

Proměnlivost a evoluce rostlin

Petr Smýkal

Katedra botaniky, PřF UPOL

2013/14

Dostupná studijní literatura:

**Briggs D., Walters S.M. 2001. Proměnlivost a evoluce rostlin,
Vydavatelství UP, Olomouc**

**Ingrouille MJ., Eddie B. 2006. Plants: Diversity and Evolution.
Cambridge University Press**

Flégr J. 2005. Evoluční biologie, Academia, Praha

Campbell N.A., Reece J.B. 2006. Biologie. Computer Press, Brno

Sumarizace přednášek

Proměnlivost (variabilita) daná:

Genotypem



Prostředím



Vývojově

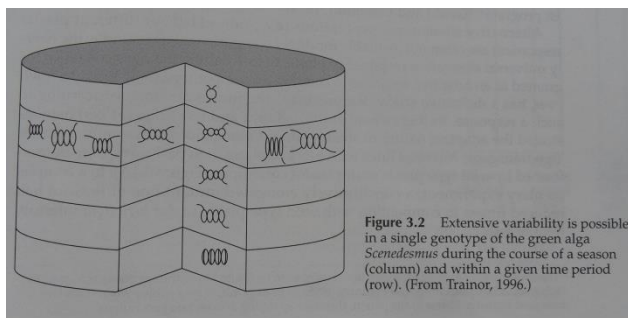


Figure 3.2 Extensive variability is possible in a single genotype of the green alga *Scenedesmus* during the course of a season (column) and within a given time period (row). (From Trainor, 1996.)



John Ray (1628-1705)

Anglický kněz, přírodovědec, botanik

Synopsis Methodica Stirpium Britannicarum – první flóra britských ostrovů.

Methodus Plantarum Nova (1682) - až 18 000 druhů !

Historia Plantarum (1696-1704) – s využitím přirozeného systému uspořádal rostliny dle podobnosti vybraných znaků (květů, plodů, semen, listů), měl zvláštní kategorie pro mechy, lišejníky a houby.

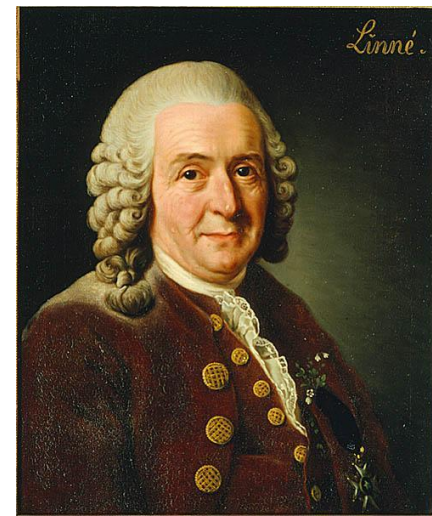
- hledal kritéria pro rozlišení druhu
- odmítal transmutace
- připouští **vnitrodruhovou variabilitu** (znaky = náhody
- počet druhů je konečný – stvořený Bohem



byl **první kdo definoval druh, s využitím semenného potomstva**

"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.

Pojmenoval 12,000 druhů (7700 rostlin, 4300 živočichů), 1105 rodů.

1757 – popis prvního vědecky doloženého hybrida

Tragopogon pratensis x *T. porrifolius*

1760 – cena akademie v Petrohradě
význam i pro sexualitu u rostlin



Linného koncept druhů se postupně měnil

Nejdříve koncept neměnného počtu druhů, stvořené Bohem (kreacionismus)

Philosophia botanica (1751) **druhy jsou neměnné, ale variety jsou navozeny prostředím nebo pěstitelem. Připustil však, že ne vždy je možné rozeznat druhy a že je možný jejich postupný vývoj (evoluce).**

Příklady:

- *Beta vulgaris* (pěstovaná řepa) – odvozena z *Beta maritima*
- *Linaria vulgaris* (typické zygomorfní květy) - pelorická varianta (actinomorfní květy)

Při studiu taxonomicky obtížných skupin, jako např. r. *Rosa* naráží na obtíže:

„.... Druhy rodu *rosa* není snadné navzájem odlišit a ještě obtížněji je lze definovat, zdá se mi že jich příroda smísila několik dohromady, nebo jakoby žertem vytvořila z jednoho druhu, druhů několik“

Linné a hybridizace

V případě *Somnus plantarum* říká, že "mongrel" nebo "hybridus" vznikají často a že je lze považovat "if not admitted as new species, are at least permanent varieties.."

Fundamenta fructificationis (1762) – **připouští téměř evoluční původ druhů, s tím že rody vznikly nejdříve**

Jean-Baptiste Lamarck (1744-1829)

Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet,
Chevalier de la Marck



byl francouzský přírodovědec a autor první ucelené evoluční teorie (lamarckismu). Poprvé použil termíny bezobratlí a biologie.

Philosophie zoologique (1809) – obsahuje vysvětlení a rozvedení jeho pojetí evoluce.

Podle jeho představ probíhá evoluce tak, že organismus se během svého života střetává s prostředím, adaptuje se na něj a vylepšení, která si tak za svého života vytvořil, předává svým potomkům – **dědičnost získaných vlastností**

Použil rovněž příklad *Ranunculus aquaticus*, ale na rozdíl od Linného, věřil že prostředí je přímo zodpovědné za změnu tvaru listů

Charles Robert Darwin

(1809-1882)

britský přírodovědec a zakladatel evoluční biologie.
Evoluční teorii opíral o přírodní výběr a pohlavní výběr.



Byl synem lékaře a vnukem botanika. Vystudoval teologii na University of Cambridge, studia ukončil v roce 1831. Zpočátku se zabýval studiem geologických formací v horách Walesu, načež se roku 1831 vydal na 5 let trvající výzkumnou cestu kolem světa na lodi HMS Beagle. Během této plavby shromáždil přírodovědecký materiál a uspořádal svou základní koncepci přirozeného vzniku a vývoje druhů evolucí, jejímž hlavním hybatelem měl být dle jeho názoru přírodní výběr. Nejzásadnější byl pro něj pětitydenní pobyt na Galapágách.

O autorství teorie evoluce se Darwin dělí s Alfredem R. Wallacem.

BIOMETRIKA

Typy znaků

Kvalitativní vs. Kvantitativní znaky, ne-numerické – tvary, formy vs. numerické

Diskrétní (nespojité) vs. Spojité (kontinuální)

1. **Diskrétní** = celá čísla např. počet prašníků
 - a. **Binární** = 2 stavy (0, 1) např. přítomno/absence listů
 - b. **Vícestavové** = více než 2 stavy (0, 1, 2). Květy červené, purpurové, načervenalé. (mohou se re-kódovat do série binárních)
2. **Kontinuální** (nekonečné série čísel mezi stavy) např. měření výšky (1.2 cm, 1.238 cm).

Karl Pearson

(1857 – 1936)

Pearsonova práce se uplatnila v rozvoji matematické statistiky pro oblast biologie, epidemiologie, antropometrie, medicíny a sociálních dějin.

Korelační koeficient - parametrický statistický test (předpokládající normální rozdělení) zjišťující, jak těsný je vztah proměnných a jaký má směr (kladný nebo záporný)

Chí vzdálenost - je založena na korelaci mezi proměnnými, které mohou být identifikovány a analyzovány pomocí vzorů. Je to užitečný způsob určení podobnosti neznámého vzorku s jedním známým. Liší se od Euklidovské vzdálenosti v tom, že bere v úvahu korelace souboru dat, kdy je měřítko neměnná, tj. není závislé na rozsahu měření.

P hodnota - je u testu, kde má tato definice smysl pravděpodobnost, s jakou testovací statistika nabývá hodnot horších (více svědčící o testované hypotéze), než je pozorovaná hodnota statistiky.

Chí kvadrát rozdělení - Toto rozdělení je odvozeno ze součtu nezávislých náhodných veličin s normovaným normálním rozdělením.



počet bliznových laloků u *Papaver rhoeas*

Průměr, odchylka, variační koeficient

Table 3.1. Calculation of mean, variance, standard deviation and coefficient of variation in number of stigmatic bands in capsules of the Poppy, *Papaver rhoeas* (Data from Pearson, 1900)

Number of bands x	Frequency, f	fx	Difference from mean $x - \bar{x}$	Square of difference $(x - \bar{x})^2$	$f \times$ square of difference $f(x - \bar{x})^2$
5	1	5	-4.8	23.04	23.04
6	12	72	-3.8	14.44	173.28
7	91	637	-2.8	7.84	713.44
8	295	2360	-1.8	3.24	955.80
9	550	4950	-0.8	0.64	352.00
10	619	6190	+0.2	0.04	24.76
11	418	4598	+1.2	1.44	601.92
12	195	2340	+2.2	4.84	943.80
13	54	702	+3.2	10.24	552.96
14	25	350	+4.2	17.64	441.00
15	5	75	+5.2	27.04	135.20
16	3	48	+6.2	38.44	115.32
	2268	22 327			5032.52

$$\text{Mean} = \frac{22\,327}{2268} = 9.8$$

$$s^2 = \frac{\sum f(x - \bar{x})^2}{n - 1} = \frac{\sum d^2}{n - 1} = \frac{5032.52}{2267} = 2.2 \quad s = 1.49$$

$$\text{Coefficient of variation} = \frac{s}{\bar{x}} \times 100 = \frac{1.49}{9.8} \times 100 = 15.2\%$$

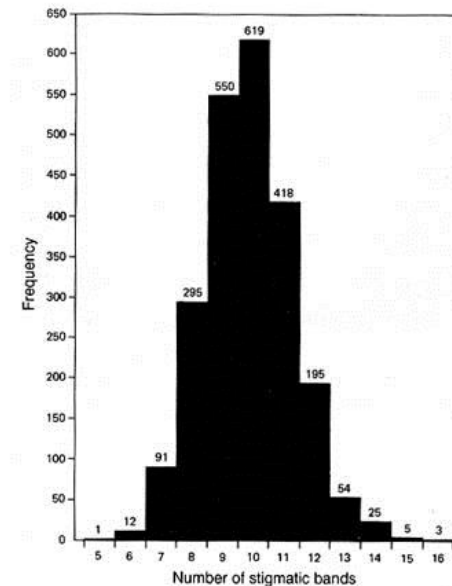


Fig. 3.3. Histogram of Pearson's data (Table 3.1) for the variation in the number of stigmatic bands in a sample of capsules of *Papaver rhoeas*. Such histograms were often used in early biometrical studies. Campbell (1967), discussing the use of histograms, suggests that they should be used only in cases of continuous variation. For examples of meristic or other discontinuous variation, frequency diagrams are preferable; in these, the frequency of each class is indicated by a vertical line on the graph.

Johann Gregor Mendel



20. července 1822 Hynčice
6. ledna 1884 Brno



Mendel zapomenutý a znovuobjevený

Hugo de Vries
Carl Correns
Erich von Tschermak
(1900)

William Bateson



Reprinted without change of paging from the Journal of Heredity, Washington, D. C., Vol. XLII, No. 4, July-August 1951. (Copyright 1951 by the American Genetic Association.)

THE REDISCOVERY OF GREGOR MENDEL'S WORK

An Historical Retrospect*

ERICH VON TSCHERMAK-SEYSENEGG
Hardtgasse 29, Wien, Austria

The last surviving re-discoverer of Mendel's research in the genetics of the garden pea will celebrate his eightieth birthday on November 15, 1951. It is a privilege to be able to present Professor von Tschermak's recollections of the birth pangs of genetics and of the early infancy of the science of heredity a half century ago. We speak surely for the Geneticists in all countries in extending to this Nestor of our science greetings and all good wishes on this notable occasion.—*Editor*



termín - genetika (1905)

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

Wilhelm Johannsen

(1857-1927)

dánský botanik, experimentální biolog a genetik
Studoval dormanci a klíčení semen

Při studiu proměnlivosti fazolu (*Phaseolus vulgaris*) definoval pojmy fenotyp – genotyp a společně s Batesonem poprvé použil termín GEN

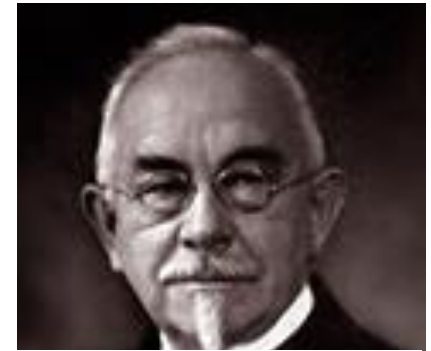
Johannsen, W. (1903) Om arvelighed i samfund og i rene linier. Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, vol. 3: 247-270.

Johannsen, W.L. (1905) Arvelighedslærens elementer (The Elements of Heredity)

Johannsen, W. (1909) Elemente der exakten Erblchkeitslehre.

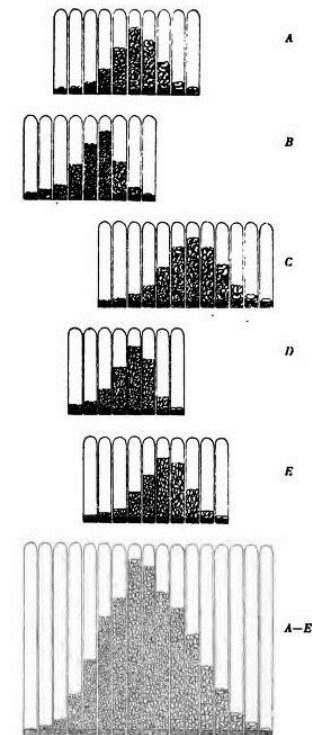
Johannsen, W. (1911) The Genotype Conception of Heredity. American Naturalist 45 (531): 129-159.

<http://www.wjc.ku.dk/wilhelm/>



158

THEORY OF EVOLUTION



I

FIG. 81. Pure lines of beans. The lower figure gives the general population, the other figures give the pure lines within the population. (After Johannsen.)

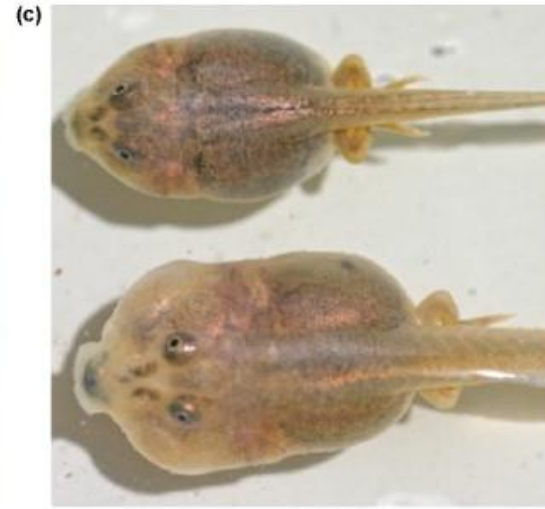
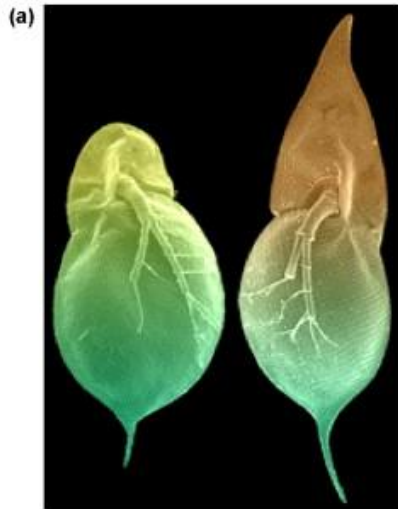
Mutacionalismus

(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.

Fenotypová plasticita

reakce genotypu na prostředí



Zdroje fenotypické variability

1. Genetická variabilita (mutace, epigenetika)
2. Vývojová variabilita
3. Vliv prostředí

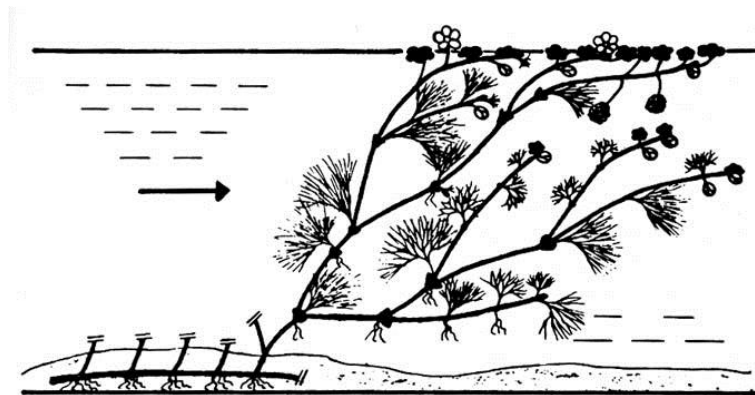


Fig. 6.18. Generalised diagram showing heterophylly in *Ranunculus* subgenus *Batrachium*. For convenience only one shoot is illustrated. Close examination has revealed seasonal variation in leaf form, especially in the submerged leaves. (From Zander & Wiegand, 1987.)

