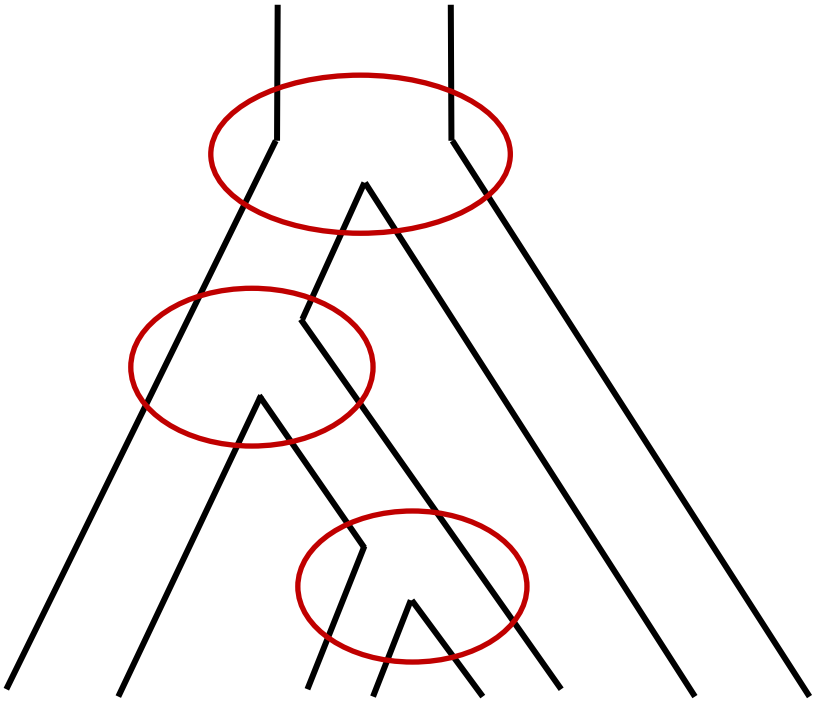
Speciace

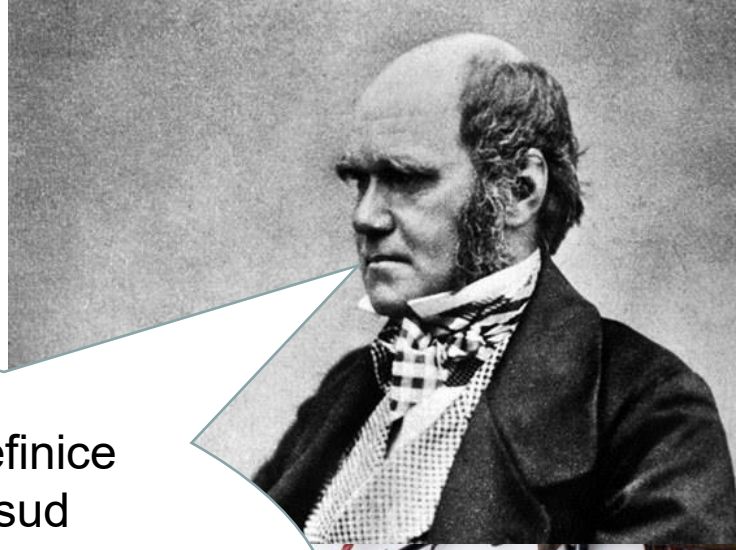
Proces vzniku nových druhů



Biologická diverzita je diskontinuální.

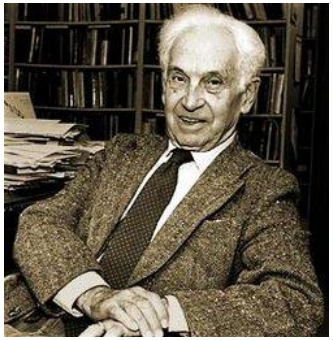
Druhy objektivně existují.

Jak je definovat?



“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*)

Co je to druh?

