Dědičná a nedědičná variabilita rostlin, zákonitosti biologické evoluce, fylogeneze

Ivana Doležalová

Osnova přednášky:

- **Proměnlivost**
- **Projevy proměnlivosti**
- **Fenotypová plasticita**
- **Obecné zákonitosti biologické evoluce**
- **Fylogeneze**
- **Základní evoluční mechanismy**
- **Mikroevoluce, makroevoluce**
- **Speciace fyletická, kladogenetická**

Dědičná a nedědičná variabilita rostlin, zákonitosti biologické evoluce, fylogeneze

Osnova přednášky:

Retikulární evoluce

1) hybridní speciace

2) introgrese

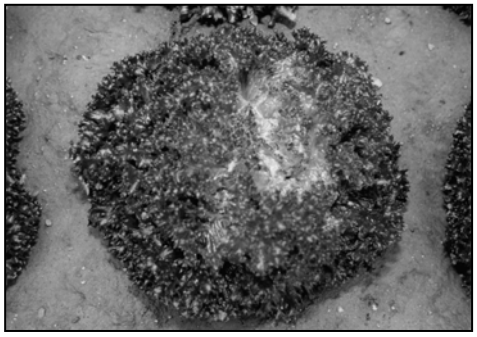
3) slučování a extinkce druhů asimilací

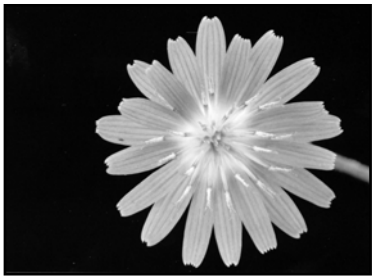
Literatura:

Henry, J.H. (ed). 2005. Plant Diversity and Evolution. Genotypic and Phenotypic Variation in Higher Plants. CABI Publishing, UK.

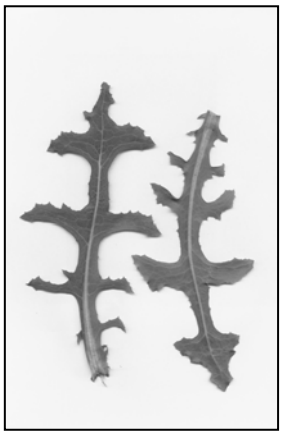
Proměnlivost

Genotypová (genotyp)

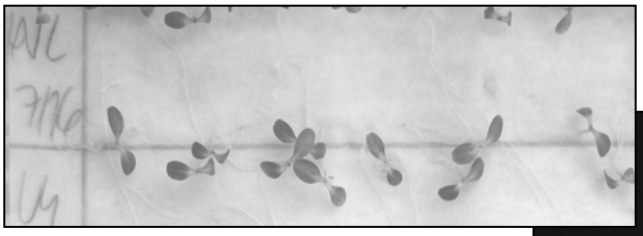


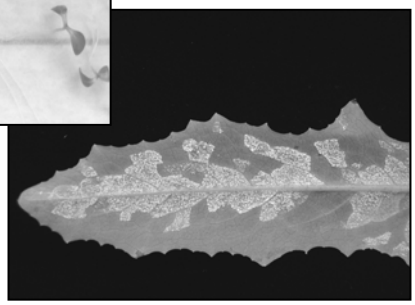


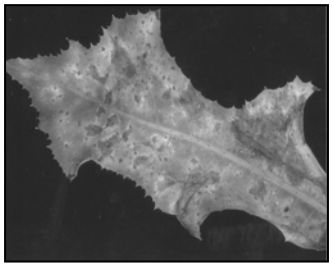
Způsobená vnějším prostředím (fenotyp)



Vývojová







Projevy proměnlivosti

Proměnlivost = tvarová a funkční rozmanitost živých soustav v průběhu jejich historického vývoje, různorodost stavby těla a fyziologických pochodů při individuálním vývoji jedince, morfologické a fyziologické rozdíly, které existují mezi blízce příbuznými jedinci téhož druhu.

Individuální proměnlivost

1. **Geneticky podmíněná (genotyp)**
2. **Způsobená vnějším prostředím (fenotyp)**
3. **Vývojová (odlišnost mladých a dospělých jedinců)**

- **Fenotyp i životní projevy rostlin jsou určeny interakcemi genotyp – prostředí**

- **Stejné genotypy tvoří různé fenotypy v kontrastních podmínkách prostředí, každý genotyp vykazuje <u>normu reakce</u>**

Wilhelm Johansen (1909) – definice genotypu a fenotypu

- **dánský botanik**
- **pokusy s odrůdami fazolu obecného (*P. fulgaris*) odrůda „Princes“**
- **rozdíly v hmotnosti semen v různých letech přičteny vlivu prostředí**

Tabulka 4.1. Dvě čisté linie fazolu obecného (*Phaseolus vulgaris*) (Johannsen, 1909)

Průměrná váha vybraných malých semen (v gramech)	Průměrná váha potomstva	Průměrná váha vybraných velkých semen (v gramech)	Rok	Průměrná váha vybraných malých semen (v gramech)	Průměrná váha potomstva	Průměrná váha vybraných velkých semen (v gramech)
30	36	40	1902	60	63	70
25	40	35	1903	55	75	65
31	31	42	1904	50	55	80
27	38	41	1905	43	64	71
30	38	43	1906	46	74	87
24	37	33	1907	56	69	57
		39				73
		39				64
		46				84
		40				73
		47				81
		37				68
Čistá linie „A“				Čistá linie „B“		

Fenotypová proměnlivost (fenotyp)

- **<u>Gen</u> = nositel informace, která ve vhodném prostředí přispívá k podobě určitého fenotypu, nemusí se projevit ve všech možných podmínkách (př. *Lotus corniculatus*, ječmen – fenotypy *albino*)**
- **Rostliny projevují rozsáhlejší fenotypovou proměnlivost než živočichové**
- **U rostlin přetrvává oblast nediferencovaných dělivých pletiv (meristémů) – individuální vývoj je vystaven vnějším vlivům mnohem intenzivněji než u živočichů**

