Kombinace a květní morfologie a chování opylovače
behaviorální, konstantnost chování opylovačů



Ophrys apifera *Ophrys insectifera*

Ophrys (*Orchidaceae*).

Visualní a chemické (feromonové) atraktanty k jednomu druhu
opylovače, indukující pseudokopulaci.

O. fusca X
opylovač #1

O. lutea
opylovač #2

= *O. murbeckii*
žádný opylovač
F1 je bez semen

strukturální – *Fuchsia parviflora*, *F. enciliandra* (allopatricky – květy
podobné, sympatricky odlišné, přitahující jiné opylovače – včely ×
kolibříci



Bariéry prezygotické

- inkompatibilita

- úplná
- částečná

Iris fulva × *I. hexagona*

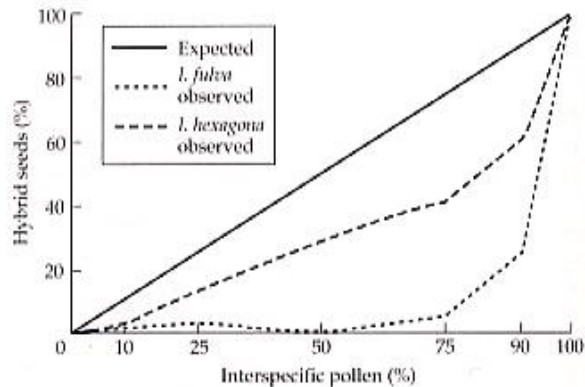
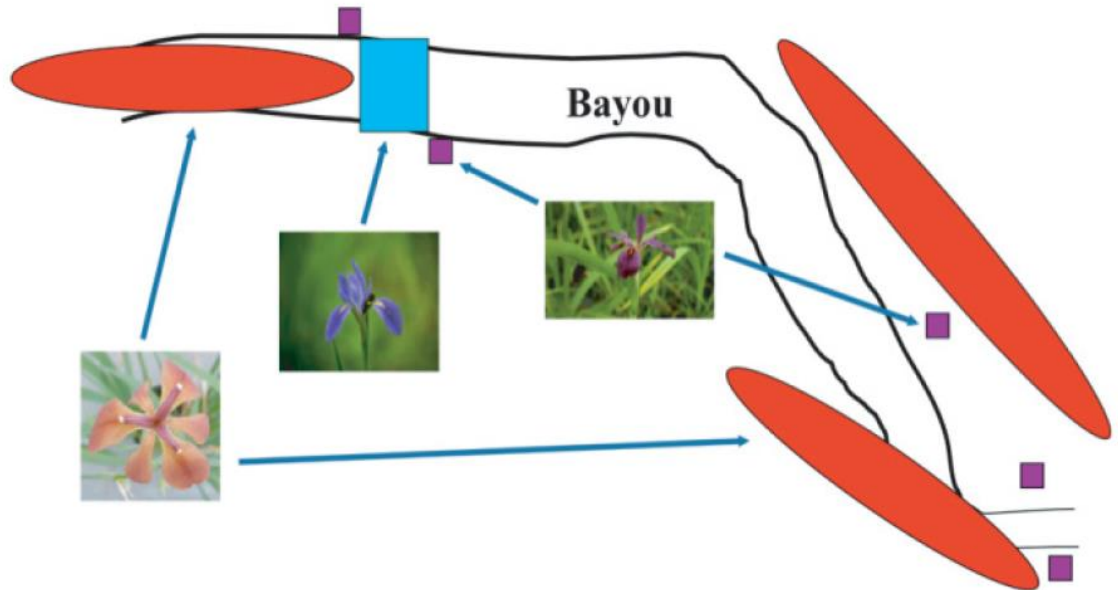


Figure 6.14 Percentage of hybrid seeds produced by different ratios of intraspecific and interspecific pollen on *Iris fulva* and *I. hexagona* flowers. The solid, straight line connecting the corners of the graph represents the expected ratio of hybrid seeds, assuming no difference in the success of intraspecific and interspecific pollen. (From Carney et al. 1994.)

Figure 4. Schematic illustration of the distribution of 1) naturally occurring *I. fulva* plants (red ovals), 2) introduced *I. hexagona* (blue rectangle) and 3) *I. fulva* × *I. hexagona* F₁ plants (purple squares) [27,28].



The experimental population lies within a region typified by numerous natural hybrid zones between *I. fulva*, *I. brevicaulis* and *I. hexagona*, e.g., [16,25,26]. Originally, this population consisted only of naturally occurring *I. fulva* individuals. In 1989, we introduced 200 *I. hexagona* plants in a centralized block (Figure 4). Over three consecutive years, we collected and genotyped >5000 seeds from *I. fulva* and *I. hexagona* fruits formed by pollen transfer by natural pollinators. F₁ hybrid seed formation was very infrequent in the fruits of both species. However, there was a significant bias in the direction of hybrid formation (Figure 5) with F₁ seeds being formed at 50x the frequency in *I. hexagona* fruits (i.e., 0.74%) relative to *I. fulva* fruits (i.e., 0.03%; [27,28]).

Bariéry postzygotické

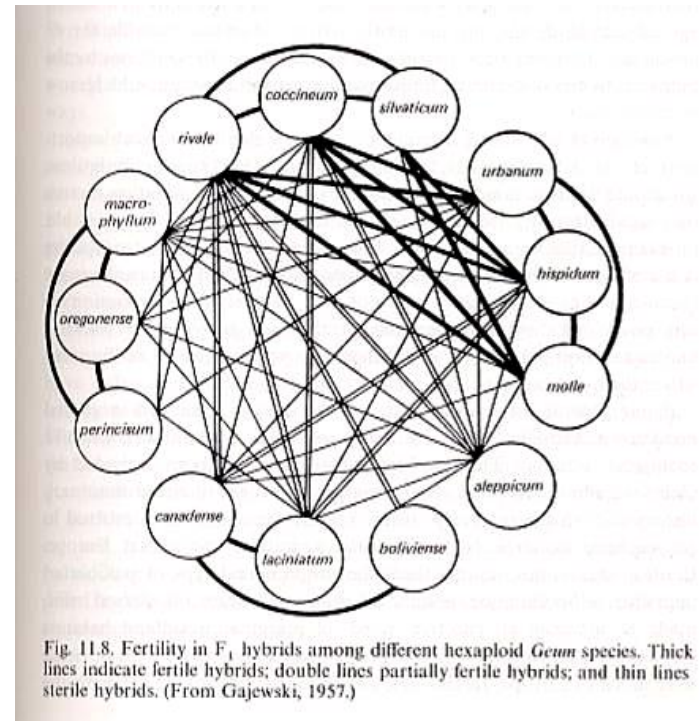
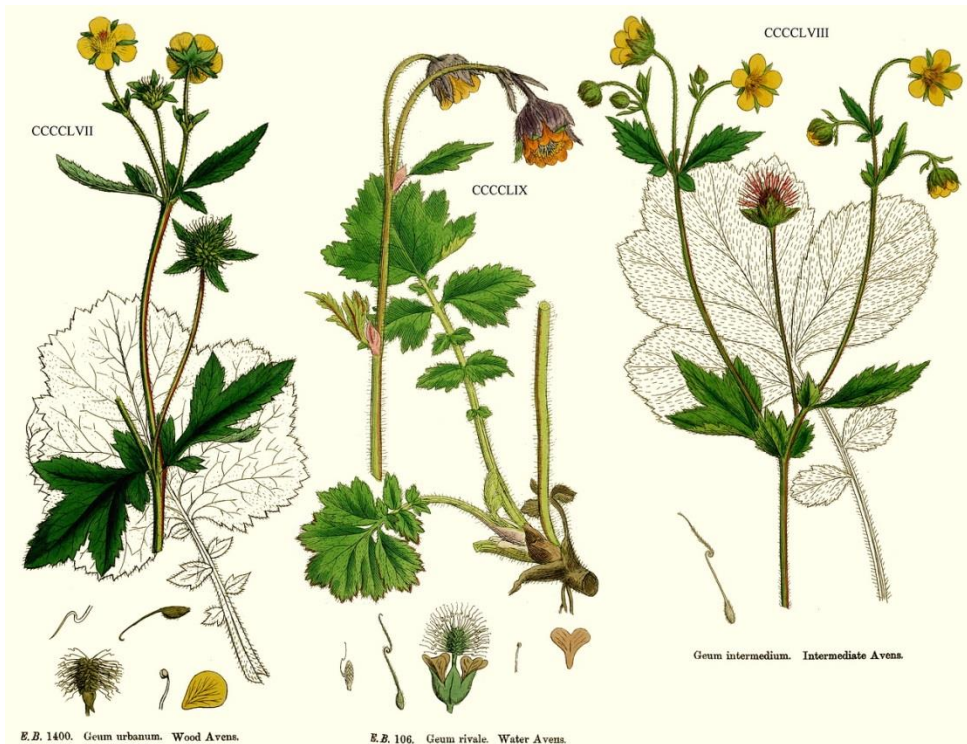
- **vývoj embrya v hybridní neživotaschopné embryo**
 - inkompatibilita mezi rodičovskými genomy v embryu nebo mezi embryem a mateřským endospermem (*Primula elatior* × *P. veris*)
- **neživotnost hybridů**
 - *Papaver dubium* × *P. rhoeas*
 - absence vhodné ekologické niky – hybrid v tomto odlišný (*Cypripedium*)
- **květní izolace hybridů**
 - neexistují vhodné opylovači, kde rodiče měli opylovače zásadně odlišné
- **sterilita hybridů**
 - chromozómy se nepárují – odlišná struktura nebo počet (*Eriophyllum lanatum* agg.)
- **hybrid breakdown**
 - problémy v dalších generacích hybridů
 - *Festuca rubra* × *Vulpia fasciculata* F₁ rostou a mají potomstvo (málo), F₂ již nekvetou

Kombinované bariéry

- existence post-zygotických bariér vytváří selekční tlak na evoluci pre-zygotických mechanismů

Geum rivale, *G. urbanum*

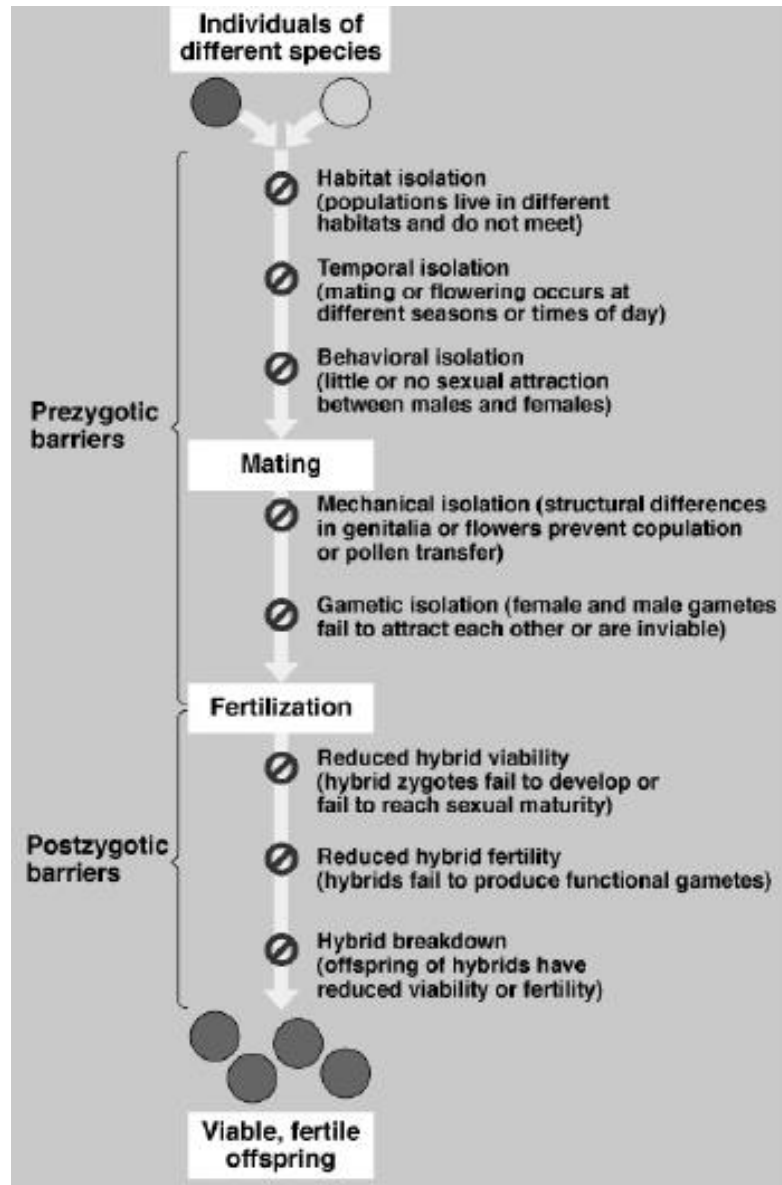
- izolace ekologická, časová, behaviorální, částečná nežitnost a vyloučení hybridů



Mechanismy vzniku RIMů

- postupná akumulace genetických změn
 - selekce proti hybridům – ztrátě gamet při neúspěšném křížení
 - mezidruhové křížení zpravidla přinejmenším méně efektivní
 - selekce proti hybridům může zvýšit reprodukční izolovanost
 - *Phlox cuspidata*, *P. drummondii*; plně křížitelné, ale hybridi obvykle sterilní; allopatricky růžové květy, sympatricky *P. drummondii* červené květy, posílení autokompatibility
 - selekce na izolaci před opylením – omezení kompetice o opylovače
 - oddělení doby květu a druhu opylovače může zvýšit fitness

Souhrn reprodukčních bariér mezi druhy



Van Valen LM (1976)

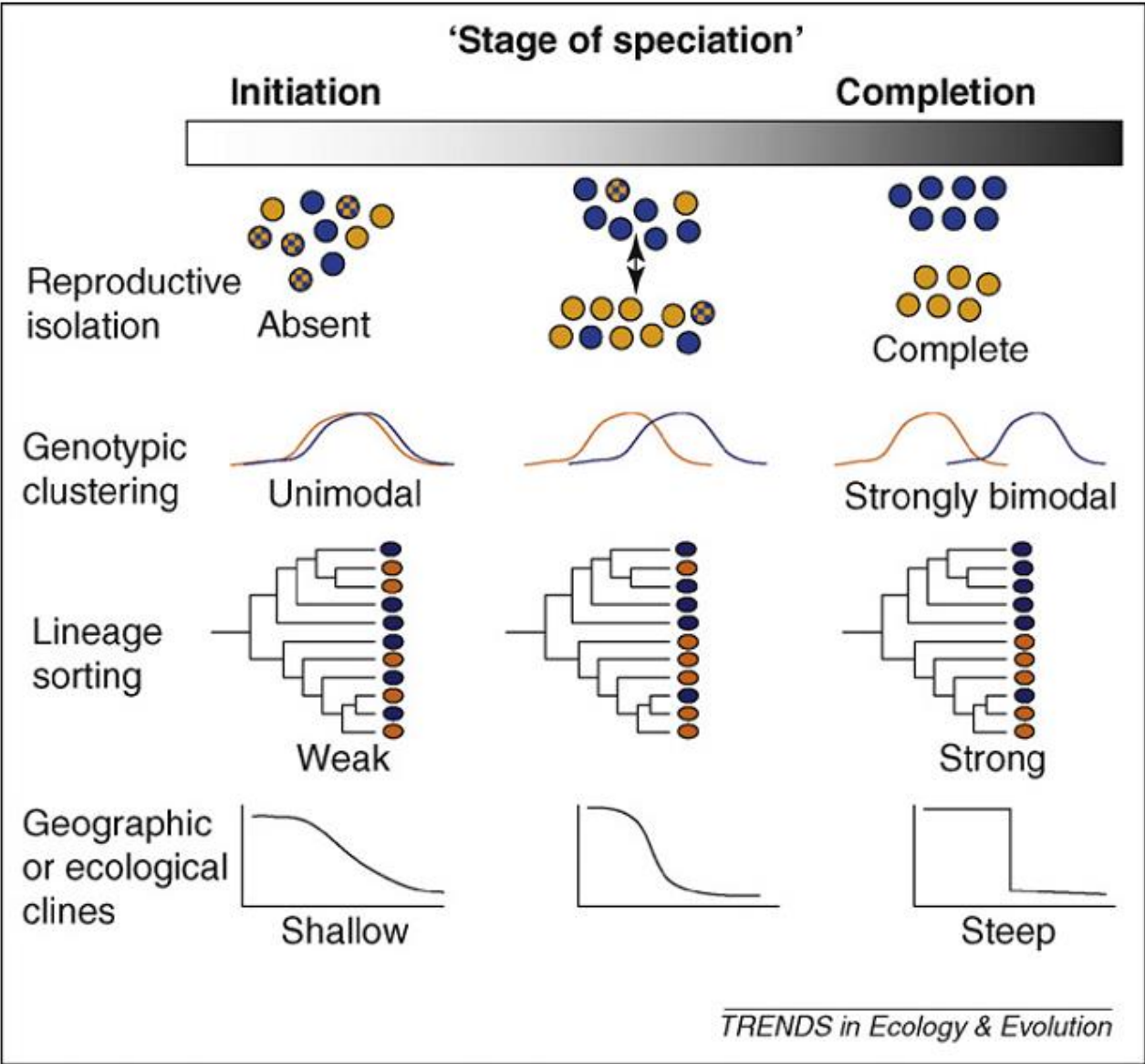
Obohacení o ekologický prvek.