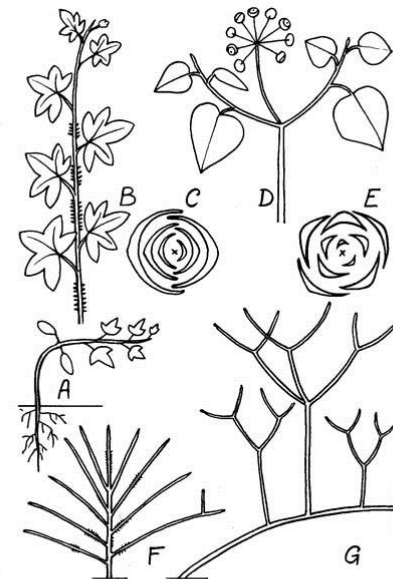


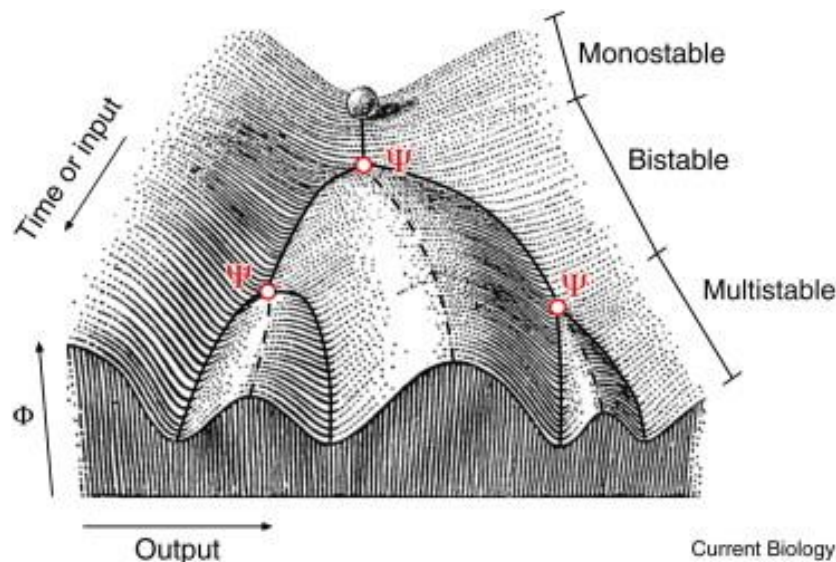
Figure 61. The two forms of ivy, *Hedera helix* (Araliaceae). (A) A young plant, which rapidly adopts a running orientation. (B) The juvenile form with lobed leaves, attached to its support by adventitious roots. (C) Distichous phyllotaxis of the juvenile form, as seen in cross section of the terminal bud. (D) The adult form, erect and reproductive, with simpler leaves. (E) Spiral phyllotaxis of the adult form. (F) Architecture adopted by a juvenile when it becomes attached to a vertical support. (G) Part of a horizontal axis in which the characteristic architecture of the adult ivy is shown. The juvenile form is diploid, and the adult form tetraploid (Kessler and Rechs 1977).

Conrad H. Waddington

věřil ve spojení mezi evolucí a vývojem – zavedl termíny: **kanalizace – vývojová epigenetika** (vnější projev genové aktivity) a **epigenetická krajina** (metafora pro proces genu regulujícího vývoj)

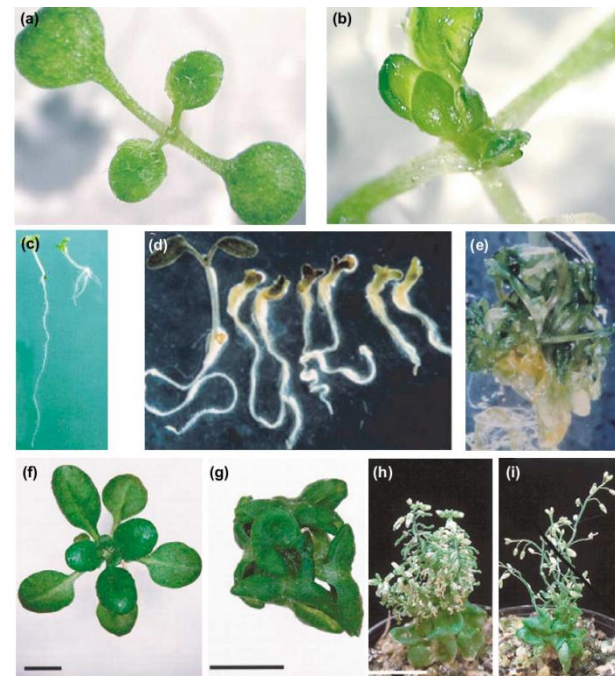
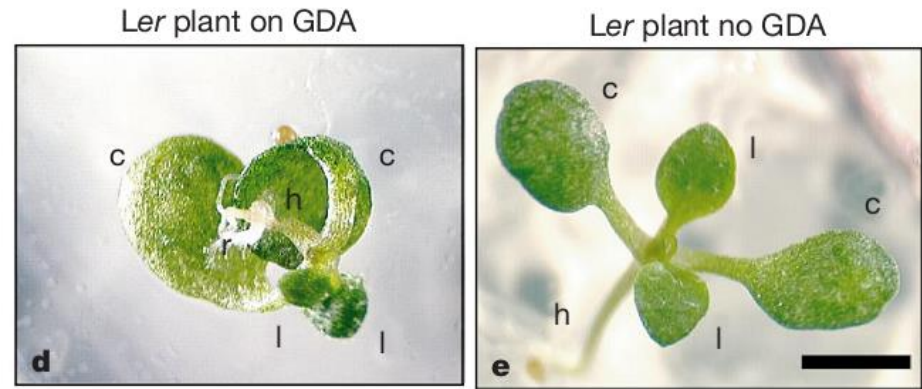
Ústřední v jeho pojetí vývoje byla myšlenka **kanalizace** (podobně jako Schmalhausenova idea stabilizační selekce nové formy) – jako **tendence genotypu vyvíjet se ve stejném směru bez ohledu na vnitřní či vnější stimuly**, považoval ji za důsledek přírodního výběru.

„**Canalization**: Developmental reactions ...are adjusted so as to bring about one definite end-result regardless of minor variations in conditions during the course of the reaction.“



Hsp90 as a capacitor of phenotypic variation

Christine Queitsch*, Todd A. Sangster† & Susan Lindquist*‡



NATURE | VOL 417 | 6 JUNE 2002 |

Table 1 Phenotypes specific to RI lines

RI line	Without GDA, 22 °C		With GDA, 22 °C		Without GDA, 27 °C	
	Phenotype*	Frequency†	Phenotype	Frequency	Phenotype	Frequency
CS22113	1	3.5% (1/28)	1	32% (9/28)	1	32% (9/28)
CS22082	2	1.7% (2/112)	2	32% (64/201)	2	95% (53/56)
CS22104	3	0% (0/75)	3	34% (29/84)	3	0% (0/47)
	4	16% (12/75)	4	52.4% (44/84)	4	38% (18/47)
CS22159	4	6.3% (8/127)	4	50.5% (53/105)	4	28% (18/63)
CS22134	5	0% (0/28)	5	87.5% (49/56)	5	46% (19/41)
CS22119	3	0% (0/28)	3	7% (2/28)	3	0% (0/28)
	6	7% (2/28)	6	68% (19/28)	6 or 7	90% (25/28)
	7	0% (0/28)	7	7% (2/28)		
CS22120	6	7% (2/28)	6	64% (18/29)	6	82% (23/28)
CS22122	6	0% (0/110)	6	2.5% (4/158)	6	0% (0/130)
	7	15% (17/110)	7	28% (44/158)	7	31.5% (41/130)

Reprodukční systémy rostlin

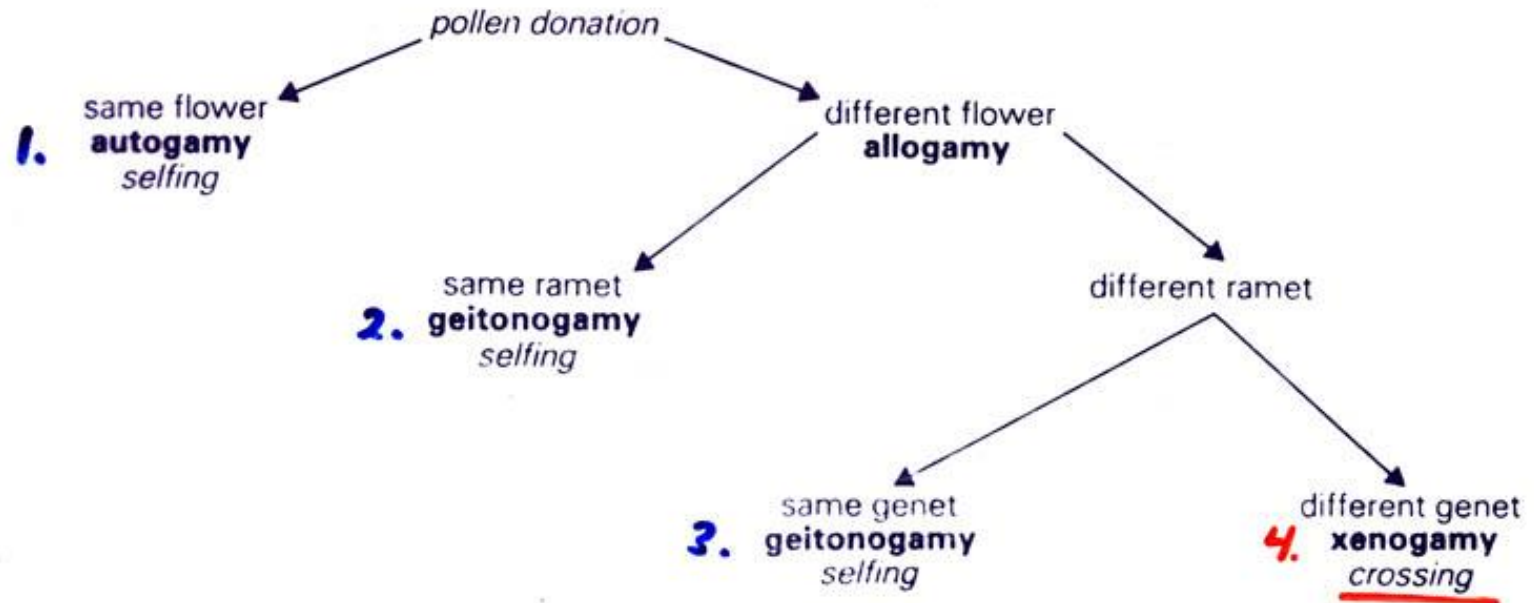
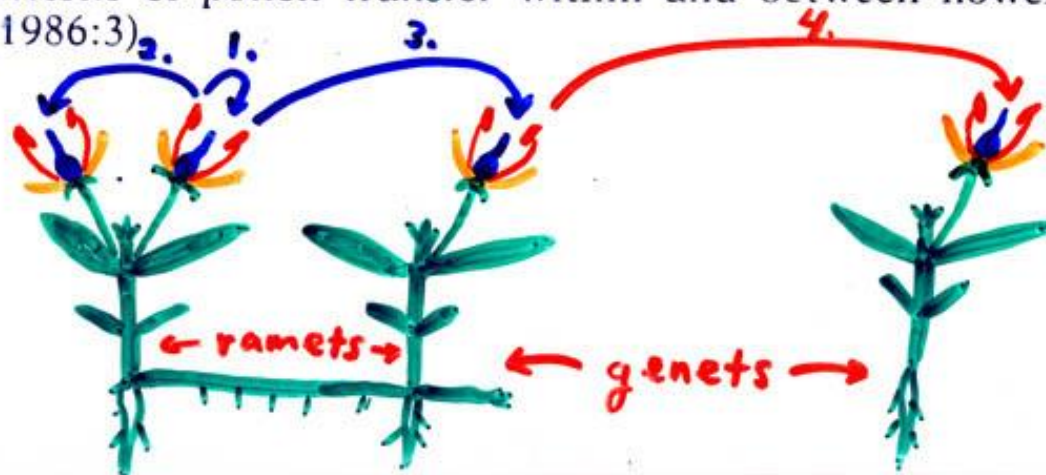


FIGURE 22.4 Patterns of pollen transfer within and between flowers and plants.
(From Richards 1986:3)



General strategies in plant mating

	Selfing	
■ Perfect Flowers (hermaphroditic)	■ Self-pollination ■ Cross-pollination ■ Heterostyly -- physical separation of style and stamen ■ Dichogamy -- temporal separation of anther/stigma maturation ■ Self-incompatibility	■ autogamy, cleistogamy ■ chasmogamy ■ distyly, tristyly ■ protandry, protogyny ■ sporophytic SI, gametophytic SI
■ Imperfect Flowers	■ Monoecy ■ Dioecy	■ androdioecy/monoecy, gynodioecy/monoecy, polygamodioecy...
	Outcrossing	

Evoluce reprodukčních systémů

Autoinkompatibilita (cizosparšnost) u krytosemenných – pravděpodobně ancestrální stav.

Význam uzavřených plodolistů jako ochrana před opylením vlastním pylem.

Autokompatibilita (samosprašnost) vznikla až následně.

Diverzita reprodukčních systémů je rozhodujícím faktorem výměny genů v populaci.

Reprodukční systémy rostlin

Cizosprašnost (= outcrossing, = xenogamie, = allogamie)

Vajíčko a pyl pocházejí z geneticky odlišných jedinců

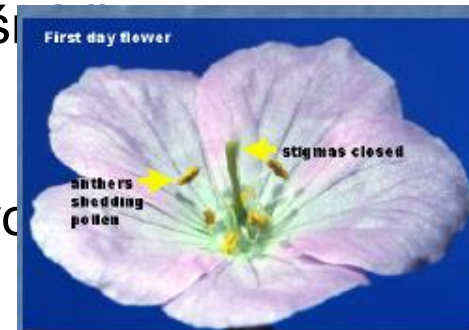
u živočichů běžně zajištěna odděleným pohlavím, u rostlin oddělené pohlaví je vyjímečné (flóra Evropy 3%, Hawaj 25%, Nová Kaledonie, NZ, Kostarika 23%)

Mechanismy bránící samoopylení :

1. **Dikogamie.** Prašníky a blizna v květu dozrávají v odliš

a. Protogynie.

Blizna dozrává, resp. Je receptivní pro pyl dříve než je uvo
pyl. *Cardamine* (Brassicaceae), *Carex*



b. Protandrie.

Prašníky dozrávají nejdříve.