- **<u>Příčiny fenotypové proměnlivosti:</u> studium ramet**
- **ekologické faktory, vliv chemických látek (alelopatický efekt), symbióza, tlak škůdců, choroby**

Genotypová proměnlivost (genotyp)

- **Základem evoluce je genetická adaptace organismů**
- **Morfologické a fyziologické vlastnosti mají svůj genetický podklad – základ evoluce je genetická adaptace organismů**
- **Podstatou těchto změn jsou nové kombinace, rekombinace (důsledky segregačních dějů a procesu crossing-over), mutace**
- **Kombinace, rekombinace souvisí s pohlavním rozmnožováním – rozšíření genotypové variability potomstva**
- **Prvotní zdrojem evoluční variability jsou mutace**

Vývojová proměnlivost

- **U většiny krytosemenných rostlin se děložní listy liší od listů dospělého jedince (John Ray - Historia plantarum (1686); jednoděložné a dvouděložné).**

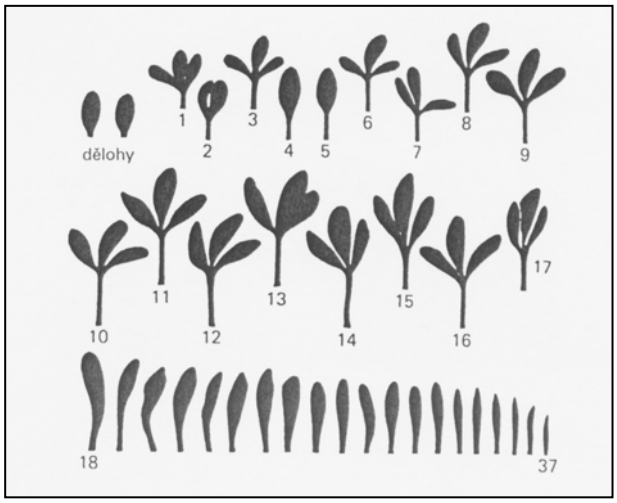
- **Vývojový přechod mezi jednoduchým děložním listem a dospělým (často laločnatým nebo děleným) je obecně dosti náhlý a je obecně příkladem náhlé morfologické změny při přechodu z juvenilní do dospělé fáze.**

- **<u>Heteroblastický fenomén, heteroblastický vývoj</u> – juvenilní (nikoli děložní) listy se liší od dospělých listů (Goebel, 1897).**

- **Dnes všechny změny mezi jednotlivými ontogenetickými fázemi, včetně změn děložních listů a změn mezi časnými a pozdními fázemi růstu.**

Hlodáš evropský – *Ulex europaeus*

- **Na semenáčcích nejprve trojčetné listy, později jednoduché**



Povijník nachový (*Ipomoea purpurea*)

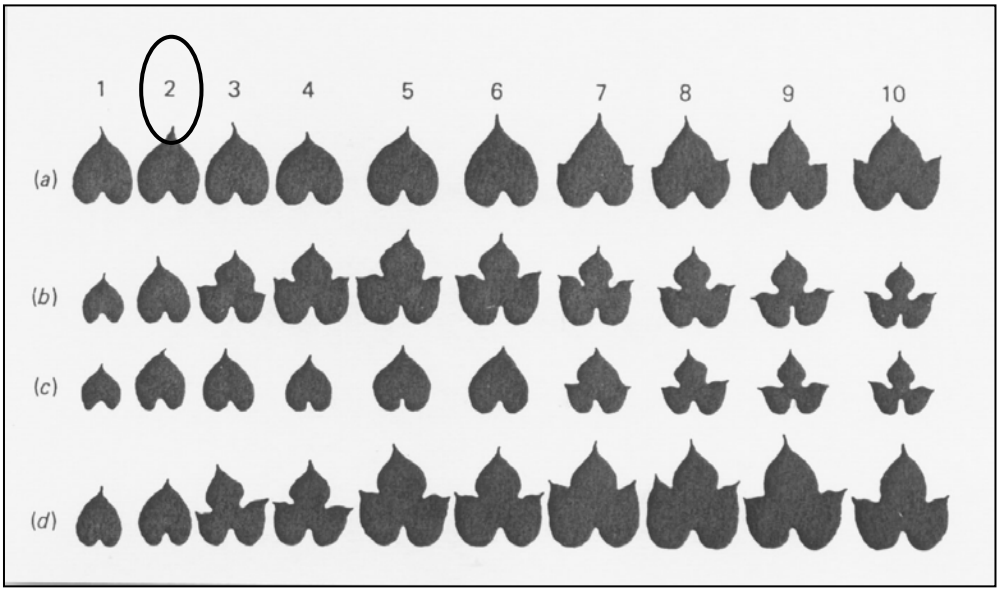
- **Vývoj dospělých trojlaločných listů je postupný, nástup trojlaločnosti je modifikován faktory vnějšího prostředí (světlo).**
- **Dojde k časové prodlevě, vývojové procesy, které rozhodují o tvarech dospělých listů, působí v raných fázích diferenciace listových primordií v růstových vrcholech. Jakmile diferenciace dosáhne určitého stupně, vlivy prostředí nemají možnost působit. Počínaje určitou fází vývoje dospělých orgánů jsou další změny nevratné.**

A) Stín

B) Světlo

C) Stín ----- světlo

D) Světlo ----- stín



Břečťan popínavý (*Hedera helix*)

- **Heterofylie – <u>trojlaločné listy</u> – vegetativní výhony; <u>jednoduché listy</u> – na paprsčitě větvených generativních výhonech.**

- **Jestliže z rostliny oddělíme buď vegetativní nebo generativní výhony, zakořeněné rostliny budou pokračovat v růstu fází, ve které se nacházely před oddělením.**

- **Je možný i návrat k juvenilní fázi (roubování, sestřih, kyselina giberellová).**