Druh je rodina (nebo skupina blízce příbuzných rodin), jenž ve svém areálu obsadila adaptivní zónu alespoň minimálně odlišnou od jiných zón, které obsadily jiné rodiny, a jež se vyvíjela odděleně ode všech rodin mimo její areál.

Ekologický koncept v zásadě říká, že "druhy by se měly definovat samy" (Mishler 1999) - k jakým organizmům se daný jedinec chová jako ke stejnému druhu a k jakým jako k jinému druhu.

Formálněji by šlo eko-druh definovat jako vývojovou linii nebo blízce příbuznou sadu linií, která sdílí stejnou ekologickou niku a vyvíjí se izolovaně od všech obdobných skupin.

Ekologická speciace



(a) Patterns

Taxon pair A
panmixia,
no RI

Taxon pair B
ecotypes,
some RI

Taxon pair C
speciation complete,
strong RI

'Stronger selection' hypothesis

Selection
on trait 1

Selection
on trait 2

Fitness
Trait value

Extreme
or
Multidimensional
ecological
shift

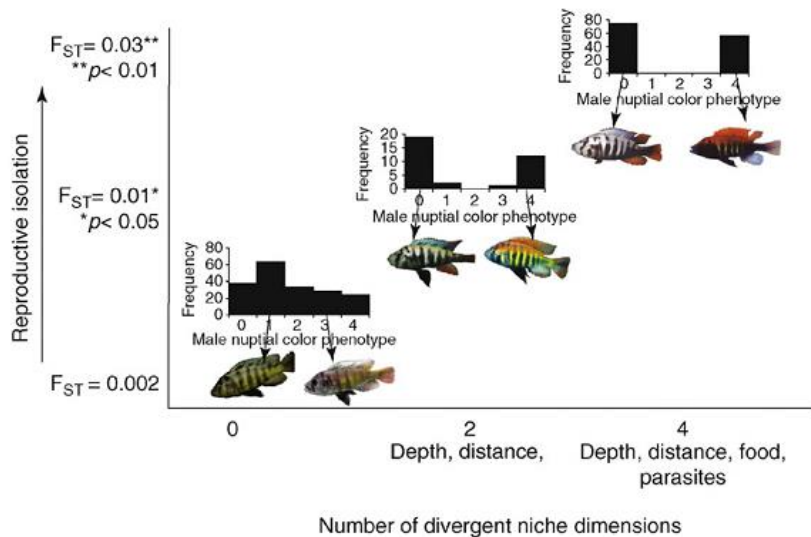
'Multifarious selection' hypothesis

Selection
on trait 1

Selection
on trait 2

Fitness
Trait value

Extreme
or
Multidimensional
ecological
shift



Review

Ecological explanations for (incomplete) speciation

Patrik Nosil^{1,2}, Luke J. Harmon^{1,3} and Ole Seehausen^{4,5}

Trends in Ecology and Evolution Vol.24 No.3

(b) Predictions

		Gene flow during divergence		
		$m = 0$		$m = \text{high}$
Strong selection on single trait	Divergence in selected trait:	Strong	Moderate	Moderate
	Correlated response:	Limited (but sometimes causes RI)	Limited (but sometimes causes RI)	Limited (but sometimes causes RI)
Multifarious selection on many traits	Divergence in selected traits:	Moderate	Moderate	Weak (or none)
	Correlated response:	Widespread (often causes RI)	Widespread (often causes RI, also opportunity for reinforcement)	Limited or none (thus rarely causes RI)

Fylogenetický koncept

Druh je identifikovatelný shluk individuí, u nichž je zjistitelný vztah původu - posloupnosti (předci a potomci) a který vykazuje vzor fylogenetického původu mezi těmito jednotkami (Eldredge and Cracraft 1980). **Unikátní společný předek.**

Problémy s jednopohlavnými organismy, které nemají nebo jen malý genový tok, a také každý klon s novou mutací by tak mohl být definován jako nový druh.

Je problematický také vzhledem k časté existenci hybridizace mezi blízkými druhy, kde navzdory tomu probíhá speciace.

Polyfyletické druhy vzniklé paralelní speciací, nevykazují „parental patterns of ancestry and descent“.

Genotypový shluk

Druh je shluk genotypů, které se mohou vzájemně překrývat bez fúze se svými potomky (Mallet 1995)

Genový koncept

Zohlednění genetických procesů probíhajících během speciace (Wu 2001)

Dle tohoto modelu celý proces závisí především na genech zodpovědných za diferenciální adaptaci k různým přírodním a sexuálním podmínkám („**speciačních genech**“)

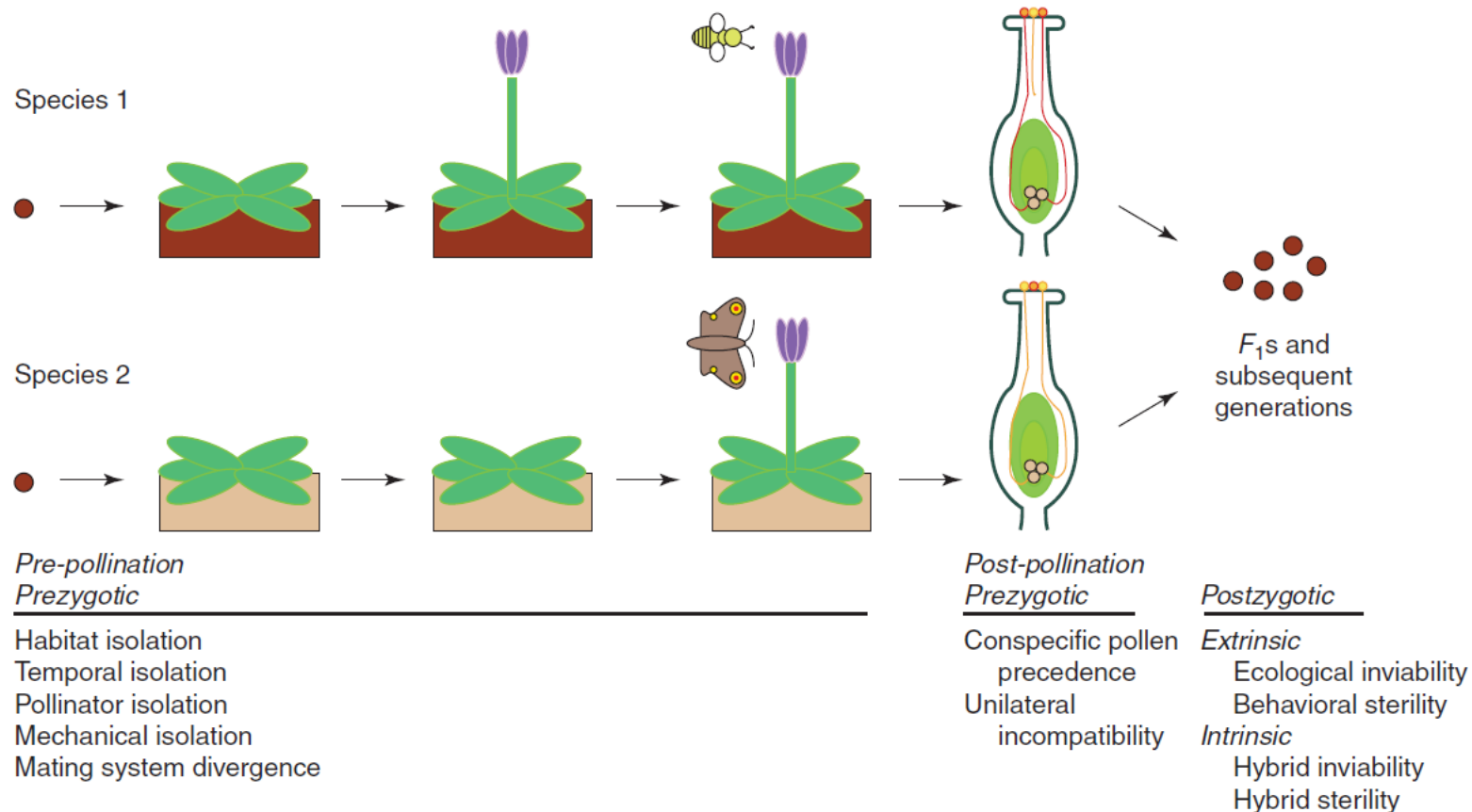
Druh = diferenciálně adaptované skupiny, které v případě kontaktu nejsou schopny si vyměňovat geny kontrolující tyto adaptivní znaky, jak přímo tak prostřednictvím intermediálních hybridních populací

Kritizován pro přílišný důraz na diferenciální adaptaci způsobenou genovými mutacemi.

GENES IN EVOLUTION: THE CONTROL OF DIVERSITY AND SPECIATION

Speciation genes in plants

Loren H. Rieseberg^{1,2,*} and Benjamin K. Blackman³



. Reproductive isolating barriers occur at multiple prezygotic and postzygotic life-history stages.

TABLE 1. Genes underlying reproductive barriers in plants, with complementary genes indicated by superscript numbers

Gene	Normal function	Organism	Level	Barrier phenotype	Likely genetic cause	Reference
<i>Genes that underlie pre-pollination barriers</i>						
<i>ANTHOCYANIN-2 (AN2)</i> – a <i>myb</i> -type transcription factor	Regulation of anthocyanin production (floral colour)	<i>Petunia axillaris</i> / <i>P. integrifolia</i>	Inter-specific	Flower colour differences leading to pollinator shift	Loss of function mutations in coding sequence	(Quattrocchio <i>et al.</i> , 1999; Hoballah <i>et al.</i> , 2007)
<i>ROSEA1</i> , <i>ROSEA2</i> and <i>VENOSA</i> – all are <i>myb</i> -type transcription factors	Regulation of anthocyanin production (floral colour)	<i>Antirrhinum</i> species	Inter-specific	Flower colour differences leading to shifts in pollinator fauna	?	(Schwinn <i>et al.</i> , 2006)
<i>FLAVONOID-3'-HYDROXYLASE (F3'H)</i>	Key enzyme in anthocyanin pathway (floral colour)	<i>Ipomea</i> species	Inter-specific	Flower colour differences leading to pollinator shift	<i>cis</i> -regulatory mutations that downregulate <i>F3'H</i>	(Des Marais and Rauscher, 2010)
<i>FLOWERING LOCUS C (FLC)</i> – a MADS-box transcription factor	Represses flowering	Allopolyploid <i>A. suecica</i> isolated from parental species, <i>A. thaliana</i> and <i>A. arenosa</i>	Inter-specific	Delayed flowering of allopolyploid, <i>A. suecica</i>	<i>cis</i> -regulatory mutations in both <i>A. thaliana</i> and <i>A. arenosa</i> <i>FLC</i>	(Wang <i>et al.</i> , 2006a)
<i>STYLE2-1</i> – encodes a helix-loop-helix (HLH)	Transcription factor	<i>Solanum lycopersicon</i> / <i>S. pennellii</i>	Inter-specific	Recessive style leading to mating system shift outcrossing to selfing	<i>cis</i> -regulatory mutation(s)	(Chen <i>et al.</i> , 2007)
<i>Genes that underlie post-pollination prezygotic barriers</i>						
<i>S-RNase-SI</i>	Rejection of self pollen	<i>Nicotiana</i> species	Inter-specific	Rejection of pollen from other species	?	(Murfett <i>et al.</i> , 1996)
<i>Genes that underlie intrinsic postzygotic barriers: hybrid inviability</i>						
¹ <i>CJ2</i> – an extracellular leucine-rich repeat receptor-like gene	Resistance to fungal pathogen	<i>Solanum lycopersicon</i> / <i>S. pimpinellifolium</i>	Inter-specific	Hybrid necrosis	Gene copy number variation	(Dixon <i>et al.</i> , 1996; Kruger <i>et al.</i> , 2002)
¹ <i>RC3</i> – encodes an extracellular cysteine protease	Perception of fungal <i>Avr</i> proteins	<i>Solanum lycopersicon</i> / <i>S. pimpinellifolium</i>	Inter-specific	Hybrid necrosis	Changes in protein sequence	(Kruger <i>et al.</i> , 2002; Rooney, 2005)
<i>DANGEROUS MIX 1 (DM1)</i> – an NBS-LRR gene	Disease resistance	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Intra-specific	Hybrid necrosis	Gene copy number variation	(Bomblies <i>et al.</i> , 2007)
<i>HISTIDINOL-PHOSPHATE AMINO-TRANSFERASE (HPA1 and HPA2)</i>	Synthesis of essential amino acid, histidine	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Intra-specific	Arrest of hybrid seed development	Reciprocal silencing of duplicate genes	(Bikard <i>et al.</i> , 2009)
<i>TRANSPARENT TESTA GLABRA2 (TTG2)</i> – a WRKY transcription factor	Regulates epidermal cell fate	<i>Arabidopsis thaliana</i>	Intra-specific	Lethality of interploidal hybrids	<i>cis</i> -regulatory mutations	(Dilkes <i>et al.</i> , 2008)
<i>HBD2</i> – encodes a casein kinase	Root development and hormone sensitivity	<i>Oryza sativa</i>	Inter-sub-specific	Hybrid necrosis	Change in protein sequence	(Yamamoto <i>et al.</i> , 2010)
<i>HWH1</i> – encodes a GMC oxidoreductase	Catalyses oxidation–reduction reactions	<i>Oryza sativa</i>	Inter-sub-specific	Hybrid necrosis	?	(Jiang <i>et al.</i> , 2008)
<i>Genes that underlie intrinsic postzygotic barriers: hybrid sterility</i>						
<i>S5</i> – encodes an aspartate protease	Disease resistance signalling and cell death	<i>Oryza sativa</i>	Inter-sub-specific	Hybrid female sterility (embryo sac sterility)	Changes in protein sequence	(Chen <i>et al.</i> , 2008)
² <i>SaM</i> – a SUMO E3 ligase-like gene	Post-translational modification	<i>Oryza sativa</i>	Inter-sub-specific	Hybrid male sterility (pollen abortion)	Substitution in intron-splicing site, leading to truncated protein	(Long <i>et al.</i> , 2008)
² <i>SaF</i> – encodes an F-box protein	Mediation of protein-protein interactions	<i>Oryza sativa</i>	Inter-sub-specific	Hybrid male sterility (pollen abortion)	Amino acid substitution	(Long <i>et al.</i> , 2008)
<i>mtRPL27</i> – Nuclear-encoded mitochondrial ribosomal protein L27	Translation of mitochondrial genes	<i>Oryza sativa</i> / <i>O. glumaepandua</i>	Inter-specific	Hybrid male sterility (pollen abortion)	Reciprocal silencing of duplicate genes	(Yamagata <i>et al.</i> , 2010)