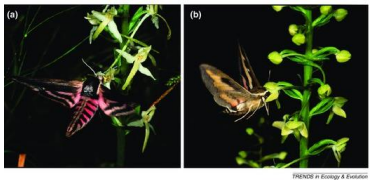


Biologická koncepce druhu (Ernst Mayr, 1942)

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

Reprodukční izolace

- prezygotická
  - prekopulční



  - postkopulační

- postzygotická
  - vnitřní (neplodnost a neživotaschopnost hybridů)

  - vnější

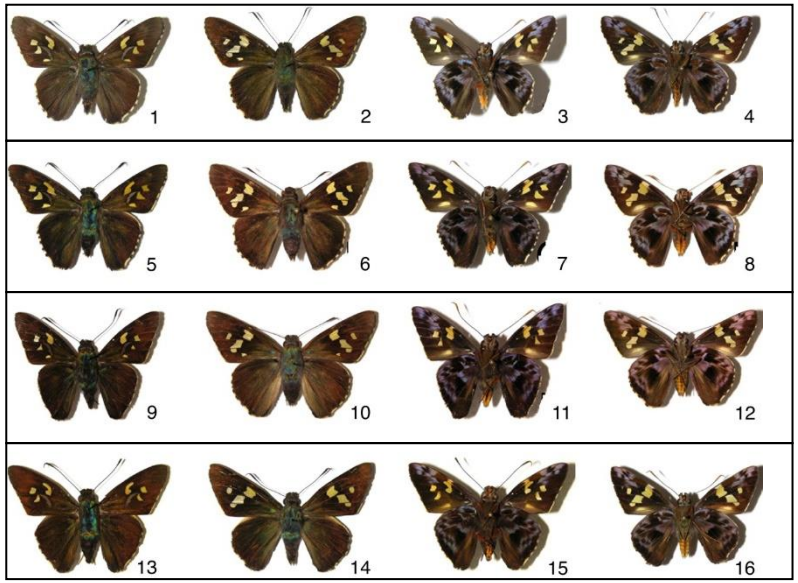
Morfologická koncepce druhu

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



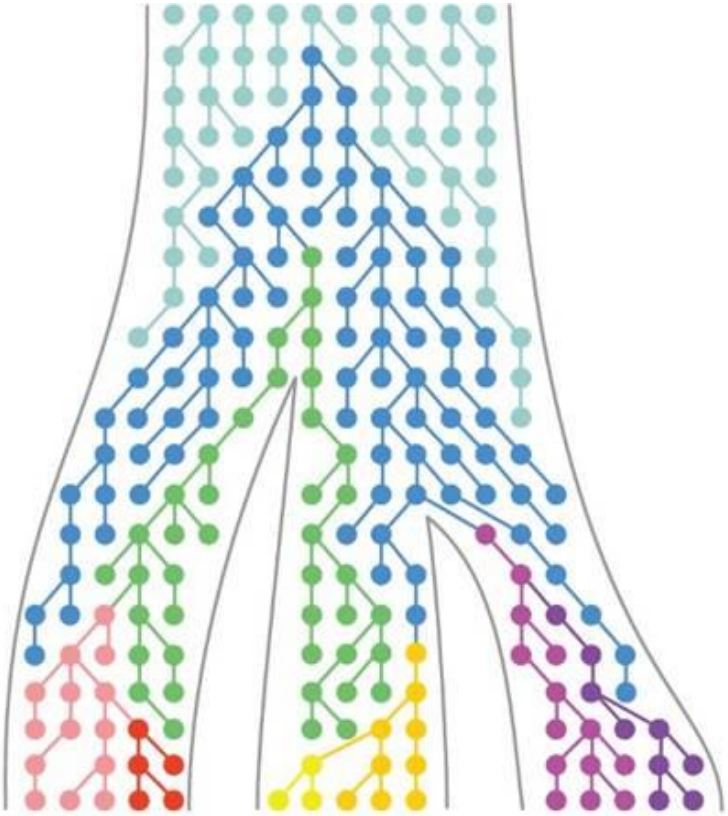
Čtyři kryptické druhy motýlů rodu *Perichares*

