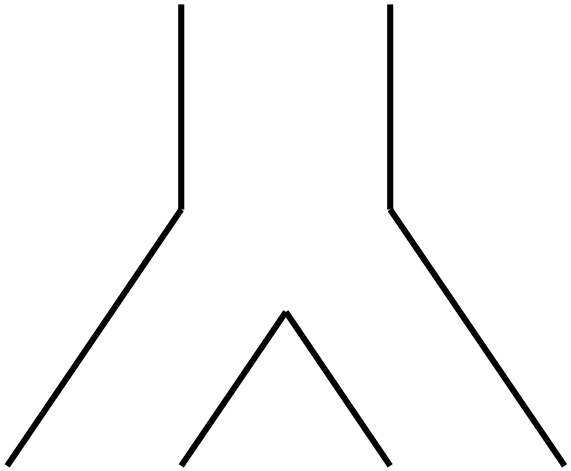
# Speciace

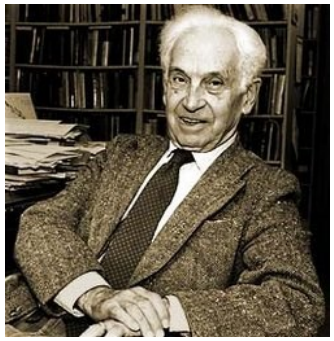
# Speciace

Proces vzniku nových druhů



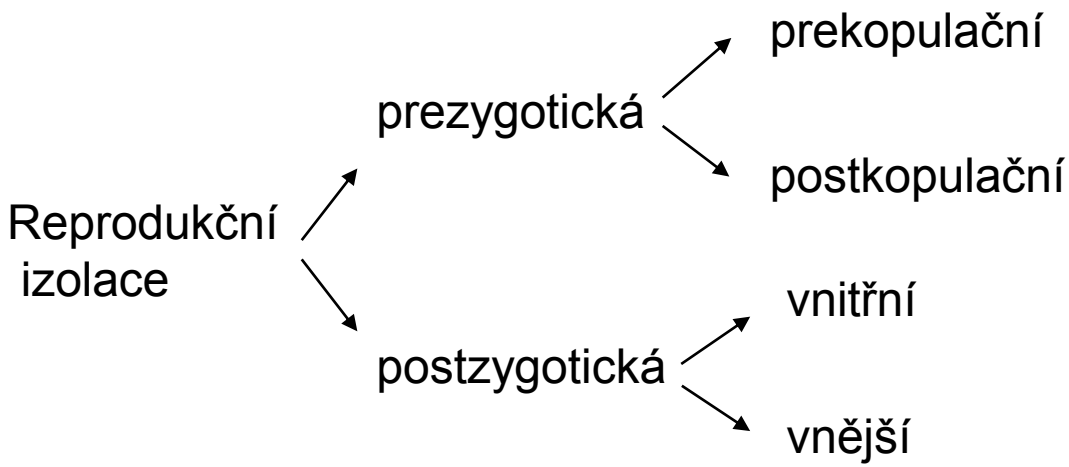
- Biologická diverzita je diskontinuální.
- Druhy objektivně existují.
- Jak je definovat?

# Co je to druh?



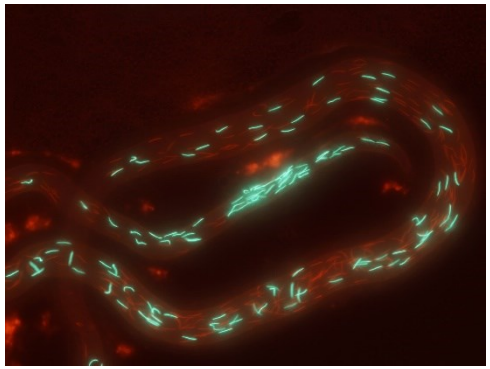
**Biologická koncepce druhu** (Ernst Mayr, 1942)

- Druh je skupina jedinců, kteří se vzájemně plodně kříží a jsou <u>reprodukčně izolované</u> od jiných takových skupin.



## Prekopulační izolace

- Časová izolace
- Habitatová izolace
- Behaviorální izolace
- Mechanistická izolace



## Postkopulační prezygotická izolace

- Kompetice spermií
- Nekompatibilita gamet

## Vnitřní postzygotická izolace

- Sterilita či neživotaschopnost hybridů

## Vnější postzygotická izolace

- Hybridi ekologicky znevýhodněni

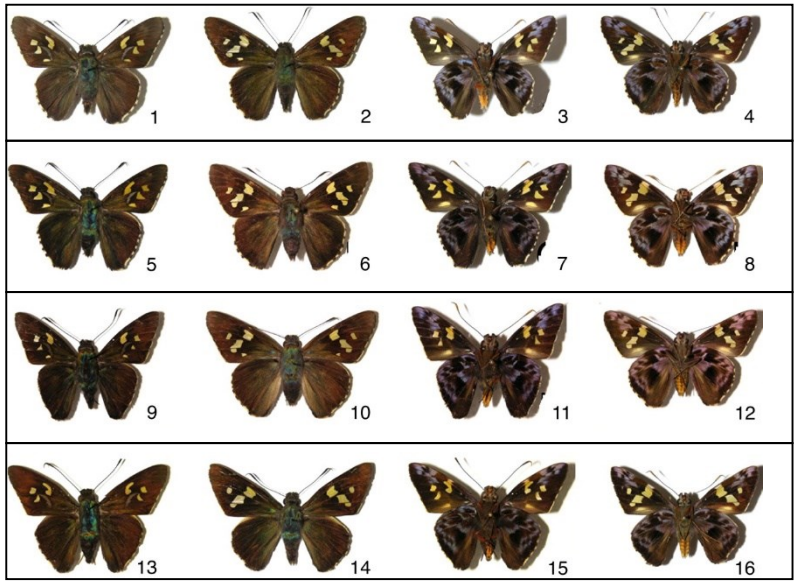
# Morfologická koncepce druhu

Druh je skupina jedinců, kteří se vzájemně podobají a odlišují se určitými znaky od jedinců jiného druhu.

## Kryptické druhy

dorsal ventral

M F M F



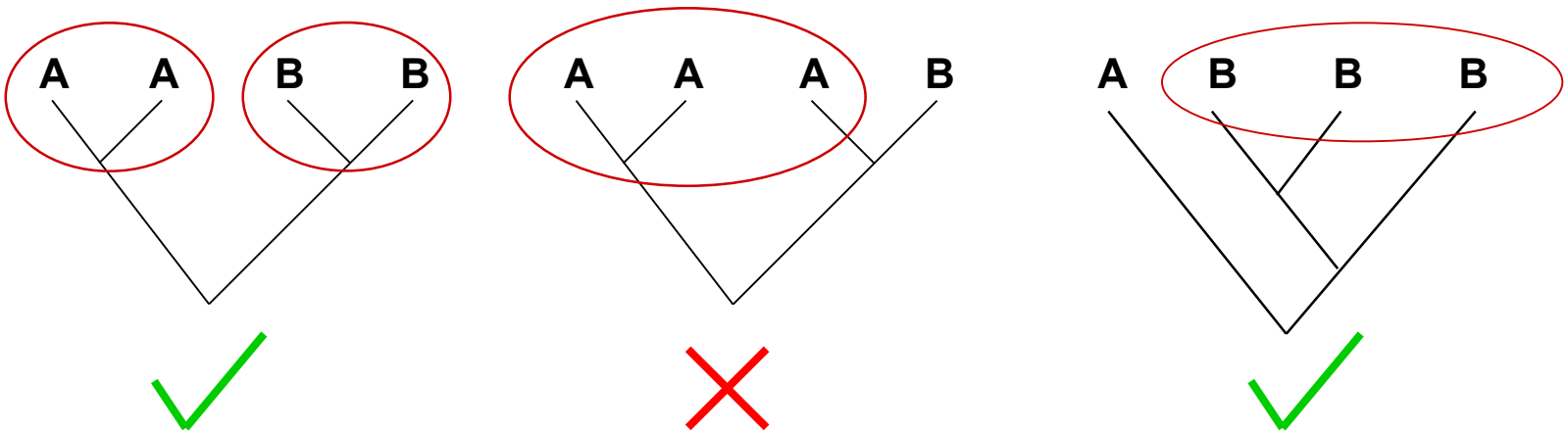

Čtyři kryptické druhy motýlů rodu *Perichares*

## Polytypické druhy

Konipas luční, poddruhy

# Fylogenetická koncepce druhu

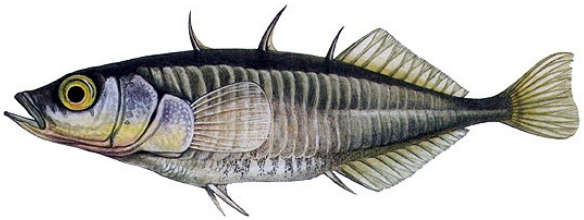
Druh je skupina jedinců, kteří vykazují určité společné znaky a mají unikátního společného předka.

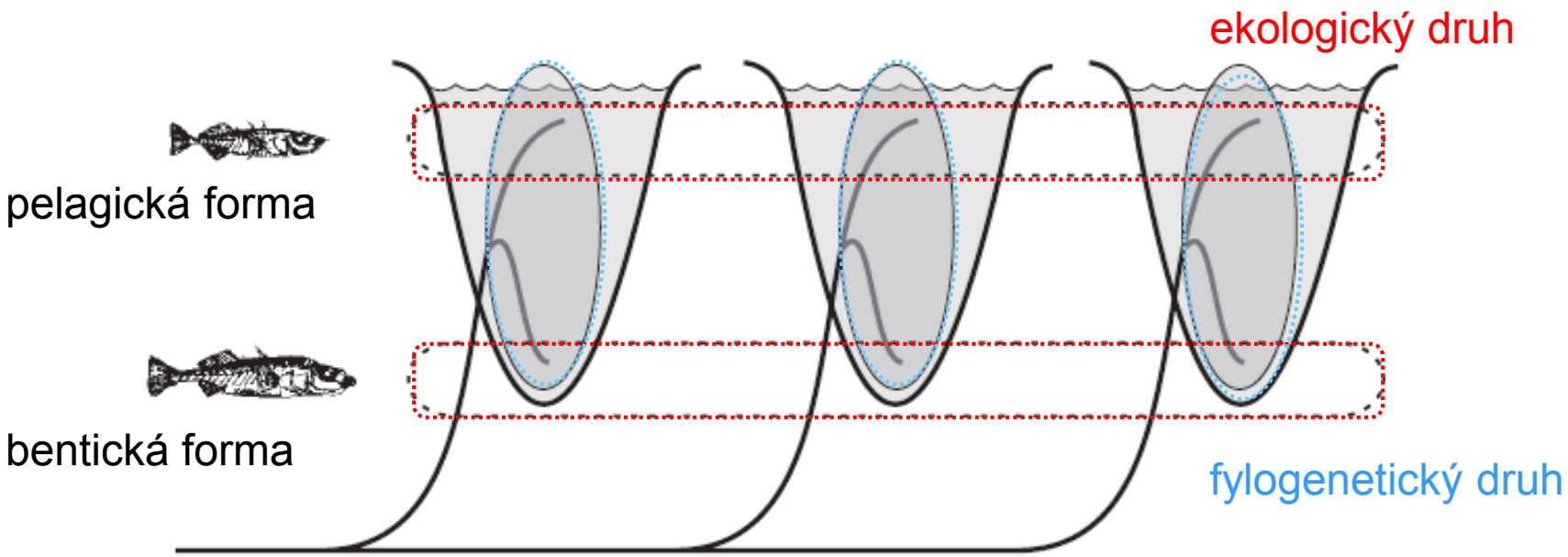


## Ekologická koncepce druhu

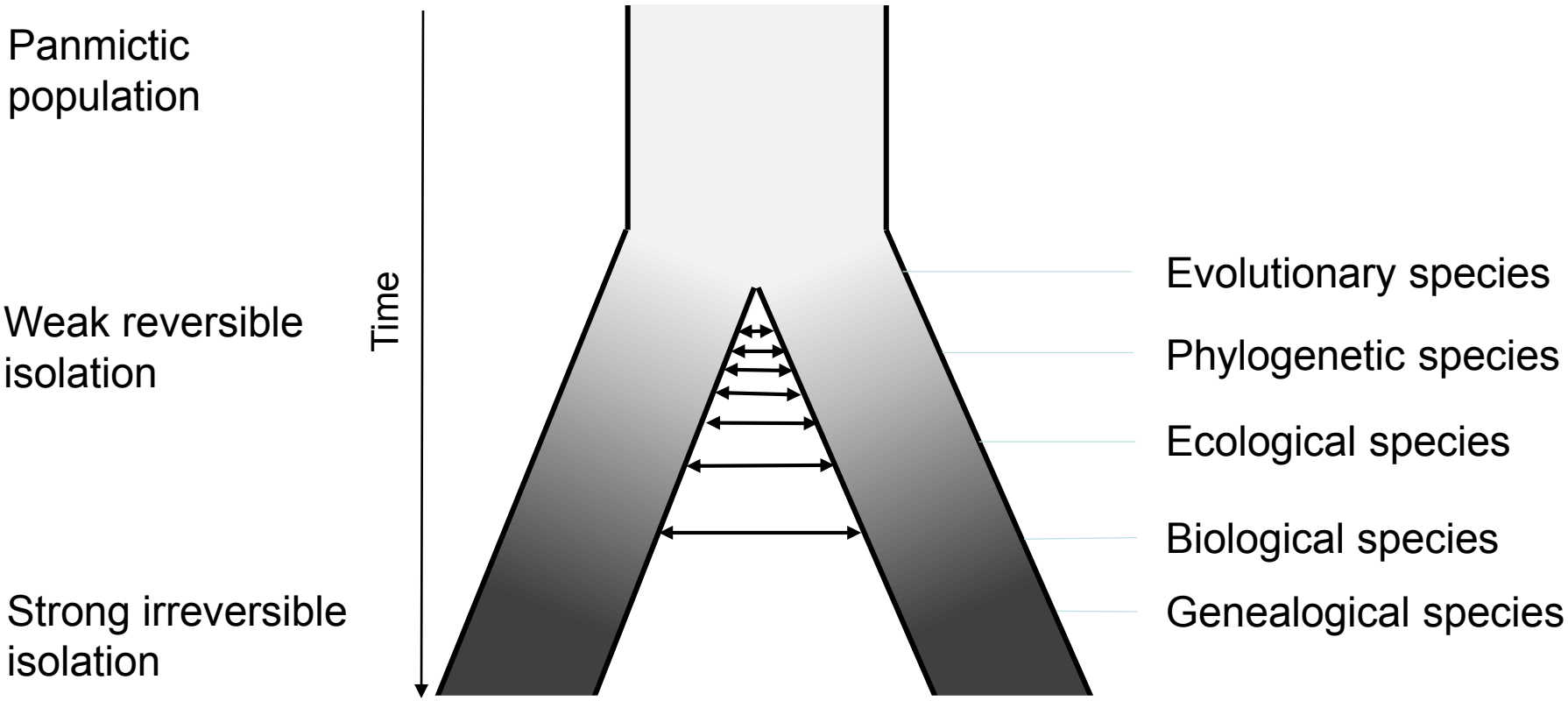
Druh je skupina blízce příbuzných jedinců, kteří obývají stejnou ekologickou niku.