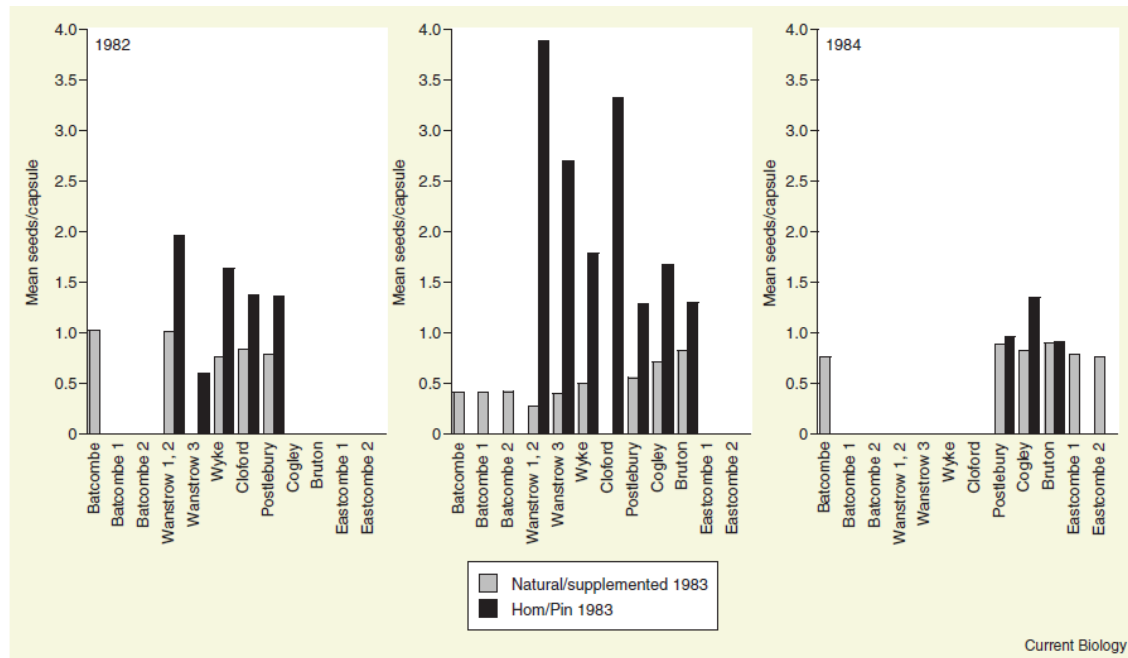
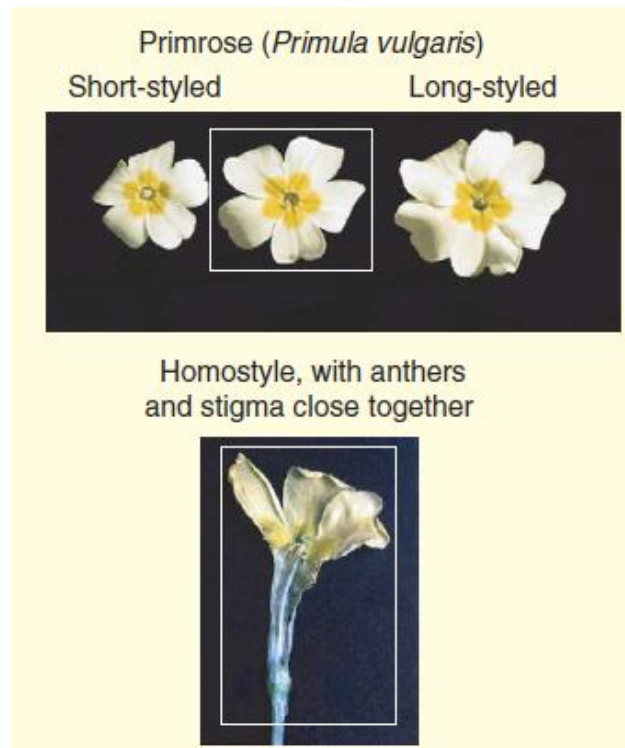
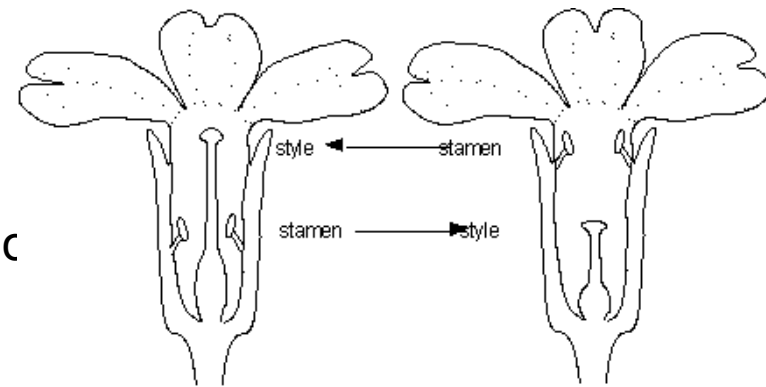
Geranium maculatum (Geraniaceae)



2. Self-Inkompatibilita

a. Heteromorfni systémy - odlišná květní morfolo

Heterostylie - odlišná délka a uložení prašníků



Může být proměnlivá na stejné lokalitě

Homomorfní systémy.

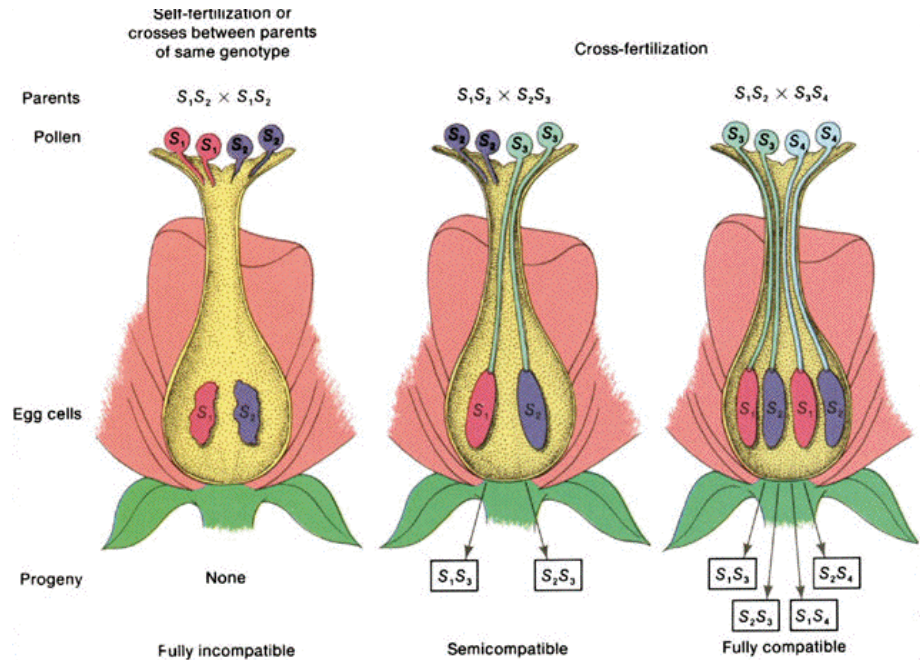
Morfologicky neodlišitelní jedinci. Odlišné rozmnožovací typy geneticky kontrolované "S" alelami. Kontrolované jedním lokusem s mnoha alelami. Rodičovské S alely musí být odlišné pro úspěšnou reprodukci.

1) Gametofytická Self-Inkompatibilita (GSI).

Pylová láčka samčího gametofytu interaguje s pletivou čnělky a blizny. Určeno genotypem pylu a blizny.

2) Sporofytická Self-Inkompatibilita (SSI).

Na povrchu pylu (exiny) je uložen materiál mateřského sporofytu (tapeta). Proteiny kódované S alelami přítomnými v obou sporofytických pletivech rodičovských rostlin, vzájemně interagují.



Samosprašnost - Autogamie

(self-pollination, inbreeding)

Pyl i vaječná buňka pocházejí ze stejného jedince.

A. **Autogamie.** Pyl i vaječná buňka pocházejí ze stejného květu. Květ se může, nebo nemusí otevřít.

B. **Kleistogamie.** Pyl i vaječná buňka pocházejí ze stejného květu, který se neotvírá. Úplná forma autogamie. Mnoho druhů má jak kleistogamické tak chasmogamické (= otevírací se) květy na stejné rostlině.

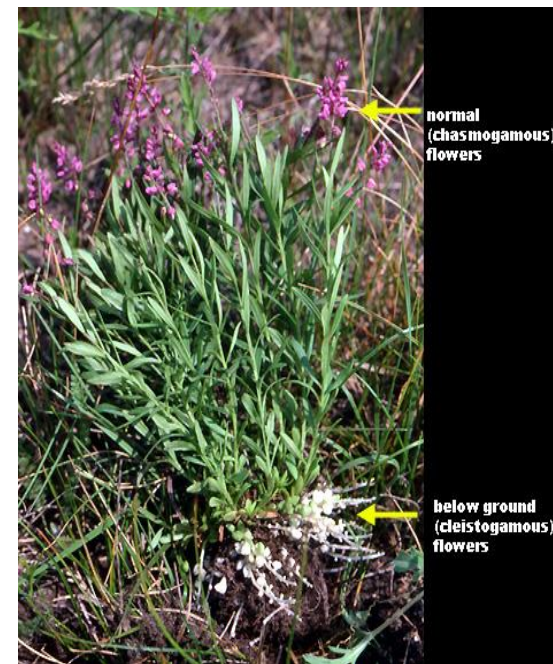
Viola sp. (Violaceae)

Polygala polygama (Polygalaceae)

Lamium amplexicaule (Lamiaceae)

Hordeum vulgare (Poaceae)

C. **Geitonogamie.** Pyl i vaječná buňka pocházejí z různých květů, ale stejného jedince.



I. Isolační mechanismy

Je potřeba vnímat isolační mechanismy v kontextu umožnění integrity druhu. Tyto mechanismy se naruší v případě mezidruhové hybridizace a vedou ke vzniku nových druhů.

I. Entomofilní - ekologie opylovačů/opylení

1. Přítomnost a množství nektaru
2. Přítomnost a typ vůně
3. Noční nebo denní kvetení
4. Přítomnost atraktivních forem v květu
5. Morfologie korunních lístků

Mechanické

1. Větre. jehnědy – duby. Líska, bříza, ale také trávy a ostřice.
2. Vodou. *Vallisneria spiralis*.

II. Isolační mechanismy

A. 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 (časná zrána) a O. claviformis (pozdě odpoledne).

4. Etologické.

Kombinace a květní morfologie a chování opylovače

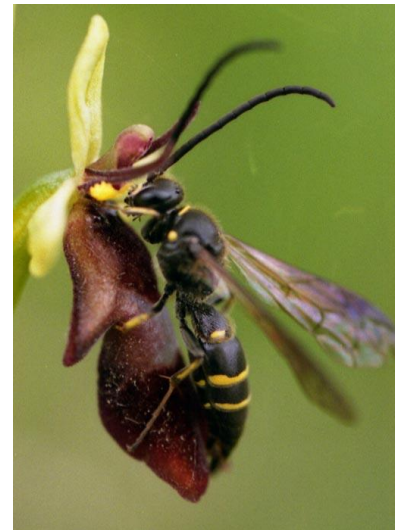
Ophrys (Orchidaceae).

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

<i>O. fusca</i>	X	<i>O. lutea</i>	= <i>O. murbeckii</i>
opylovač #1		opylovač #2	žádný opylovač, F1 je
bez semen			



Ophrys apifera



Ophrys insectifera

III. Asexuální (nepohlavní) rozmnožování (= Apomixie)

často spojena s polyplodií

A. Vegetativní (= klonální)

Nezahrnuje tvorbu semen.

B. Agamospermie.

Znamená „semena bez gamet“ (nebo bez oplození).

Taraxacum (Asteraceae).

1. Adventivní embryonie

a. bez gametofytického stádia

b. embryo vzniká přímo ze somatické buňky (megasporocytu) vajíčka

2. Gametofytická apomixie.

Gametofyt vzniká, ale je diploidní (2N), ne haploidní

a. Diplosporie

b. Aposporie

c. Parthenogeneze



Nevýhody allogamie (cizosprašení)

„Energetická náročnost“ – produkce nápadných květů a nektaru.

V případě osídlení nových území, může být snížena produkce semen.

Potřeba opylovačů.

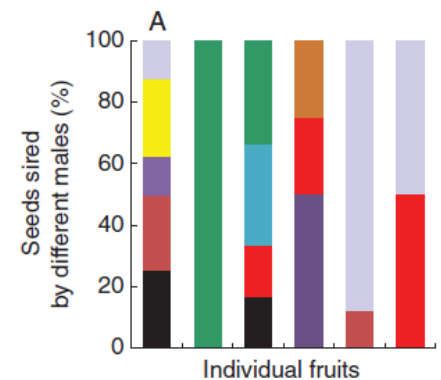
Díky cizosprašení se neustále mění genetické složení, a to i v případě výhodných adaptací. Výhodná je však heteroze.

Mnoho druhů proto kombinuje cizo- a samosprašnost v závislosti na podmínkách.

Výhody allogamie (cizosprašení)

Generuje genetickou variabilitu

Umožňuje tak adaptaci na měnící se prostředí



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

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)



Na úrovni fenotypového projevu lze mutace rozdělit na:

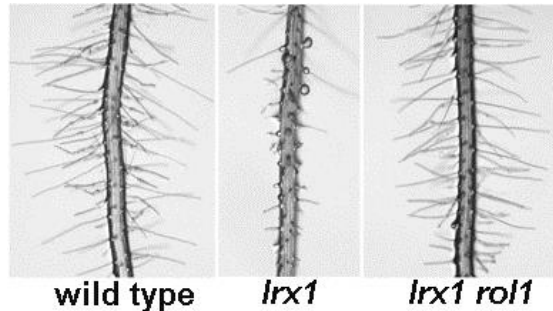
neutralní mutace mající malý nebo žádný fenotypový efekt
Nebo mutace, které neovlivňují Darwinistickou zdatnost jedince

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)

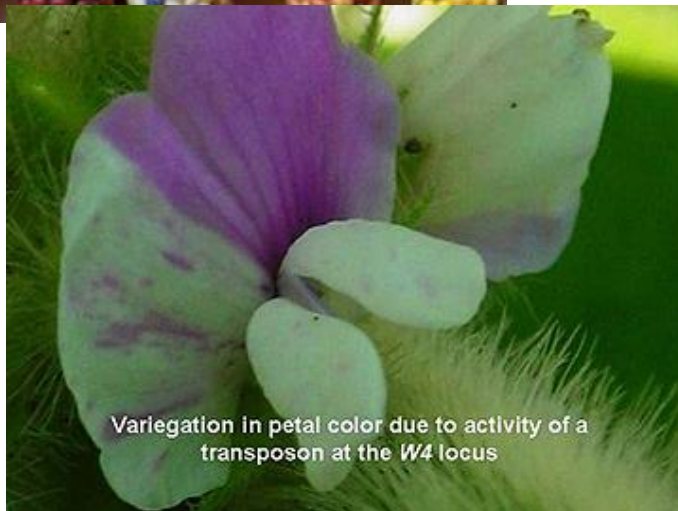
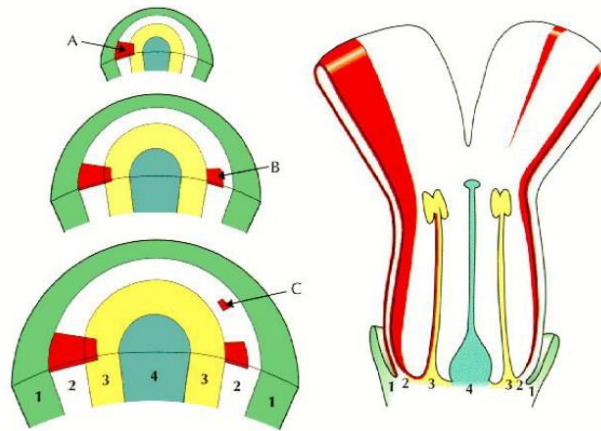
suppressor: mutace objevující se na jiném místě genomu a eliminující mutantní fenotyp



intragenická supresorová mutace - ve stejném genu ale na jiném místě

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

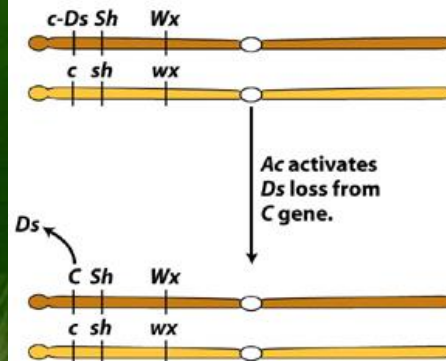
Mutace způsobená (retro) transposonovou inzercí



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

Evolve, mutace a speciace

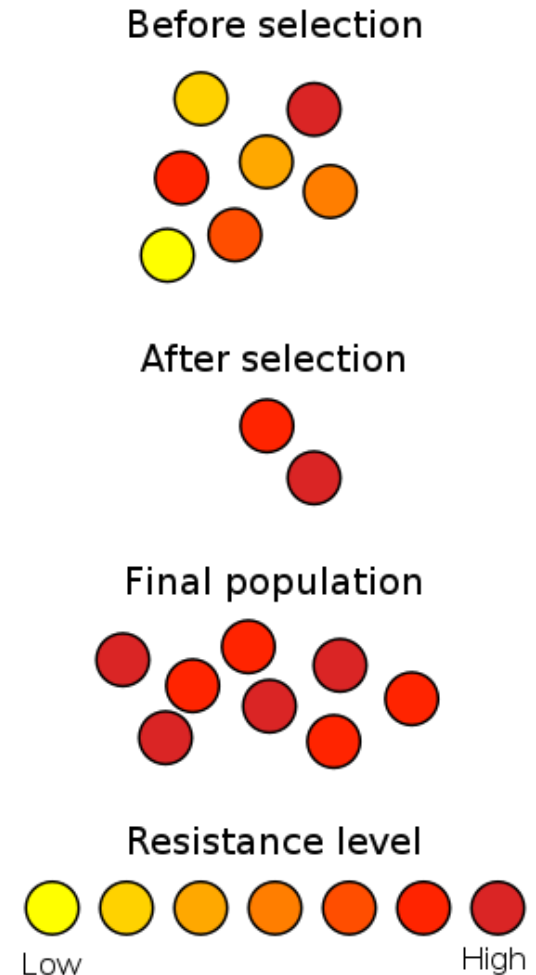
- Mutace vytvářejí genetickou variabilitu, jsou zdrojem evolučních novinek
- Mutace se fixují v rámci genetického driftu
- Pravděpodobnost fixace mutované alely je určena její výchozí frekvencí
- O osudu nové alely rozhoduje především náhoda (pravděpodobnost že nebude eliminována, nezávisí v prvních 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.