Květy

- **Květní části se zakládají na laterálních výrůstcích růstového vrcholu. Dochází k potlačení a redukci internodií, vznik závitů a spirál těsně nahloučených květních částí.**

- **Vliv vnějšího prostředí na iniciaci vykvétání se projevuje odlišně, v případech fotoperiodické reakce je velmi nápadný.**

- **Určité druhy vyžadují velmi krátkou expozici specifické délky dne. Jakmile je tento pochod iniciován, rostlina pokvete bez ohledu na to, zda tyto podmínky působí nebo ne.**

- **Tento typ adaptace významný u planých druhů, zvláště při introdukci do nových geografických oblastí, kde nejsou schopny kvést a plodit, omezení šíření některých druhů.**

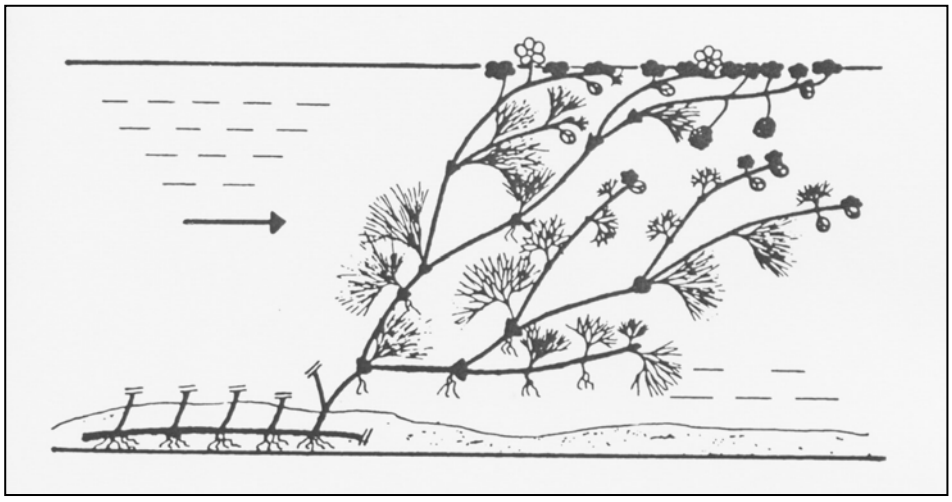
- **Iniciace kvetení – chladová perioda.**

Fenotypová plasticita

- **Různé fenotypové znaky vykazují různou úroveň plasticity – výška rostlin, počet výhonů, listů a květů x tvar listů, pilovitost okrajů, tvar květenství**
- **Rozsah fenotypové plasticity se u různých druhů liší – pionýrské druhy x druhy pozdních sukcesních stadií**
- **Fenotypová plasticita je geneticky podmíněná – interakce mezi genotypem a prostředím mají adaptivní význam**

Batrachium

- **Druhy rostoucí v bahně a ve velmi mělkých vodách mají výhradně plovoucí listy (*R. hederaceus*)**
- **Druhy hlubokých a rychle tekoucích vod vytvářejí niťovité submerzní listy (*R. fluitans*)**
- **Druhy středně hlubokých vod mají oba typy listů (*R. aquatilis*)**



Rozsah plasticity u příbuzných druhů rodu *Batrachium*

Evoluce

- **Evoluce jako obecný pojem:**

= změna v čase

- **Evoluce biologická:**

… je dědičná změna vlastností populací organismů

… jakákoliv změna ve frekvenci alel v genofondu (genepool) posloupných generací

Biologická evoluce generuje genetickou proměnlivost

Biologická evoluce je dvoustupňovitá

- **Předpoklad existence genetické variability v populaci**
- **Rozdílný přenos genetické variability do dalších generací prostřednictvím evolučních mechanismů**

Úrovně biologické evoluce

- **Mikroevoluce**

Změny probíhající na populační úrovni a projevující se v krátkých časových úsecích

- **Speciace**

Štěpení vývojových linií a vznik nových, většinou geneticky izolovaných druhů

- **Makroevoluce**

Vznik a vývoj taxonů vyšších než druh a vznik evolučních novinek, které je charakterizují

Fylogeneze = historický vývoj organismů

- **Anageneze**

Evoluce změn v jedné vývojové linii

- **Kladogeneze**

Štěpení, vznik (originace) a zánik (extinkce) samostatných vývojových linií

- **Stazigeneze**

Dočasná neměnnost organismů ve fylogenezi

- **Syngeneze**

Splývání původně samostatných vývojových linií (hybridizace, hybridogeneze)

Evoluce

Nesměřuje předem k určitému cíli

Podíl náhodných vlivů (ojedinělých i pravděpodobnostních)

Vliv abiotických a biotických faktorů cestou přírodního výběru

Adaptace spojené s vyšší plodností a šířením genetických vloh v následných populacích

adaptaci můžeme chápat ve třech významech:

1. Fyziologické (modifikační) pojetí

Nedědičná změna tvaru, funkce případně chování jedince nebo populace, rozsah dán normou reakce

2. Obecné

Soubor všech vlastností užitečných pro přežití v určitém typu prostředí

3. Evoluční

Vlastnost vzniklá cestou přírodního výběru pro dnes vykonávanou funkci

1) na úrovni jedince

2), 3) na úrovni populace

Základní mechanismy biologické evoluce

Genetická variabilita populace a její zdroje

Populace na rozdíl od jedince pokračují v čase a v jejich genofondu může docházet ke změnám

Zdroje genetické variability v populacích

- **Rekombinace a kombinace**

Díky procesu crossing–over a volné segregaci chromozomů při meiotickém vzniku gamet a při kombinaci rodičovských gamet při oplození

- **Mutace**

Základní zdroj evolučních novinek, u modulárních organismů se mutace v somatických buňkách mohou přenést do gametické linie buněk

Evoluční mechanismy na úrovni fenotypu

- **Mutace**
- **Tok genů, migrace**
- **Genetický drift**
- **Inbreeding – probíhá současně genetickým driftem**
- **Přírodní výběr – nejdůležitější adaptivně orientovaný mechanismus**