**Koljuška tříostná**





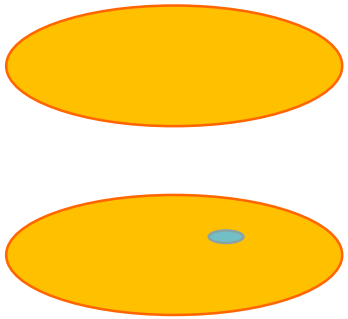
# Speciační kontinuum



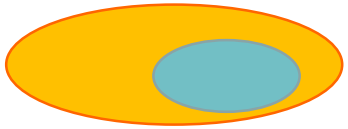
“Nebudu zde ani probírat různé definice pojmu druh. Žádná z nich až dosud neuspokojila všechny přírodovědce, ale každý přírodovědec zhruba ví, co míní tím, když mluví o druhu.” (*Charles Darwin, O vzniku druhů přírodním výběrem, 1859*)

# Speciace

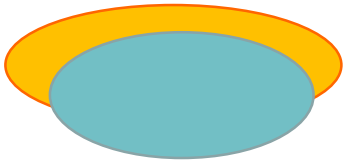
## Sympatrická



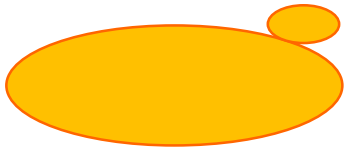
Vznik polymorfismu



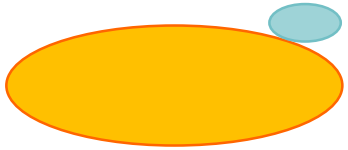
Reprodukční izolace vzniká za přítomnosti genového toku v sympatrii



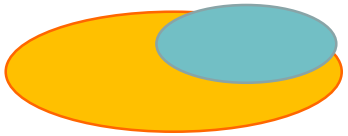
## Parapatrická



Osídlení nové niky



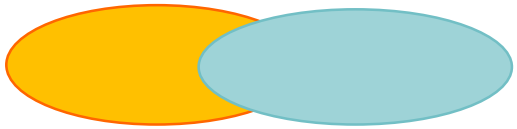
Reprodukční izolace vzniká za přítomnosti genového toku v parapatrii



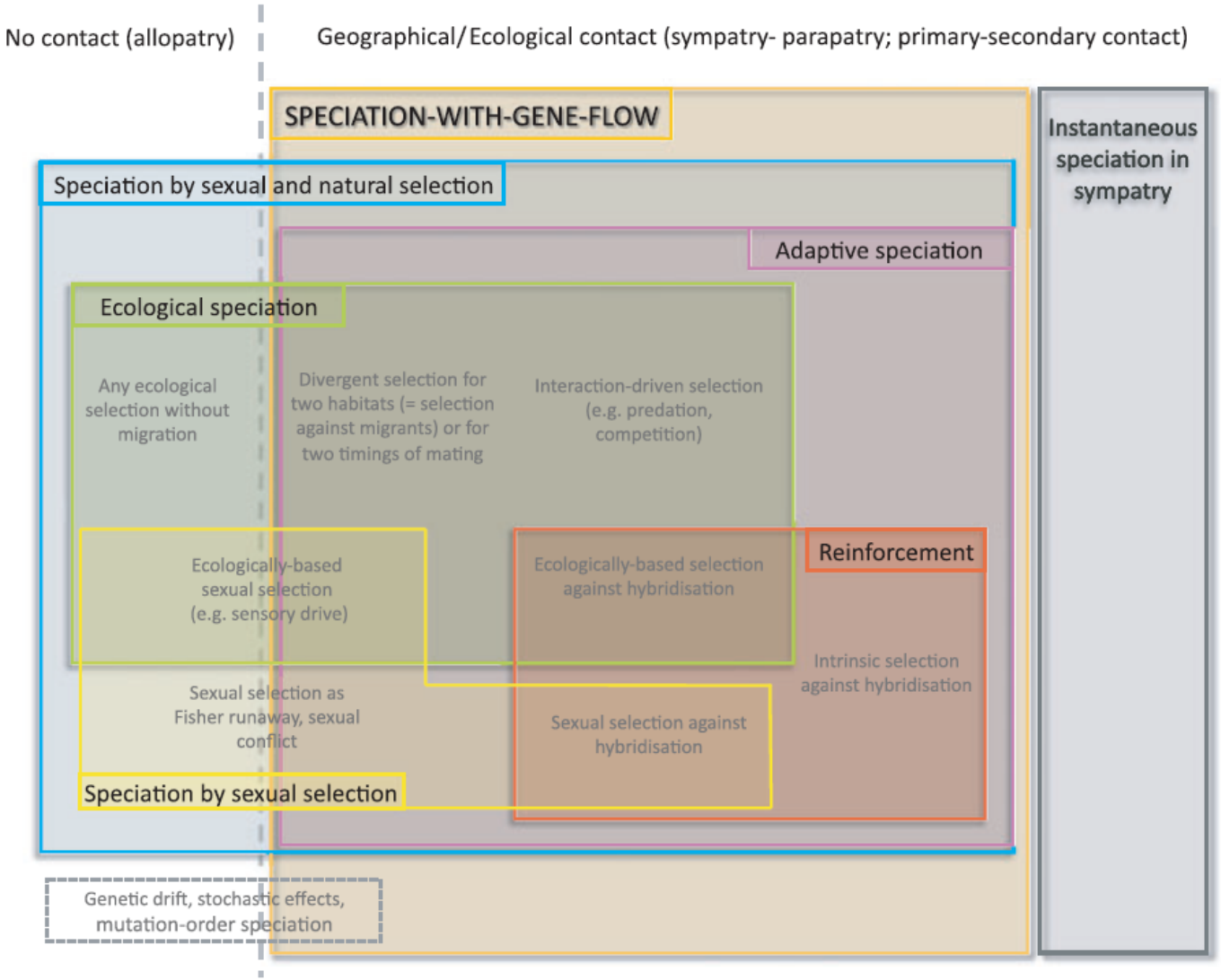
## Alopatrická

Vznik geografické bariéry

Reprodukční bariéra vzniká bez přítomnosti genového toku a alopatrii



# Členění způsobů speciace

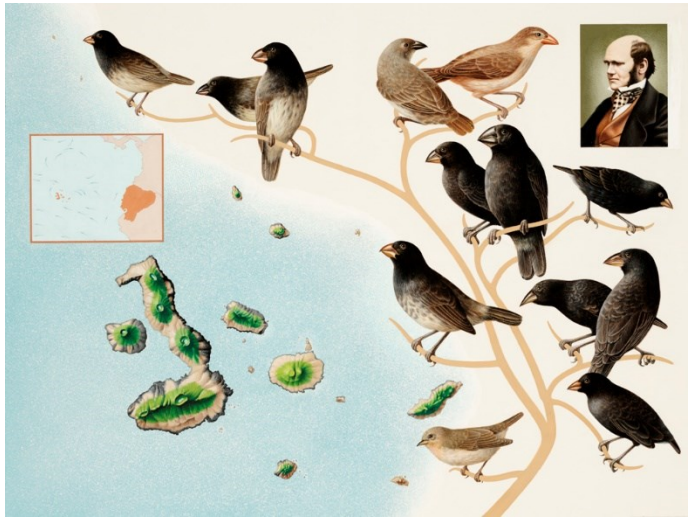



Smadja and Butlin. MolEcol. 2011

# Ekologická speciace

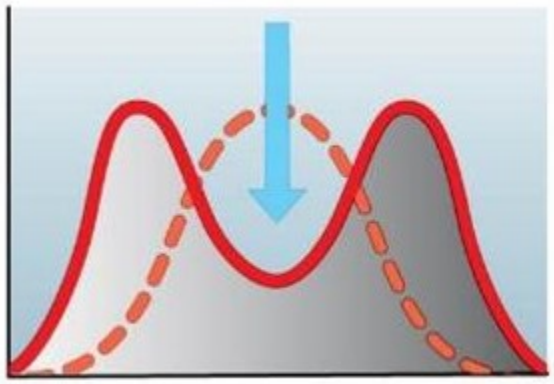
Limnetická a bentická forma koljlušky

Darwinovy pěnkavy



**Ekologická sympatrická speciace**

- Disruptivní selekce.
- Asortativní křížení mezi ekologicky podobnými jedinci.

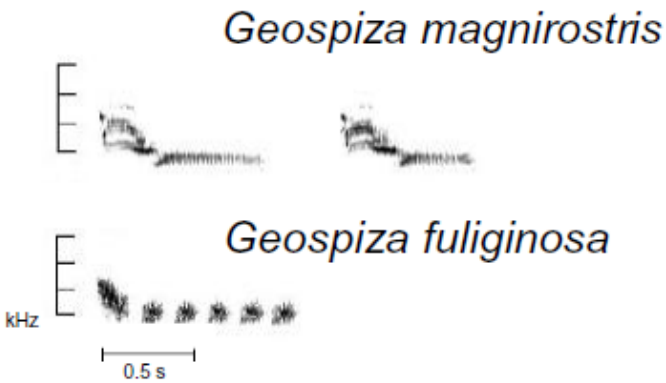


**Jak zajistit pozitivní asortativní páření mezi ekologicky podobnými jedinci?**

1. „**Magic traits**“. Znaky umožňující různé využívání zdrojů jsou zároveň znaky, podle kterých si samice vybírají. Pokud si vybírají stejné fenotypy, jaké mají sami, je zajištěno pozitivní asortativní páření.

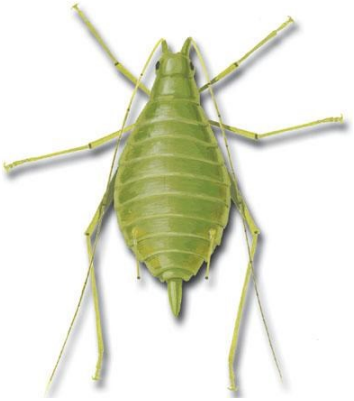
2. Geny podmiňující ekologicky významné znaky, samčí pohlavní znaky a samiččí preference jsou v genetické vazbě (leží na stejném chromosomu).