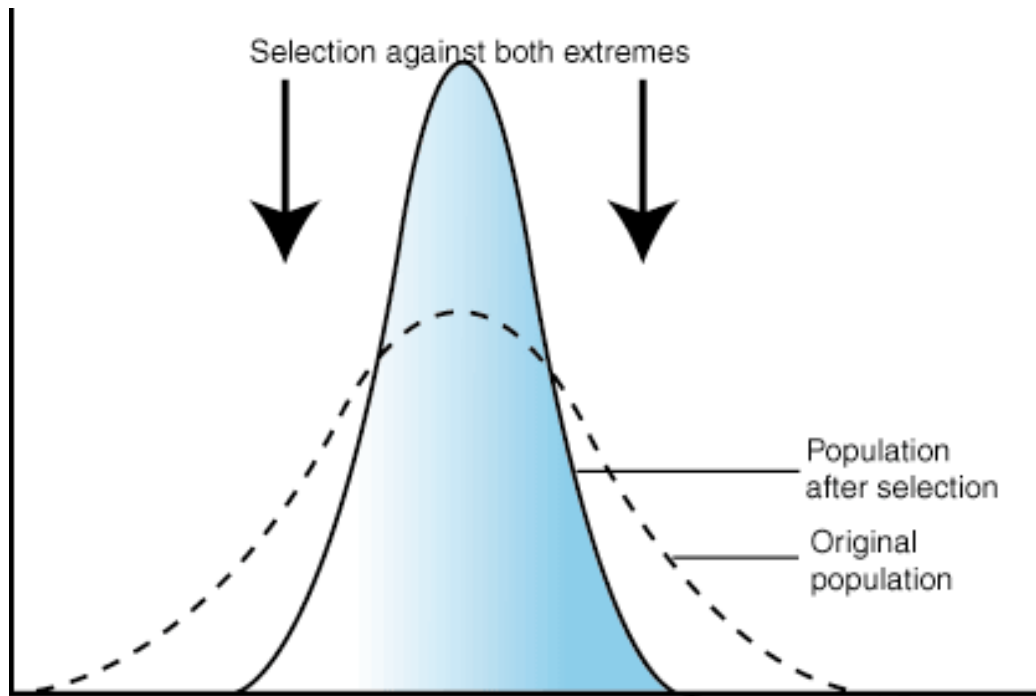
Přírodní výběr se uplatňuje prostřednictvím fenotypů.

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).



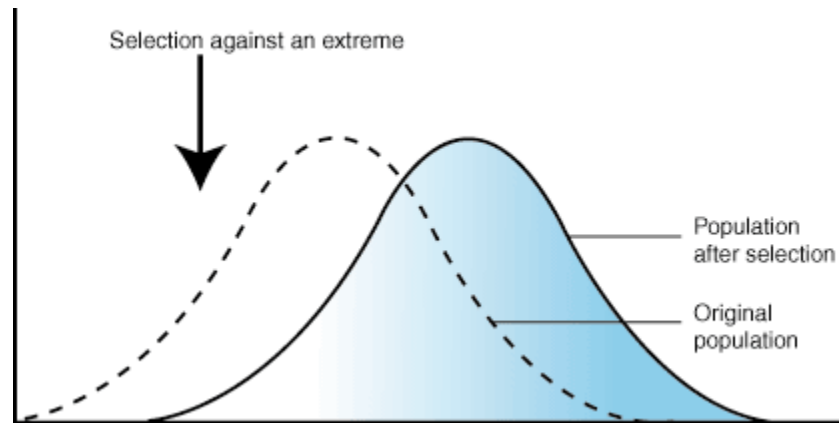
Selekce stabilizující (centripetální)

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.



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	

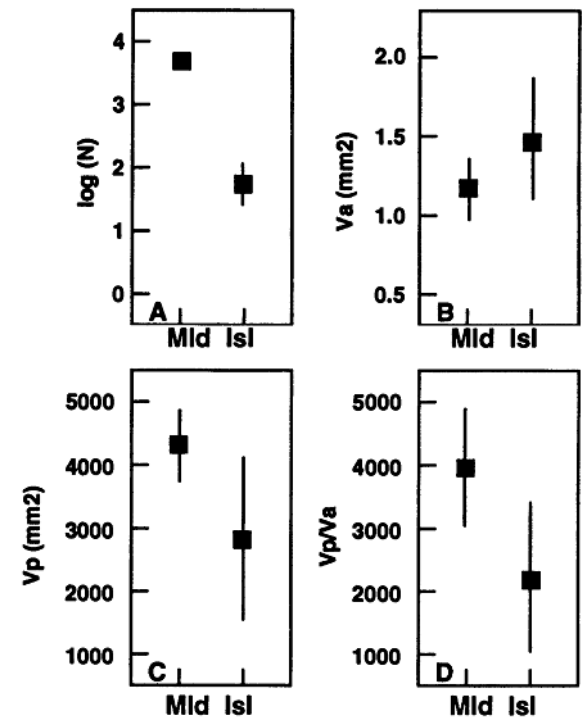
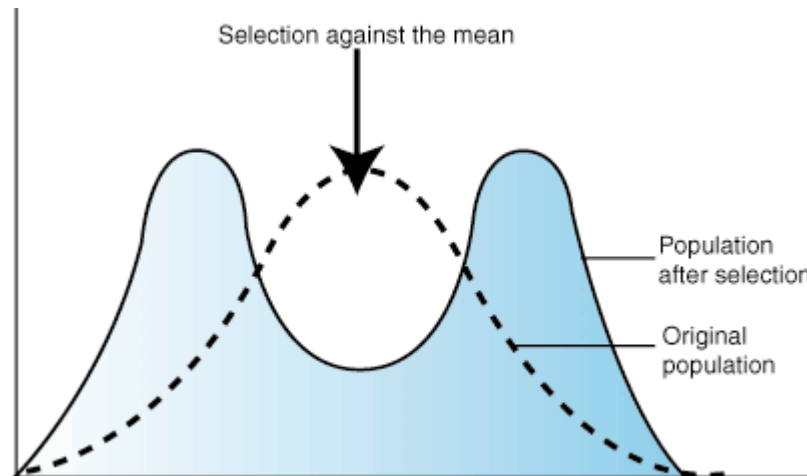


Fig. 5 Comparison of population size (N), achene volume (V_a), pappus volume (V_p) and their ratio between old populations on islands ($n = 29$ populations) and mainland populations ($n = 4$) of *Hypochaeris radicata*. Mean values $\pm$ standard deviations are shown. Old island populations have smaller 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.

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



Pojetí druhu – vychází z detailního studia morfologických znaků.

Cíl taxonoma – přehledná a snadno použitelná klasifikace materiálu.

Pojetí druhu:

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

Kohezní koncepce druhu

Působení proti rozšiřování fenotypového i genotypového spektra druhů, zabraňuje jejich splývání a rozšiřování

Zodpovědný za udržování podobnosti mezi příslušníky stejného druhu a zároveň nepřímo za existenci rozdílů mezi příslušníky stejných druhů

Nejznámějších a nejrozšířenějším mechanismem druhové koheze je pohlavní rozmnožování

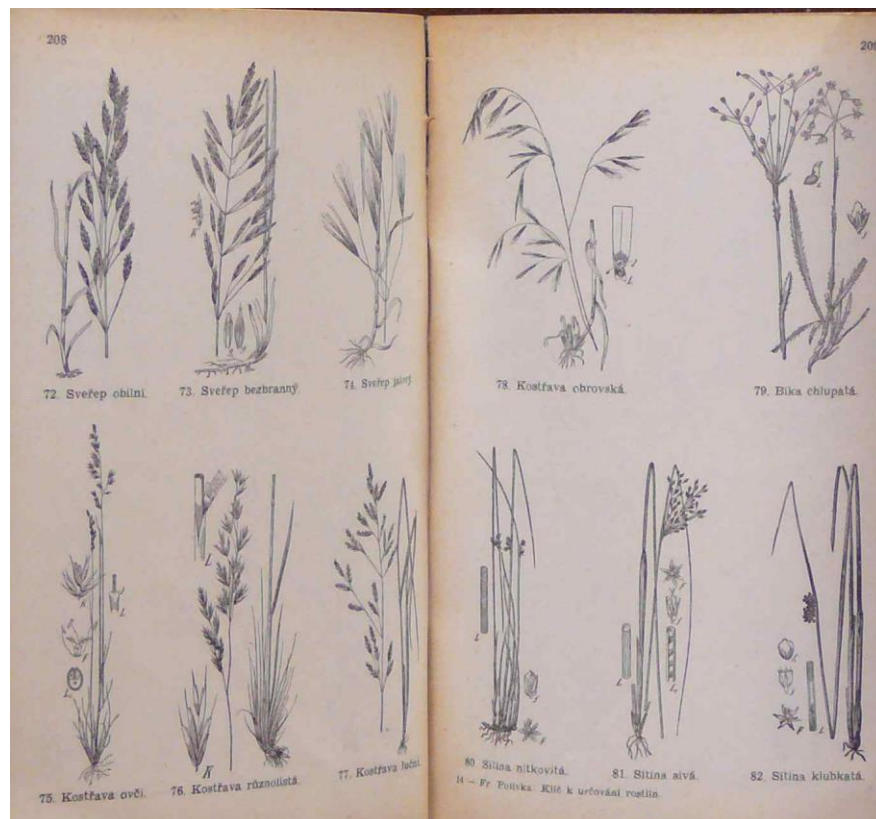
Genofond pohlavně rozmnožujícího se druhu se vyvíjí jako celek

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

Morfologická (typologická) koncepce druhu

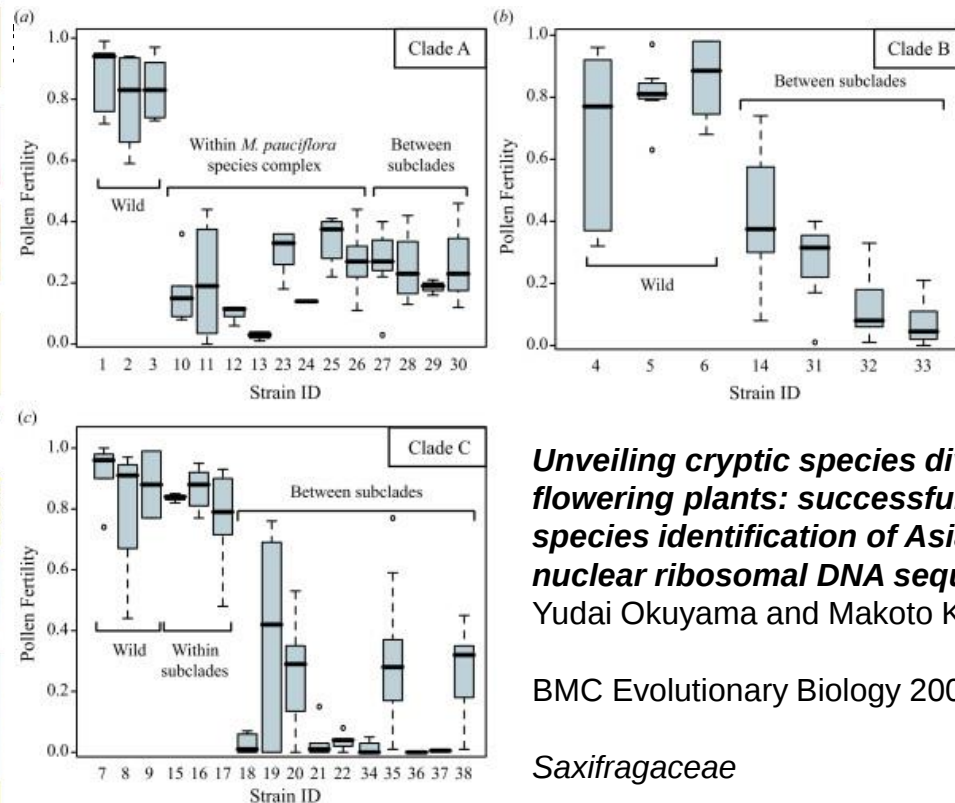
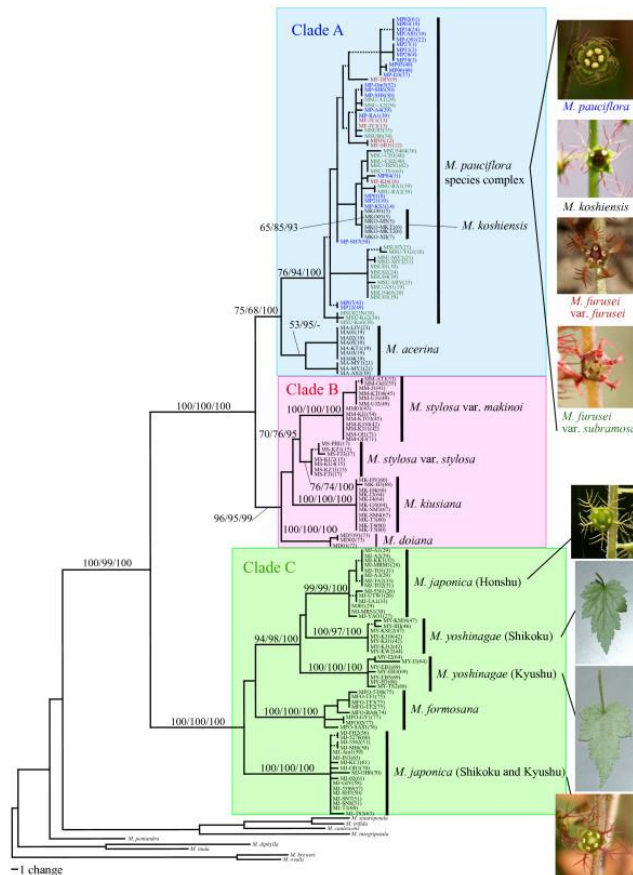
Druh je skupina jedinců, kteří se sobě navzájem morfologicky podobají (morphospecies).

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



Kryptické druhy

Vzájemně reprodukčně izolované populace, které často koexistují sympatricky, aniž by se křížili. Podle tradičních taxonomických znaků je však nelze odlišit.