- **Molekulární tah – působí na úrovni genomu a vede k homogenetizaci genových rodin souladnou evolucí**

Molekulární tah

- **<u>odlišnost od genetického driftu:</u> změny ve frekvenci jednotlivých alel nejsou náhodné co do svého směru**
- **<u>odlišnost od selekce:</u> změny, které jsou jeho působením fixovány nemusí kladně ovlivňovat fenotyp**
- **v případě molekulárního tahu se určitá alela účinněji zmnožuje, nevzniká opakovaně**

Mikroevoluce

= krátkodobé evoluční změny uvnitř populace, způsobené zmíněnými evolučními mechanismy za spolupůsobení různých typů selekce

- **Omezení možností evoluce**

Dané stavbou, fyziologiií a vývojovými mechamismy daného druhu

- **Vyčerpání evolučních možností**

Např. při usměrňující selekci (šlechtění)

- **Míra celkové změny**

Genotyp funguje jako koadaptovaný celek, jehož složky se mění, jen pokud neohrozí funkci celku

- **Koevoluce**

Evoluce jednoho a více druhů ovlivněných vzájemnou biologickou vazbou – rostlina – herbivor, rostlina – opylovač, parazit, patogen

- **Sympatrický posun znaků**

Ve stejném prostředí nemohou existovat dva druhy s totožnými nároky (na prostředí, potravu), takové druhy mají většinou odlišné areály a tam, kde se vyskytují společně, dochází k omezení konkurence na minimum

- **Existence genetické variability v populaci**

Je sama o sobě důkazem mikroevoluce – studium prostředí narušených člověkem (vznik reszistence), v praxi – šlechtitelství

- **Dlouhodobé důsledky mikroevoluce**

Při omezení genového toku geografickým a ekologickými bariérami dochází ke geografické či stanovištní diferenciaci populací téhož druhů v poddruhy, k tvorbě podruhů inklinují málo pohyblivé druhy (ostrovní, horské, jeskynní). Evoluce podruhů může být počáteční fází vzniku samostatných druhů

Makroevoluce

= vznik nových skupin organismů, vnik a vývoj evolučních novinek, které je charakterizují, historické změny diverzity spojené se vznikáním (speciací) a zanikáním druhů (extinkcí)

- **Představa makromutací (systemických mutací)**

– mylná

- **Období rychlých kvalitativních změn**

– při obsazování nových zón souvisí se vznikem evolučních novinek – aromorfóz

- **Preadaptace a adaptivní radiace**

– při vzniku nové adaptivní zóny se objevuje nová skupina preadaptovaných organismů, jejichž evoluční novinky se rychle vyvíjejí a stabilizují – divergentní kladogeneze (adaptivní radiace, explozívní evoluce) – vznik nových vývojových linií, z nichž část vymírá, část se rozvíjí v podúrovních nové adaptivní zóny

- **Extinkce – průběžná x hromadná**

– lokální změny ekologické situace a katastrofy x vymírání globálního charakteru – postihuje současně mnoho nepříbuzných skupin organismů, řetězové vymírání potravně na sebe vázaných složek ekosystémů (konec permu, pozdní křída)

– způsobené drastickými změnami podnebí

– fylogenetické relikty

Činitelé makroevoluční změny

- **Mikroevoluční a speciační změny**
- **Kvantitativně nové změny prostředí**

Změny klimatu, rozpad a kolize kontinentů, vznik nových typů biotopů, dopady mimozemských těles – změny selekčních vlastností – vznik nových ekologicky neosazených životních prostředí