Velikost zobáku u Darwinových pěnkav



# Ekologická sympatrická speciace přeskokem na nového hostitele

**vrtule** (*Rhagoletis pomonella*)



**Kyjatka hrachová**
*(Acyrthosiphon pisum)*

hloh

jablka

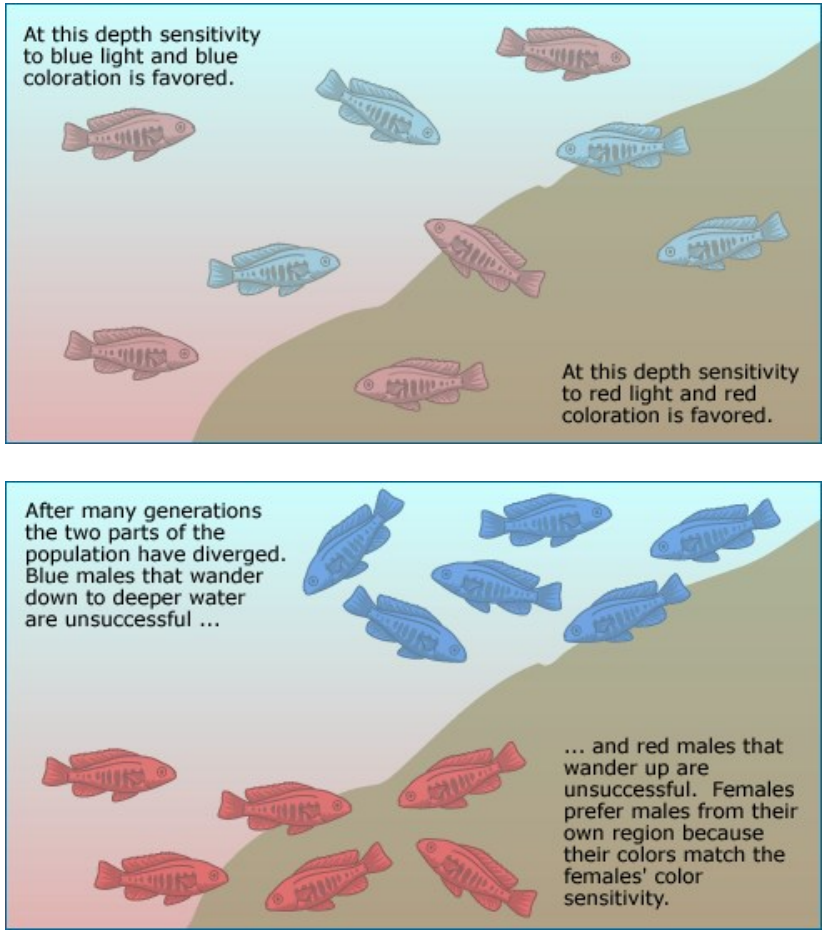
jetel luční

vojtěška

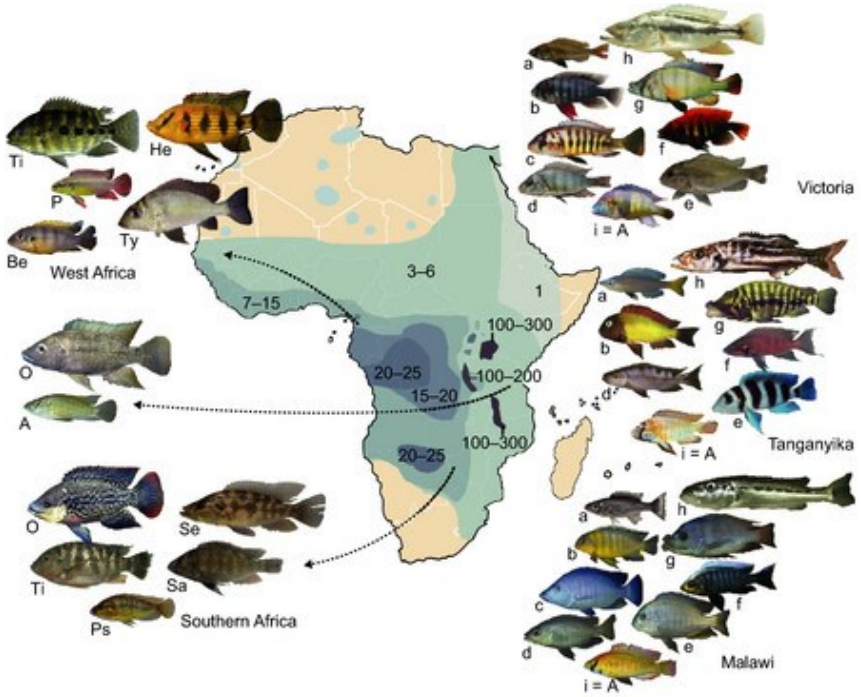
- Relativně častá u hmyzu a parazitů
- K páření a kladení vajíček dochází na hostitelské rostlině, na které jedinci sami vyrostli. Zajistí pozitivní asortativní páření.

# Sympatrická speciace pomocí pohlavního výběru

- Současná změna v samičích preferencích a v samčích znacích.



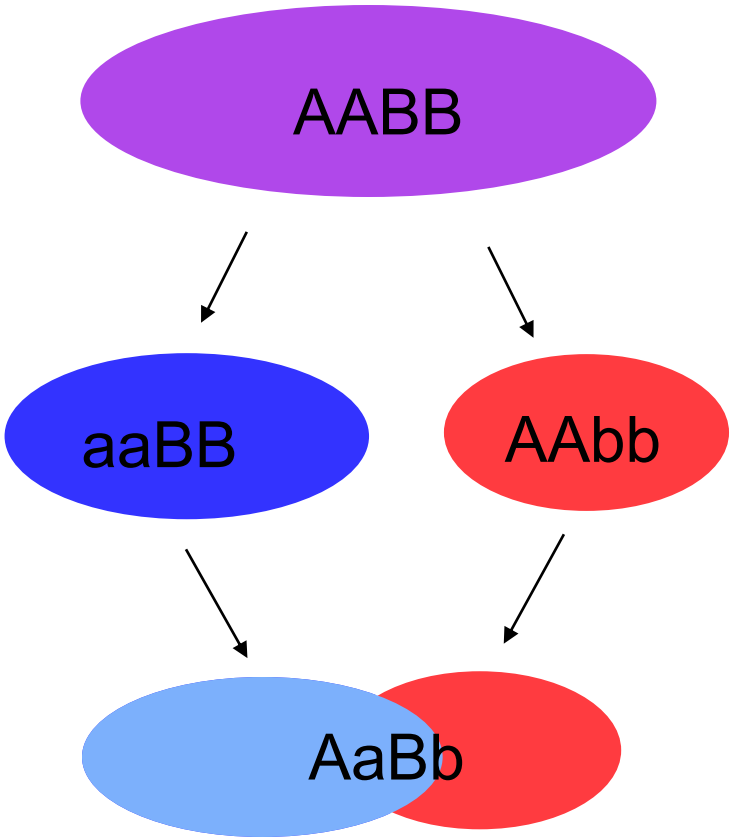

cichlidy




Seehausen et al. Nature. 2008

# (Neekologická) alopatrická speciace

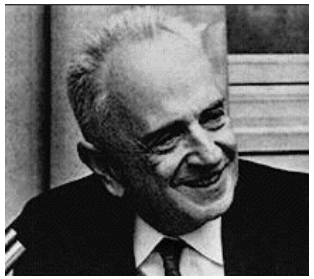
- Izolované populace se geneticky rozrůzňují vlivem driftu či selekce.
- Po opětovném kontaktu se jedinci z odlišných populací už spolu nedokáží plodně křížit.
- Častá sterilita či neživotaschopnost hybridů.
- Může být důsledkem rozdílného karyotypu dvou druhů (**chromosomální speciace**).



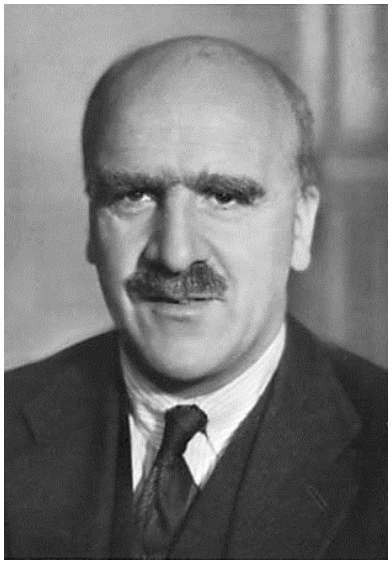

**„a“ a „b“ jsou nekompatibilní. Nebyly spolu v evoluci testovány.**

## Dobzhansky-Muller model

Popisuje mechanismus vzniku vnitřní postzygotické reprodukční bariéry.



# „Dvě pravidla speciace“



Týkají se vnitřní postzygotické reprodukční bariéry (hybridní sterilita, neživotaschopnost)

## Haldaneovo pravidlo

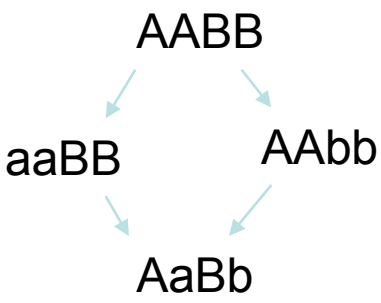
- Pokud je v mezidruhovém křížení jedno pohlaví sterilní či neživotaschopné, pak je to pohlaví heterogametické (XY, ZW).

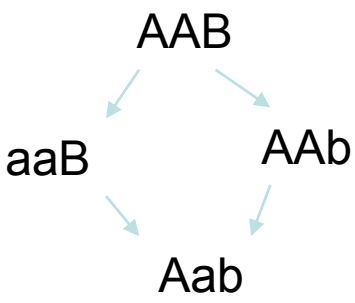
## Velký vliv chromosomů X a Z ve speciaci (large X/Z effect)

- Chromosomy X a Z mají při vzniku reprodukční izolace větší vliv ve srovnání s autosomy.

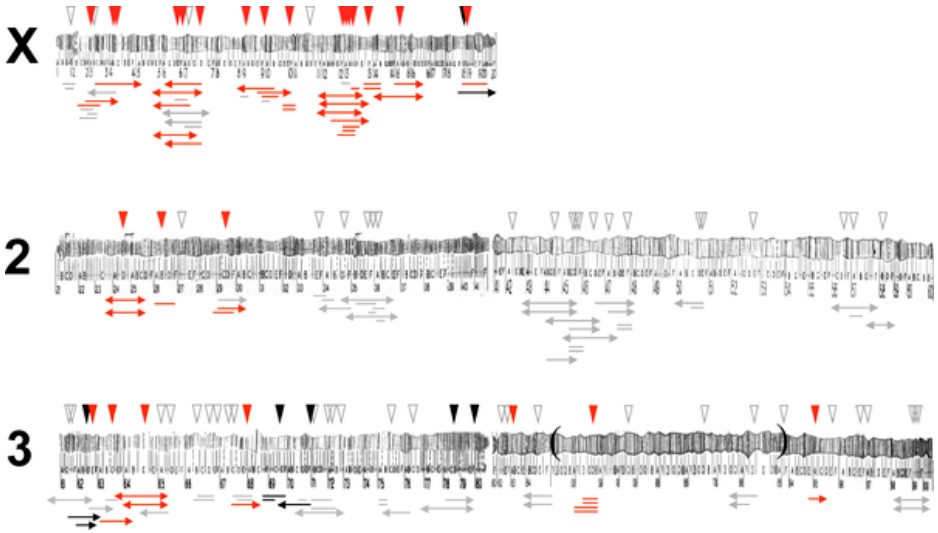
# Vysvětlení Haldaneova pravidla a velkého vlivu chromosomu X/Z

**Teorie dominance**




Introgrese částí genomu z *D. mauritiana* do *D. sechellia*




samčí sterilita

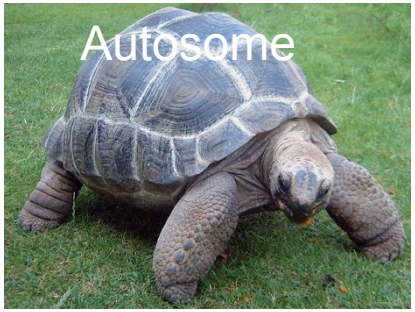
neživotaschopnost

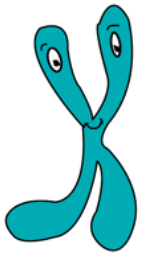
Masly and Presgraves, 2007

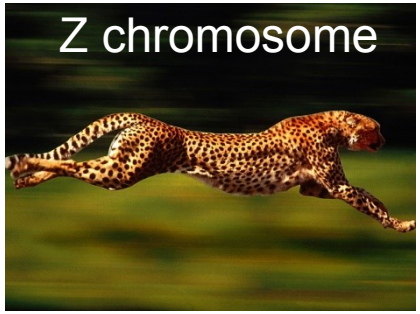
# Vysvětlení velkého vlivu chromosomu X/Z na vznik reprodukční izolace

**Rychlejší evoluce pohlavních chromosomů X/Z (faster X/Z evolution)**

- Rychlejší fixace recesivních mutací
- Silnější drift






**Meiotický tah**

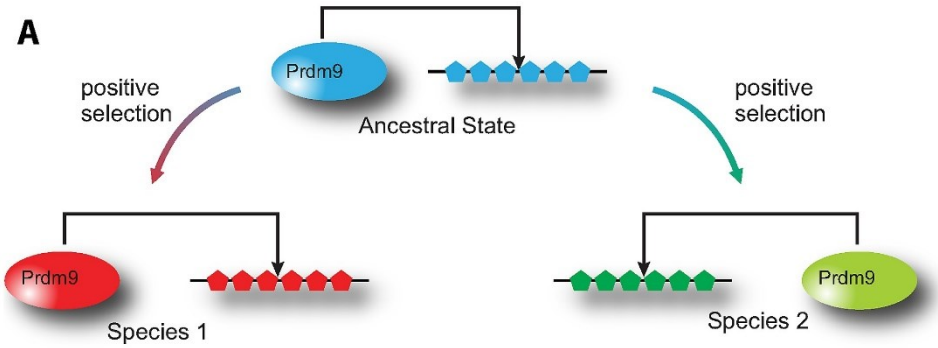
- Rychlá evoluce „distorterů“ na pohlavních chromosomech a jejich „supresorů“.
- U hybridů – drive či sterilita.
- Doloženo u Drozofily (*Too much yin*, *Overdrive*)