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

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

Isolační mechanismy u rostlin

(Lewin 1972)

A) Pre-reprodukční

prostorový – ekologický

B) Reprodukční

časové rozrůznění

květní rozrůznění – etologické, morfologické

C) Post-reprodukční

způsob reprodukce

inkompatibilita – pre- a postzygotická

neklíčivost nebo snížená klíčivost hybridů

květní izolace hybridů

sterilita hybridů

Geograficky podmíněná speciace

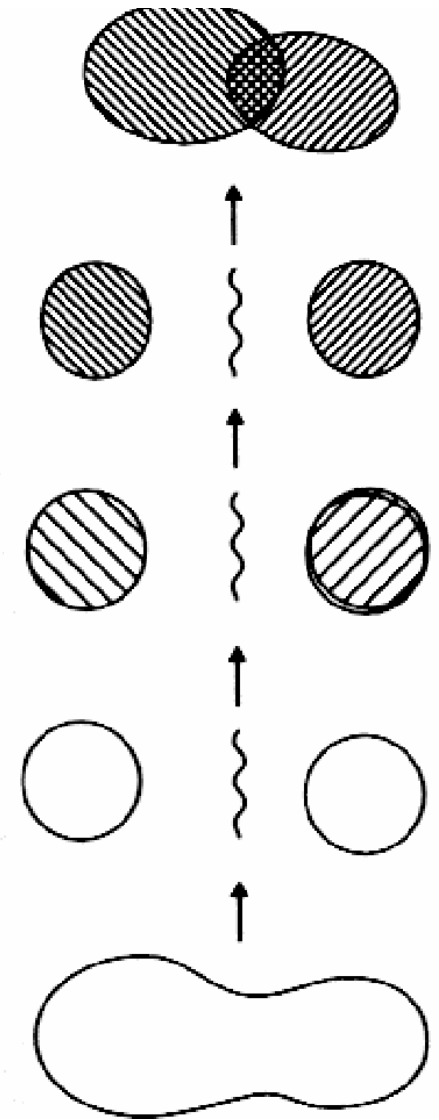
1) Speciace alopatrická

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
reproduktivní izolace – splynutí opět ve
stejný druh

Možnost křížení – hybridní druh



REVIEW

Hybrid fitness, adaptation and evolutionary diversification: lessons learned from Louisiana Irises

ML Arnold, ES Ballerini and AN Brothers

a Distribution of *I. brevicaulis* and *I. fulva* in typical natural condi

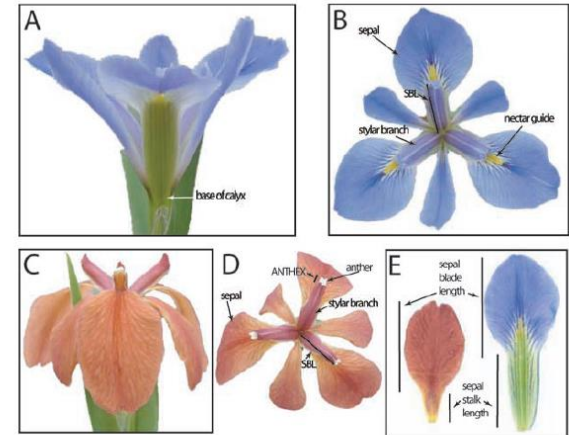
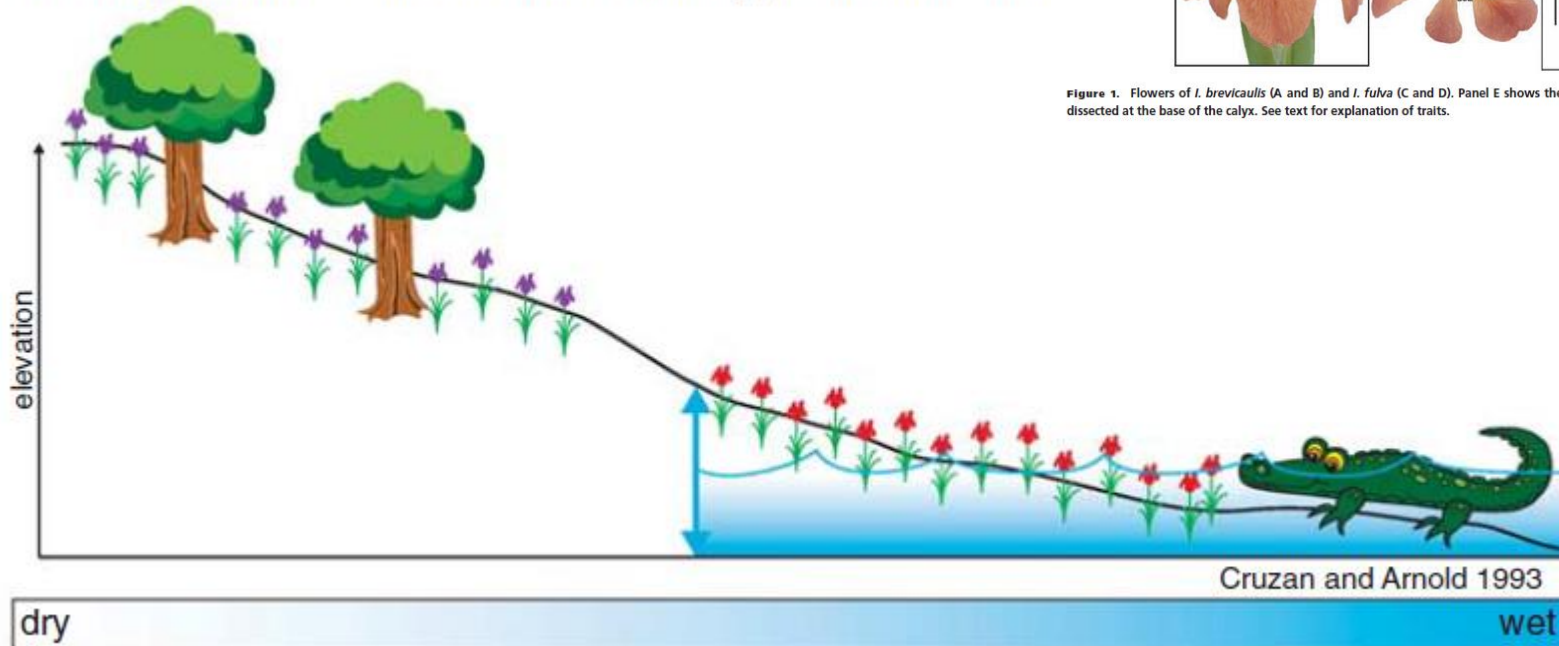


Figure 1. Flowers of *I. brevicaulis* (A and B) and *I. fulva* (C and D). Panel E shows the sepals of *I. fulva* (left) and *I. brevicaulis* (right) dissected at the base of the calyx. See text for explanation of traits.

Pires et al. 2004. American Journal of Botany 91, 1022

T. dubius
 $2n=12$



T. miscellus
 $2n=24$



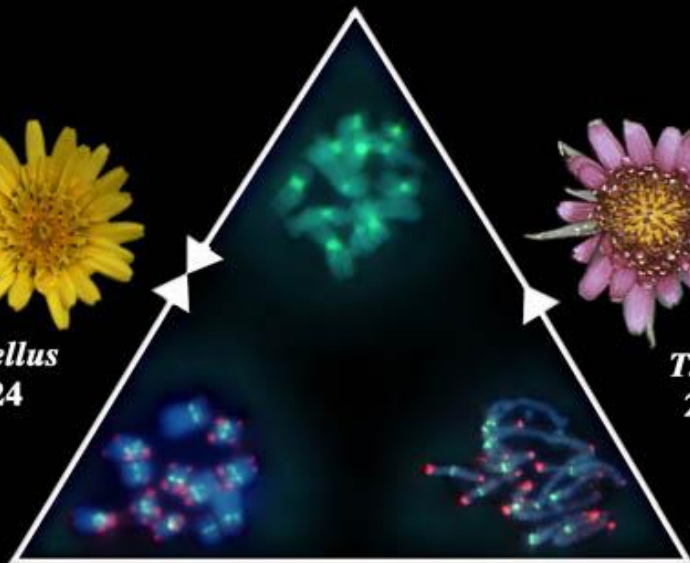
T. mirus
 $2n=24$



T. pratensis
 $2n=12$



T. porrifolius
 $2n=12$



Diploidní druhy

$2n = 2X = 12$

evropské druhy
zavlečené do Severní
Ameriky

T. dubius, *T. pratensis*,
a *T. porrifolius*

Ownby (1950) první
pozorování hybridů v
oblasti Palouse států
Washington a Idaho

F1 hybridi jsou sterilní

Ale tetraploidní hybridi

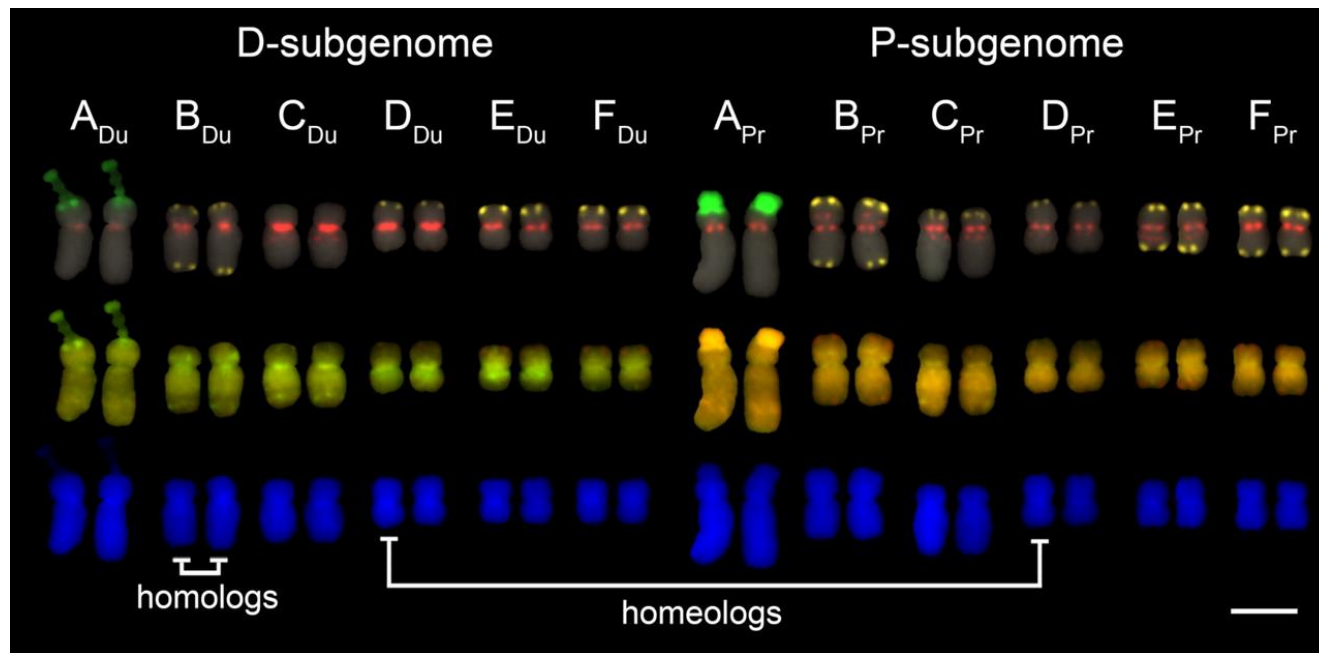
$2n = 4x = 24$

jsou fertilní a
reprodukčně izolovaní
od rodičovských druhů

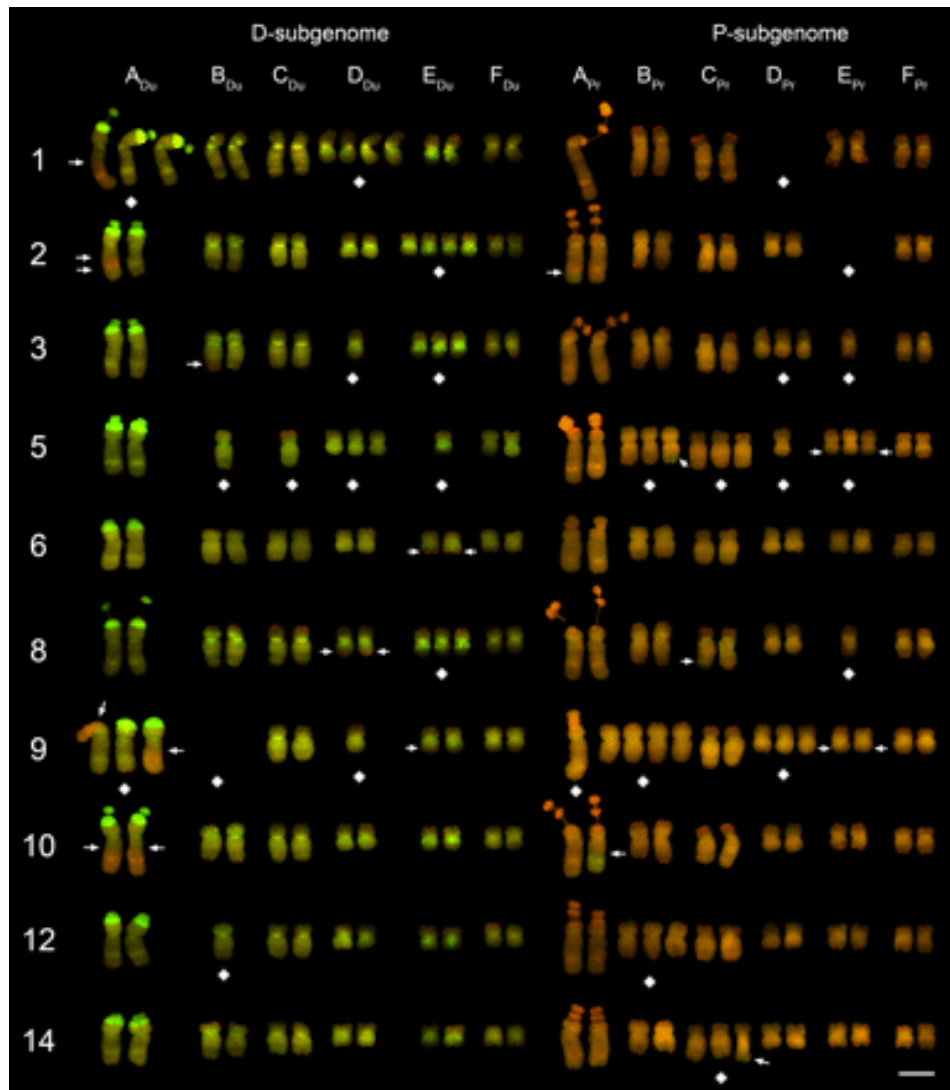
Vznik vícenásobně

Extensive chromosomal variation in a recently formed natural allopolyploid species, *Tragopogon miscellus* (Asteraceae)

Chester et al. *PNAS* January 24, 2012 vol. 109 no. 4 1176-1181



Mitotic karyotype of a *T. miscellus* plant showing an additive chromosome complement. Metaphase chromosomes (from plant 2875–1-1) were first subjected to FISH (top row) using probes for 35S rDNA (green), a centromeric repeat (TPRMB0; red), and a subtelomeric repeat (TGP7; yellow). The same spread was then reprobed with total genomic DNA (GISH; middle row) of *T. dubius* (green) and *T. pratensis* (red); chromosomes were counterstained with DAPI (gray). The lower row shows the same chromosomes with only DAPI staining (blue). Each chromosome is present in two copies (disomic).



Mitotic karyotypes of 10 *T. miscellus* individuals from Oakesdale, WA.

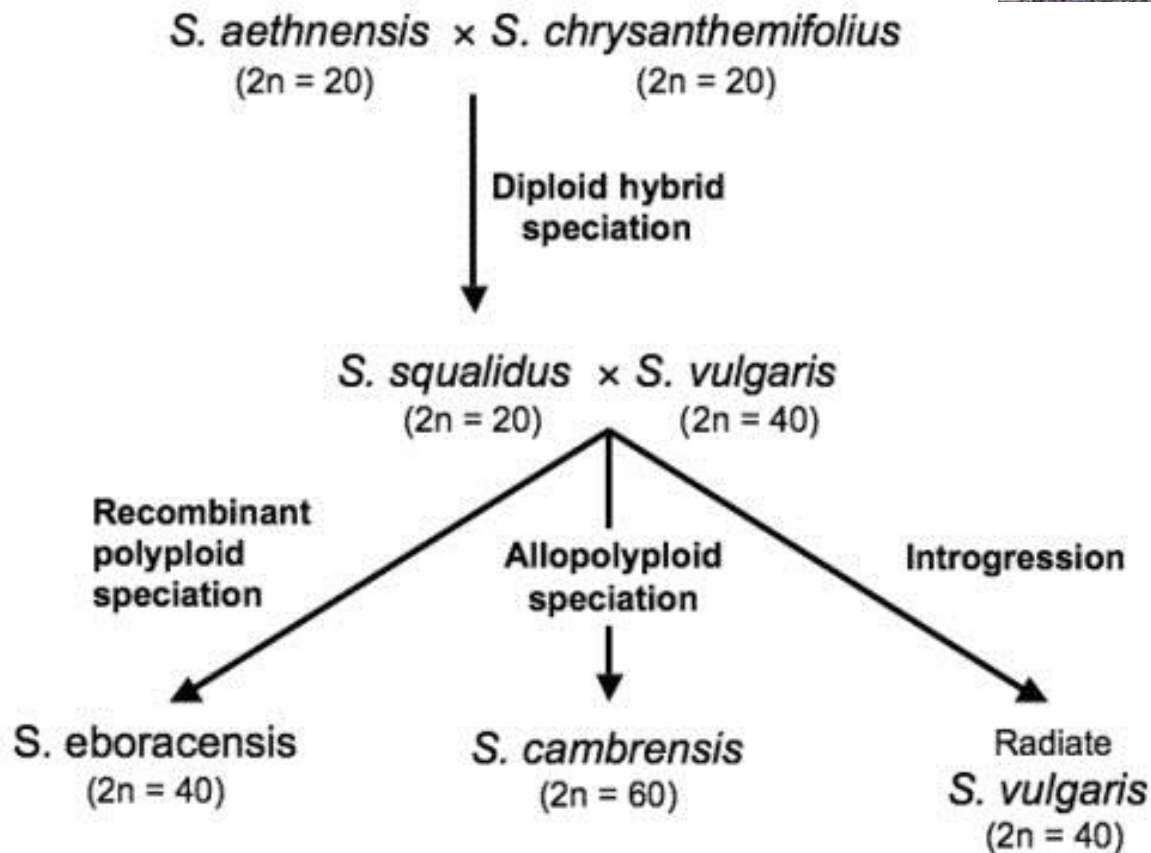
GISH was carried out with total genomic DNA probes of *T. dubius* (green) and *T. pratensis* (red).