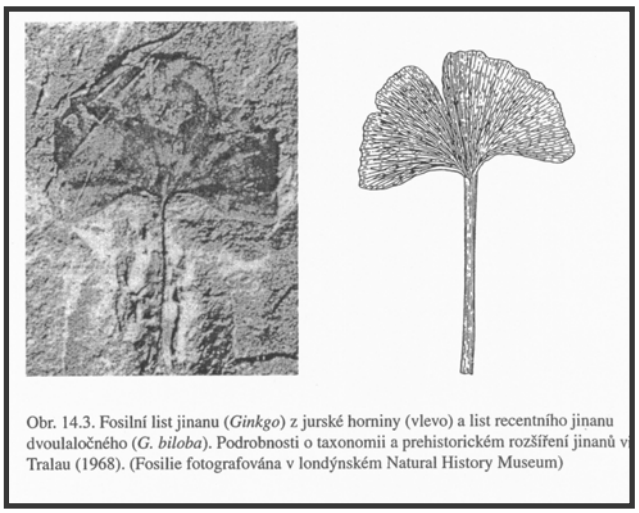
- **Evoluční novinky**

Které preadaptovaly organismy pro kolonizaci nových adaptivních zón

- **Zrychlená anageneze a speciace**

Zejména v malých izolovaných populacích preadaptovaných skupin v novém prostředí

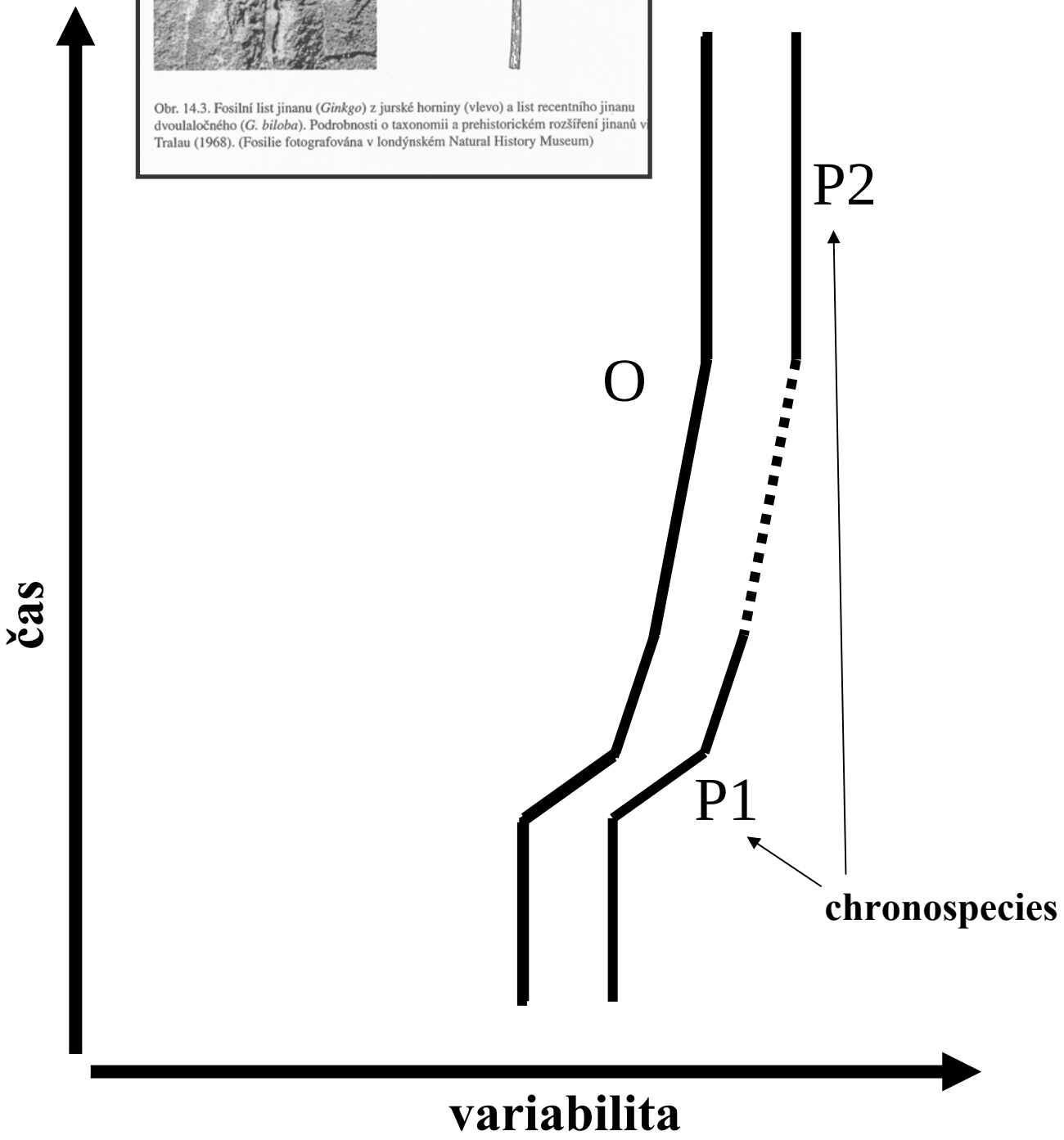
Zásadní byla kombinace těchto faktorů



Obr. 14.3. Fosilní list jinanu (*Ginkgo*) z jurské horniny (vlevo) a list recentního jinanu dvoulaločného (*G. biloba*). Podrobnosti o taxonomii a prehistorickém rozšíření jinanů v Tralau (1968). (Fosilie fotografována v londýnském Natural History Museum)