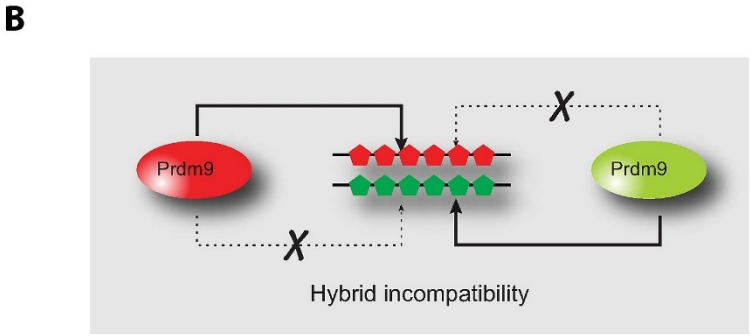
**Porucha meiotické inaktivace pohlavních chromosomů**

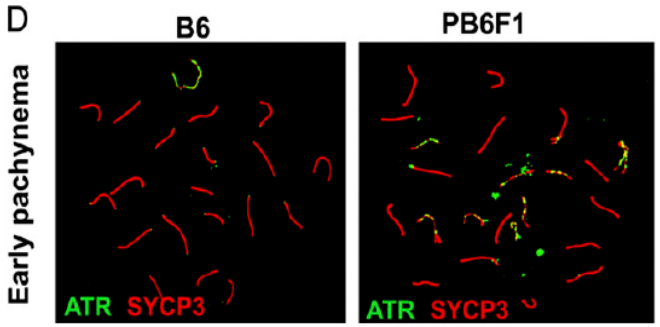
- Doloženo u myši

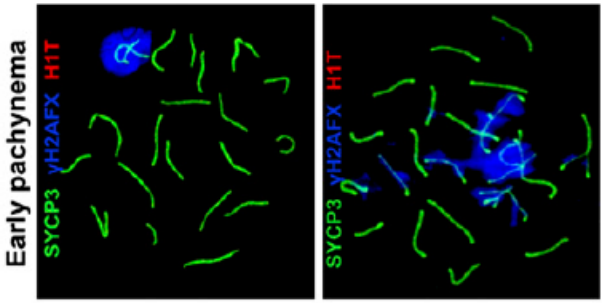
# Prdm9: gen hybridní sterility u savců

- Prdm9: váže se na DNA a určuje pozici rekombinačních hot-spots.
- Velmi rychlá evoluce.
- U F1 hybridů, problém v meióze. Asynapse homologních chromosomů v pachytene a porucha meiotické inaktivace pohlavních chromosomů.



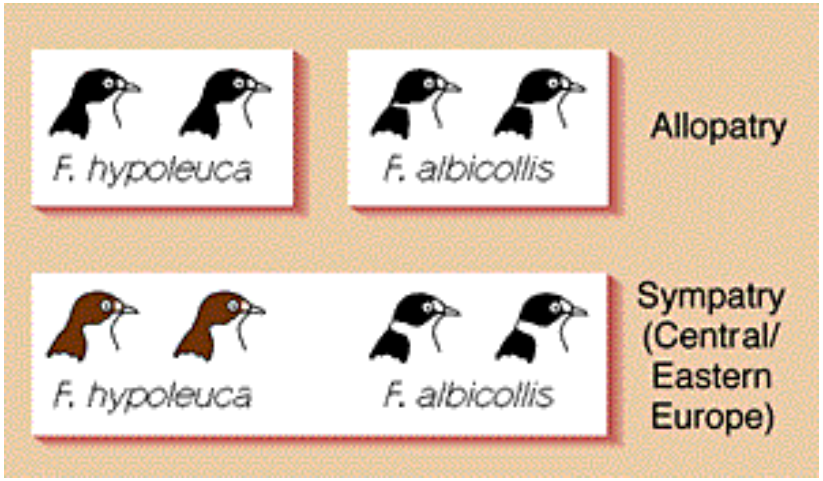



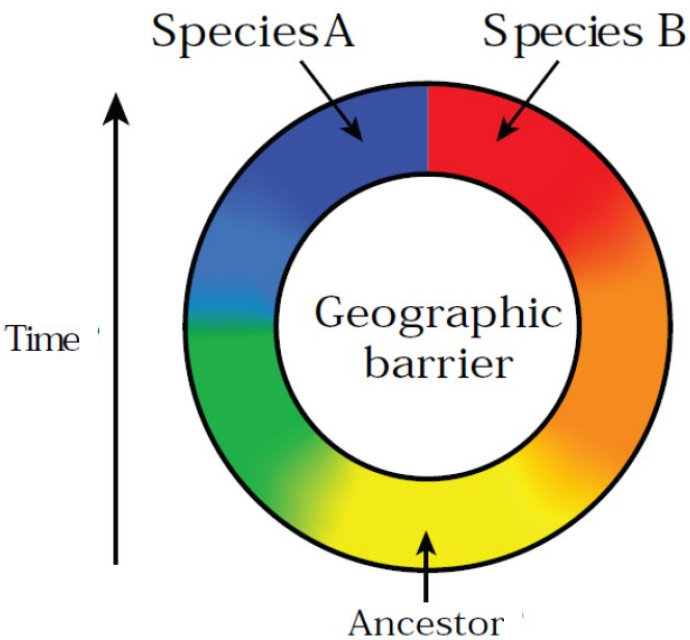

*Bhattacharyya et al. (2013) PNAS*

# Reinforcement
# (aneb jak dokončit alopatrickou speciaci)

- Posílení prezygotické reprodukční izolace mezi druhy po sekundárním kontaktu, aby se zamezilo vzniku sterilních, neživotaschopných či špatně adaptovaných hybridů.
- Dokončení alopatrické speciace v sympatrii/parapatrii za přítomnosti genového toku.



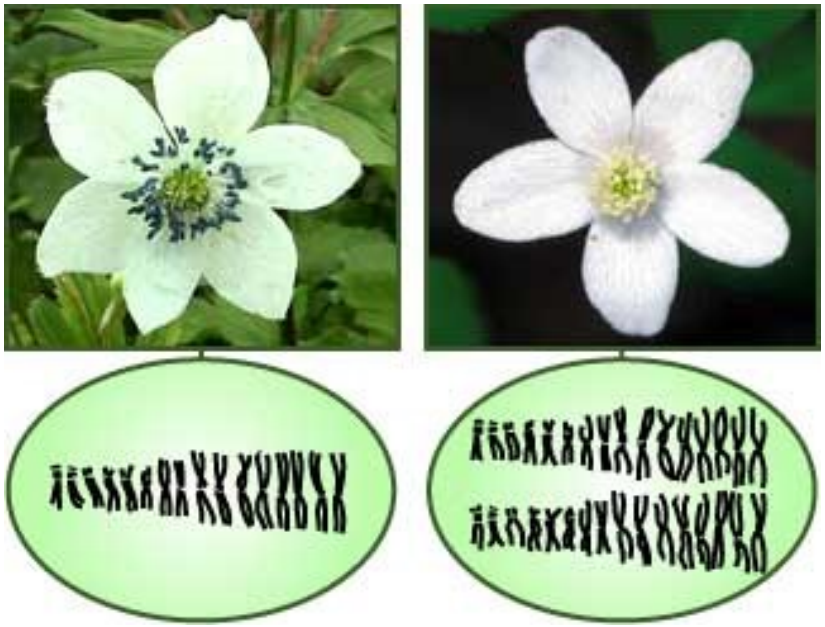
# Kruhové druhy (Ring species)




Budníček zelený

- Ve skutečnosti nelze vyloučit, že během expanze byl areál v minulosti přerušen a šlo tudíž o alopatrickou speciaci.

# Okamžitá sympatrická speciace změnou ploidie

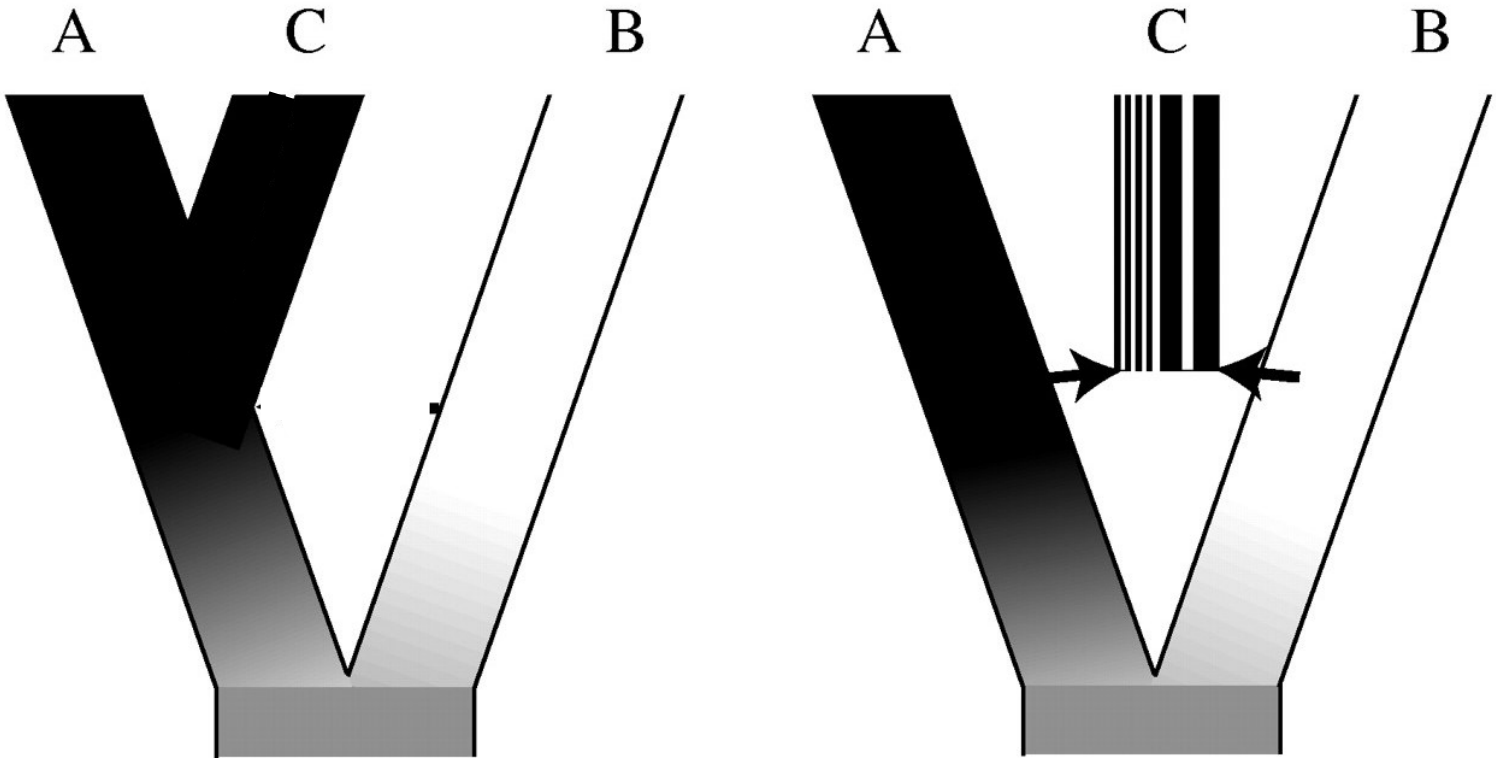


2n 4n

- Častá u rostlin.
- Duplikace genomu vytvoří okamžitou reprodukční izolaci. Hybridní jedinci (3n) problém s meiózou. Sterilita.

# Speciace hybridizací

Nový druh vzniká hybridizací mezi dvěma rodičovskými druhy.