Kejklířka (*Mimulus*)



M. lewisii

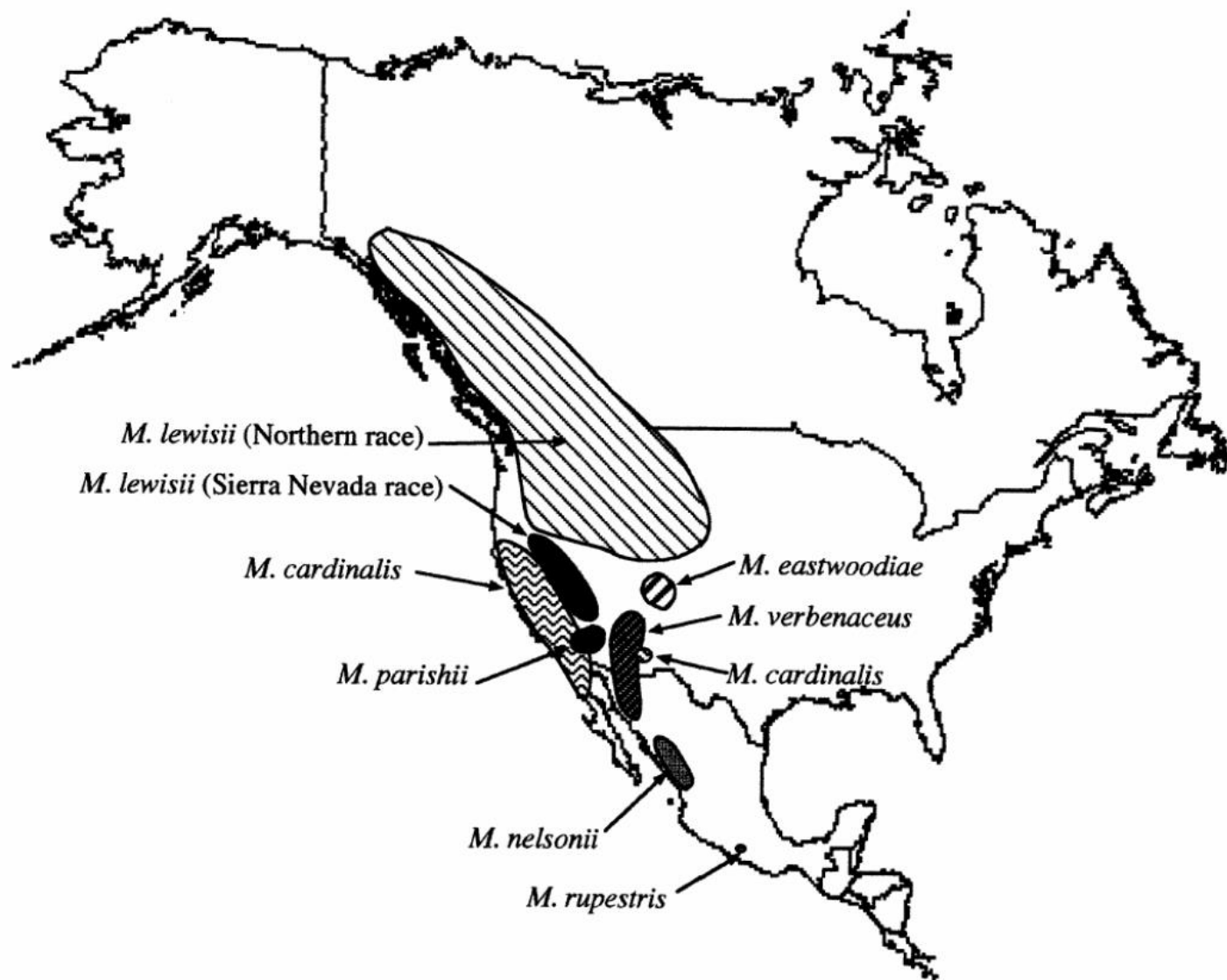


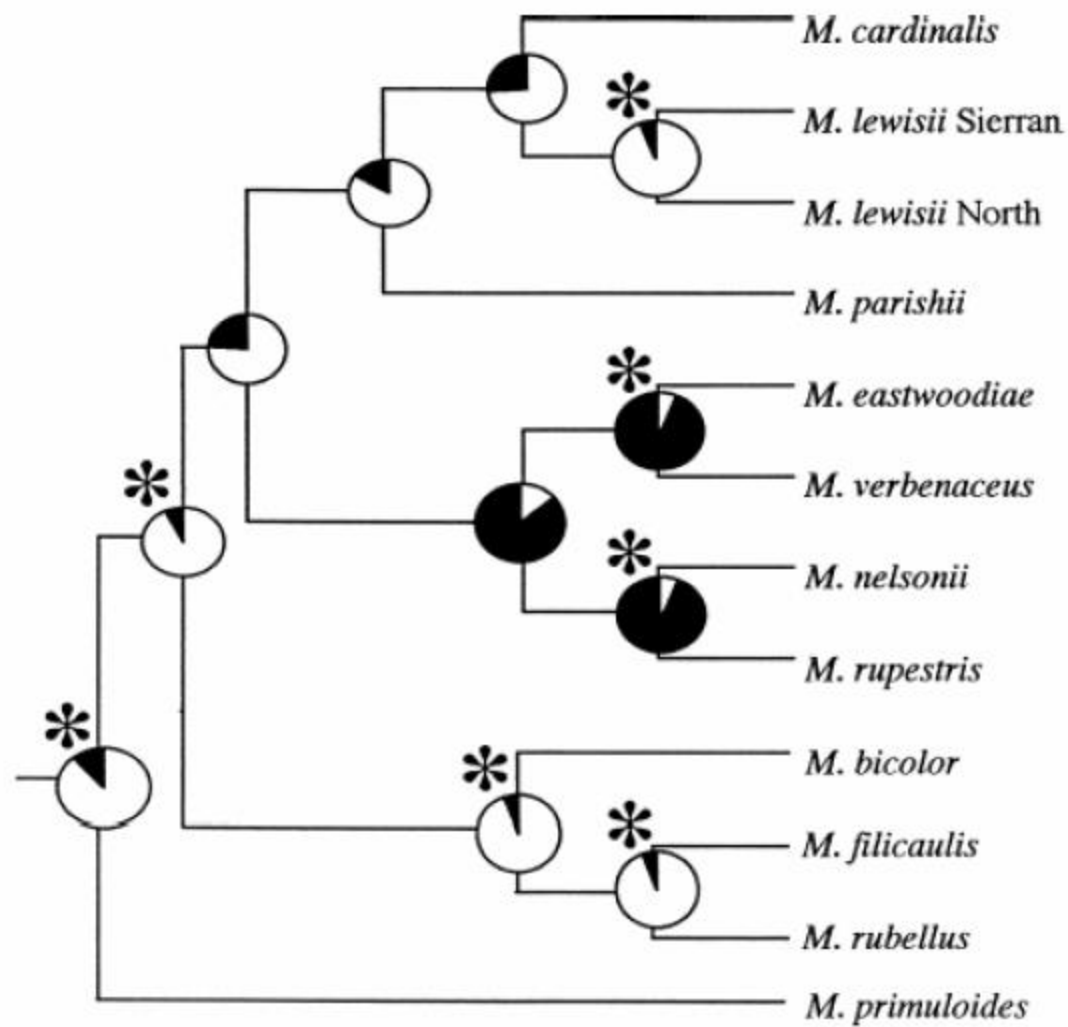
M. cardinalis



Mimulus (Phrymaceae) *M. lewisii* – opylení čmeláky, *M. cardinalis* – kolibříci, zásadní rozdíl v květní morfologii, přirozená hybridizace neznámá, umělá hybridizace však probíhá bez zábran – morfologie květů řízena geny s relativně velkým efektem → k diferenciaci došlo rychle

M. lewisii (A), an F_1 hybrid (B), *M. cardinalis* (C), and examples of variation in floral traits found in F_2 hybrids (D–L).





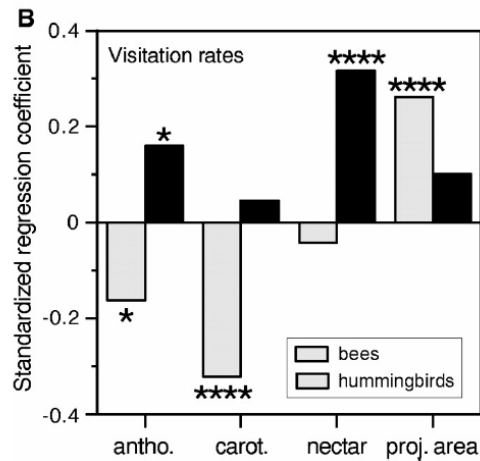
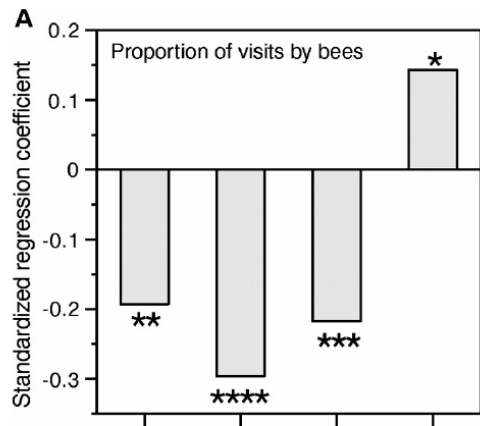
Hummingbird

Insect

Insect

Hummingbird

Insect



- The species differ in 4 floral genes or QTLs
- Bees prefer large flowers and avoid flowers with carotenoids
- Hummingbirds prefer large nectar loads

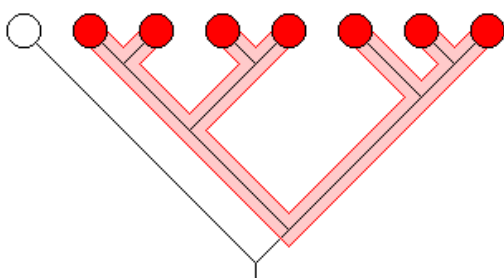
Koncepty druhu

Type	Definition	Reference
Biological	species are groups of interbreeding natural populations that are reproductively isolated from other such groups	Mayr, 1969: 314
Cohesion	the most inclusive group of organisms having the potential for genetic and/or demographic exchangeability	Templeton, 1989: 25
Ecological	a species is a lineage (or a closely related set of lineages) which occupies an adaptive zone minimally different from that of any other lineage in its range and which evolves separately from other such lineages	Van Valen, 1976: 233
Evolutionary	a single lineage of ancestral-descendent populations of organisms which maintains its identity from other such lineages and which has its own evolutionary tendencies and historical fate	Wiley, 1978: 18
Phenetic	dense regions within a hyperdimensional environmental space	Sokal & Crovello, 1970: 150
Phylogenetic	an irreducible (basal) cluster of organisms, diagnosably distinct from other such clusters, and within which there is a parental pattern of ancestry and descent	Cracraft, 1989: 35
Autapomorphic	the least inclusive taxon recognized in a classification, into which organisms are grouped because of evidence of monophyly..., that is ranked as a species because it is the smallest 'important' lineage deemed worthy of formal recognition	Mishler & Brandon, 1987: as quoted in Mishler & Budd (1990)
Recognition	the most inclusive population of individual biparental organisms which share a common fertilization system	Paterson, 1985: as quoted in Templeton (1989)
Taxonomic	species are the smallest groups that are consistently and persistently distinct, and distinguishable by ordinary means	Cronquist, 1988: 71
Unitary	the most extensive units in the natural economy such that reproductive competition occurs among their parts	Ghiselin, 1974: 538

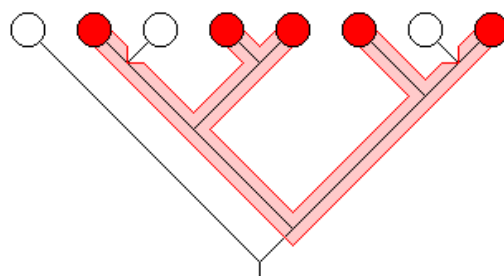
Druh z pohledu fylogeneze - Terminologie

Term	Definition	Reference
monophyletic group	a group which includes an ancestor and all of its descendents	Donoghue & Cantino, 1988
metaphyletic group	an unresolved or undifferentiated group; i.e., a group which is neither paraphyletic or monophyletic	Donoghue & Cantino, 1988; Mishler, pers. comm.
paraphyletic group	a group which includes an ancestor and some but not all of its descendants	Donoghue & Cantino, 1988
polyphyletic group	a group in which the most recent common ancestor is assigned to some other group and not to the group itself	Ferris, 1974

Monophyletic taxon (clade):



Paraphyletic taxon:



Polyphyletic taxon:

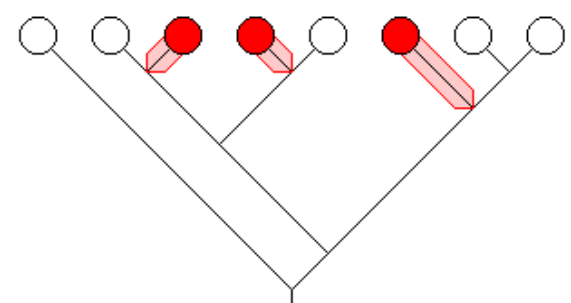
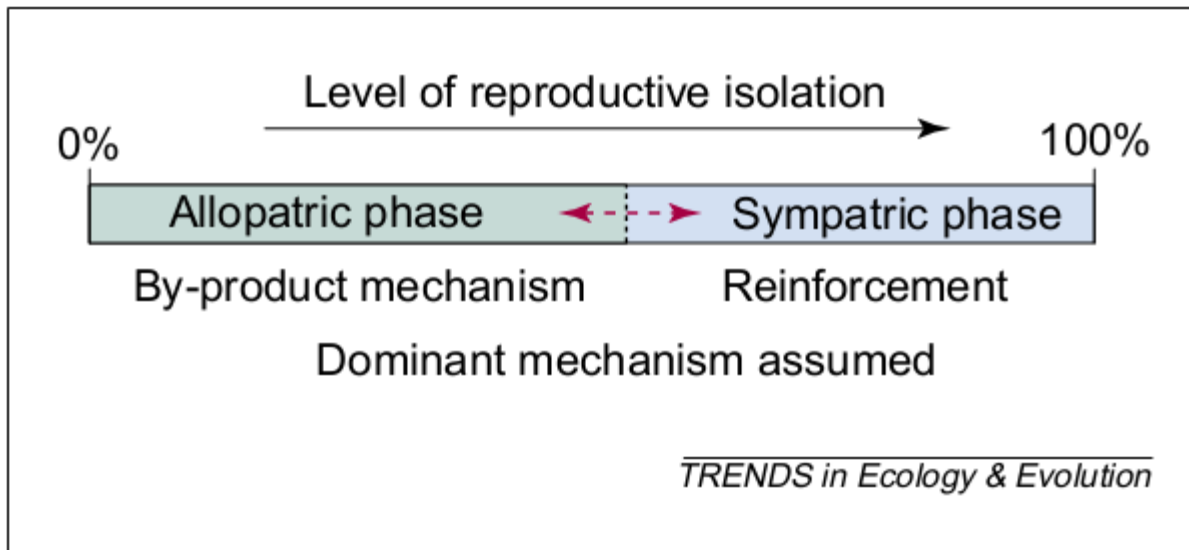


Table I. Modes of speciation

Mode of speciation	Mechanism of initial divergence	Initial form of reproductive isolation	Proximate basis of reduced hybrid fitness	Examples of the roles of natural selection	Example roles of sexual selection
Ecological speciation	Divergent natural selection	Prezygotic or postzygotic	Ecological selection, genetic incompatibility and sexual incompatibility	Initial: Drive divergence in phenotypic traits Final: Reinforcement	Amplify divergence of mate preferences initiated by natural selection Reinforcement
Speciation by divergence under uniform selection	Different advantageous mutations occur in separate populations experiencing similar selection pressures	Prezygotic or postzygotic	Genetic incompatibility and sexual incompatibility	Initial: Drive fixation of incompatible mutations in different populations Final: Reinforcement	Drive fixation of alternative incompatible mutations in different populations Reinforcement
Speciation by genetic drift	Genetic drift	Prezygotic or postzygotic	Genetic incompatibility and sexual incompatibility	Initial: None; or opposes divergence Final: Reinforcement caused by drift	Amplify differences in mate preferences Reinforcement
Polyploid speciation	Hybridization and polyploidy	Postzygotic	Genetic incompatibility	Initial: None; or promotes further genetic divergence Final: Reinforcement	Reinforcement



Reproduktivní izolace začíná allopatrií jako náhodný vedlejší produkt adaptace k alternativním prostředím.