Arrows indicate the positions of translocation breakpoints.

Diamond symbols are below aneuploid chromosomes (i.e., those that are not disomic).

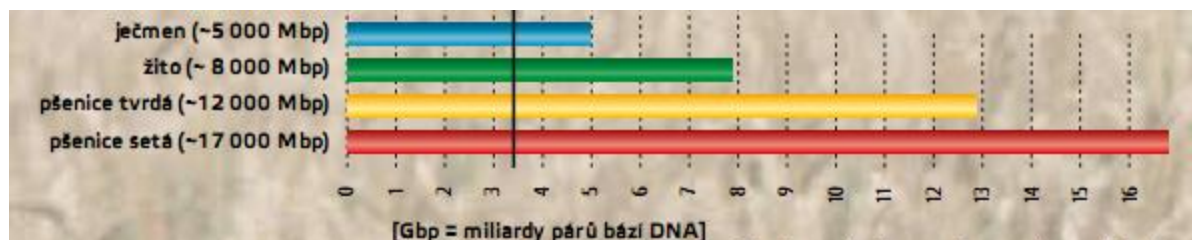
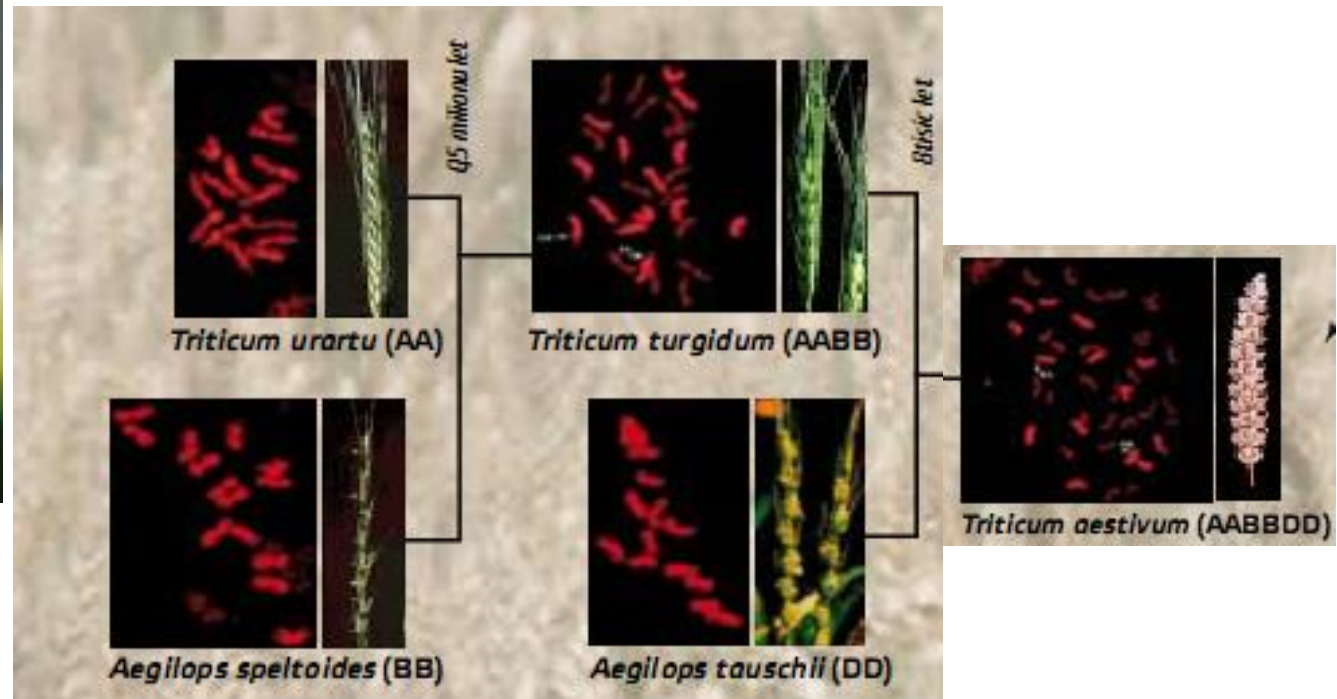
(Scale bar: 5 μm.)

příklad *Senecio*



JAROSLAV DOLEŽEL

Tráva s trojím věnem



Vesmír 9/2009

Role hybridizace v evoluci

Hybridní rostliny mají mozaiku znaků typických pro jednoho nebo druhého rodiče a navíc vykazují nové (transgrese) spíše než přechodné znaky

Hybridní jedinci jsou často fertilní a naopak vykazují větší zdatnost než rodiče

Kříženci zkreslují fylogenetické analýzy (morfologické i molekulární)

Druhy polyploidie

Podle konkrétního počtu chromozomových sad se polyploidie označuje jako **triploidie (3)**, **tetraploidie (4)**, **hexaploidie (6)**, **oktaploidie (8)**, **dekaploidie (10)** a podobně.

Dále se rozlišuje, zda tyto sady pochází od jednoho druhu, nebo od dvou a více druhů:

autopolyploidie – znásobení chromozomových sad u jednoho druhu; (produkty intraspecifické polyploidizace)

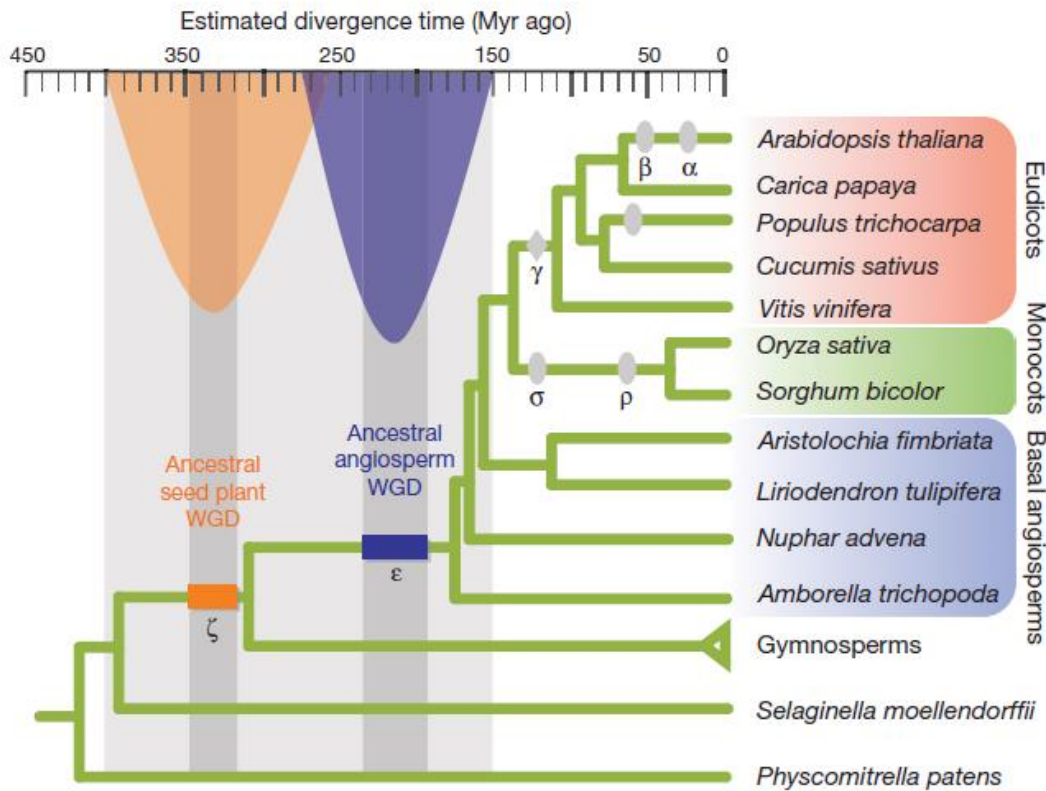
alopolyploidie – znásobení počtu chromozomových sad, ale ty pochází od dvou a více druhů; (produkty interspecifické polyploidizace)
(Kihara & Ono 1926)

Pozn.

*člověk - polyplodní buňky: syntitiotrofoblast, jaterní buňky, megakaryocyty, osteoklasty.
Krytosemenné rostliny – endosperm ($3n$), endoreduplikace - hlízky bobovitých až $4n$,
dělohy $4n-8n$*

Ancestral polyploidy in seed plants and angiosperms

Jiao et al. Nature 473: 97–100, 2011



The fate of duplicated genes in a polyploid plant genome

Anne Roulin^{1,2}, Paul L. Auer^{3,4,†}, Marc Libault^{5,6,†}, Jessica Schlueter^{1,7,†}, Andrew Farmer⁸, Greg May⁸, Gary Stacey⁵, Rebecca W. Doerge³ and Scott A. Jackson^{1,*}

Glycine max – WGD před 13 a 59 milióny lety, 75% genů – násobné genové rodiny
 Největší rozdíl v transkripčních faktorech a genech pro ribosomální proteiny
 Jen málo neo-funkcionalizovaných genů

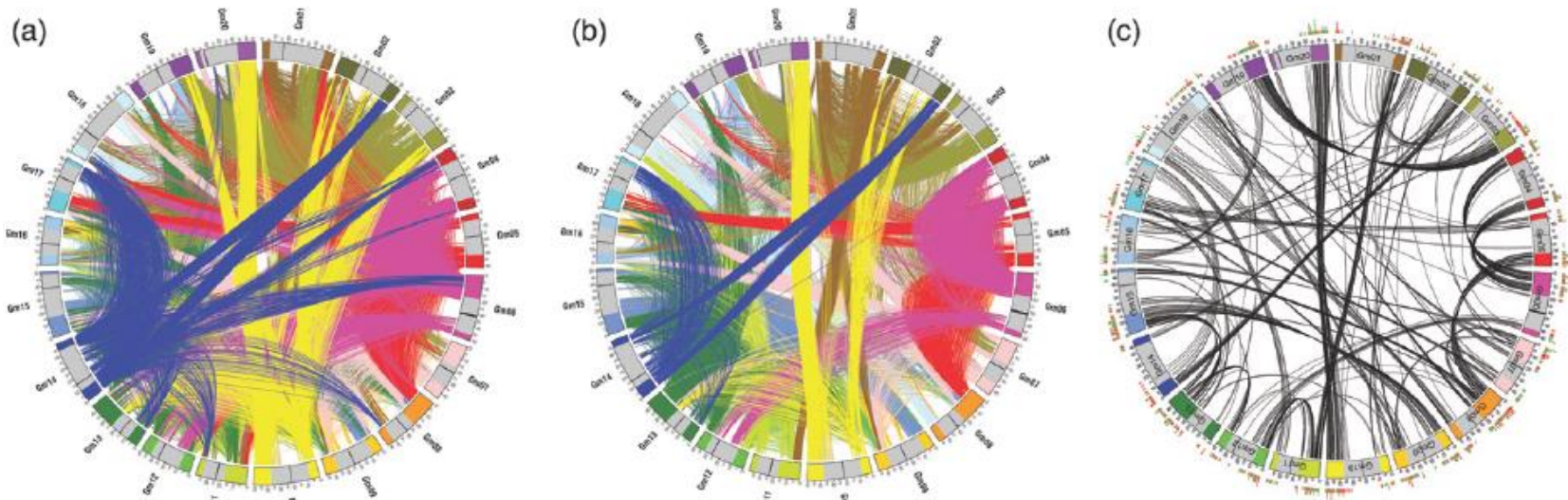


Figure 1. Homeologous relationships between the 20 soybean chromosomes.

Homeologous relationships based on

(a) the 17 547 gene pairs, (b) the 8910 strictly duplicate gene pairs, and

(c) the 611 gene pairs over- or under-expressed in the same direction in the seven tissues. Red and green lines in front of genes (outside the circle) indicate whether the gene is over or under-expressed, respectively.

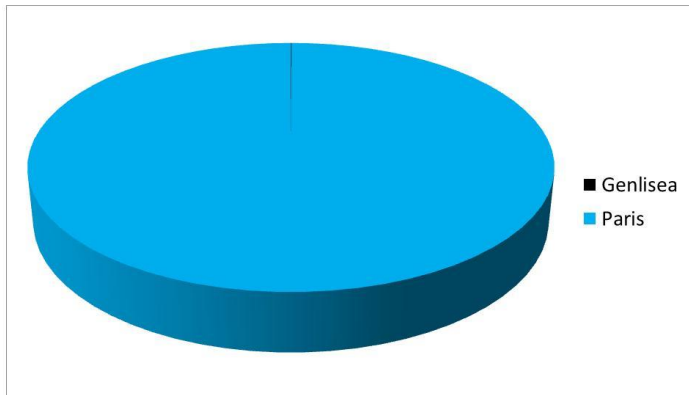
Extrémy ve velikosti genomů rostlin

Genlisea margaretae

63,400,000 bp

63Mb

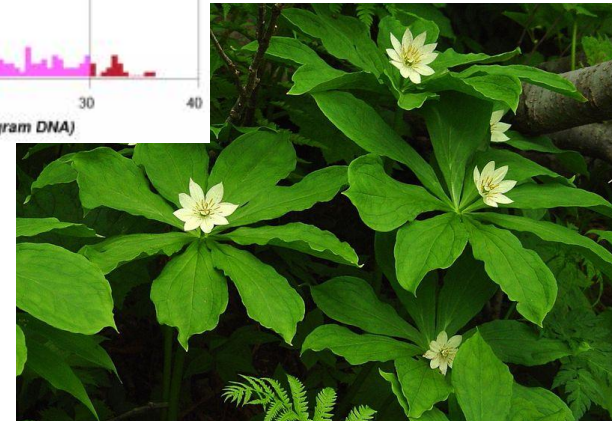
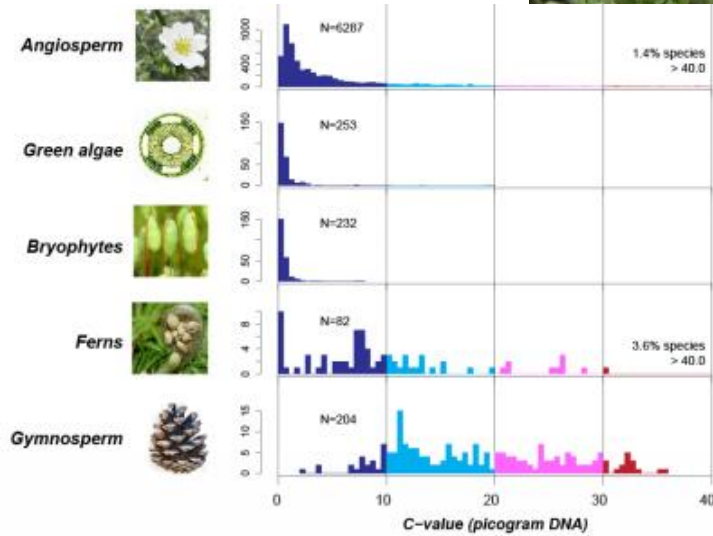
$2n = 2x = 40$



Paris japonica

150,000,000,000 bp 150Gb

$2n = 8x = 40$ (allopolyploid of 4 sp.)