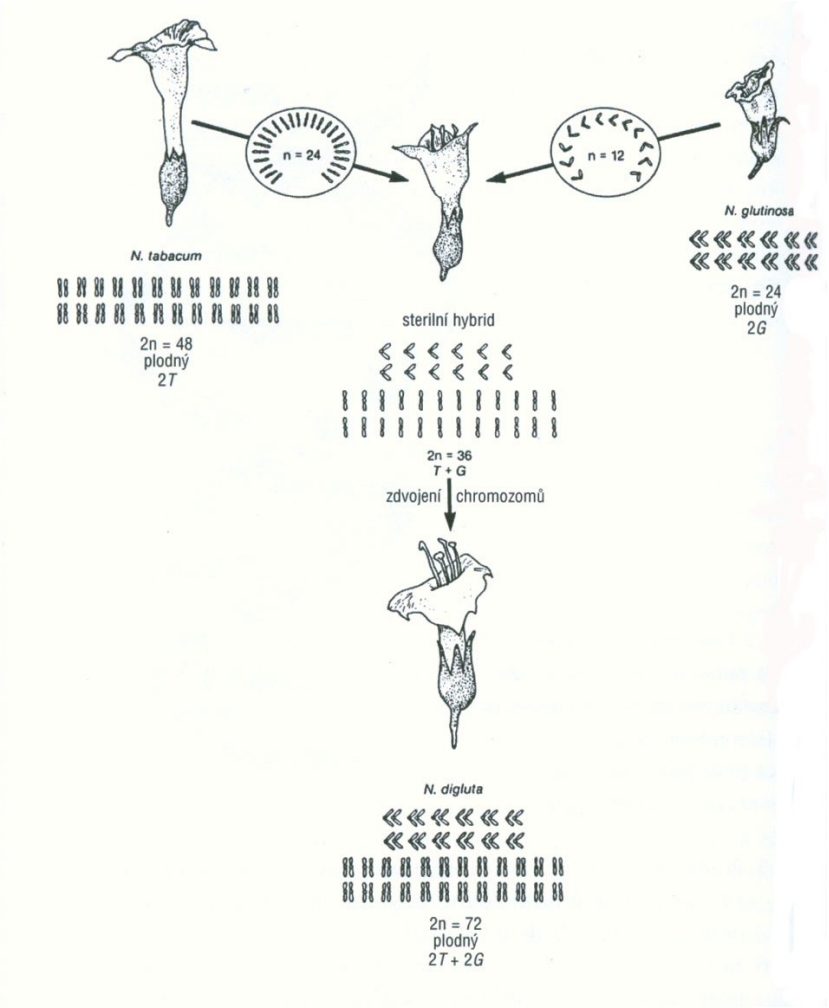


# Polyploidní hybridní speciace

- Provázena duplikací genomu hybridního druhu.
- Duplikace genomu

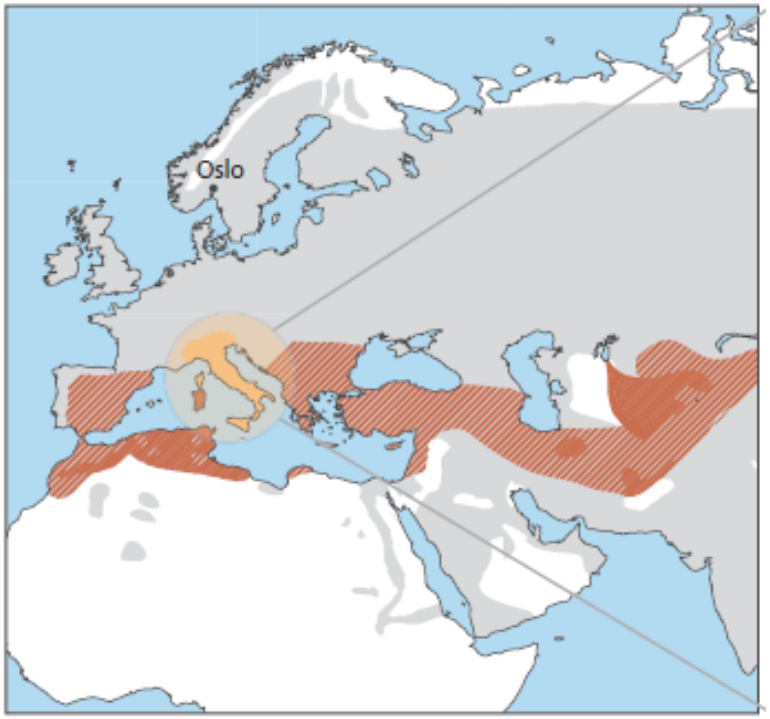
  (1) odstraní případné poruchy v meióze u hybridů, pokud se rodičovské druhy liší ploidií.

  (2) vytvoří reprodukční bariéru mezi hybridy a rodičovskými druhy.
- Častá u rostlin. ~ 15% krytosemenných roslin vzniklo polyploidní hybridní speciací.



# Homoploidní hybridní speciace

- Nedochází ke změnám ploidie.
- Reprodukční izolace mezi hybridním druhem a rodičovskými druhy se může vytvořit pokud se hybridi geograficky oddělí od populace rodičovských druhů anebo ekologicky odliší.




Příklad: vrabec italský

# Hybridogeneze

- Skokan zelený je F1 hybrid. Při gametogenezi F1 hybrida zničen genom jednoho z rodičů. Křížením s rodičovským druhem, jehož genom byl zničen, vzniká opět F1 hybrid.

skokan skřehotavý

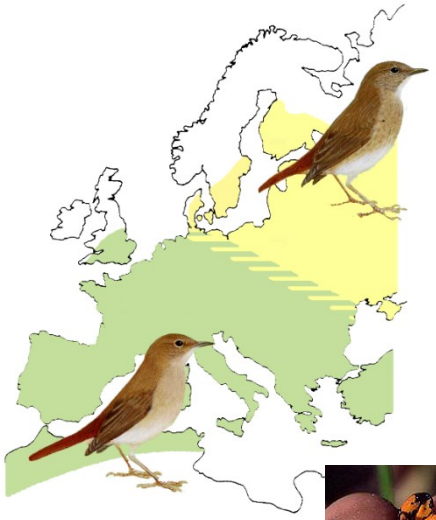
×

skokan zelený

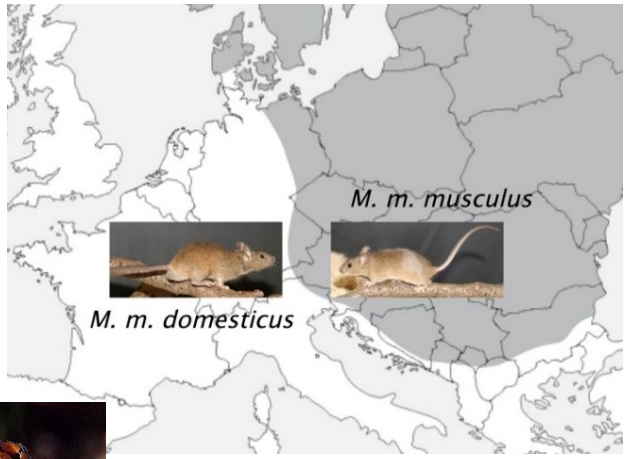
skokan krátkonohý

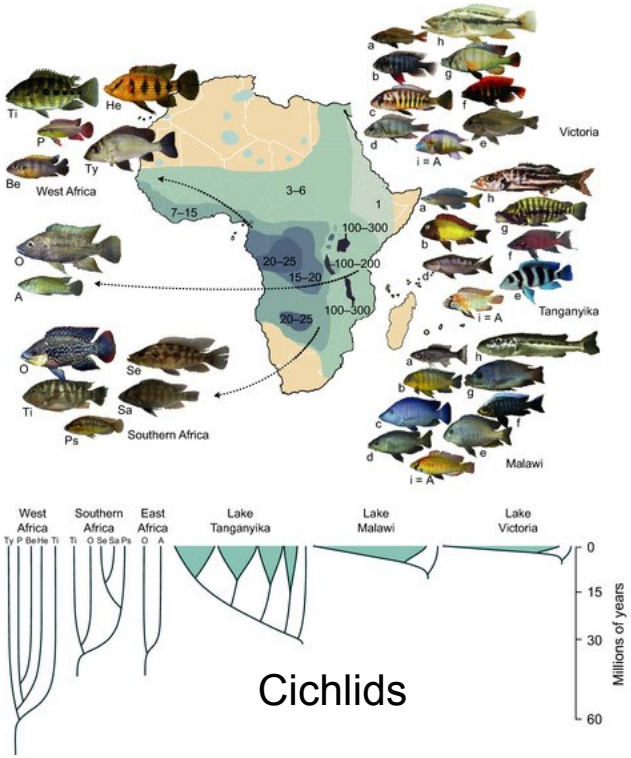
# Mezidruhová hybridizace a introgrese

*Luscinia megarhynchos*
*Luscinia luscinia*



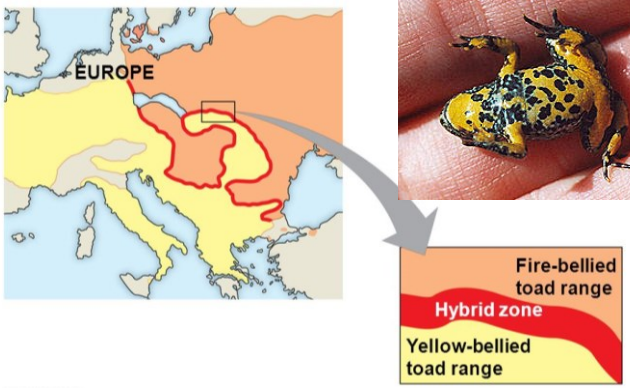
*Mus musculus domesticus*
*Mus musculus musculus*



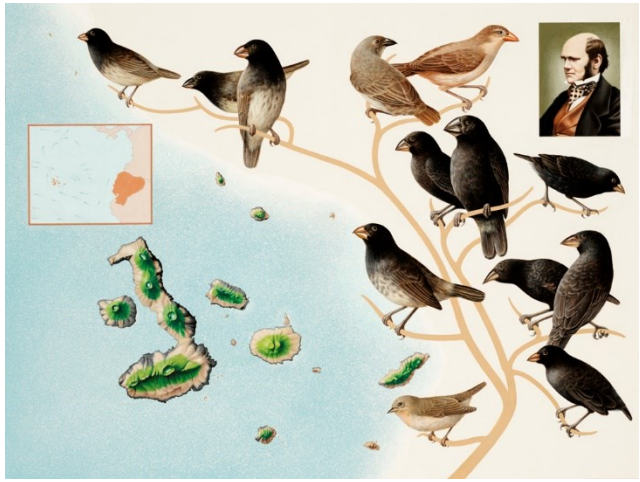




Cichlids

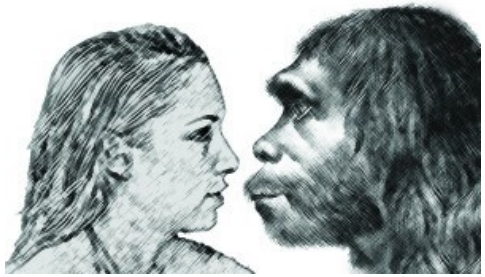
*Bombina bombina*
*Bombina variegata*




Darwin Finches

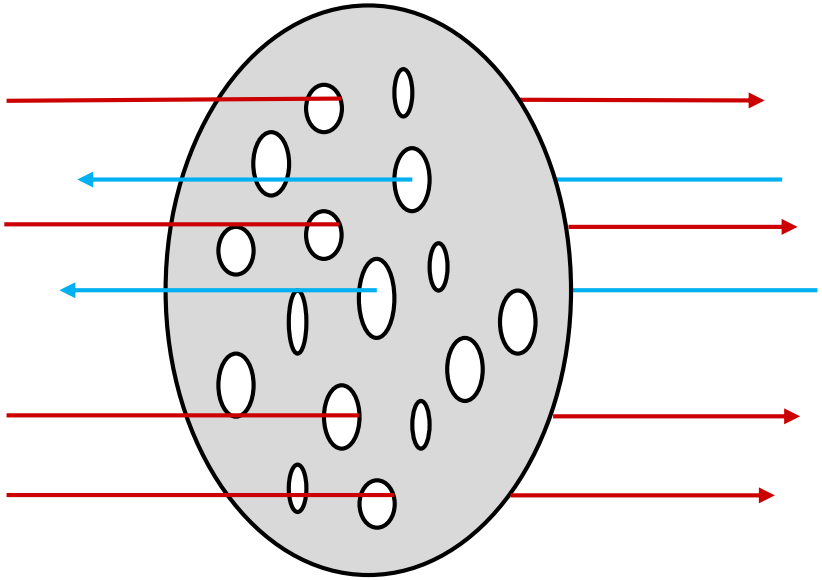


*Homo sapiens*
*Homo neanderthalensis*



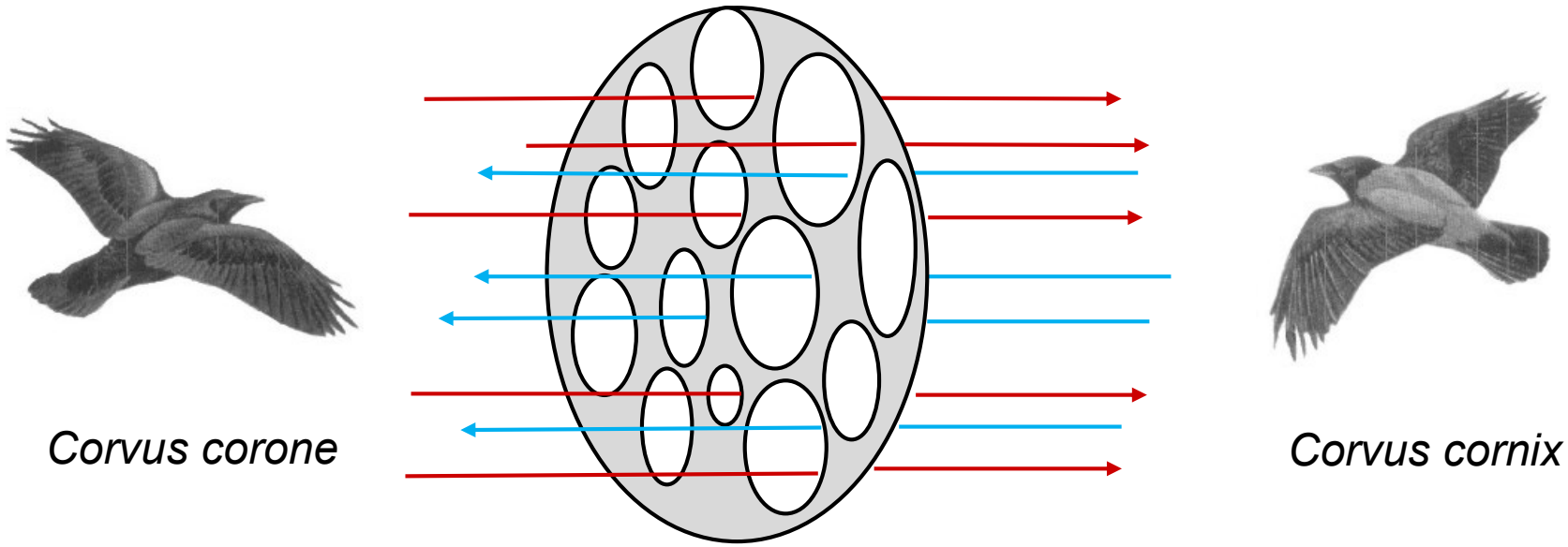
# Selektivně propustná reprodukční bariéra