Zvýraznění reproduktivní izolace (premating) prostřednictvím redukované zdatnosti (fitness) hybridů, až ke kompletní reproduktivní izolaci během sympatrické fáze.

Terminologie: *Sympatrie, je existence dvou nebo více druhů, žijících v takové blízkosti, že by mezi nimi bylo možné páření, naproti tomu, že jejich pokračující existence jako samostatných druhů indikuje, že k němu normálně nedochází. Kontrastuje to s alopatrií, kdy regionální nebo geografická izolace možnosti křížení běžně vylučuje.*

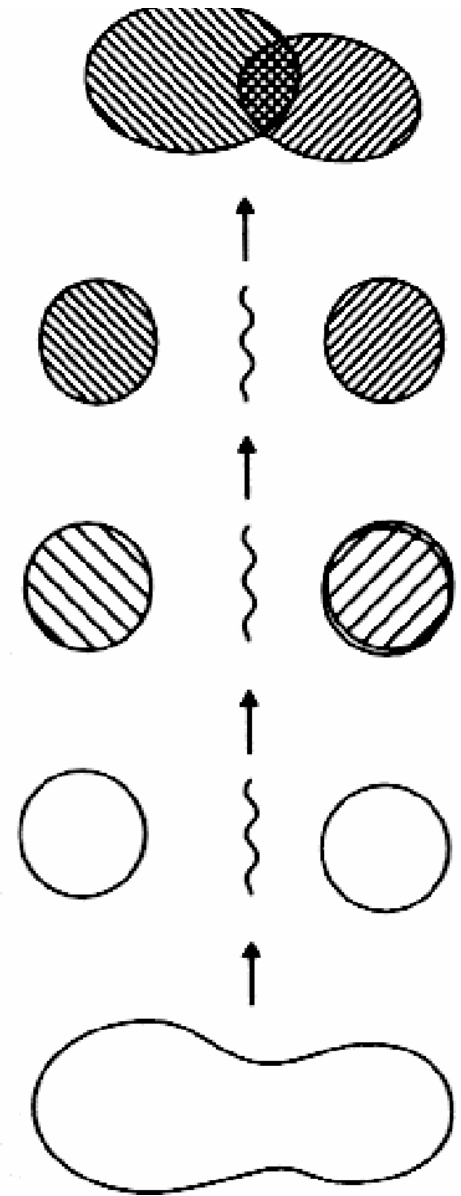
Geograficky podmíněná speciace

1) Speciace alopatrická

Areál původního druhu je rozdělen na dvě a více částí geografickou překážkou – výsledkem je oddělený vývoj, fixace jiných mutací

Zmizí-li bariéra dříve než nastane plná reprodukční izolace – splynutí opět ve stejný druh

Možnost křížení – hybridní druh
(viz. Přednáška č. 4)



Alopatrická speciace

- Alopatrická speciace je geografická speciace v úzkém pojetí. Původní areál druhu je rozdělen nově vzniklou bariérou na dva areály (**dichopatrická, vikariantní speciace**). Bariéra brání migraci genů a vznikají dvě geneticky se postupně odlišující populace.
- Celý proces je dlouhodobý a postupný. Pokud bariéra pomine rychle, migrace genů způsobí zpětné splnutí dílčích populací. Pokud divergence populací dosáhne úrovně poddruhů a bariéra pomine, vzniká na jejím místě hybridní zóna. Pokud bariéra trvá ještě déle, vytváří se v dílčích populacích nejprve postzygotické RIM jako důsledek genetické divergence. Pokud bariéra pomine a nově vzniklé druhy budou druhy mít rozšíření sympatrické nebo parapatrické, posiluje se vytváření RIM prezygotických. Vznikají soubory blízce příbuzných druhů, které mají společný (monofyletický) původ. Pro takové soubory druhů (typicky na ostrovech a v pohořích) se někdy používá označení **superspecies**.
- Někdy nelze posoudit, zda jde o poddruh nebo již nový druh, protože RIM působí jen částečně nebo jen v části areálu. V takové heterogenní situaci se hovoří o **semispecies** (druh ve stavu zrodu).

Allopatrická speciace: *Nothofagus*

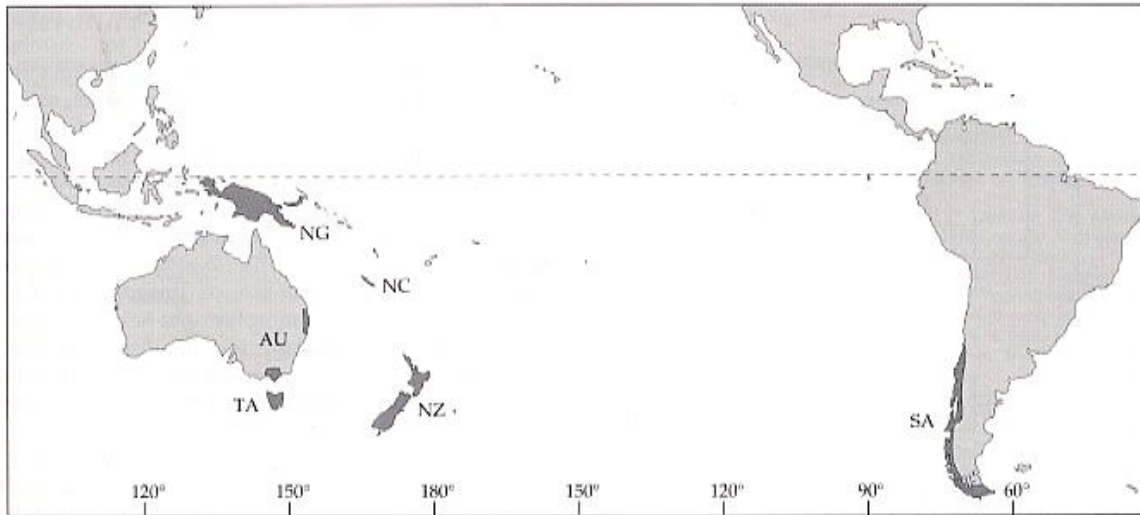


Figure 1.7 Current geographic distribution of the southern beeches (*Nothofagus*). These areas, along with Antarctica, made up the supercontinent of East Gondwana. The southern beeches were widespread on East Gondwana, and groups of southern

beeches (see Figure 1.9) were separated by continental drift. AU, Australia; NC, New Caledonia; NG, New Guinea; NZ, New Zealand; SA, South America; TA, Tasmania. (From Swenson et al. 2001.)

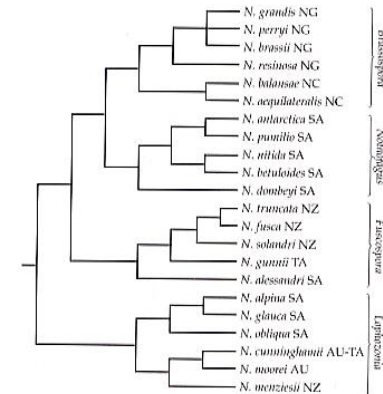


Figure 1.9 Phylogeny of 22 species of southern beeches (the genus *Nothofagus*), showing the four subgenera: *Brachospora*, *Nothofagus*, *Fuscospora*, and *Lophozonia*. Letters following the species are their current locations; abbreviations of geographic areas as in Figure 1.7. (From Manos 1997.)

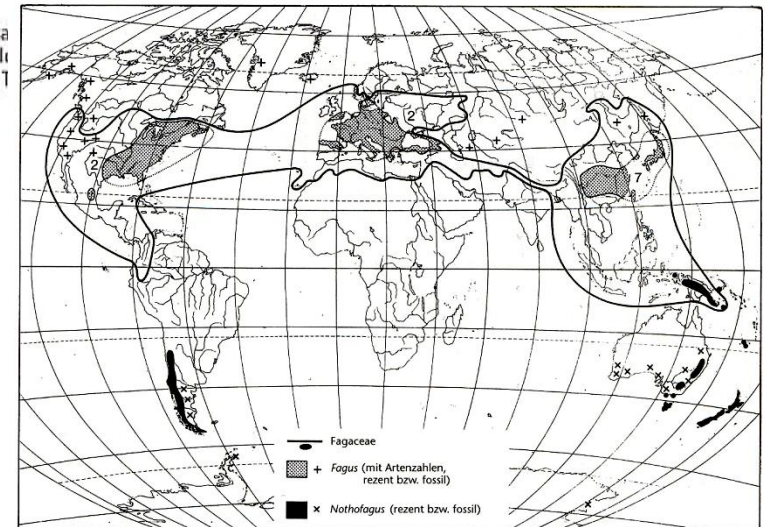
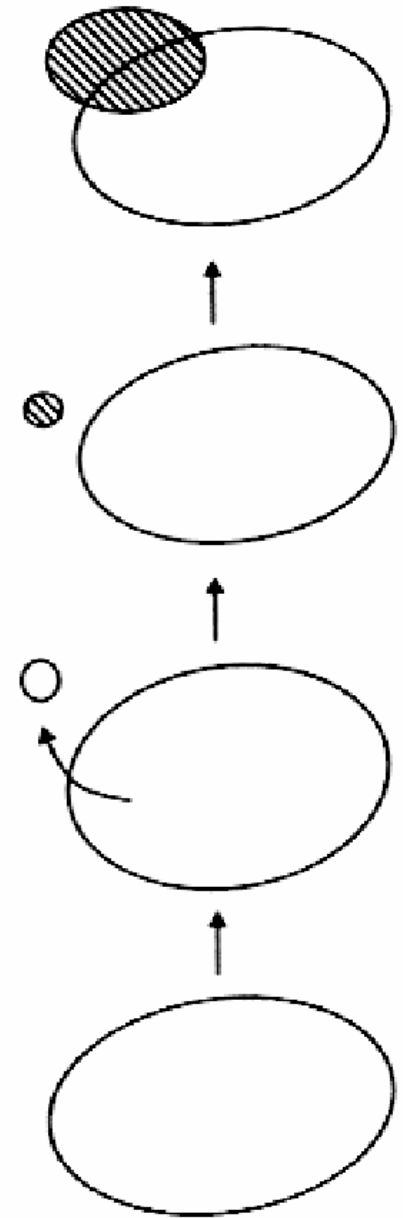
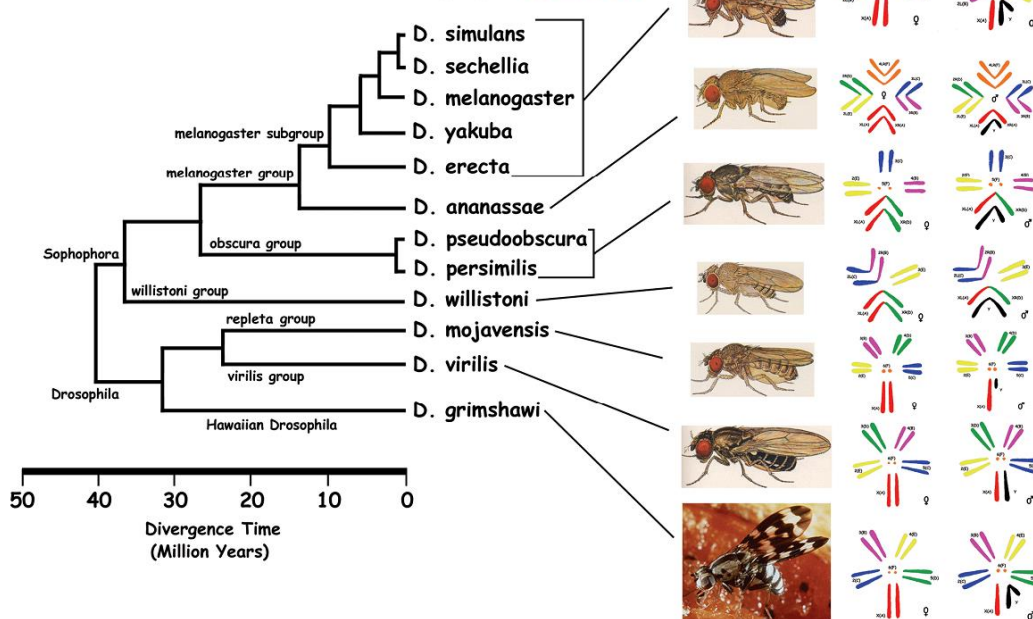


Abb. 4-2: Heutige Gesamtverbreitung der Buchengewächse (Fagaceae) mit den Arealen von *Fagus* und der verwandten Nothofagaceae mit *Nothofagus* sowie Fossilfunden (+, x) von beiden. (Nach Meusel, Jäger & Weinert sowie van Steenis, verändert.)

2) Speciace peripatrická

areál původního druhu osciluje,
po zmenšení celkového areálu zůstane
řada malých izolovaných populací, které se rychle
Mění v krátkém období vzniká celá řada druhů s
miniaturními areály → **druhové roje**

octomilky (rod *Drosophila*): genetický model (jen 6 chromozomů)
celosvětově ~1500 druhů, stáří skupiny **>40 mil. let**



Peripatrická speciace

- Peripatrická speciace je zrychlená alopatická speciace v malé populaci, která se dostala za hranici původní populace. Významný je genetický drift a vliv zakladatele. Populace osídluje extrémní a variabilní podmínky okolo oscilujících hranic původního areálu; většina výsadků je neúspěšná a malé populace zanikají. Některé výsadky jsou však úspěšné a vlivem odlišného selekčního režimu vzniká nový druh. Protože výchozí je malá populace, je snadná fixace genetických změn (=vliv zakladatele). Rovněž spolupůsobení výkyvů četnosti (=efekt hrdla láhve) vede k rychlé genetické odlišnosti nové populace od populace původní.
- Vzniká nová populace, geneticky odlišná od původní populace, která může zůstat nezměněna. Tímto druhem speciace vznikají druhové roje, tedy sympatricky se vyskytující četné blízce příbuzné druhy.
- Peripatrická speciace je považována za nejčastější způsob vzniku nových druhů.
- Příklady: **kolonizace ostrovů** . Pokud se v souostroví vytváří nové ostrovy, tyto jsou kolonizovány z ostrovů již dříve existujících. Existuje tedy předpoklad, že v liniích ostrovů, např. na Havajských ostrovech, budou vždy dva nejbližší biologické druhy na nejbližše ležících ostrovech. Jiný předpoklad říká, že posloupnost vzniků druhu bude odpovídat časové posloupnosti vzniku ostrovů.