Výskyt polyploidie

70-75% všech krytosemenných rostlin.

95% kapradin

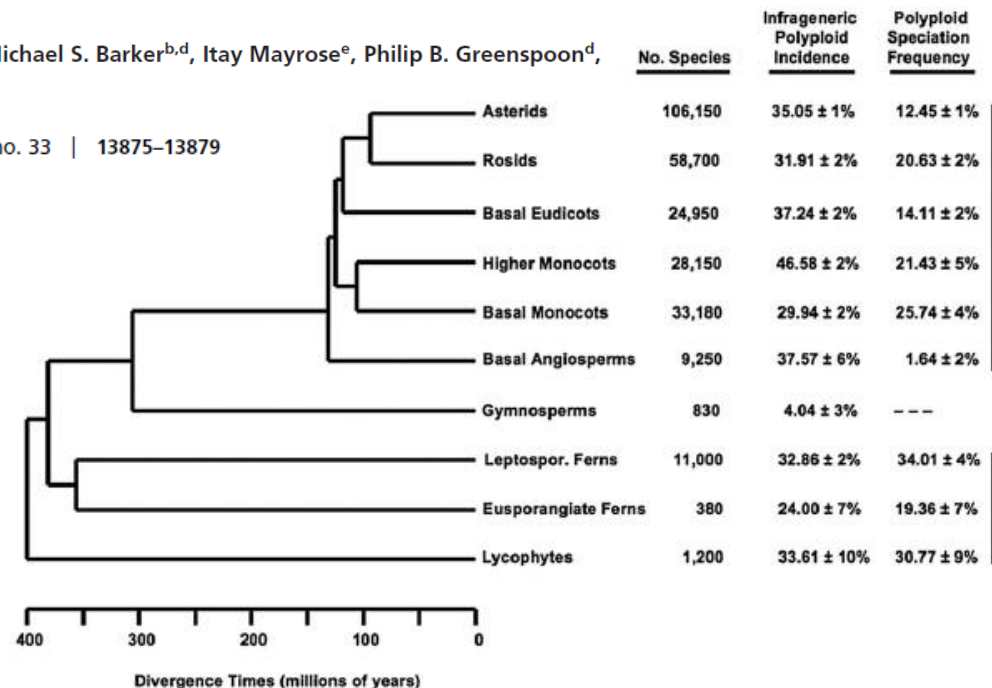
~ 5% nahosemenných rostlin

Mechorosty jsou z tohoto hlediska poněkud méně známe, ale minimálně mechy zahrnují mnoho polyploidních druhů.

The frequency of polyploid speciation in vascular plants

Troy E. Wood^{a,b,1}, Naoki Takebayashi^c, Michael S. Barker^{b,d}, Itay Mayrose^e, Philip B. Greenspoon^d, and Loren H. Rieseberg^{b,d}

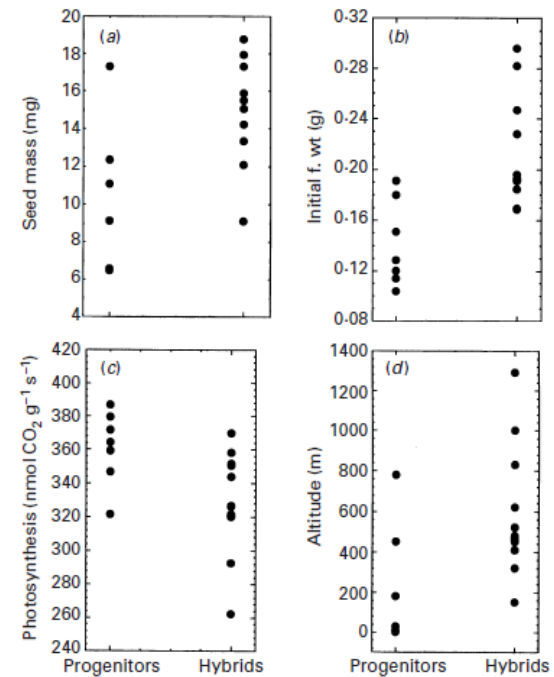
PNAS | August 18, 2009 | vol. 106 | no. 33 | 13875–13879



vlivem polyploidizace dochází ke vzrůstu velikosti semen a k poklesu jejich klíčivosti (Levin 2002).

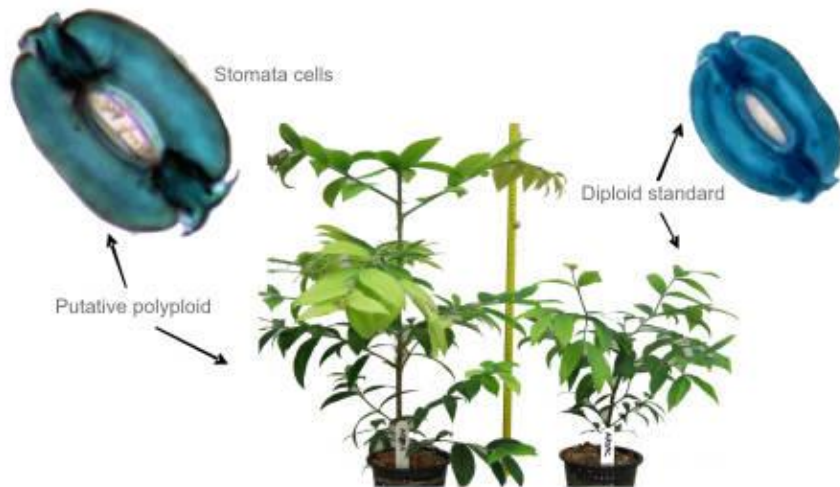
Polyploidi obvykle lépe snáší vodní stres, což jim přináší značnou konkurenční výhodu.

Mají sice celkově větší buňky průduchů, ale jejich počet na jednotku plochy je menší než u diploidů, což má negativní dopad na rychlost transpirace. Silnější epidermis na obou stranách listů rovněž přispívá ke snížení transpirace - úzce souvisí s intenzitou výměny CO₂ a fotosyntetickou aktivitou.



nces in characteristics between progenitor and hybrid (tetraploid and hexaploid) species :

Aegilops sp.



Polyploidy in *Agathis robusta*

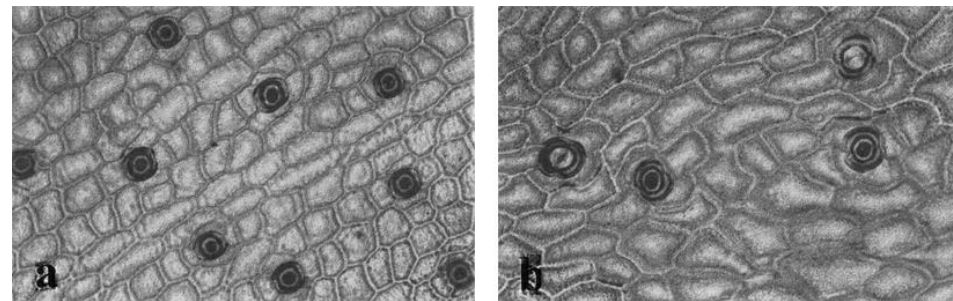


Figure 2 - (a) Imprint of leaf showing stomata in a diploid plant and (b) in a tetraploid plant. Both photographs were taken at the 200X magnification.

zmnožení počtu chromosomů u polyploidů je provázáno četnými poruchami v průběhu meiózi a částečnou nebo úplnou sterilitou, což je jedním z podstatných důvodů, proč u nich dochází tak často k **posunu od sexuálního rozmnožování k apomixii**.

Apomixie přináší polyploidům hned několik výhod.

- 1). únik před sterilitou.
- 2). dobrá adaptace na nové nepříliš příznivé stanoviště.
- 3). vhodný způsob pro rychlé osídlení nové lokality a zajištění produkce nové generace.

Polyploidizace může u některých druhů **prolomit efekt autoinkompatibility** a noví jedinci pak mohou vznikat cestou samoopylení. To jim umožňuje se rozmnožovat i při nedostatku kompatibilního pylu od ostatních rostlin v populaci (Levin 2002).

Polyploidi **nejsou ohroženi inbrední depresí a vznikem homozygotů** tak, jako jejich diploidní rodiče. U tetraploidů se uvádí, že asi pouze 5,6 % potomků F1 generace je homozygotních (Briggs & Walters 2001).

Azorské ostrovy

811 druhů rostlin, z nichž 24% (197) je původních,
70 druhů endemických, z nichž u 38 rodů je jen jeden endemický
druh,
7 rodů má dva endemické druhy a 3 rody mají 3 endemické druhy

Biogeograficky Azorské ostrovy společně s Capo Verde,
Kanárskými ostrovy,
Salvage Island a Madeirou tvoří **Makaronésii**

Kanárské ostrovy: nejrozsáhlejší endemický rod *Aeonium*
(*Crassulace*) 32 druhů

Madeira: *Sinapidendron* (*Brassicaceae*) 6 druhů

Capo Verde: *Diploaxis* (*Brassicaceae*) 9 druhů



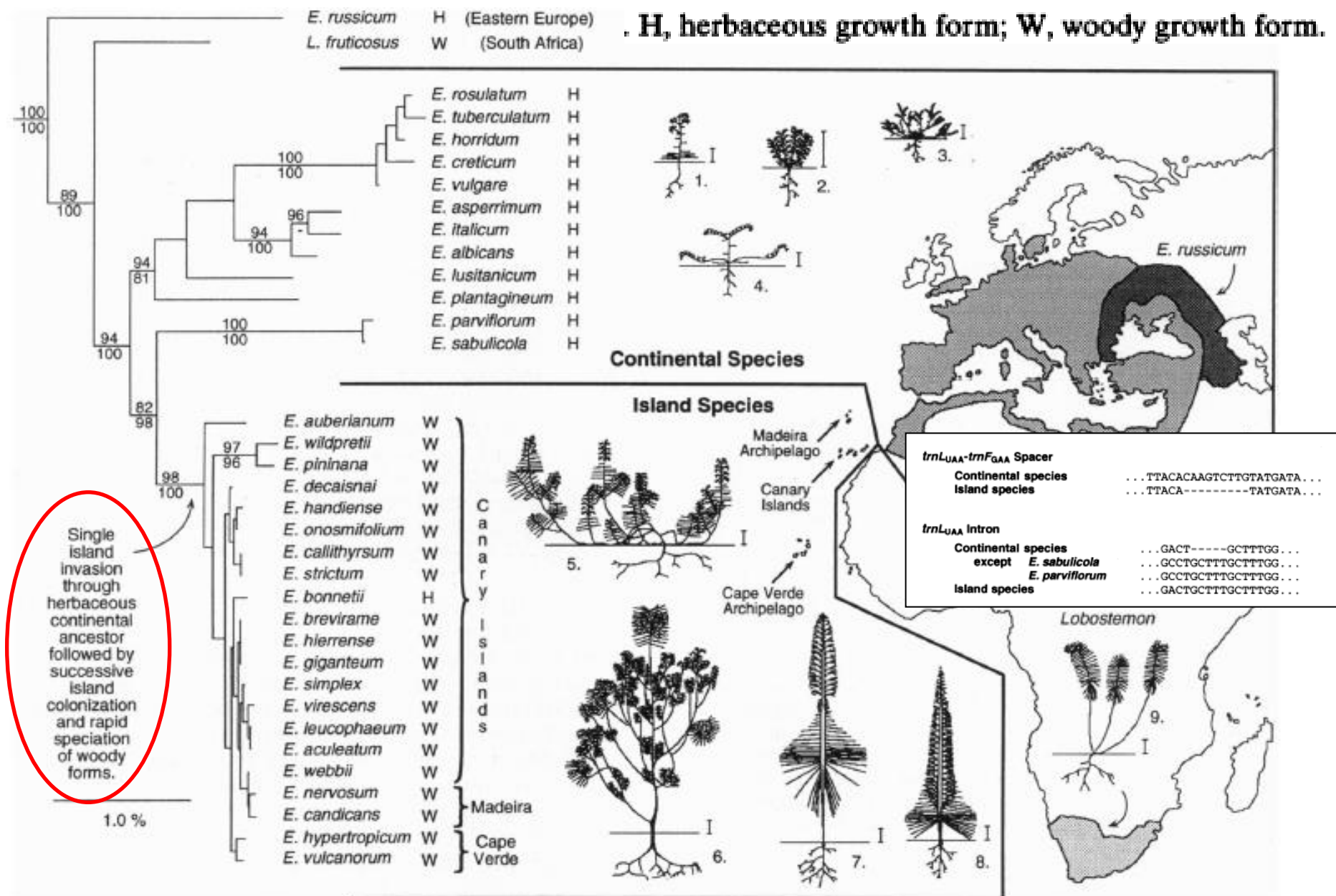
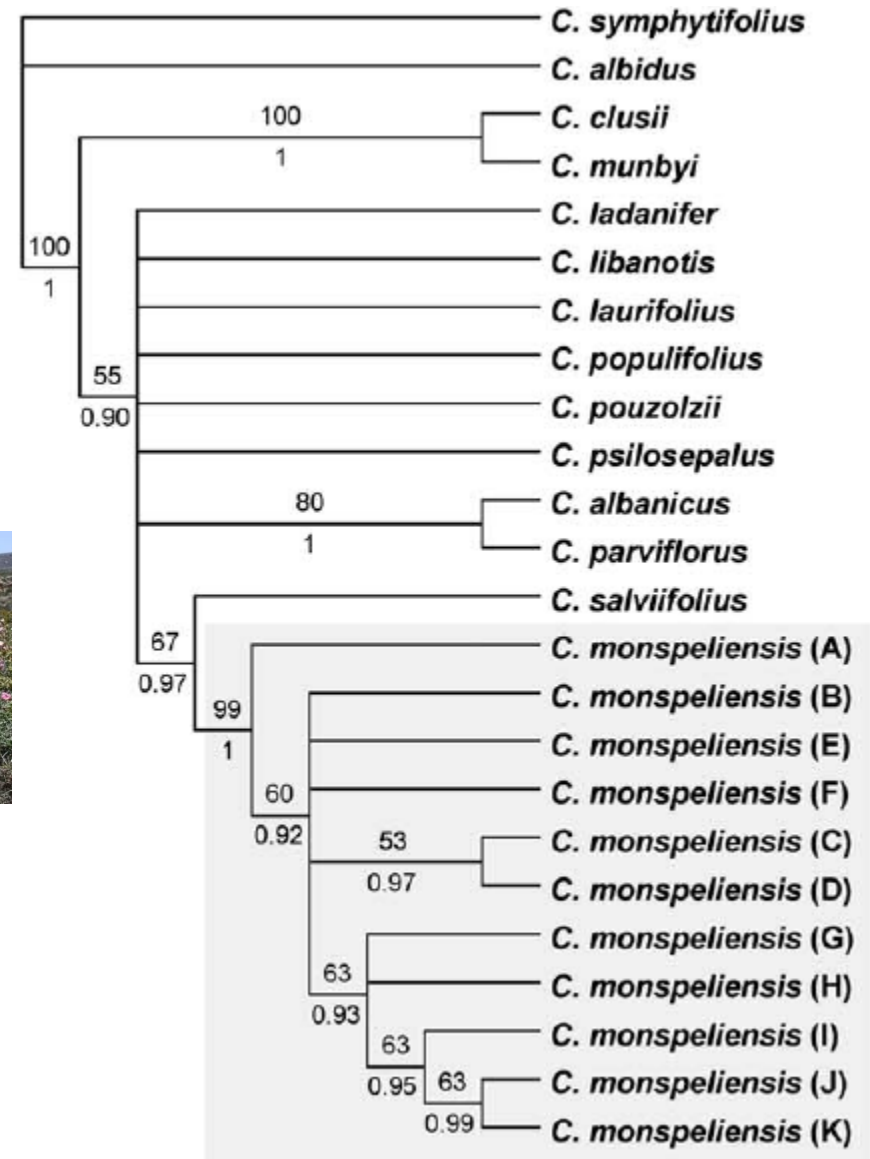
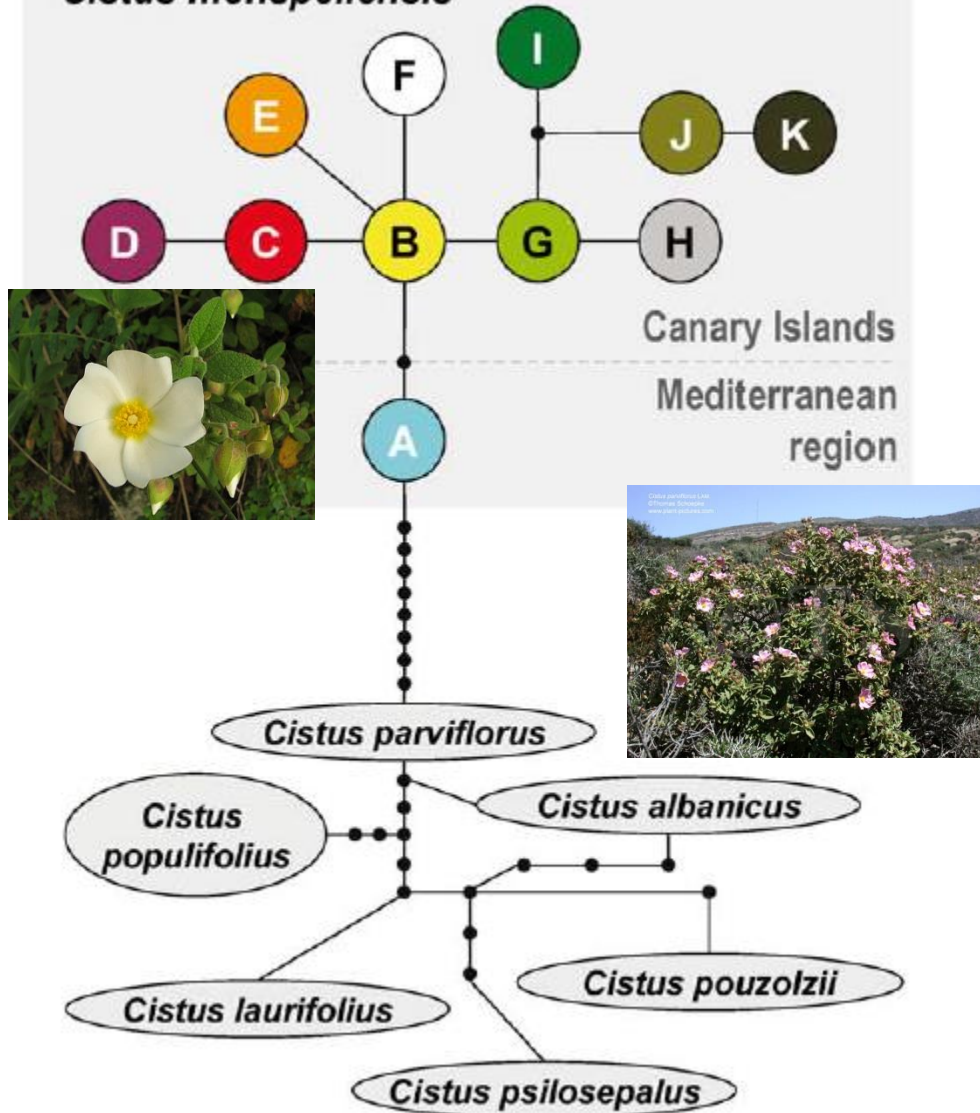