*M. m. domesticus*



*M. m. musculus*

# Selektivně propustná reprodukční bariéra



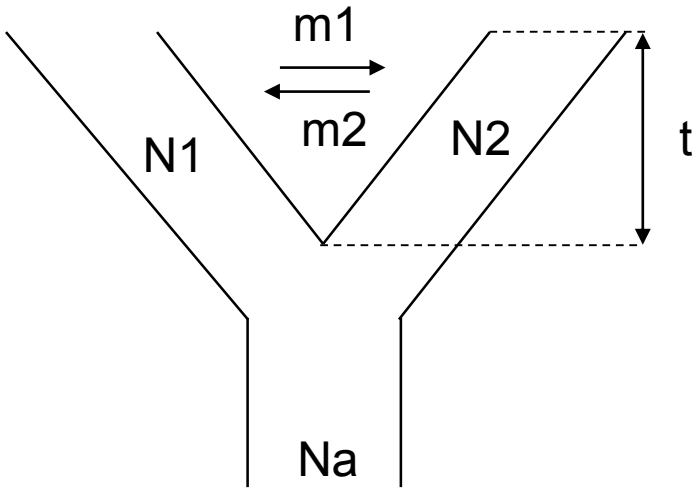

## Genový koncept druhu (Chung-I Wu, 2001)

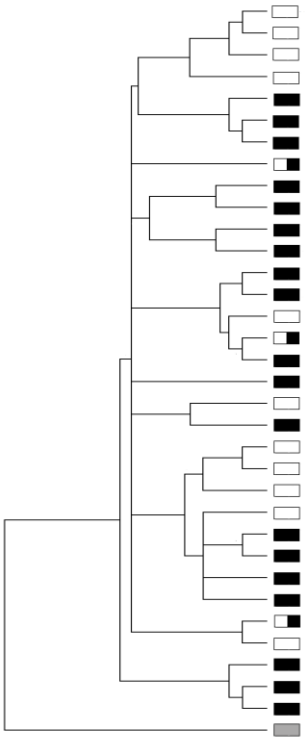
- Reprodukční bariéra se nemusí týkat celého genomu, ale může být udržována celkem malým počtem genů.
- Druh jako koadaptovaný komplex genů.

# Jak měřit míru genového toku mezi druhy?

## Studium genealogií

### Koalescenční model izolace s migrací (IM)



- Dokáže odlišit, zda sdílený polymorfismus důsledkem ancestrálního polymorfismu (nekompletní sortování linií) anebo genového toku.

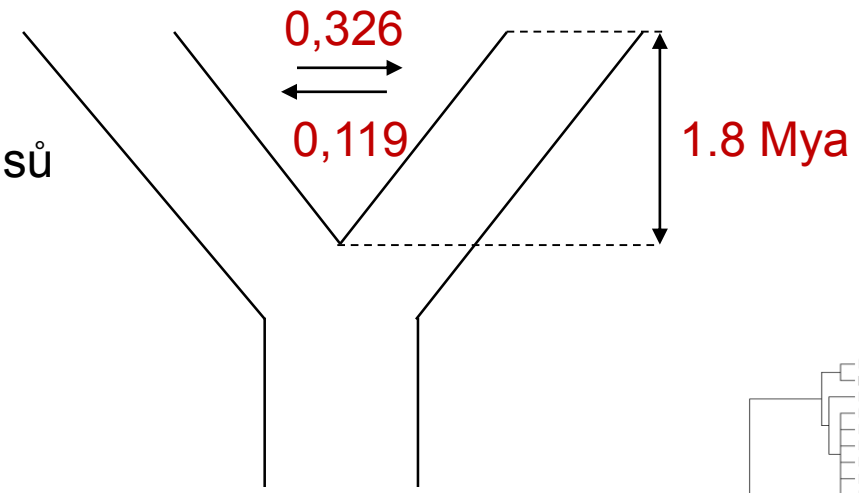
# Isolation with migration (IM) model

Slavík obecný

Slavík tmavý

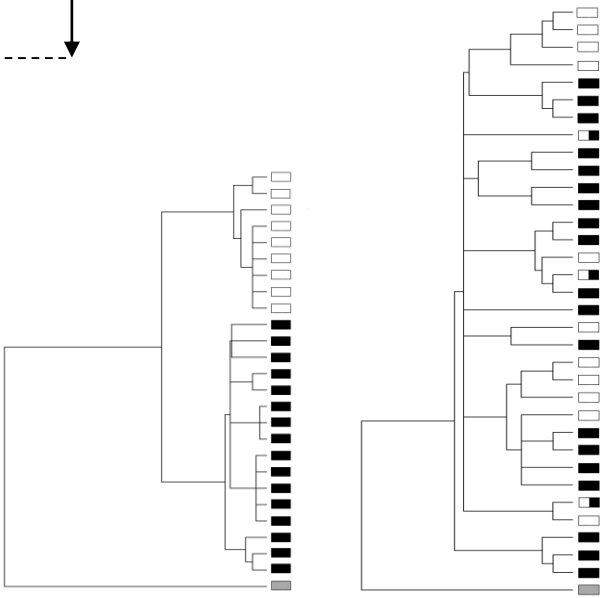
$N_1$ = 450 000

$N_2$ = 850 000




- 12 intronových lokusů

**Large Z-effect**

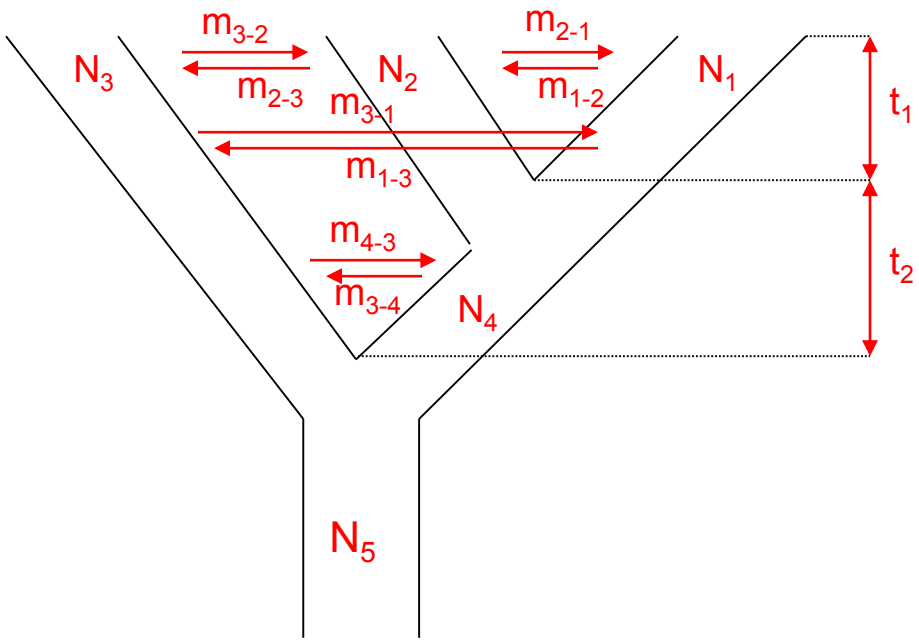


Z-vázaný lokus

autozomální lokus

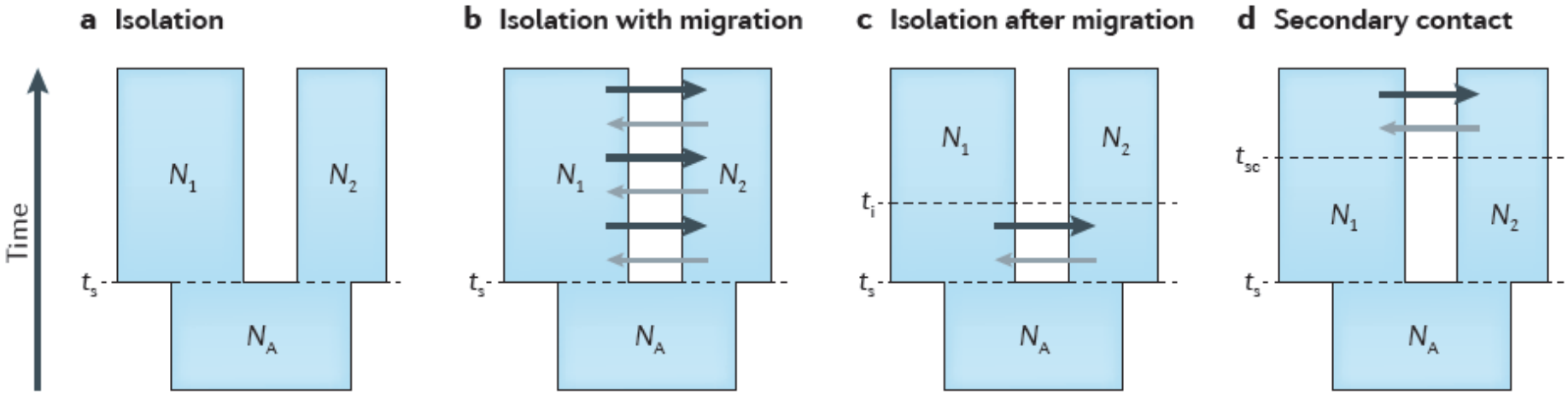
Storchová *et al.* 2010.

# Koalescenční model Isolation with migration (IM) pro více populací (až 10)

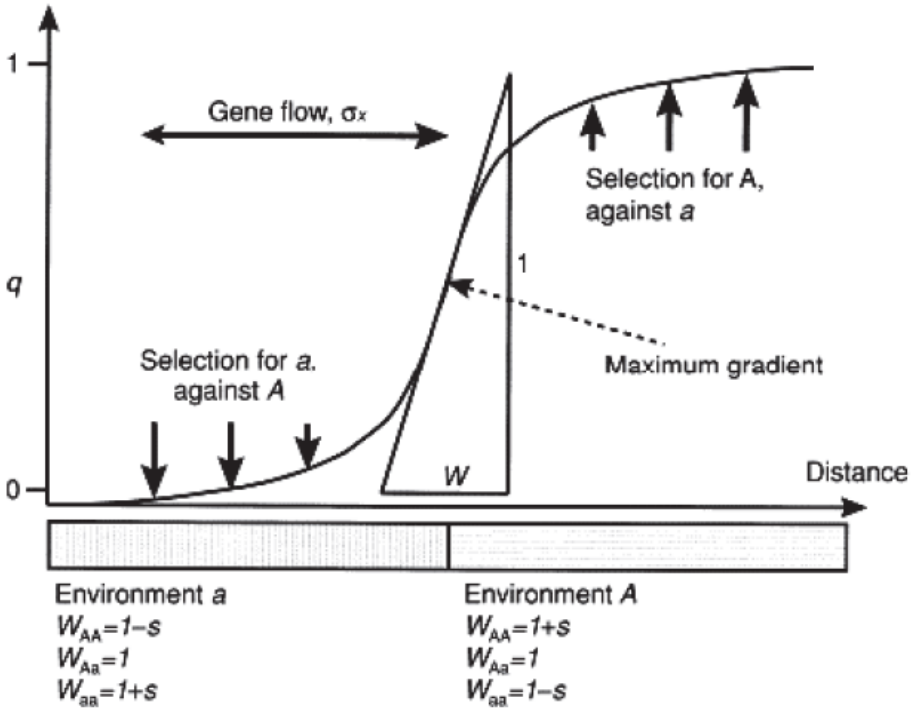


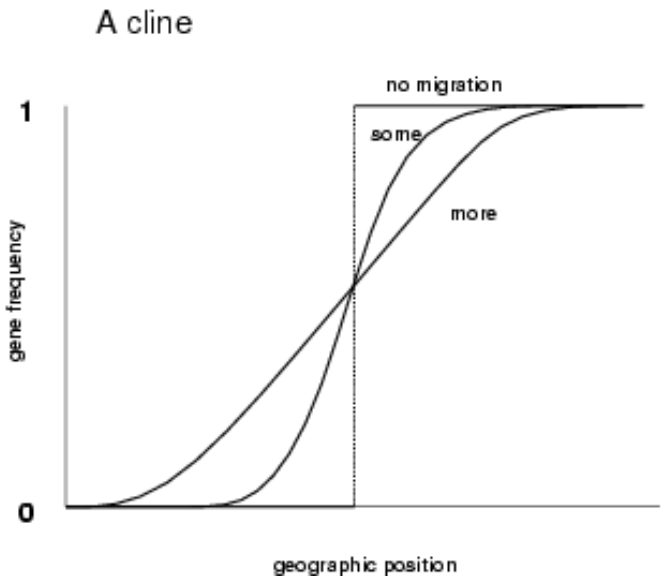

Hey J (2010). *Mol.Biol.Evol.*

# Approximate Bayesian Computation (ABC)



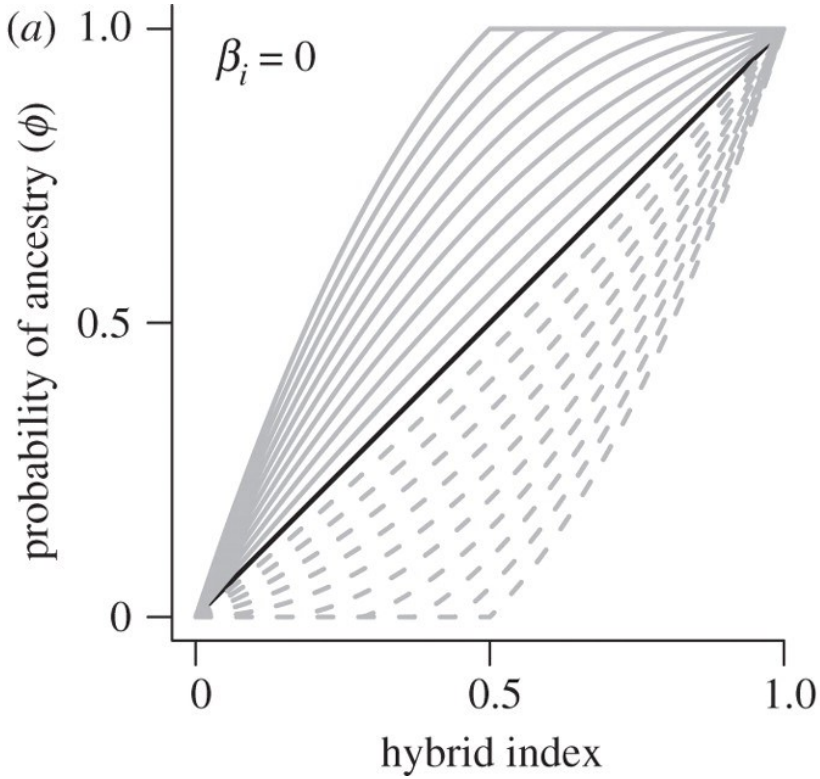
# Analýza hybridních zón: geografické klíny