Polytypické druhy

Konipas luční, poddruhy

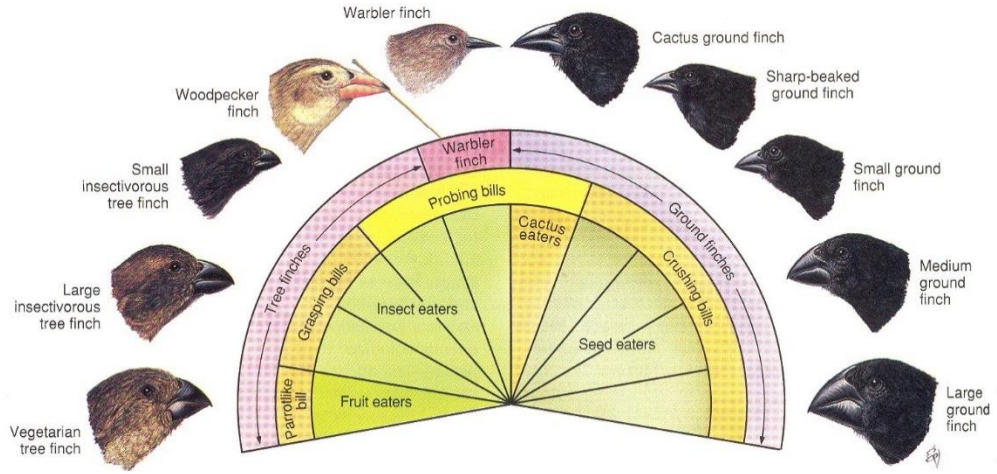
Genealogická/fylogenetická koncepce druhu

- Druh je skupina jedinců, kteří vykazují určité společné znaky, a mají svého unikátního společného předka a to i na úrovni genealogií.