Speciace fyletická

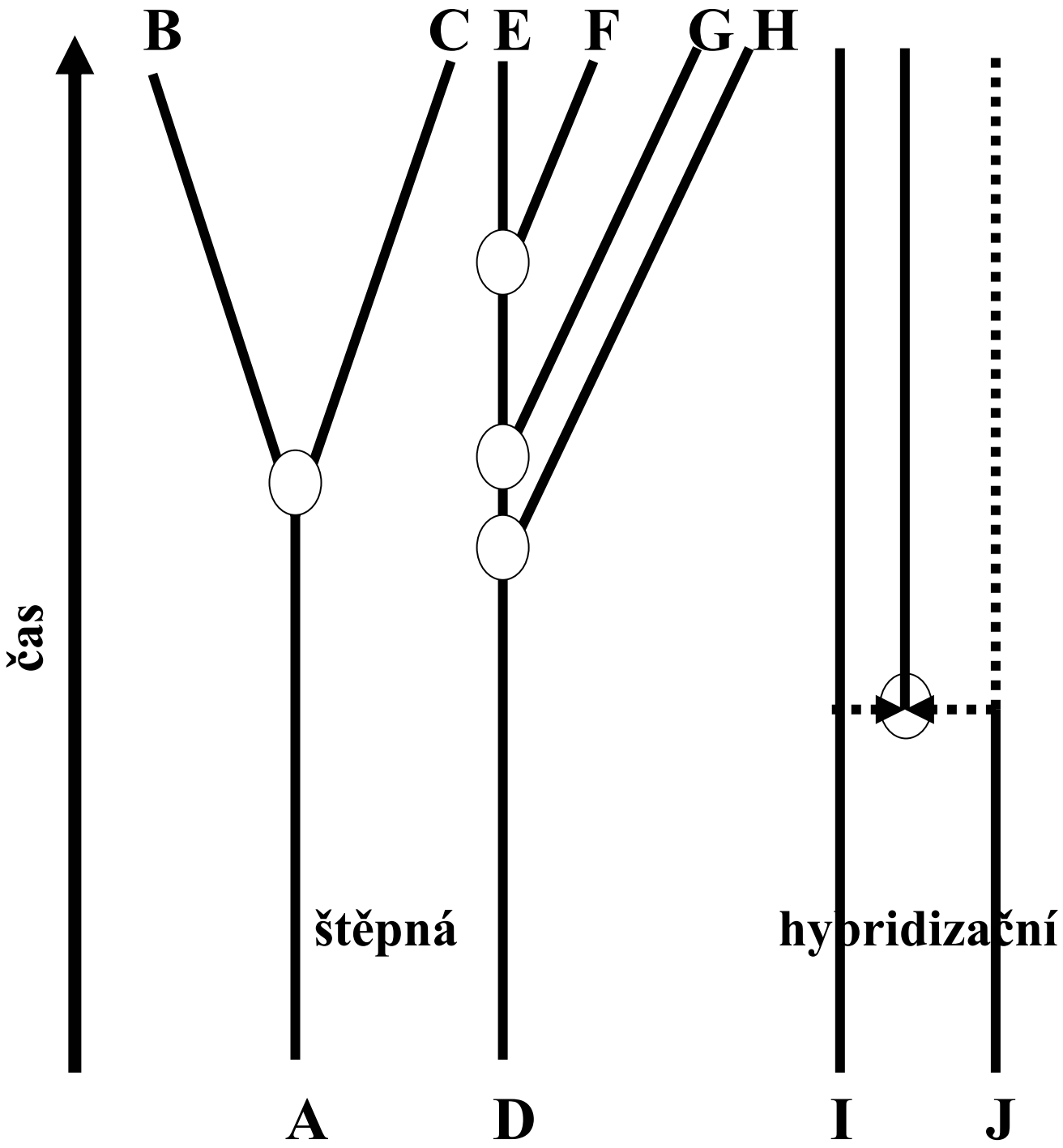
ANAGENEZE



Přibývá celkový počet druhů existujících v paleontologickém záznamu, biodiverzita existující v daný okamžik se nemění.

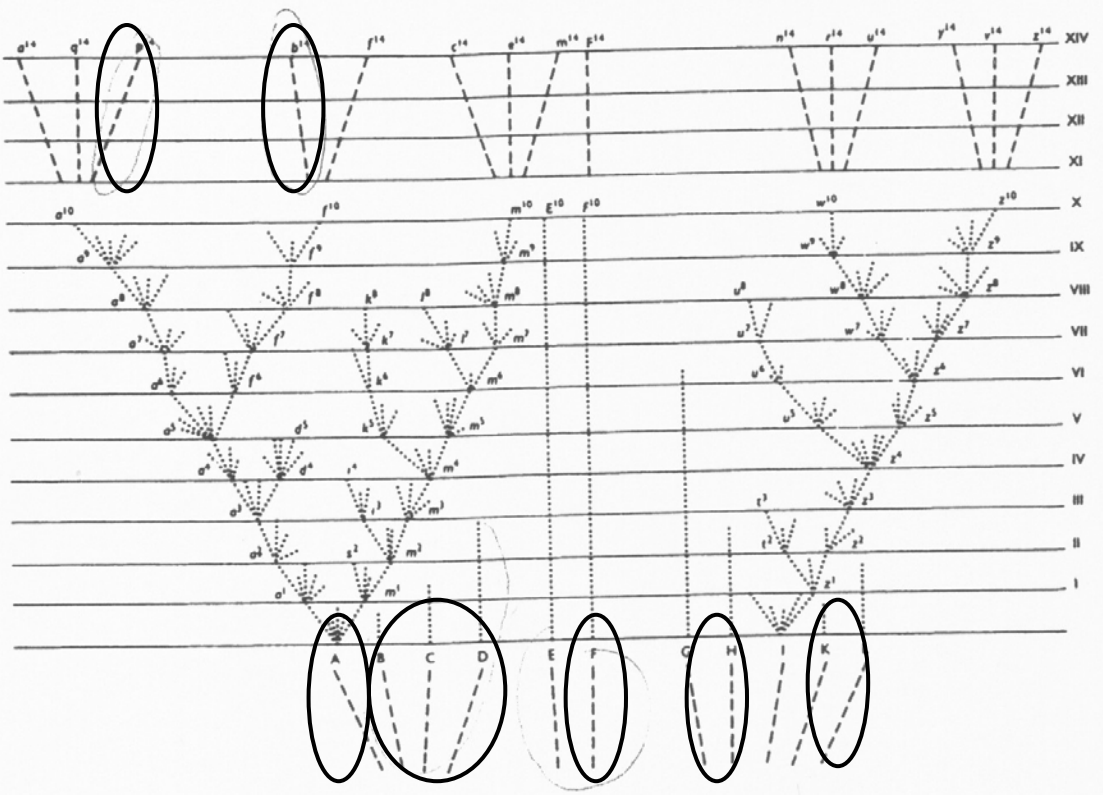
Speciace kladogenetická

Mateřský druh se rozpadne na jeden nebo více druhů dceřiných, které se dále anageneticky vyvíjejí samostatně.



= reprodukčně izolační mechanizmus

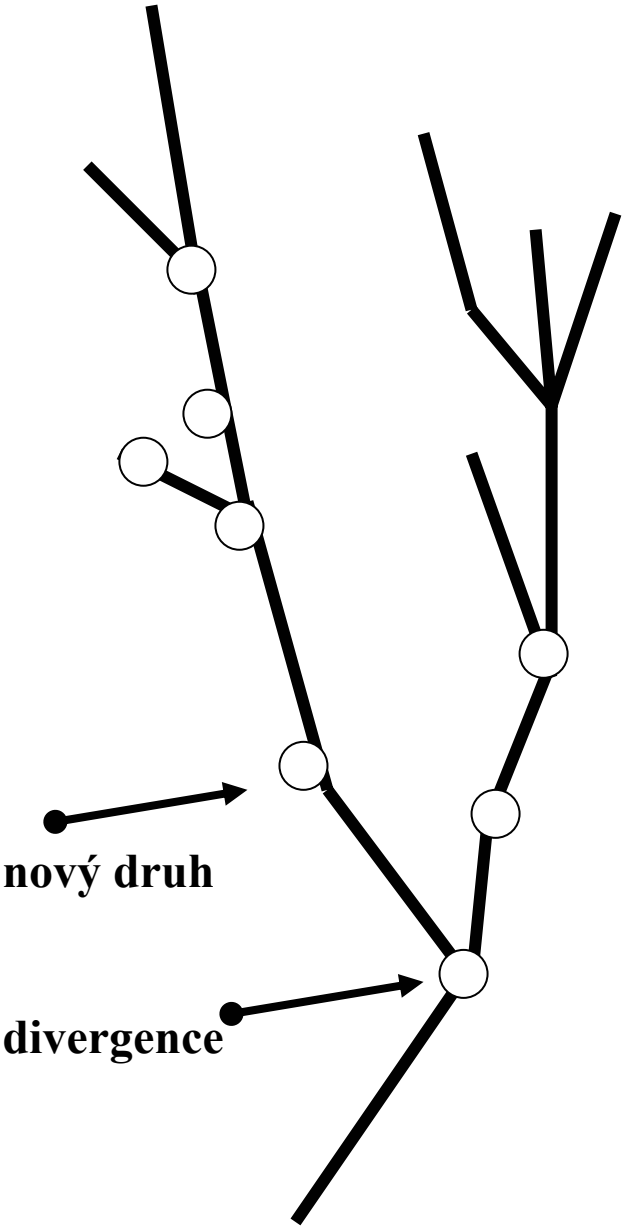
Hypotetický evoluční strom z Darwinowa Původu druhů