Peripatrická speciace

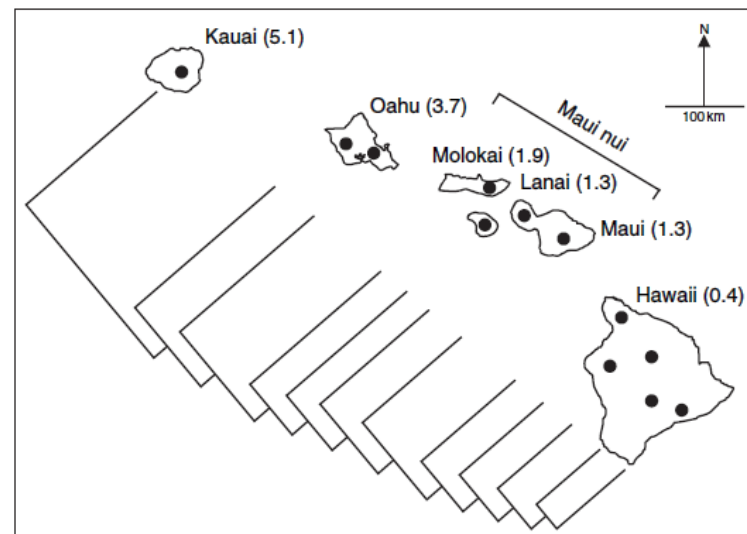
- lokální speciace (okrajově izolační model speciace)
 - malé populace na okraji areálu podlehnu genetickému driftu
 - podmínky prostředí mohou na okraji vyvolat adaptivní změny
 - unikátní vlastnost může způsobit únik z kompetice výchozího typu – relativně rychlá radiace
 - ekologické i genetické změny mohou hrát roli

Peripatrická speciace

–primárně ekologie např. u Havajské skupiny „*silversword alliance*“ z Asteraceae

- *28 druhů ve 3 rodech (*Argyroxiphium*, *Dubautia*, *Wilkesia*), společný kalifornský předek
- *různé životní formy – polštářové rostliny, keře, stromy, liány, ...
- *75 – 3750 m n. m.
- *400 – 12300 mm srážek ročně

(photos from <http://www.botany.hawaii.edu/faculty/carr/silversword.htm>)

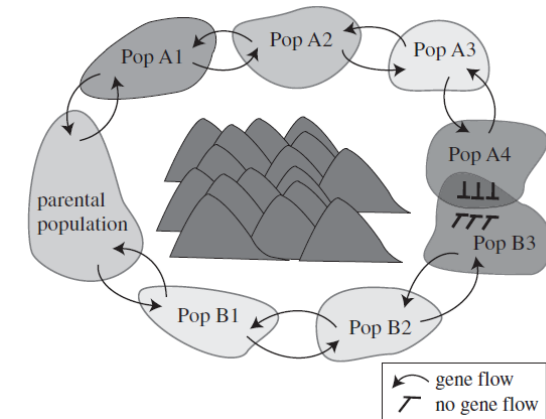


Kruhové druhy

The Caribbean slipper spurge *Euphorbia tithymaloides*: the first example of a ring species in plants

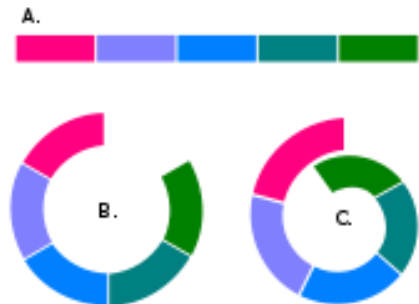
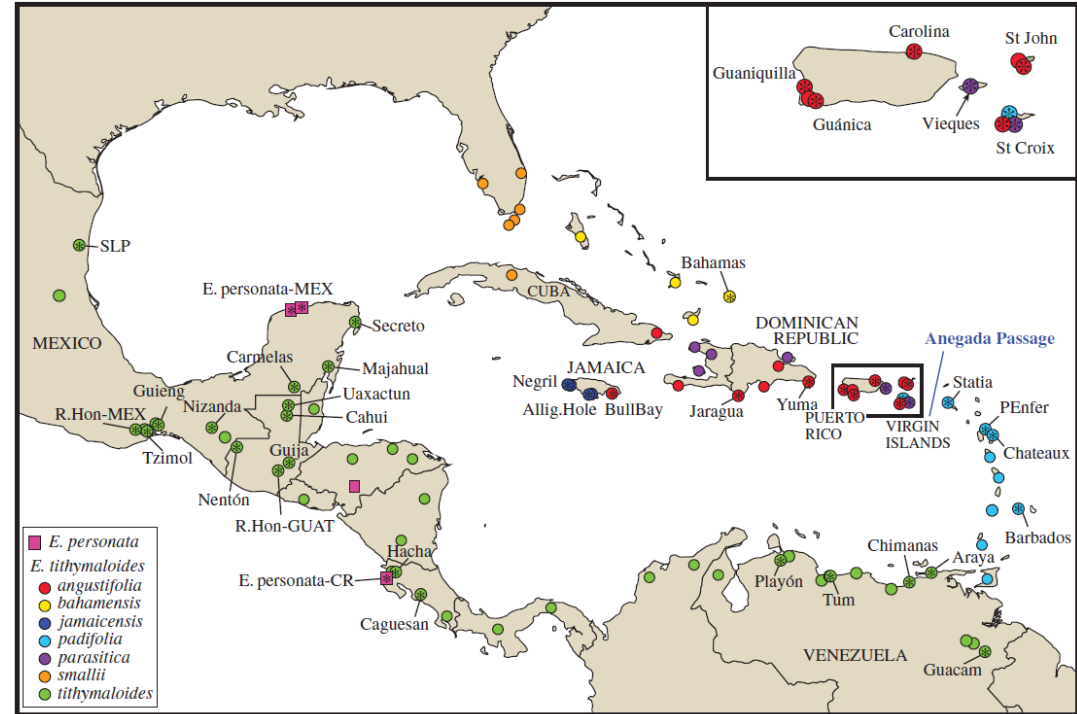
N. Ivalú Cacho and David A. Baum

Proc. R. Soc. B published online 13 June 2012



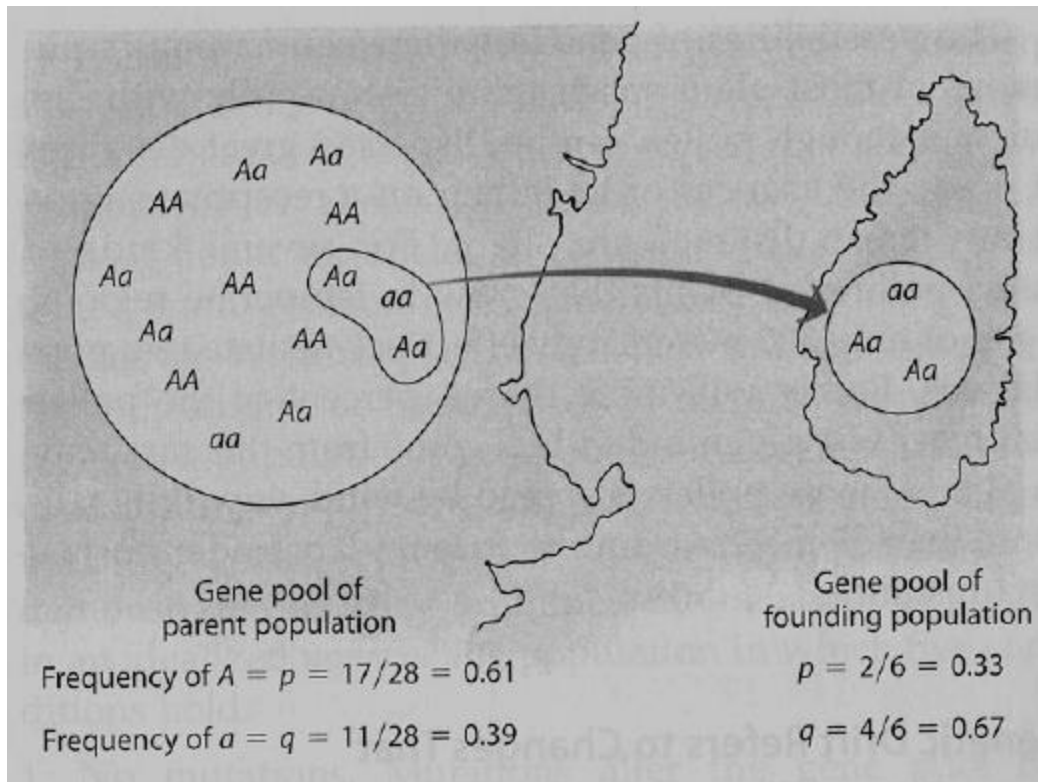
(a) *E. t. ssp. angustifolia*

(b) *E. t. ssp. padifolia*



They showed the *Euphorbia tithymaloides* has reproduced and evolved in a ring through Central America and the Caribbean, meeting in the Virgin Islands where they appear to be morphologically and ecologically distinct.

Alopatrická speciace je usnadněna pomocí „efektu zakladatele“



Jen malá část jedinců zakládá novou kolonii (populaci)

Genový pool má jiné složení (frekvenci alel)

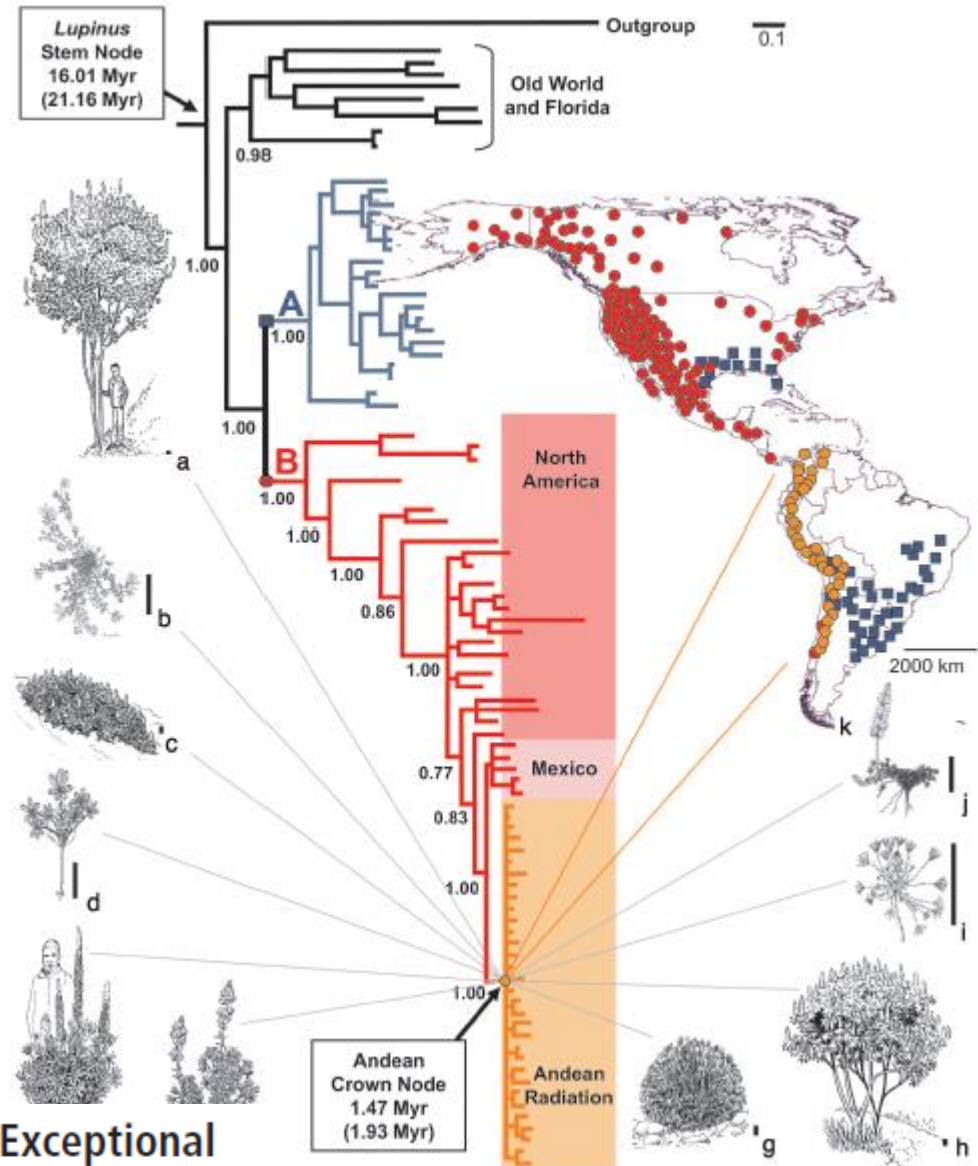
Adaptivní radiace

je diverzifikace druhů, která umožňuje vyplnění celé řady ekologických nik. Nastane, když z původního druhu vzniknou opakovanou speciací četné druhy „potomků“, které se stávají nebo zůstávají sympatrické. Často jsou tyto „výbuchy“ speciace iniciovány rozvojem klíčových inovací původních druhů. Při koexistenci druhů je tendence začít využívat jiné ekologické zdroje a tím snížit mezidruhovou konkurenci. Taková odpověď na kompetici samozřejmě nemůže nastat, pokud jsou blízce příbuzné druhy rozděleny fyzickými bariérami (např. vikariancí).

Rychlé rozrůznění, vějíř druhů
Časté v případě ostrovů, pohoří

Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes

Colin Hughes* and Ruth Eastwood



3) Speciace sympatrická

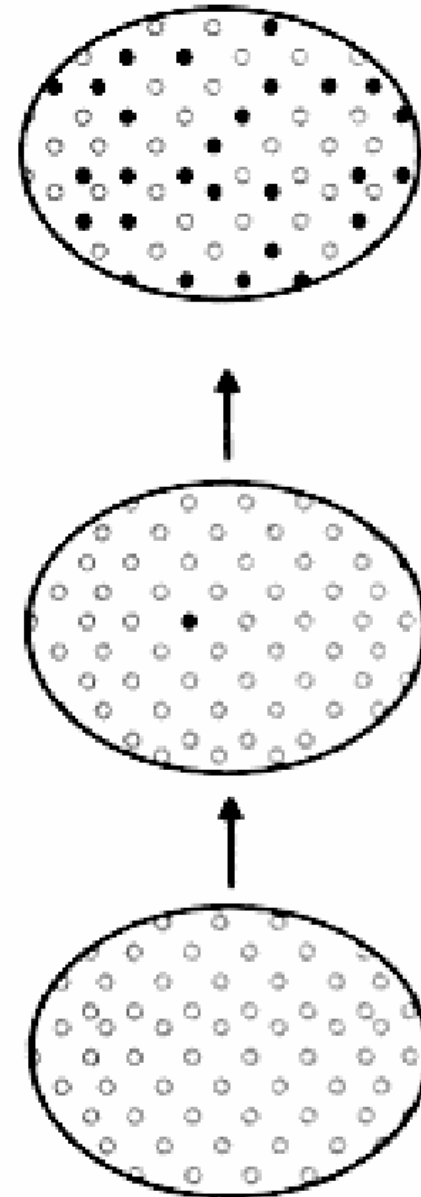
rychlá fixace lokální mutace

např. přechod na nového hostitele

– běžné u parazitů,

disruptivní selekce (heterozygoti znevýhodnění!)

speciace bez geografické izolace !