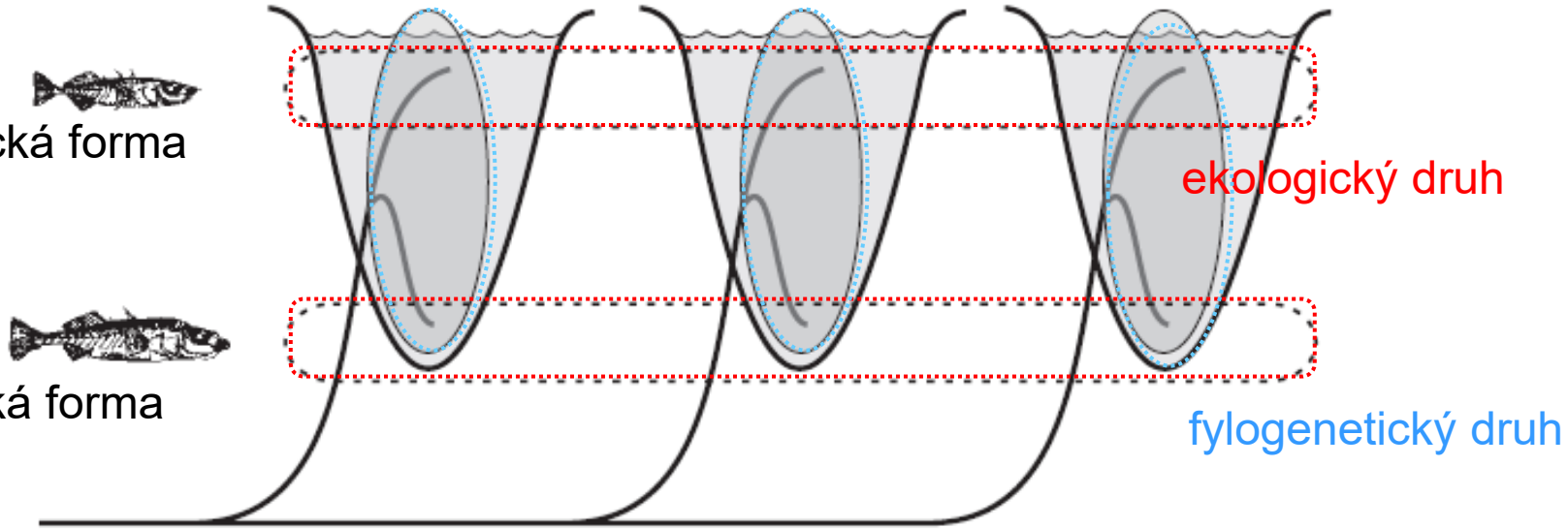


Ekologická koncepce druhu

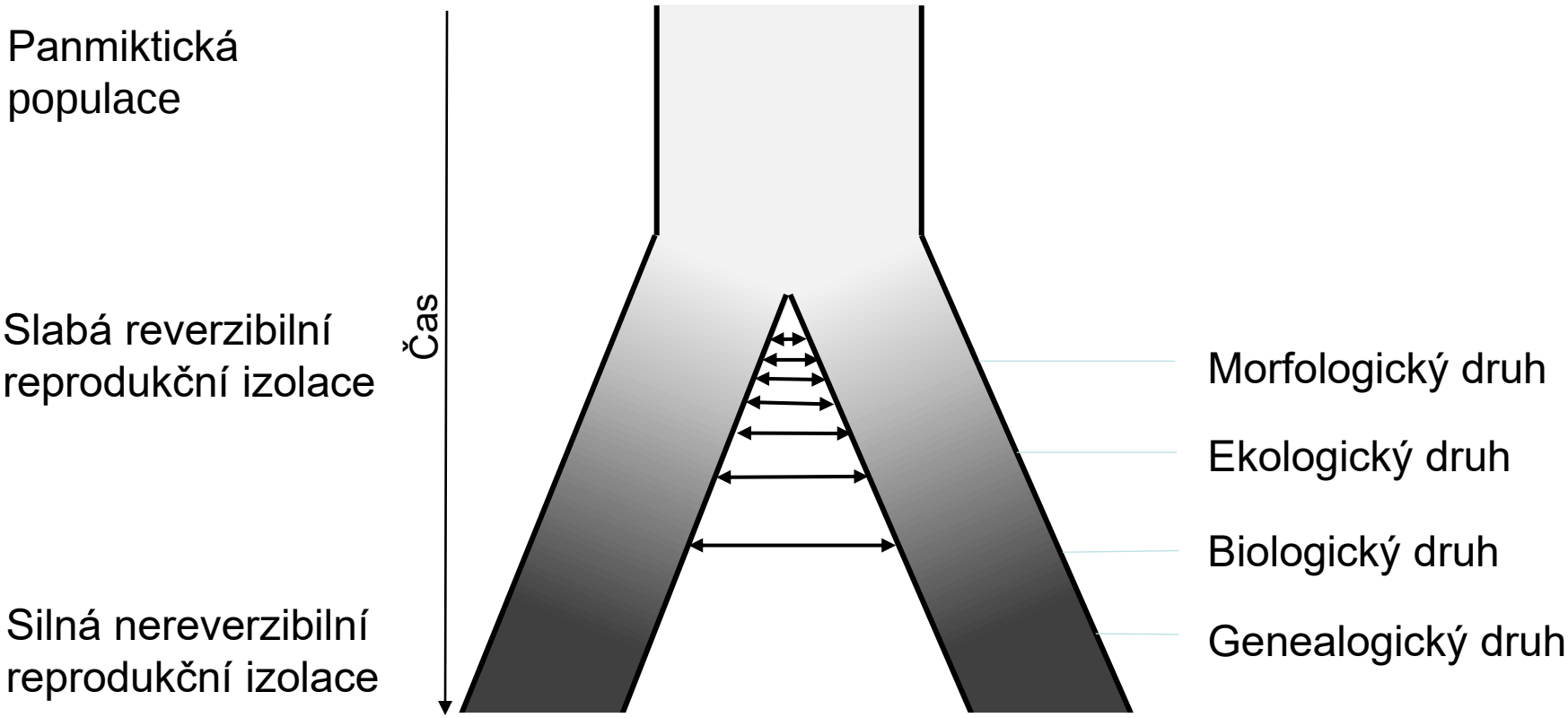
Druh je skupina blízce příbuzných jedinců, kteří obývají stejnou ekologickou niku.