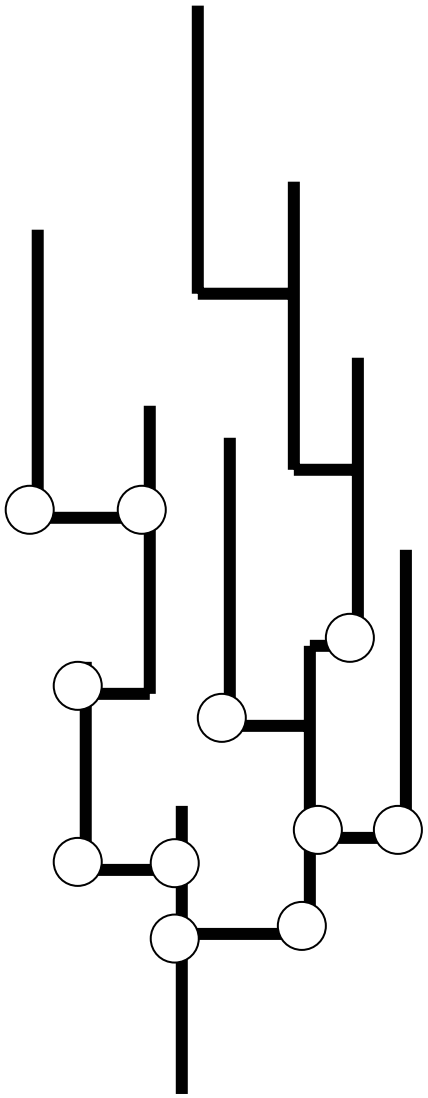
Obr. 14.2. Hypotetický evoluční strom z Darwinova *Původu druhů*, jenž ukazuje vývoj postupnými přeměnami prostřednictvím přírodního výběru. Jedenáct různých druhů (A–I, K, L) z jednoho rodu (vidíme je naspodu ilustrace) diverzifikuje v čase, který znázorňují horizontální čáry označené římskými číslicemi; každá čára odpovídá tisíci a více generací. Některé původní druhy, např. A a I, se rozrůznily více než jiné druhy a daly vzniknout novým formám, označeným zde jako a^1, m^1, a z^1. Tyto nové variety mohou nadále diversifikovat, po tisících generací z nich mohou vzniknout nové druhy jako p^{14}, b^{14} či n^{14}. Darwin věřil, že některé druhy se rozrůzní natolik, aby z nich vznikly druhy nové. Jiné druhy, například E a F, zůstanou relativně beze změn, nebo – což je pravděpodobnější – vyhynou (zde druhy B, C, D, G, H, K, L). (Avers, 1989)

Otevřené otázky evoluce rostlin

postupná divergence



model přerušované rovnováhy



Retikulární evoluce u vyšších rostlin

- **<u>zvyšování diverzity</u> – prostřednictvím nových hybridních linií**
- **<u>snižování diverzity</u> – u vzácných druhů**

Formy retikulární evoluce

1) **hybridní speciace**
2) **introgrese**
3) **slučování a extinkce druhů asimilací**

Hybridní speciace

- **přirozená hybridizace poměrně častá – Flora Britských ostrovů, Havajské ostrovy – 16-34% čeledí vykazuje hybridy**

- **častá u čeledí Poaceae, Cyperaceae, Salicaceae, Rosaceae, Asteraceae**

- **velký evoluční význam v rámci vyšších rostlin**

Hybridní speciace

- **míra hybridizace mezi druhy závisí na kompatibilitě rodičovských druhů, na podmínkách prostředí, fitness a fertilitě hybridů**
- **narušení prostředí člověkem a přirozená disturbance podporují hybridizaci**
- **sterilní diploidní hybrid *Spartina townsendii* (H. & J. Groves) – od 30. let Anglie**
- ***Spartina anglica* C.E. Hubbard (fertilní amfidiploidní hybrid *Spartina maritima* (Curt.) Fernald a *Spartina alterniflora* Lois. – východní pobřeží Severní Ameriky)**

Introgrese

- **následek hybridizace, včlenění genů jednoho druhu do genového poolu druhu jiného**
- **jednosměrná vs. obousměrná**
- **lokalizovaná vs. rozptýlená**
- **prokázána u rodů *Pinu*s, *Abies*, *Quercus*, *Cistus*, *Helianthus***
- **zvyšuje genetickou diverzitu druhu, dovoluje osídlovat nové biotopy**
- **studium introgrese pomocí molekulárních markerů**