Sympatrická speciace

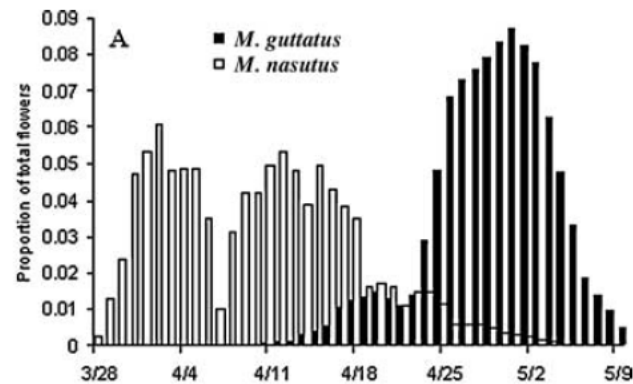
- K sympatrické speciaci dochází, když část populace se začne přednostně rozmnožovat mezi sebou, a přestane se rozmnožovat se zbývajících částí populace. K příčinám takového přednostního rozmnožování může být specializace části populace parazita na nového hostitele, nebo když část hmyzí populace se bude adaptovat na specifický druh rostlin.
- Část populace (parazit, opylovači) začne preferovat k páření jedince stejného druhu, kteří se vyskytují v novém hostiteli nebo na opylované rostlině. Dochází k přednostnímu rozmnožování v novém hostiteli (na rostlině) a k přerušení toku genů do původní populace.
- Příklady: K páření dochází jen na nové rostlině. Každý druh fíkovníku má svoji specifickou vosičku.

ECOLOGICAL DIVERGENCE ASSOCIATED WITH MATING SYSTEM CAUSES NEARLY COMPLETE REPRODUCTIVE ISOLATION BETWEEN SYMPATRIC *MIMULUS* SPECIES

Noland H. Martin^{1,2} and John H. Willis³

Mimulus nasutus - samosprašný, inbrední druh, s menší genet. diverzitou
adapovaný na sušší stanoviště – časnější kvetení

Mimulus guttatus – cizosprašný, heterozygotní a polymorfní druh



Character	<i>Mimulus guttatus</i>	<i>M. nasutus</i>	F _{1g}	F _{1n}
Germination	0.907 ^a ±0.014 (48)	0.936 ^a ±0.014 (48)	0.668 ^b ±0.014 (48)	0.938 ^a ±0.015 (45)
Survival to flowering	0.869 ^a ±0.028 (116)	0.955 ^a ±0.029 (113)	0.739 ^b ±0.040 (58)	0.950 ^a ±0.040 (57)
Flower number	4.992 ^c ±0.796 (118)	7.794 ^{ab} ±0.719 (136)	4.419 ^c ±1.134 (56)	8.066 ^a ±0.982 (71)
Seeds per fruit	120.85 ^a ±10.54 (94)	71.80 ^a ±8.86 (124)	70.34 ^a ±14.34 (46)	87.85 ^a ±13.26 (57)
Lifetime seeds	475.5	500.2	153.4	631.4
Viable pollen/flower	9048.4 ^a ±754.0 (21)	752.5 ^c ±335.3(83)	2766.2 ^b ±818.7 (16)	2365.6 ^b ±567.1 (29)
Lifetime pollen	35601.9	5242.6	6034.3	17003.0

Změny v květní fenologii

N. H. MARTIN AND J. H. WILLIS

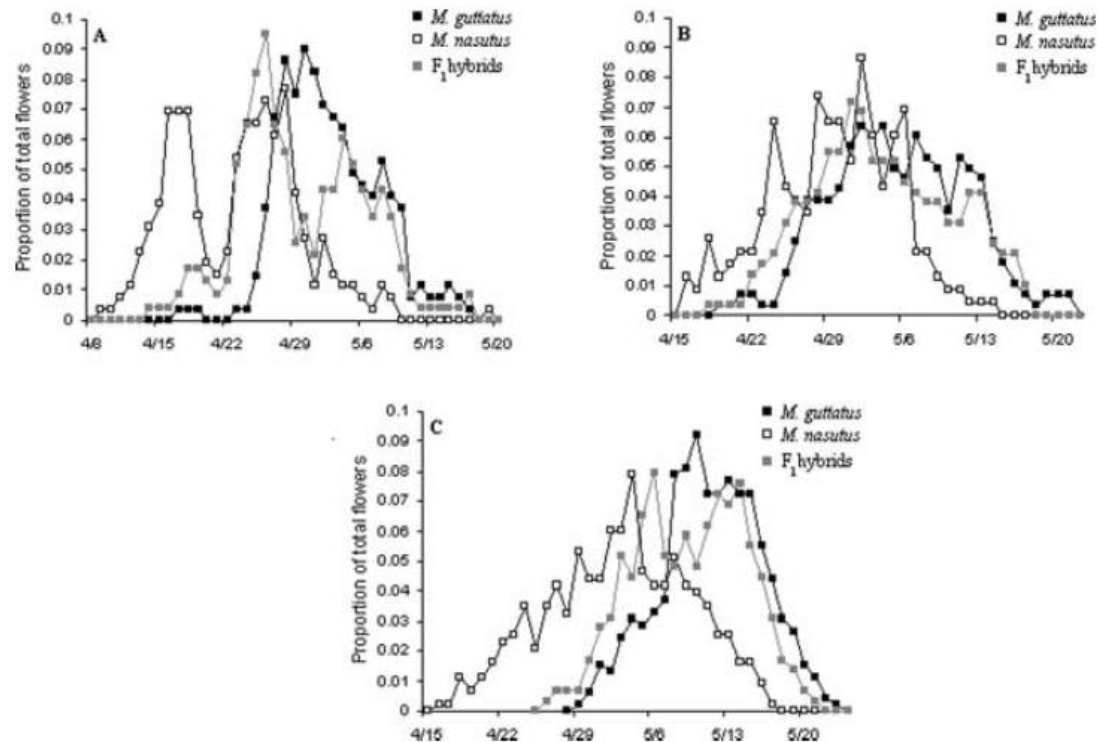


Figure 3. Flowering phenology of experimental *Mimulus nasutus* (open boxes), *Mimulus guttatus* (closed boxes), and hybrids (gray boxes) assessed on a daily basis at three separate sympatric sites. The census numbered is expressed as a percentage of the total number of open throughout the census period (separately for each species and for hybrids). (A) Site 1: A total of 259 *M. nasutus*, 266 *M. guttatus*, and 231 hybrid flowers were censused. (B) Site 2: A total of 231 *M. nasutus*, 282 *M. guttatus*, and 291 hybrid flowers were censused. (C) Site 3: A total of 430 *M. nasutus*, 455 *M. guttatus*, and 290 hybrid flowers were censused.

Okamžitá speciace

Občas dochází k mezidruhovému hybridizaci tam, kde jsou RIM nedostatečně izolující a kde hybridizace nenarušuje normální průběh meiózy.

Mezidruhový hybrid se pak často rozmnožuje jen partenogeneticky (apomikticky) nebo vegetativně. Tato hybridizace umožňuje vnikání cizích genů do genofondu populace.

Pokud v areálu druhu dochází k porušení RIM u sympatrických druhů, namísto nich vnikají **hybridní roje**. Mezidruhovému hybridizaci je častá zejména u rostlin.

Někdy hybridizace vede k vzniku nového druhu (hybridogenní druh), který využívá jinou ekologickou niku, má jiné strukturální vlastnosti. Takový druh může vzniknout i opakovaným křížením rodičovských druhů, tzv. **retikulátní evolucí**.

U rostlin může hybridizací dvou diploidních rodičovských rostlin (AA a BB) vzniknout rostlina s tetraploidními buňkami (AABB). Při meióze v ní vznikají diploidní gamety AB a po jejich vzájemném oplození vznikne nový tetraploidní druh AABB reprodukčně izolovaný od rodičů. Tento typ hybridizace je znám jako **aloploidie**.

Ekologická selekce homoploidních hybridních druhů

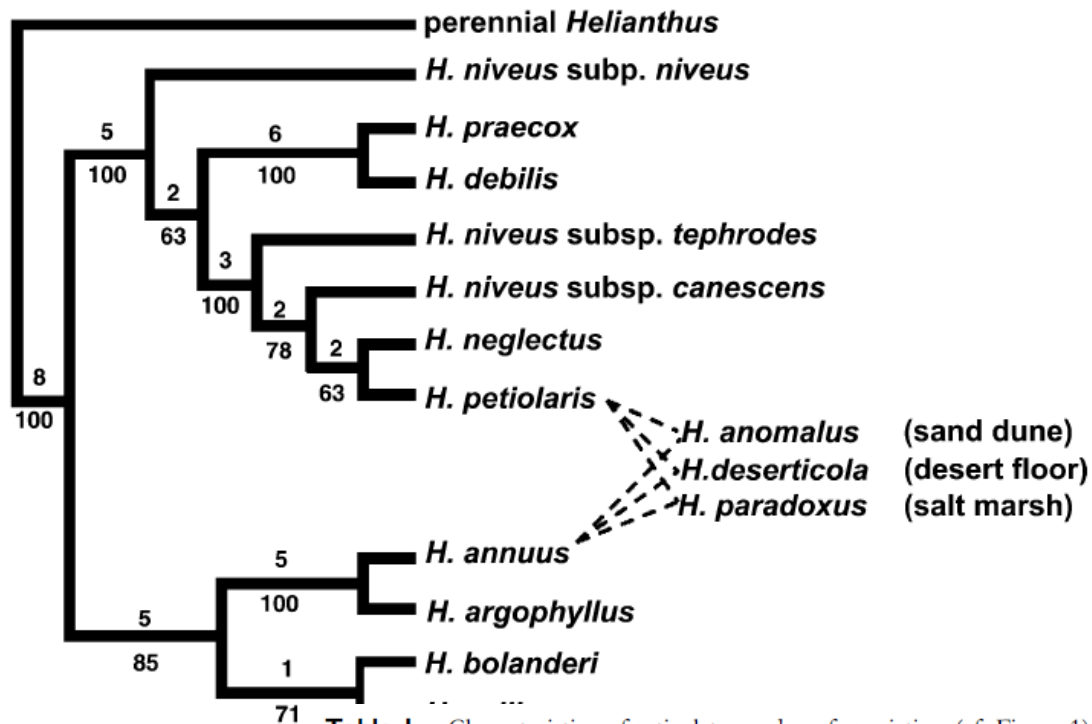


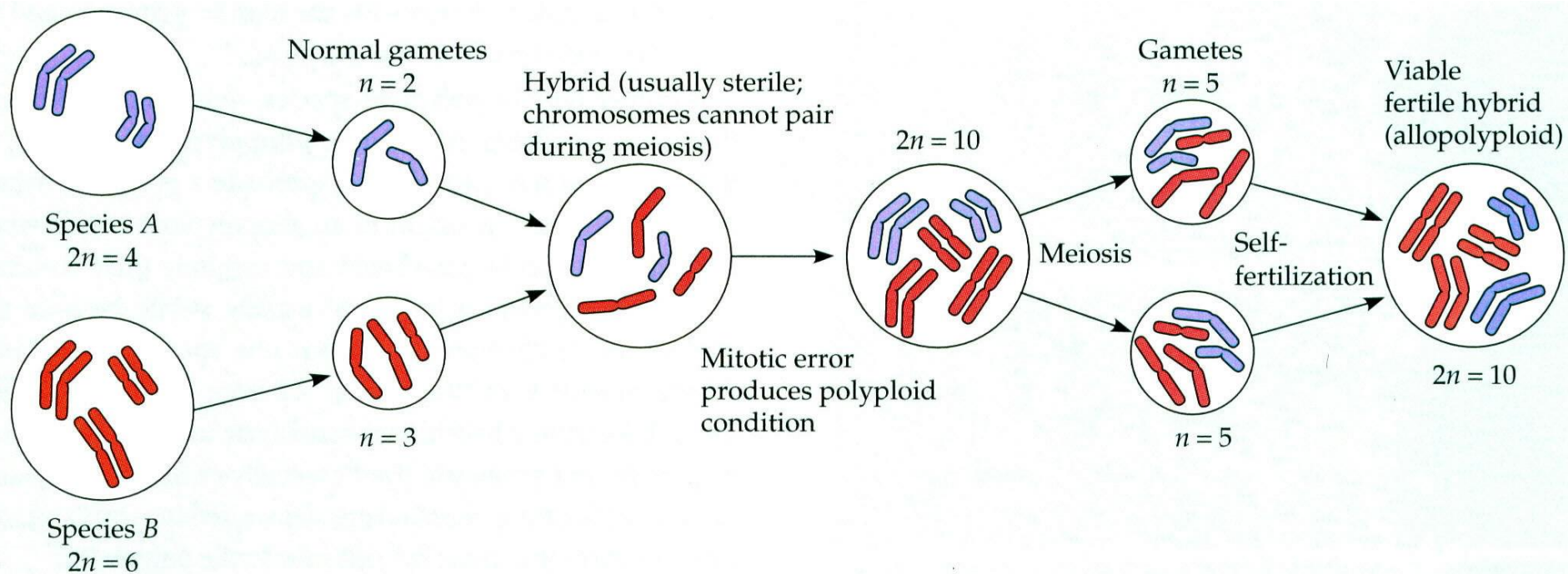
Table 1. Characteristics of reticulate modes of speciation (cf. Figure 1).

	Chromosomal changes	Initial form of reproductive isolation	Genetic mechanism(s) underpinning initial isolation	Proximate cause(s) of isolation
Allopolyploidy	Genome duplication	Intrinsic postzygotic	Ploidy differences; mutation	Genetic drift
<i>Homoploid hybrid speciation</i> ^a				
1. Recombinational model	Rearrangements; recombination of parental rearrangements	Intrinsic postzygotic	New chromosomal combinations via hybridization	Genetic drift; fertility selection
2. External isolation model	None	Ecological prezygotic; extrinsic postzygotic	New genetic combinations via hybridization	Divergent natural selection (includes ecological selection)

Polyploidizační speciace

- polyploidie velmi častá u rostlin
 - při polyploidizaci často dojde k chromozómovým přeskupením, které mohou mít za následek vznik RIMů, ztrátu auto-kompatibility a sexuality ad.
 - allopolyploidie
 - autopolyploidie
 - autopolyploidi obvykle nerozeznávání jako samostatné, nové druhy
 - Dnešní pohled – ploidní úrovně (cytotypy) mohou mít vlastní ekologii, rozšíření, částečná morfologická diferenciaci

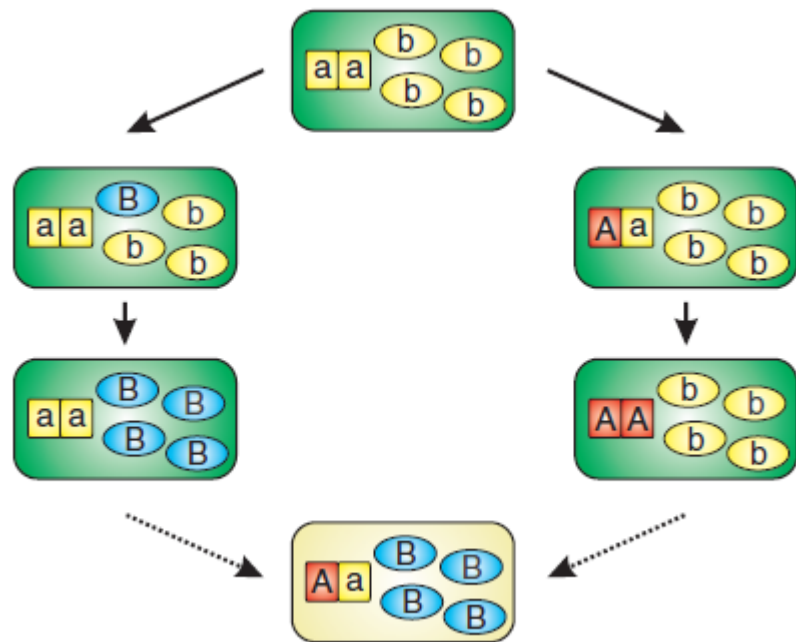
Pokud se zformuje allopolyploidní organismus *může dojít k okamžité speciaci*



Extinkční speciace

- Pokud je v areálu více poddruhů s parapatrickými areály, které se v místech styku kříží, na jejich kontaktu vznikají hybridní zóny. Stále se v celém areálu jedná o jeden druh, neboť tok genů umožňuje hybridní zóny mezi jednotlivými poddruhy. Okrajové poddruhy však již nemusí mít schopnost křížení. Takové druhy se označují jako **prstencové druhy**, neboť mezi nimi jsou již vyvinuty RIM a bývá to označováno jako **speciace vzdáleností**.
- Pokud vymře jeden z poddruhů, vymizí hybridní zóny a dojde k přerušení genetické výměny. Vytvoří se plně izolované biologické druhy.