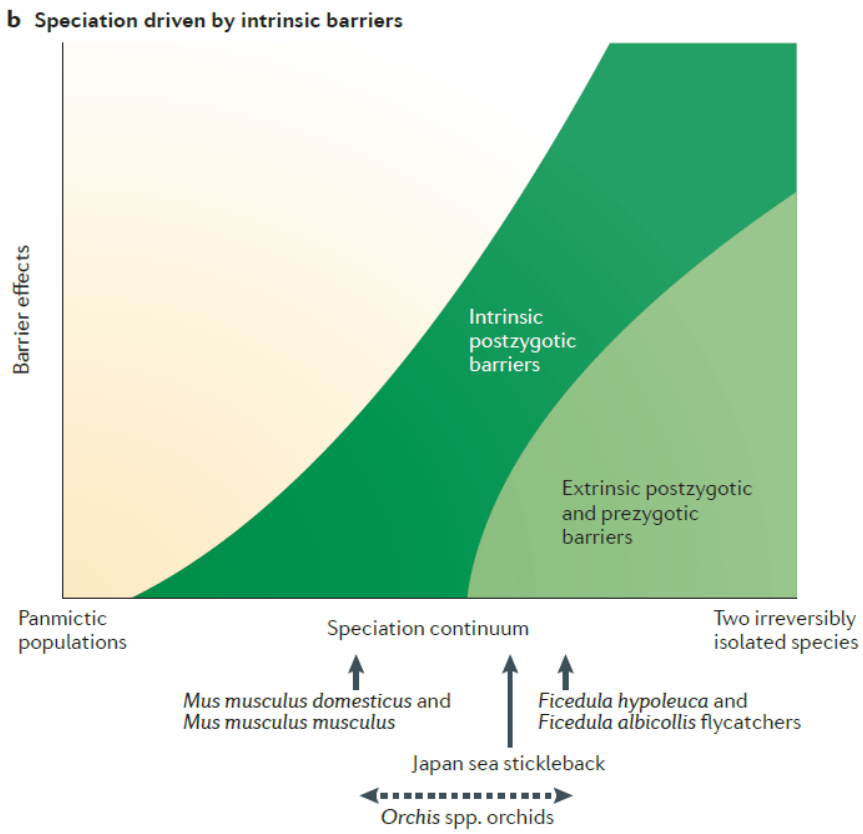
Koljuška tříostná

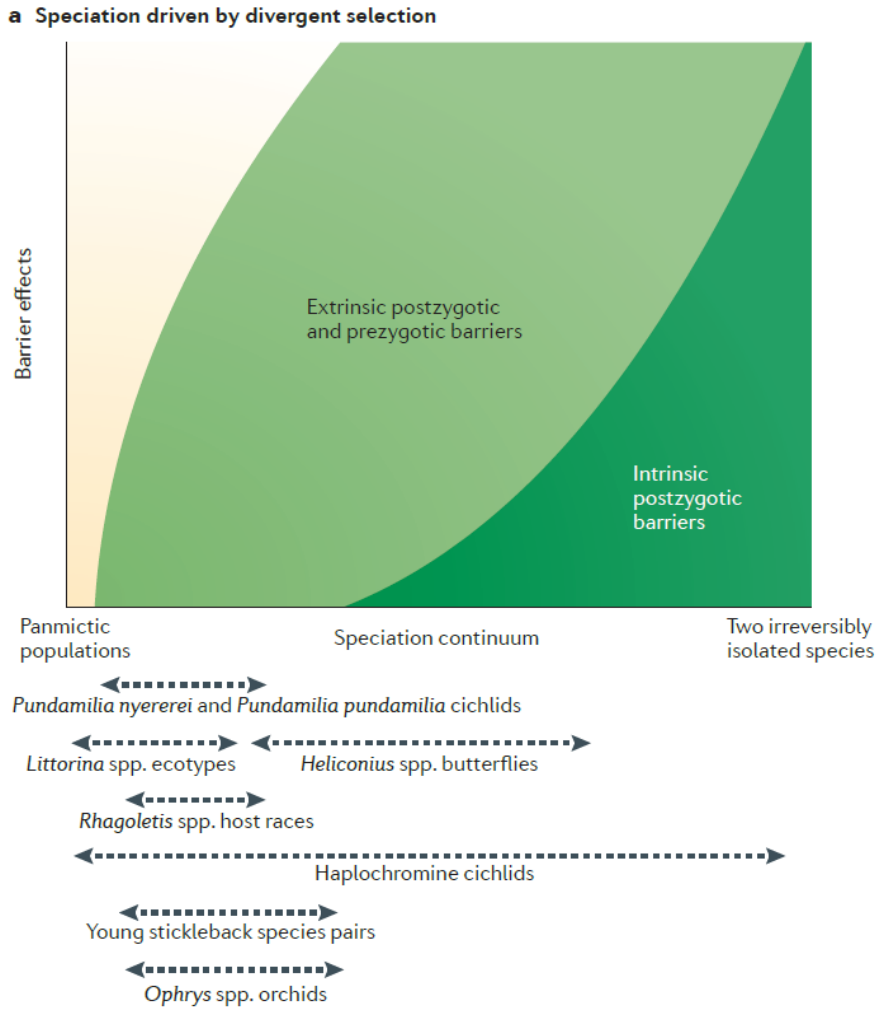


Speciační kontinuum

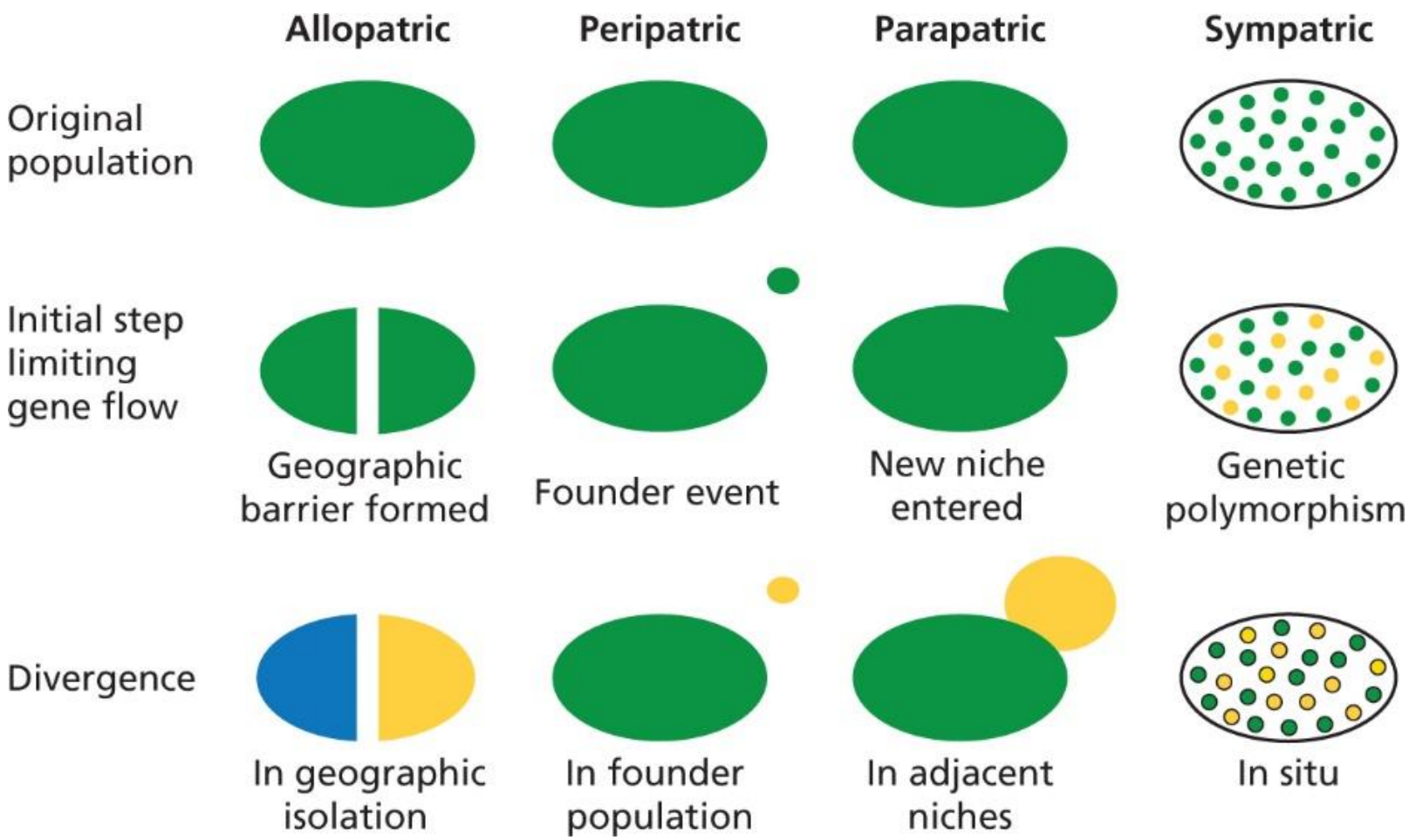


Speciation driven by intrinsic barriers vs. speciation driven by extrinsic postzygotic and prezygotic barriers (ecological speciation and speciation by sexual selection)