Introgrese

- **cp DNA a mt DNA se vyměňují mnohem snadněji než jaderné**

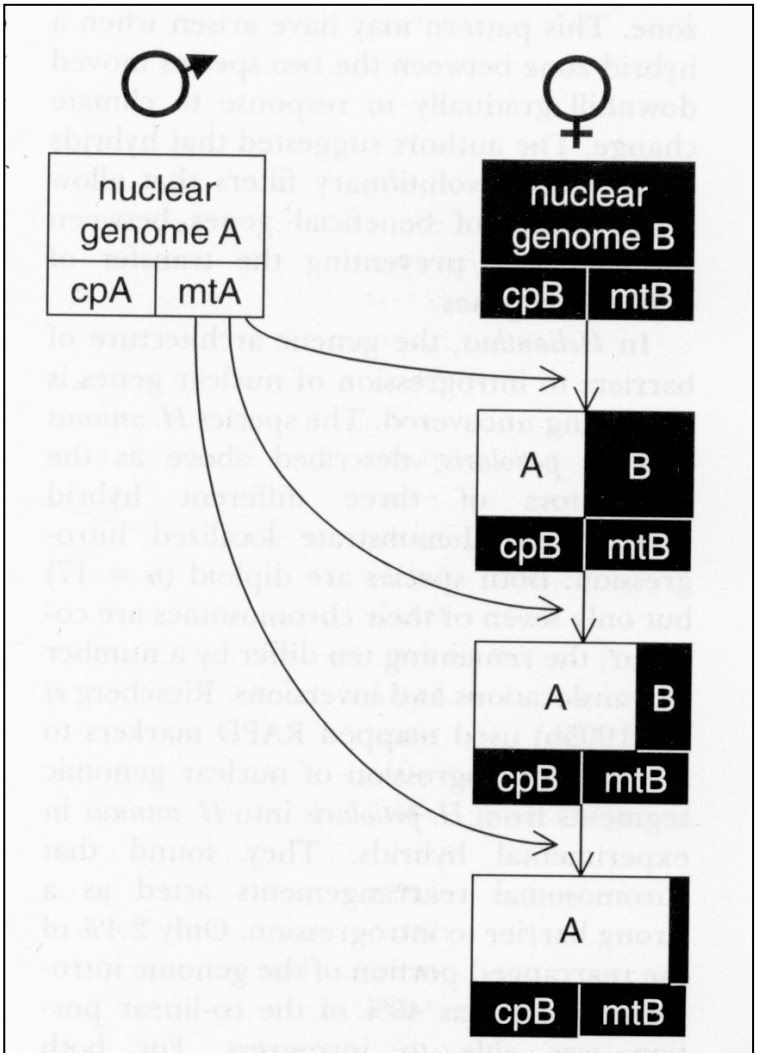


Fig. 6.2. Unidirectional introgression of maternally inherited cp and mtDNA following hybridization and back-crossing between two species, A and B. Species A acts as the pollen parent in all crosses. First-generation hybrids carry the combined nuclear genes of A and B, with the cp and mtDNA of B. Successive back-crosses to pollen parent A dilute the nuclear genomic contribution of B, but can never erase the cp and mtDNA of B.

Introgrese

- **mapování různých oblastí chromozomů pomocí molekulárních technik umožňuje sledování pohybu chromozomálních segmentů mezi druhy**
- **druhy *H. annuus* a *H. petiolaris* (oba diploidní, n=17) vykazují lokalizovanou introgresi, pouze 7 chromozomů kolieárních**
- **studium introgrese u F_1 hybridů ukázalo, že změny v přestavbách chromozomů (translokace, inverze) brání introgresi**

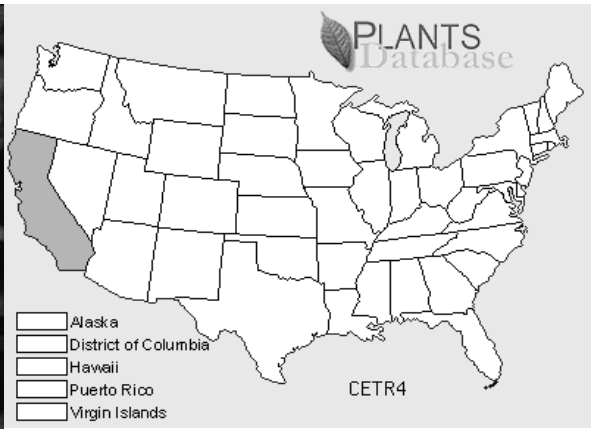
Slučování a extinkce druhů asimilací

- **u druhů s krátkou generační dobou mohou změny proběhnout velmi rychle, příklad: studium genetických mofrologických změn u hybridních populací *Helianthus bolanderi* a *H. annuus***

- **v období 50ti let – trend asimilace druhu *Helianthus bolanderi* druhem *H. annuus***

Slučování a extinkce druhů asimilací

- **u vzácných druhů (*Cercocarpus traskiae*) riziko extinkce v důsledku hybridizace s příbuznými druhy (*C. betuloides* var. *blancheae*)**



- **v současnosti tvoří přežívající populaci pouze šest čistých dospělých jedinců a několik dospělých hybridů a semenáčů**

Slučování a extinkce druhů asimilací

- **vzácné ostrovní druhy mnohem více ohroženy genetickou asimilací prostřednictvím hybridizace**

  <u>příčiny</u>:

  - malá velikost populací

  - pravděpodobnost obsazení jejich původních lokalit příbuznými druhy

  ***Argyranthemum coronopifolium* – endemit Kanárských ostrovů**

plevelný *A. frutescens*

- absence úplné reprodukční bariéry mezi příbuznými druhy (např. nespecifičtí opylovači)

- relativně nedávná divergence

- **příklady hybridizace vzácných druhů s hojnými příbuznými druhy popsány z Britských ostrovů (*Saxifraga, Salix, Sorbus*), Havajských ostrovů**

Hybridizace – cesta k uchování vzácných a ohrožených druhů

- **populace s malým počtem jedinců ohroženy imbreedingem**
- **hybridizace s příbuzným druhem může zvýšit vitalitu potomků**
- **obohacení genového poolu o geny zvyšující fitness**
- **taková populace může sloužit jako genový rezervoár pro obnovu rodičovských genotypů**

Trochetiopsis erythroxylon

Trochetiopsis ebenus

ostrov Svatá Helena,
čeleď Malvaceae