FIG. 3. Correlation between phylogeny and biogeography in *Echium*. On the left side of the figure is a neighbor-joining tree (26) for Kimura distances (27) between combined sequences from noncoding cpDNA and nuclear DNA. The horizontal scale bar indicates 1% sequence divergence.

Cistus monspeliensis



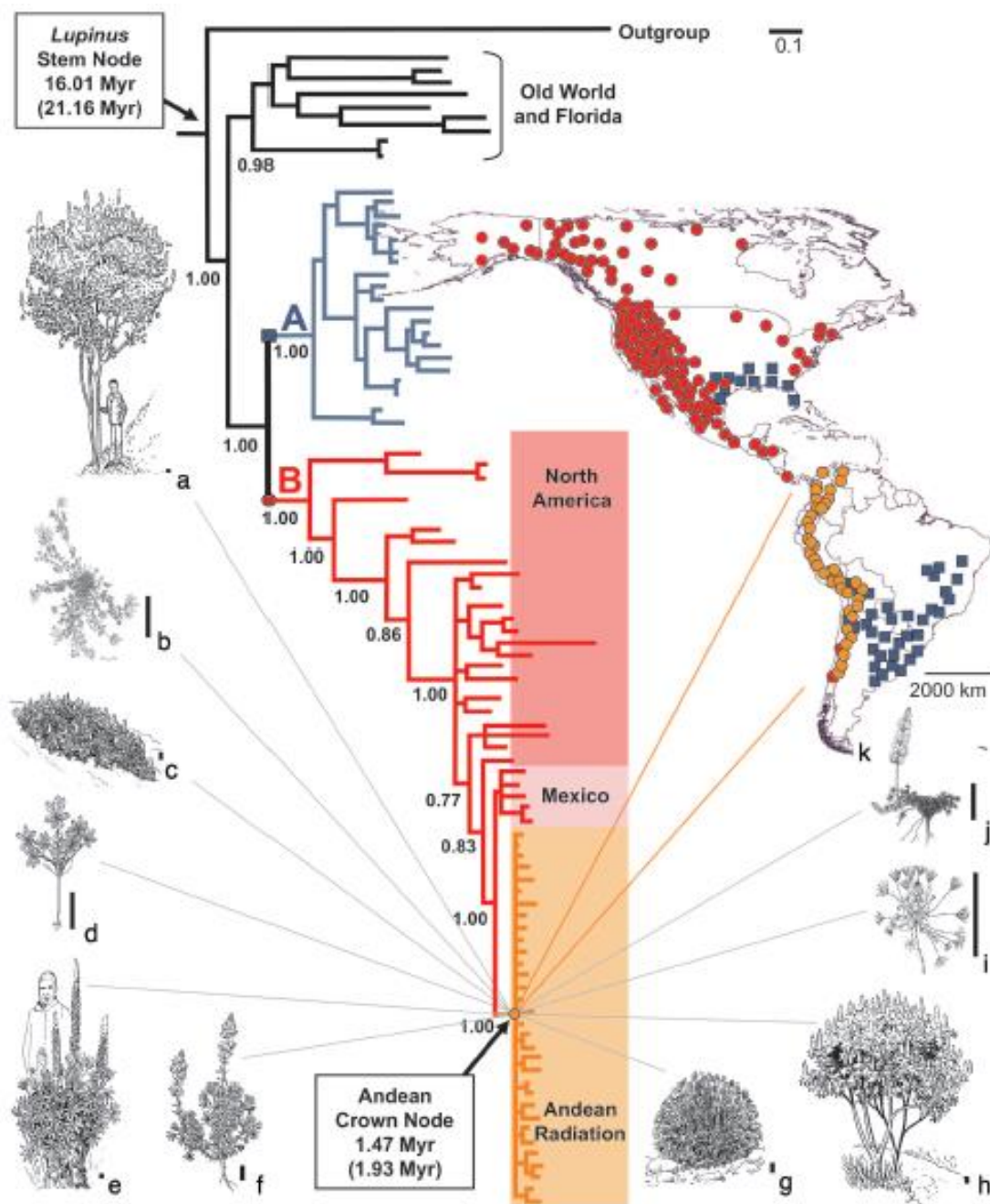


Fig. 3. Phylogeny of *Lupinus*. Fifty percent majority rule Bayesian tree from analysis of the combined ITS/LEGYCIA data sets. Posterior probabilities of major clades are shown below nodes; all nodes had posterior probabilities >0.5. This tree is congruent with the strict consensus derived from parsimony

Mimořádně vysoká
diverzifikace druhů *Lupinus*

2,5 – 3,7 druhu /milión let

Valeriana
0,8 – 1,3

Gentianella
1,7 – 3, 2

Vznik a zánik druhu

- Dočasnost existence druhu – 99,9%
druhů vymřelo
- Extinkce a pseudoextinkce
- Přezívání nejzdatnějších x nejšťastnějších
survival of fittest x survival of luckiest

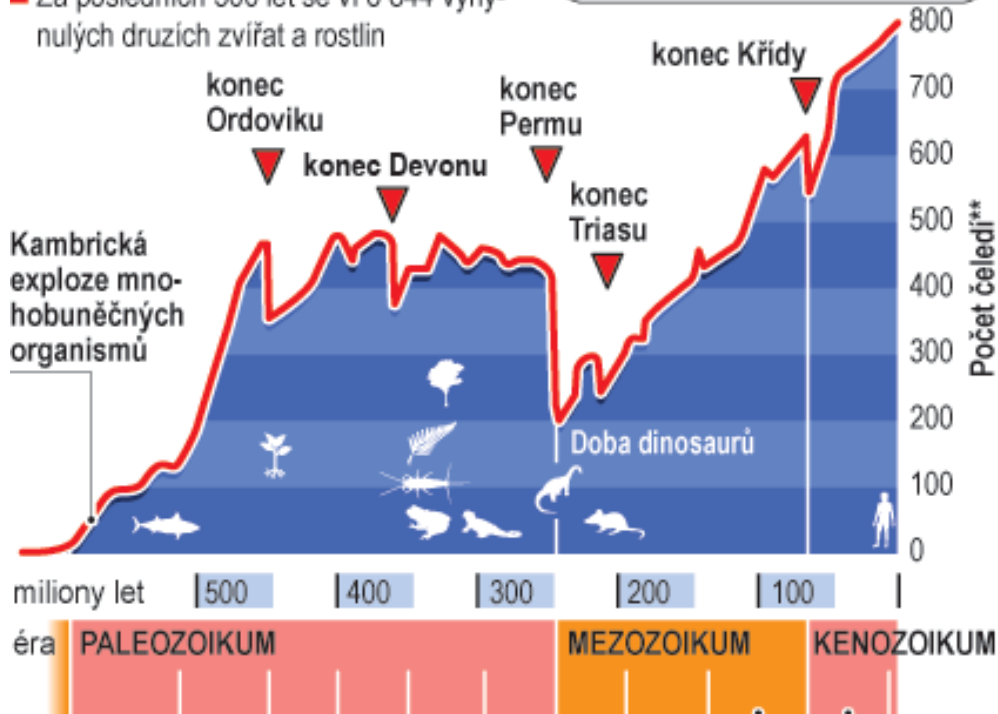
Biodiverzita

Lidé jsou odpovědní za nejrozsáhlejší vymírání druhů od vyhynutí dinosaurů, píše se ve zprávě OSN vydané pro konferenci o biodiverzitě v Brazílii (21.–30. března)

„Velká pětka“ vymírání

■ Za posledních 500 let se ví o 844 vyhynulých druzích zvířat a rostlin

▼ Pět největších období vymírání druhů podle fosilních nálezů

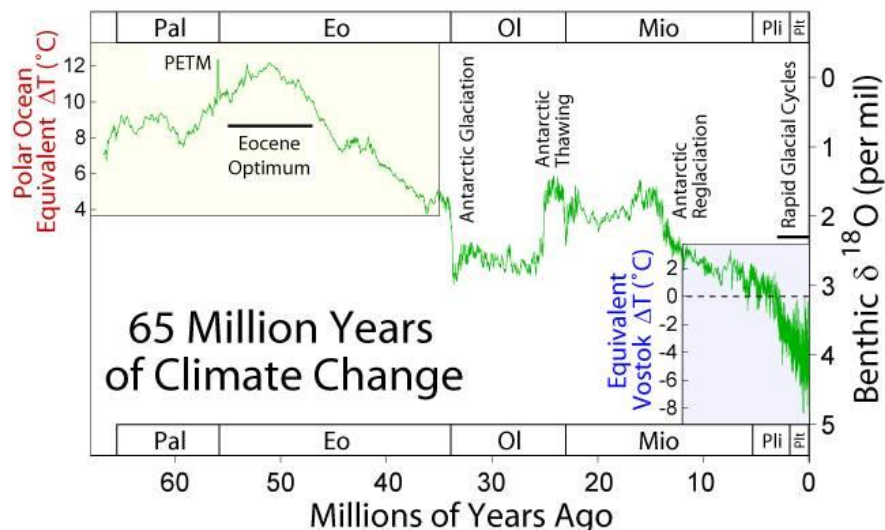


* suchozemské

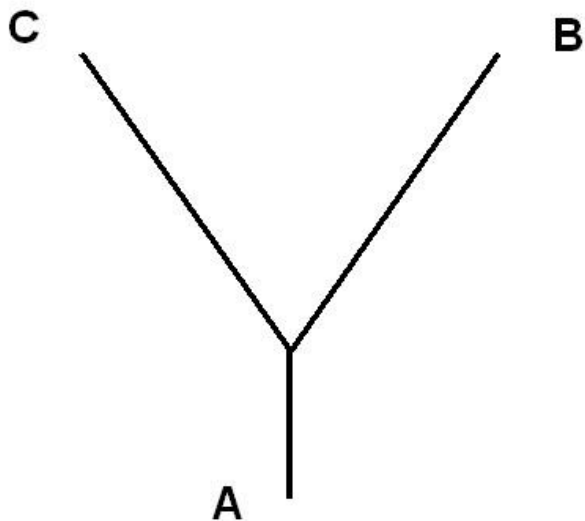
** Graf ukazuje vznik a zánik čeledí, jednotlivých druhů. Čeledi jsou daleko lépe identifikovatelné, a tím se dají i lépe spočítat

Zdroje: The Sixth Extinction (Phoenix) R.Leakey R.Lewin,
Sidwell Friends School Wash.D.C., Convention on Biological Diversity

aktuálně.cz
REUTERS

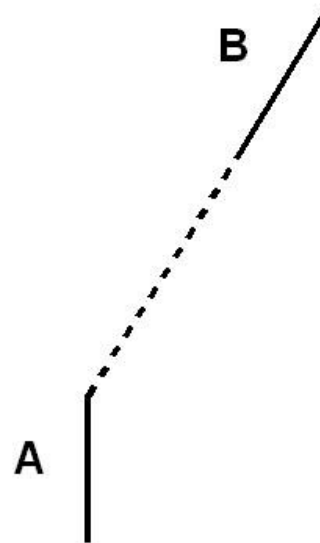


Štěpná speciace



Z původního druhu A
vzniknou dva nové
druhy B a C

Fyletická speciace

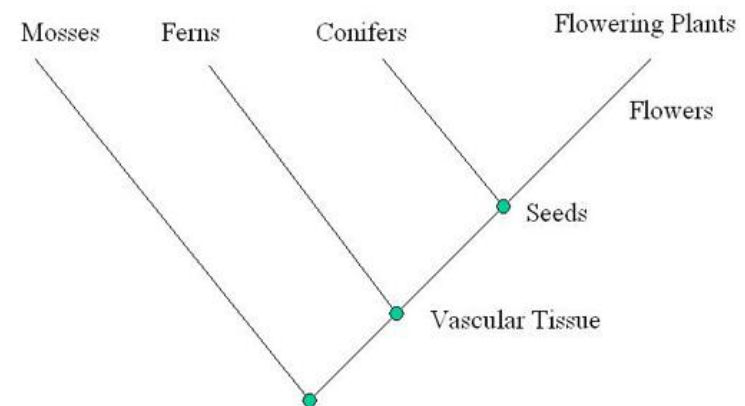
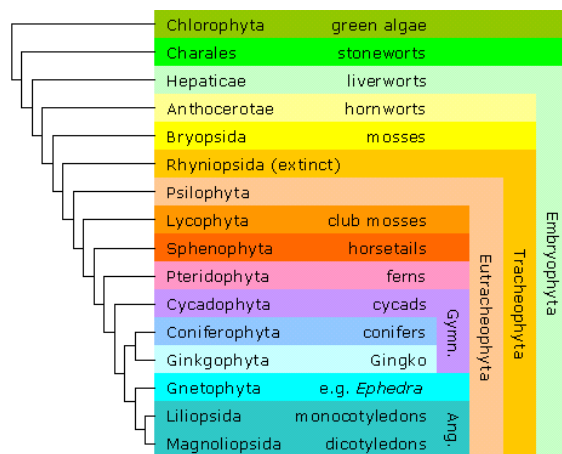


Původní druh A se
změní na nový druh B

Kladistika

je způsob klasifikace organismů, která 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).

Mikroevoluce x makroevoluce

- **mikroevoluce:** evoluce uvnitř druhů a populací – často spíš změny frekvence už hotových alel, než vznik a selekce nových alel
- **makroevoluce:** evoluce druhů a naddruhových fylogenetických větví
- hranice mezi nimi = speciace (vznik druhů)