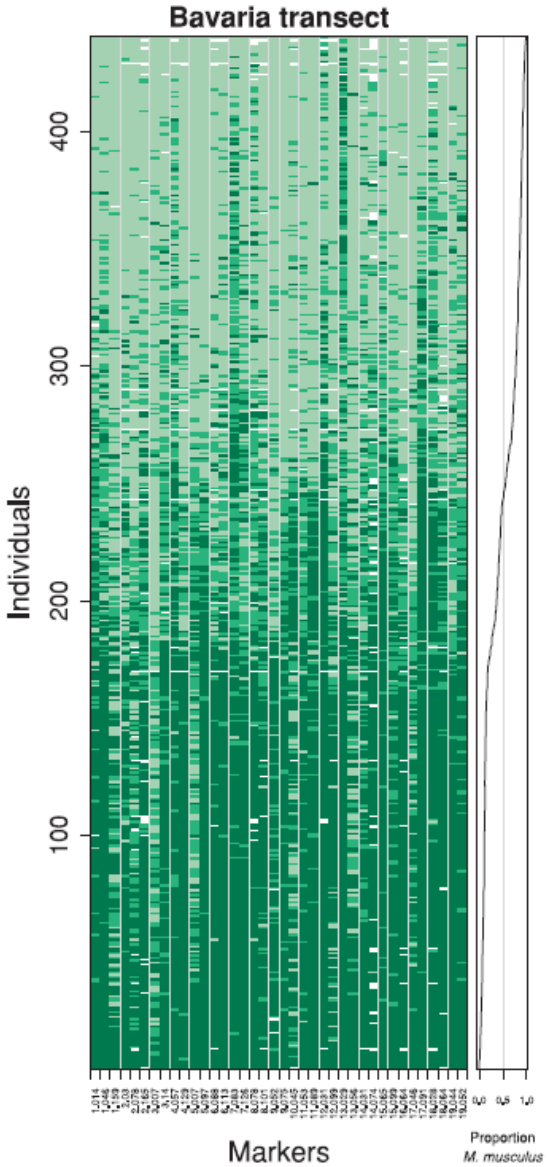




# Analýza hybridních zón: genomické klíny

- Kvantifikují míru introgrese jednotlivých lokusů ve srovnání se gelogenomovým průměrem.

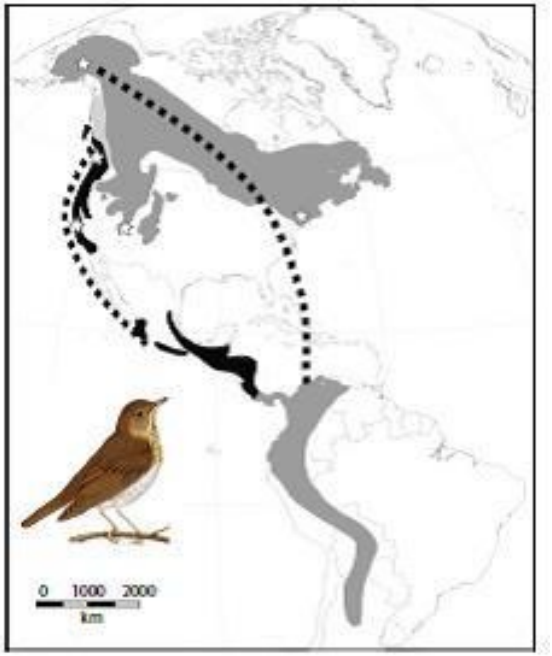


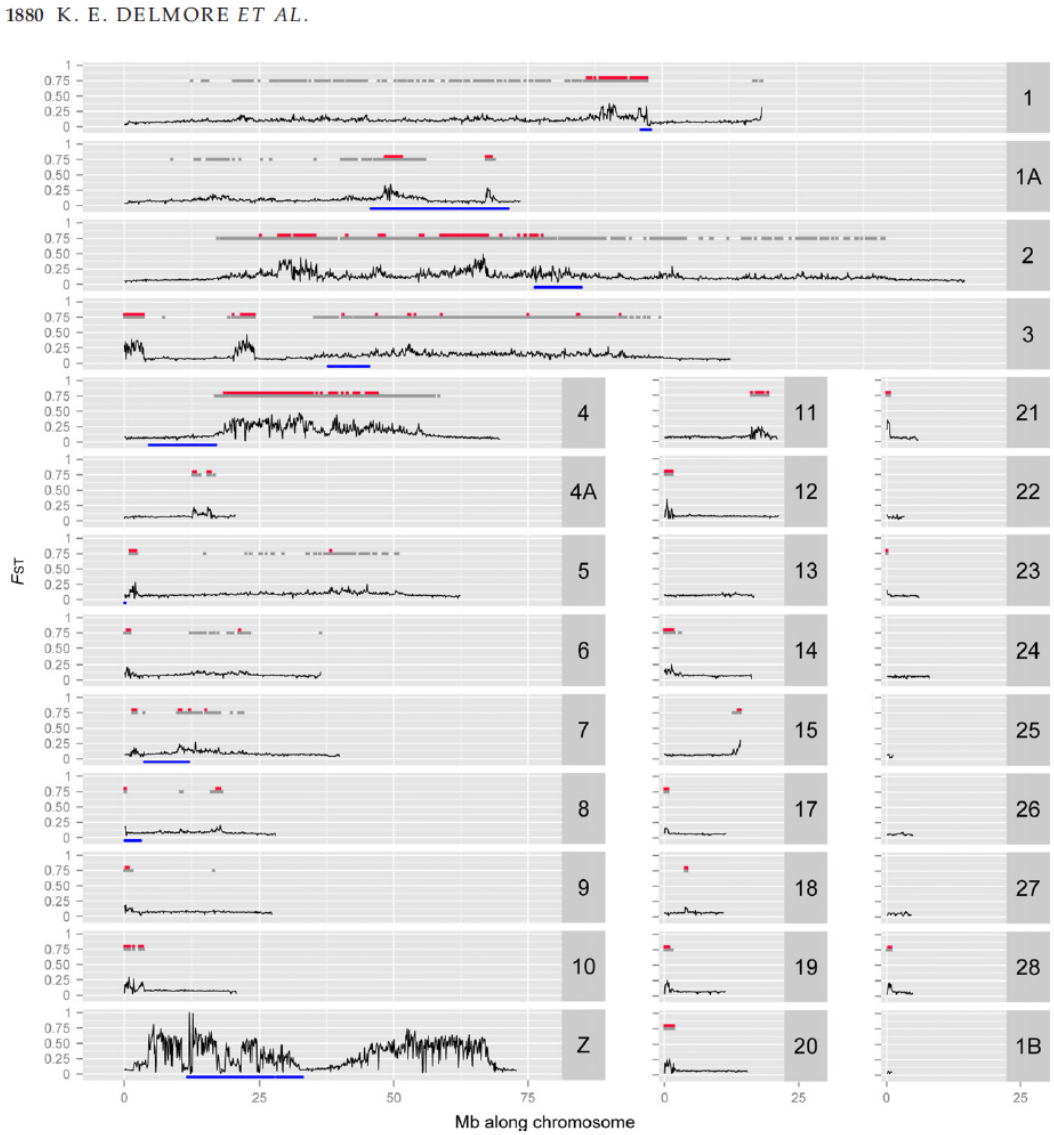



# Genomické ostrovy se zvýšenou diferenciací ($F_{ST}$)

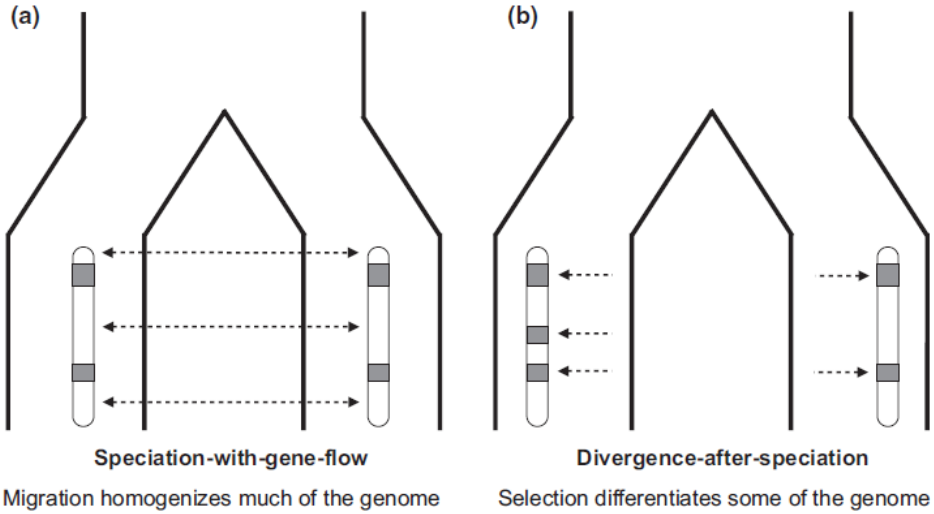
- Oblasti genomu s vysokou mírou mezidruhové diferenciace ($F_{ST}$).

Drozd malý



# Genomické ostrovy se zvýšenou diferenciací ($F_{ST}$)



$d_{XY}$ higher in islands

$D_{XY}$ lower in islands

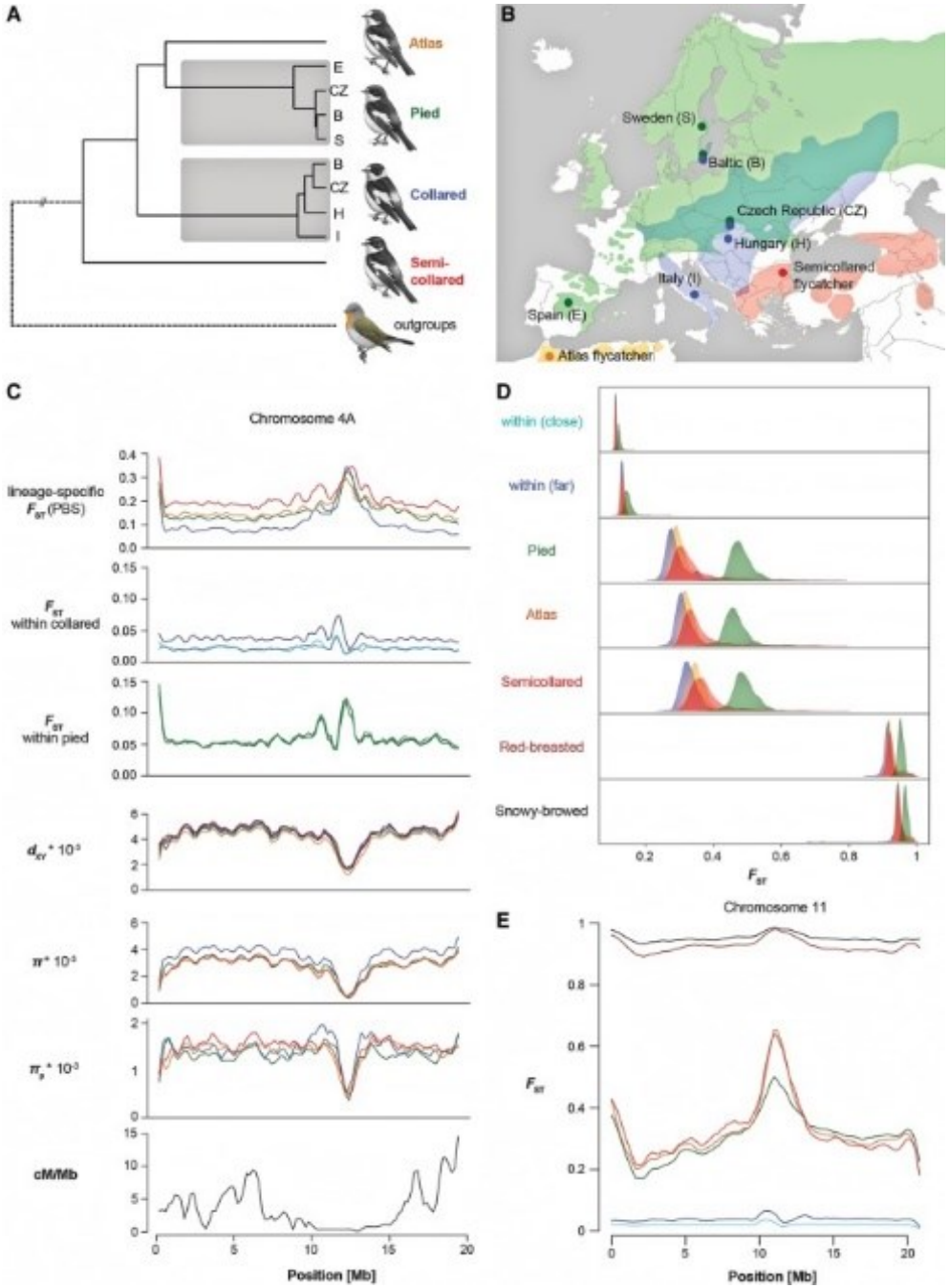
**$D_{XY}$, absolue divergence**

- the average number of pairwise differences between alleles sampled from two populations