Dobzhansky-Muller model, jaderně-cytoplasmatické koevoluce a vznik reprodukční bariéry



Rozdělení původní populace,
na oddělené části

V nich vzniká nová plastidová
alela B a v druhé jaderná alele A

V případě opětovného kontaktu

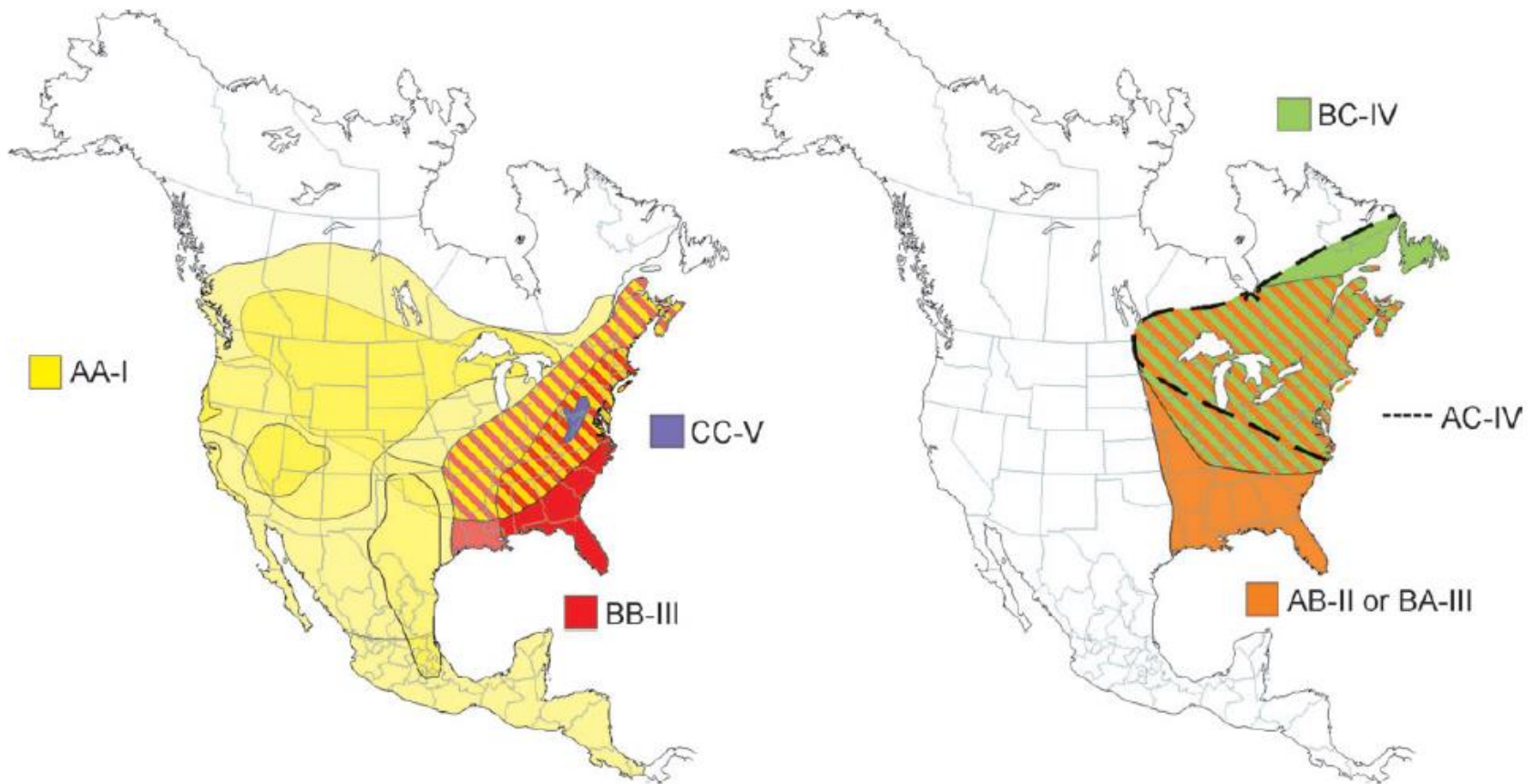
Se tyto alely dostávají do kontaktu

A jakožto vzájemně neadaptované

Nejsou schopné společné existence

Speciace

příklad pupalek (*Oenothera*)



**Výskyt 11 druhů severoamerických pupalek (*Oenothera*)
6 základních jaderných genomů (A,B,C) a asociovaných plastomů (I-V)**

Příklad pupalky (*Oenothera*) kompatibilita genom- plastom

nuclear genome ▼	◀ plastome ▶				
	I	II	III	IV	V
AA					+
AB					+
BB					+
BC					
CC	+	+	+		
AC					

-  normal green
-  green to grayish green (*chlorina*)
-  yellow green (*lutescent*)
-  periodically *lutescent*
-  yellow green to yellow
-  white (*albina*) or yellow (*xantha*)
-  white with inhibition of cell growth and germination
-  + lethal or sterile (CMS or CFS), white if occurring as an exception
-  slightly yellowish
-  periodically pale (*diversivirescent*)
-  periodically pale (*virescent*)

Table 2 Plant taxa exhibiting plastome-genome incompatibility*

Genus	Family	Species/strain	Phenotype
<i>Acacia</i>	Fabaceae	<i>decurrens</i> with <i>meanusii</i>	Yellow green to periodically pale
<i>Campanula</i>	Campanulaceae	Interspecific hybrids of <i>carpatia</i> involving the variety <i>pelviformis</i> <i>americana</i> interspecific hybrids of different populations	White to periodically pale, mostly at the cotyledon stage No further described chlorophyll deficiency
<i>Geranium</i>	Geraniaceae	<i>bohemicum</i> with <i>bohemicum deprensum</i>	White to yellow green, altered flower morphology
<i>Hypericum</i>	Hypericaceae	Hybrids between <i>acutum</i> , <i>quadrangulum montanum</i> , <i>pulchrum</i> , and <i>hirsutum</i> , as well as further species in not clearly elaborated cases	Different chlorophyll deficiencies depending on cross and direction; occasionally altered flower colour
<i>Medicago</i>	Fabaceae	<i>alzhanakhetica</i> with <i>sativa</i> <i>truncatula</i> Jawneel with Mount Tabor	Chlorophyll deficiency, reduced fertility White or pale to periodically pale
<i>Menziesia</i>	Ericaceae	See <i>Rhododendron</i>	
<i>Oenothera</i>	Onagraceae	Inter- and intraspecific hybrids involving most species in the five subsections of the section <i>Oenothera</i>	All kinds of phenotypes described in this article except of altered flowers and influence on pathogen resistance
<i>Passiflora</i>	Passifloraceae	<i>menispermifolia</i> with <i>oestonii</i>	Pale to white
<i>Pelargonium</i>	Geraniaceae	<i>denticulatum</i> with <i>filiifolium</i> or <i>radula</i> , interspecific hybrids of <i>citriodorum minor</i> and <i>cordatum</i> <i>zonale</i> Roseum with <i>zonale</i> hort. Stadt Bern, <i>zonale</i> hort. Trautlieb, and <i>inquanans</i> Interspecific crosses involving tetraploid material with <i>zonale</i> hort. Juliane, as well as further not clearly elaborated cases	White White or pale to periodically pale Yellow white to yellow green
<i>Pisum</i>	Fabaceae	<i>sativum</i> subsp. <i>elatus</i> VIR320 with 41 accessions of <i>Pisum</i>	Pale or yellow green to periodically pale; probably plastid transmission is altered and presumably cytoplasmic male sterility or cytoplasmic female sterility is plastid-dependent; meiotic abnormalities
<i>Rhododendron</i>	Ericaceae	Intergeneric hybrids between <i>Menziesia</i> and <i>Rhododendron</i> and various interspecific and intersectional hybrids in <i>Rhododendron</i>	Different types of chlorophyll deficiency depending on cross and direction,
<i>Silene</i>	Caryophyllaceae	<i>otites</i> with <i>pseudotites</i>	White to yellow or periodically yellow green
<i>Trifolium</i>	Fabaceae	<i>repens</i> with <i>uniflorum</i> , <i>nigrescens</i> , <i>hybridum</i> , and <i>ambiguum</i> <i>alpestre</i> with <i>heldreichianum</i>	White or periodically yellow green; sometimes reduced pollen viability General chlorophyll deficiency

Systematika a taxonomie

Existují dva hlavní aspekty evoluce:

- Fenotypová změna během času (anagenese)
- Větvení díky reprodukční izolaci mezi druhy (kladogeneze)

Systematika a taxonomie

Historicky, taxonomická klasifikace je založena na **fenotypové podobnosti (fenetice)**, což odráží evoluci prostřednictvím anageneze.

To znamená, že skupina organismů, které jsou si fenotypově podobné jsou shlukovány společně.

To platí například i pro četnost alel genů, populace mající podobnou četnost jsou shlukovány do jednoho druhu.

Výsledné grafické vyjádření se nazývá **fenogram**.

Systematika a taxonomie

Druhým přístupem, je klasifikace **na základě jejich fylogenetické příbuznosti (kladistiky)**.

Kladistické metody shlukující dohromady organismy, které sdílejí odvozené znaky (pocházející ze společného předka), odráží principy **kladogenese**.

Na základě kladistiky jsou rozeznány pouze monofyletické skupiny, výsledkem je diagram (strom) znázorňující příbuznost, nazývaný **kladogram (někdy také jako fylogram)**.

Systematika a taxonomie

Současné taxonomické postupy **kombinují kladistiku a fenetiku, a jsou někdy nazývány evoluční klasifikací** (Mayer 1981).

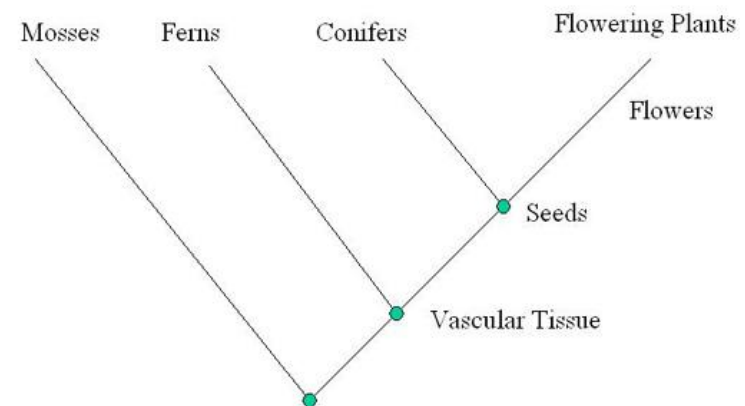
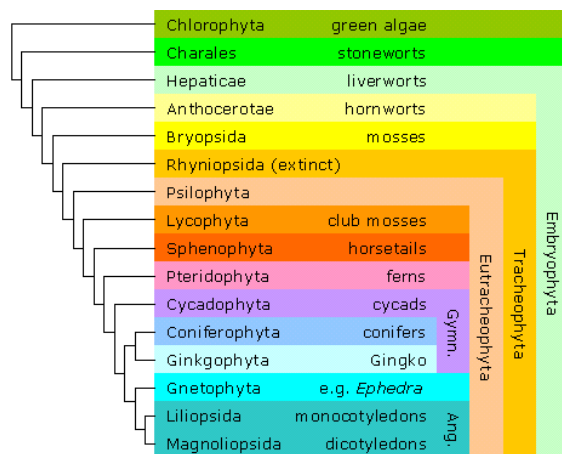
Podle evoluční klasifikace jsou taxonomické skupiny klasifikovány na základě fylogeneze. Avšak skupiny které jsou extrémně fenotypické členěné jsou občas rozeznávány jako odlišné druhy, i když jsou fylogeneticky příbuzné.

Kladistika

je způsob klasifikace organismů, kteřá je řadí v pořadí podle jejich větvení v evolučním stromu a nikoliv podle jejich morfologické podobnosti. Slovo kladistika je odvozeno od starého řeckého slova κλάδος, klados („větev“).

Kladistická klasifikace (fylogenetická klasifikace) je tedy založena na principech odrážejících příbuznost organismů a jejich skupin.

Výsledkem kladistické analýzy jsou stromy nazývané kladogramy a jednotlivé klady (clades) v nich.



Fylogenetika

Fylogenetika je obor systematické biologie, který se snaží najít vývojové vztahy mezi organizmy. Odmítá tedy hierarchii formální, namísto ní se snaží najít skutečnou příbuznost na základě představy, že všechny organizmy měly svého univerzálního společného předka.

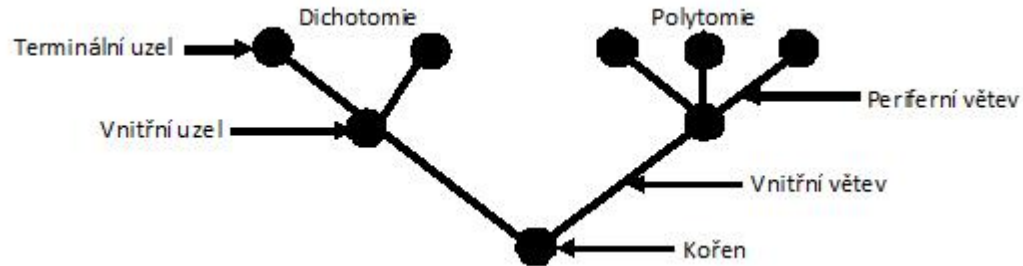
Fylogeneze je historický proces, který většinou nelze přímo pozorovat, ale musí se rekonstruovat na základě evoluční teorie.

Věda zkoumající fylogenezi se nazývá fylogenetika. Grafickým znázorněním vzájemných vztahů mezi skupinami organismů jsou **fylogenetické stromy**.

Fylogenetika má tedy přímý vztah s dějem označovaným **jako fylogeneze, což je vývoj druhu v evolučním procesu** (tedy předmět studia fylogenetiky).

Fylogenetické stromy

Grafickým znázorněním výsledků fylogenetické studie je fylogenetický strom. Tento strom může být zakořeněný (kořen představuje společného předka všech studovaných taxonů) nebo nezakořeněný (nejstarší společný předek není identifikován).



Fylogenetický strom se skládá z větví a uzlů, kdy terminální uzly představují recentní taxony a vnitřní uzly představují hypotetické předky. U kořene leží bazální větve vznikající při prvních divergencích, zatímco terminální větve se štěpí v korunové skupiny s převahou odvozených znaků. V protikladu k nim označujeme bazálněji ležící větve s převahou pleziomorfních znaků jako kmenové skupiny. Nejblíže příbuzné skupiny sdílející společného předka se nazývají sesterské. Jestliže vnitřní uzel spojuje tři větve, jedná se o dichotomické větvení (dichotomii), kdy se jedna původní větev ve vnitřním uzlu dělí na dvě následné. Spojuje-li vnitřní uzel více větví, jedná se o polytomické větvení (polytomii). Polytomie by se v dobře vyřešených fylogenetických stromech prakticky neměly vyskytovat. Je totiž velmi nepravděpodobné, že by se jedna evoluční linie rozpadala v jednom okamžiku na více než dvě nové evoluční linie. Polytomie tak nejčastěji vznikají neschopností zachytit rychle po sobě následující dichotomická větvení.

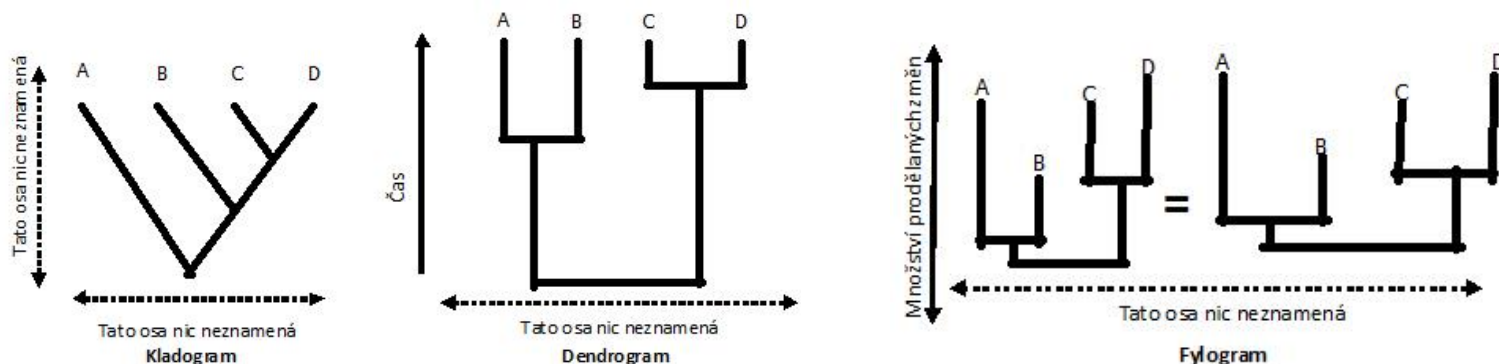
Ke znázornění různých aspektů evoluce lze použít různé druhy fylogenetických stromů:

Kladogram (z řec. klados = větev) je základní typ stromu, který popisuje příslušnou hypotézu o příbuznosti, aniž by řešil, kdy došlo k štěpení jednotlivých linií nebo do jaké míry se jednotlivé evoluční linie liší.

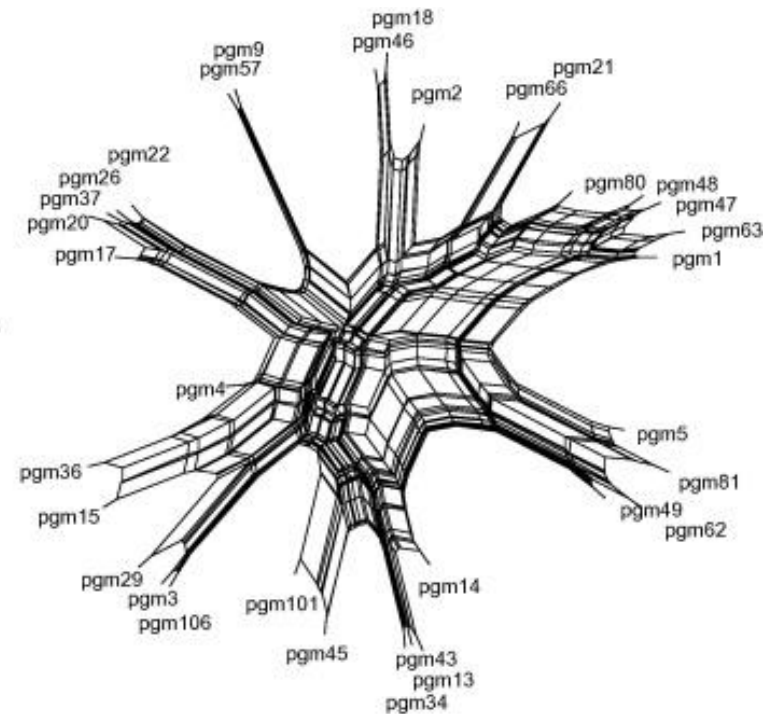
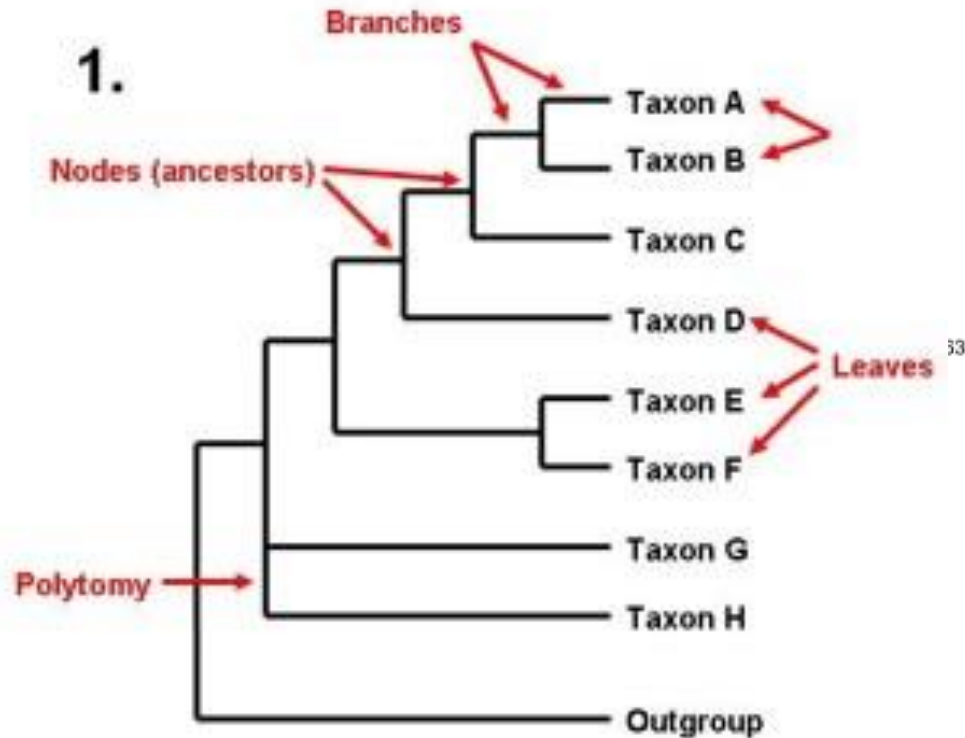
Fylogram (aditivní strom) podává dodatečné (aditivní) informace ve formě délky větví. Délka větve tak odpovídá například množství prodělaných evolučních změn. Rychlost mutací a vzniku evolučních novinek totiž není konstantní pro všechny.

Dendrogram (ultrametrický strom) představuje další formu grafického znázornění (je jedním z aditivních stromů), kdy koncové uzly představující recentní druhy jsou ve stejné rovině (představující současnost), stejně vzdálené od společného předka. Dendrogram popisuje průběh evolučních změn v čase, z polohy uzlů lze odečíst kdy došlo ke štěpení jednotlivých evolučních linií.

Nejjednodušší metodou využívanou ke konstrukci fylogenetických stromů je **metoda parsimonie**. Jedná se o hledání nejjednoduššího řešení a preferováním jednodušších hypotéz před složitějšími.



Fylogenetický strom nebo síť ?



Monofyletie versus polyfyletie

Monofyletismus je stav nějaké skupiny organismů, ve kterém se skupina nachází, pokud zahrnuje příslušníky jediné fylogenetické linie.

Monofyletismus je základním požadavkem na přirozené biologické [taxony](#).

Opakem monofyletismu je [polyfyletismus](#), stav, ve kterém se skupina nachází, pokud zahrnuje více než jednu fylogenetickou linii, jejichž společný předek není příslušník tohoto taxonu.

Monofyletie versus polyfyletie

V současnosti existují dvě rozdílná pojetí monofyletismu. Podle přísnějšího **kladistického pojetí** se za monofyletické považují pouze takové taxony, které zahrnují svého společného předka a všechny jeho potomky. Monofyletické taxony splňující toto přísnější kritérium se nazývají holofyletické a jsou v podstatě totožné s klady.

Podle **evolučně systematického pojetí** nemusí do monofyletického taxonu patřit všichni jeho potomci, žádný z vyřazených potomků však nesmí být předkem některého z potomků do taxonu zařazených.

Taxony, které splňují evolučně systematické kritérium monofyletičnosti, ale nesplňují kritérium kladistické, se nazývají parafyletické

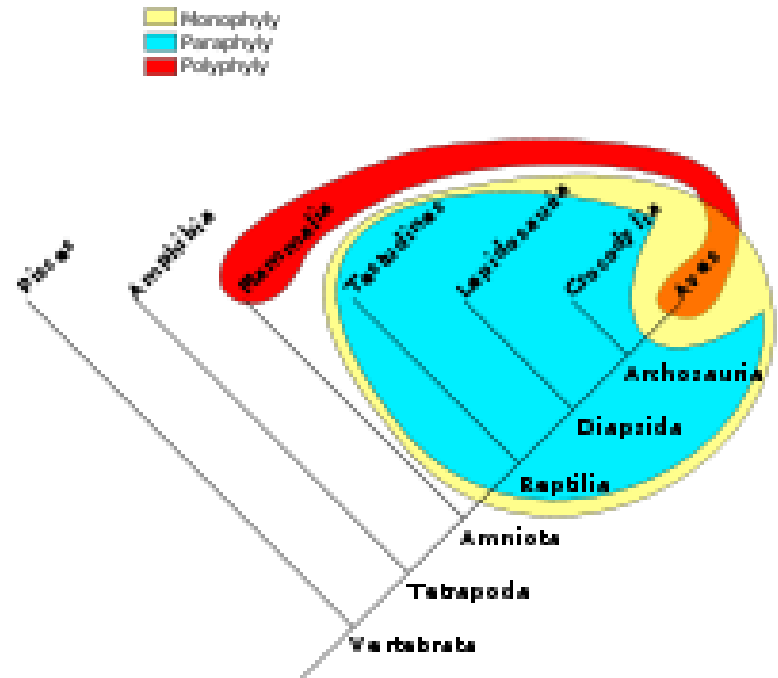
Taxonomie a fylogeneze

První systematické uspořádání všech tehdy známých druhů organismů (rostlin a živočichů) vytvořil švédský biolog **Carl Linné** v díle *Systema naturae* (1735). Linnéův systém byl založen na podobnostech, které Linné pokládal za důležité, a seřadil všechny organismy do hierarchie taxonů (říše, kmen, třída, čeleď, rod, druh).

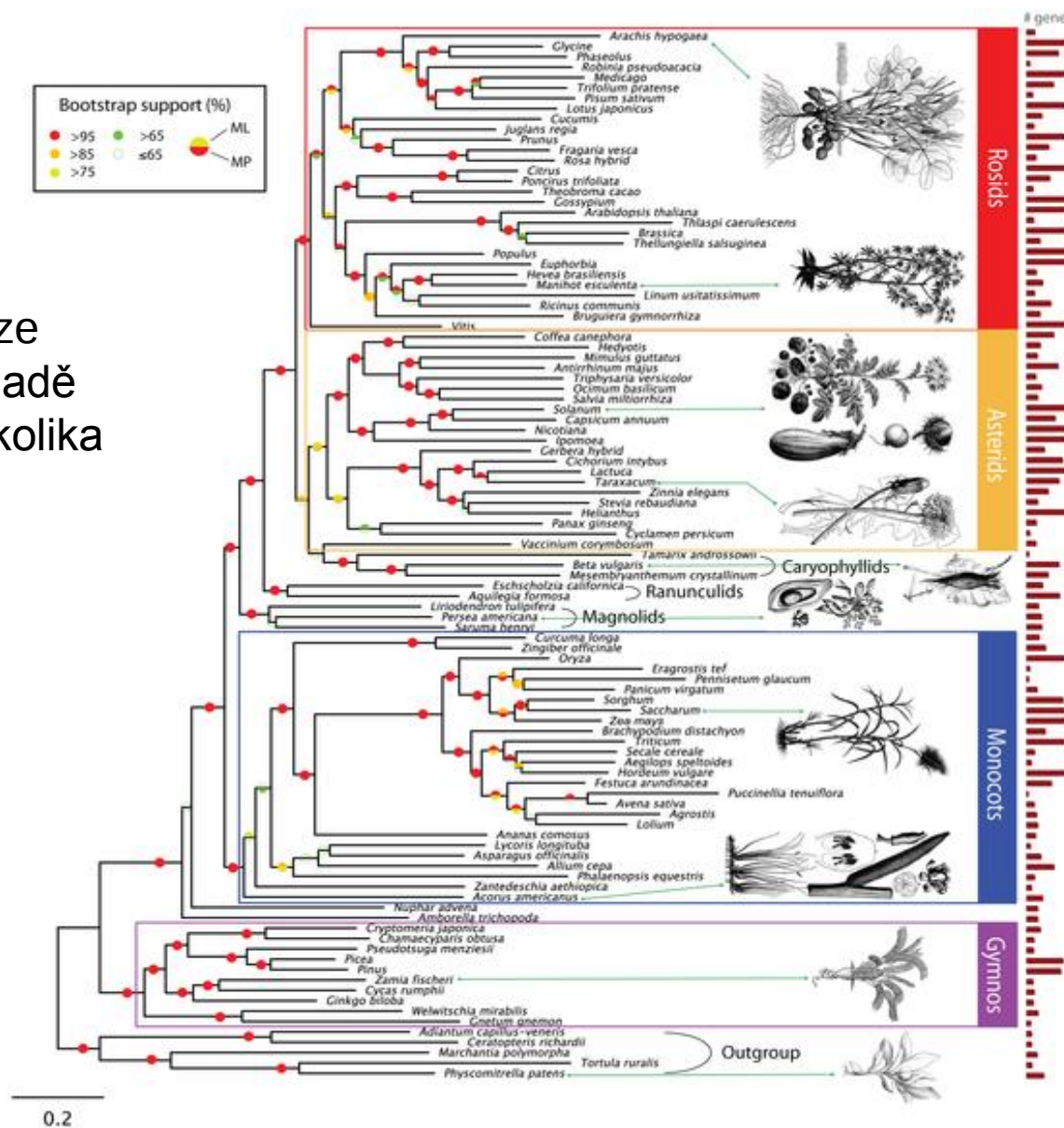
Od konce 19. století se biologové snažili přizpůsobit tento hierarchický systém evoluční teorii tak, aby se vznik taxonů dal evolučně vysvětlit.

Tomu odpovídá dnes užívaná mezinárodní biologická taxonomie a nomenklatura (pojmenování).

Rozlišují se taxony **monofyletické** s jediným společným předkem a zahrnující všechny jeho potomky, dále **polyfyletické** bez blízkého společného předka a konečně **parafyletické**, nezahrnující všechny potomky společného předka



Fylogenezi nelze odvodit na základě analýzy jen několika málo genů.



Lee EK, Cibrian-Jaramillo A, Kolokotronis S-O, Katari MS, et al. (2011) A Functional Phylogenomic View of the Seed Plants. PLoS Genet 7(12): e1002411. doi:10.1371/journal.pgen.1002411
<http://www.plosgenetics.org/article/info:doi/10.1371/journal.pgen.1002411>

LITERATURA

Flegr, J.: I. Mechanismy mikroevoluce. – UK, Praha. 1995.

Flegr, J.: Evoluční biologie. – Academia. 2005.

Flegr, J.: Zamrzlá evoluce. – Galileo, Academia. 2006.

Flegr, J.: Úvod do evoluční biologie. – Galileo, Academia. 2007.