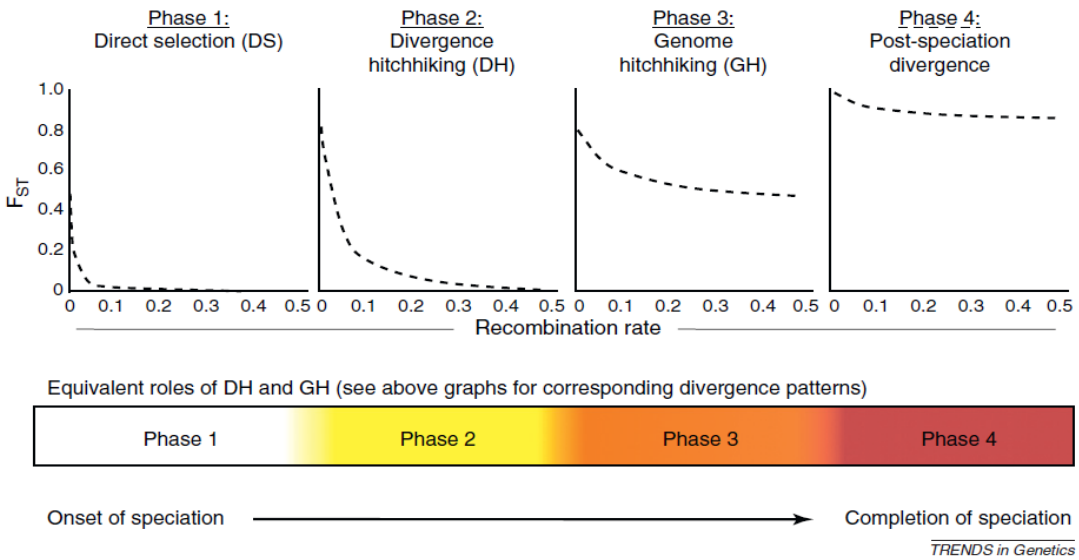
*Cruickshank and Hahn, 2014*

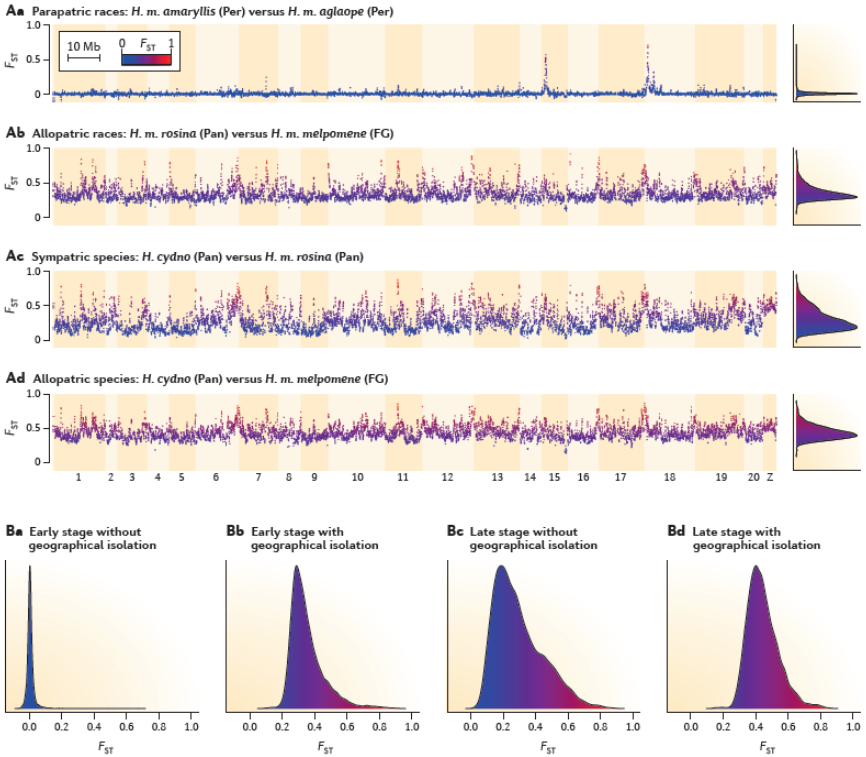
## Genomické ostrovy se zvýšenou diferenciací u lejsků

- Spíše důsledkem lokálních adaptací než sníženého genového toku.
- Leží často v oblastech genomu se sníženou rekombinací.
- V těchto oblastech silnější vliv pozitivní i negativní selekce (genetic hitchhiking).



Ostrovy diferenciace
se postupně rozšiřují.

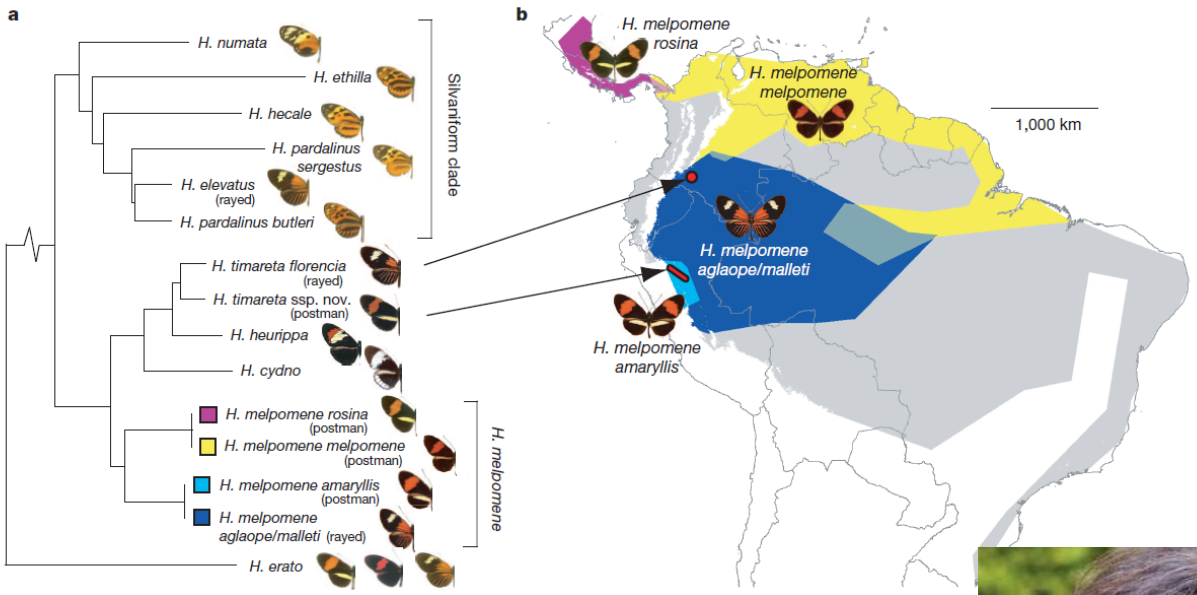



Feder and Nosil

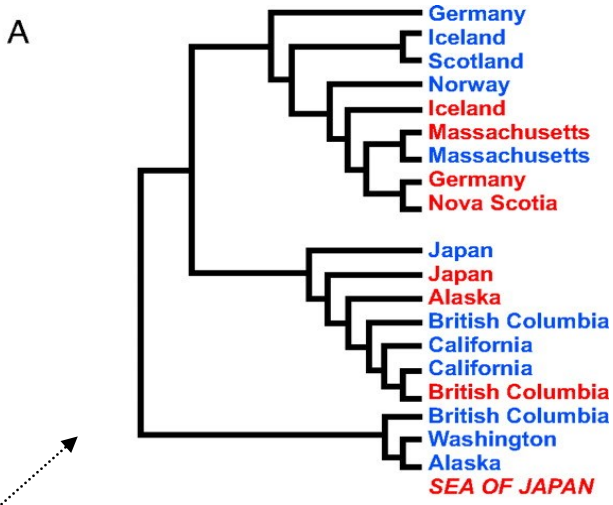
Genomová divergence u různě vzdálených
druhů motýlů rodu Heliconius

# Adaptivní introgrese

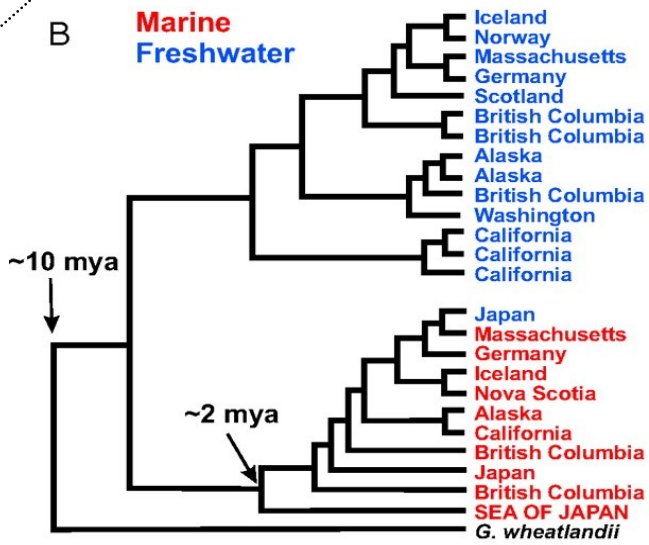


# Genová introgrese a paralelní evoluce

**koljuška tříostná, forma mořská (nahoře) a říční (dole)**




Fylogeneze založená na 25 jaderných genech ukazuje nezávislý vznik říčních forem.

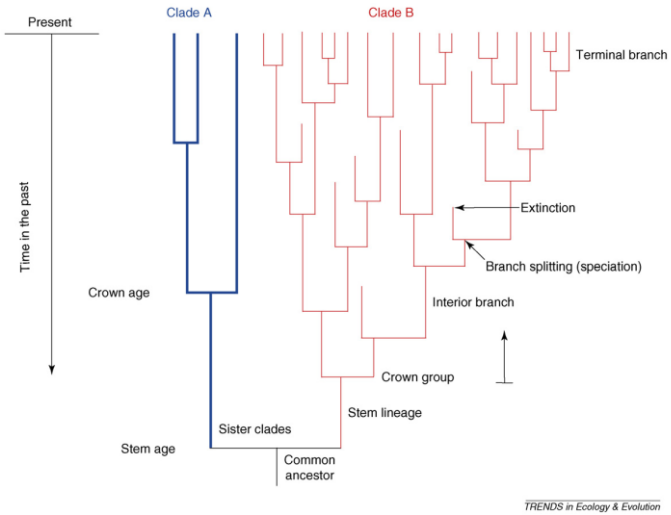



Fylogeneze založená na genu *Ectodisplasin* (*Eda*), který odpovídá za určité rozdíly mezi mořskou a říční formou. Ukazuje, že alely způsobující říční fenotyp jsou staré a do řek se musely dostat už při kolonizaci mořskou formou.

# Jak rychle druhy vznikají?

- Délka existence druhu v průměru cca 4 mil. let. Rozmezí je ale je velké.
- Některé druhy jsou si vzájemně geneticky bližší než dvě populace jednoho druhu.

Ve Viktoriině Jezeře v Africe vzniklo 400 endemických druhů cichlid během posledních 12 tis. let.




Berner and Salzburger, 2015

**Table 1. Conspicuous features in the genomes of adaptively-radiating clades**

| Adaptive radiation | Number of genomes | Reference genome | Genomic features | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | Gene duplications | Mobile elements | Regulatory changes | Accelerated coding evolution | Novel miRNAs | Structural changes (inversions) | Hybridization/ introgression/ILS[a] |
| *Anolis* lizards | 1 | [29] | n/r[b] | Yes[c] | Suggested | n/r | n/r | n/r | n/a[d] |
| East African cichlid fish | 5 (>100)[e] | [33] | Yes[f] | Yes[c,f] | Yes[g] | Yes[f] | Yes[c] | n/r | Yes[g] |
| Darwin's finches | 1 (>100)[e] | [31,32] | n/r | n/r | n/r | n/r | n/r | n/r | Yes[g] |
| *Heliconius* butterflies | 1 (>100)[e] | [34] | n/r | Yes[c] | Suggested | n/r | Yes[c] | n/r | Yes[g] |
| Stickleback fish | 1 (>100)[e] | [30] | n/r | n/r | Yes[g] | n/r | n/r | Yes[g] | Yes[g] |