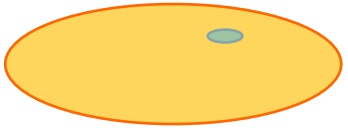


Jak druhy vznikají

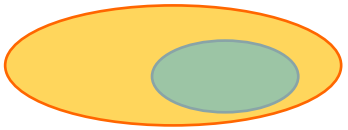


Jak druhy vznikají

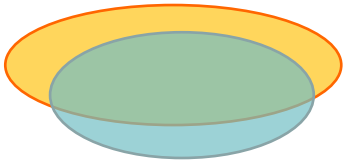
Sympatrická speciace



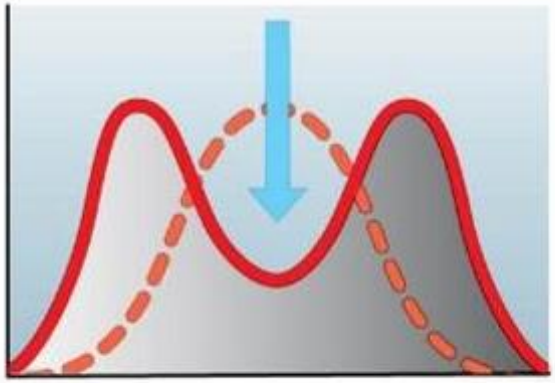
Vznik polymorfismu



Reprodukční izolace vzniká
za přítomnosti genového toku
v sympatrii



Charles Darwin

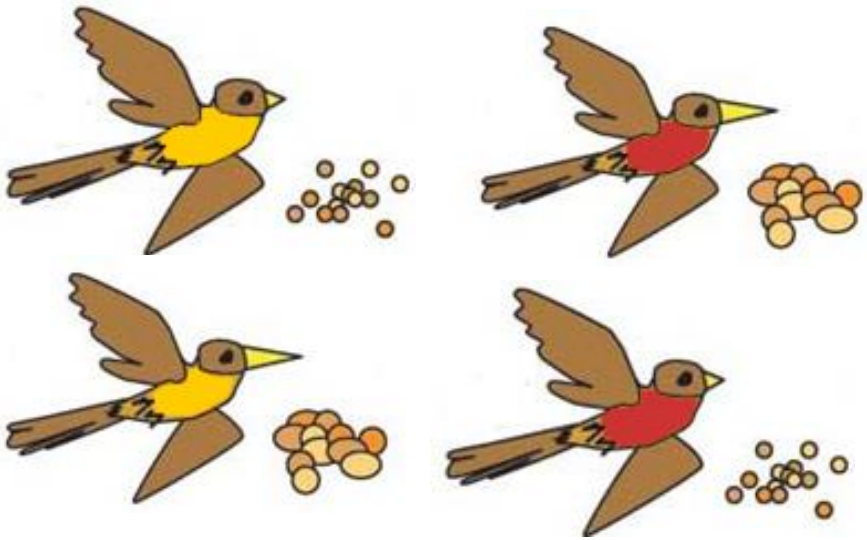


Disruptivní selekce

Asortativní párování

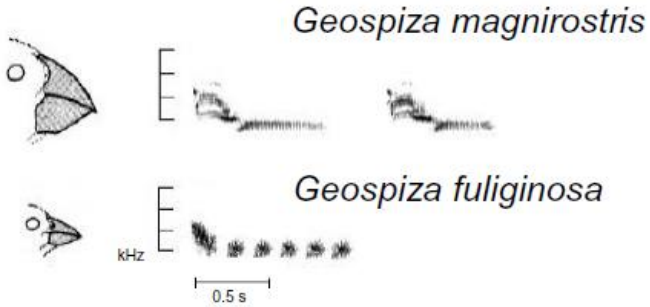
Problémy sympatrické speciace

Jak zabránit rekombinaci mezi geny pro:
(1) vybíravost samic,
(2) pohlavně selektované znaky samců a
(3) ekologické znaky



vrtule (*Rhagoletis pomonella*)

magické znaky

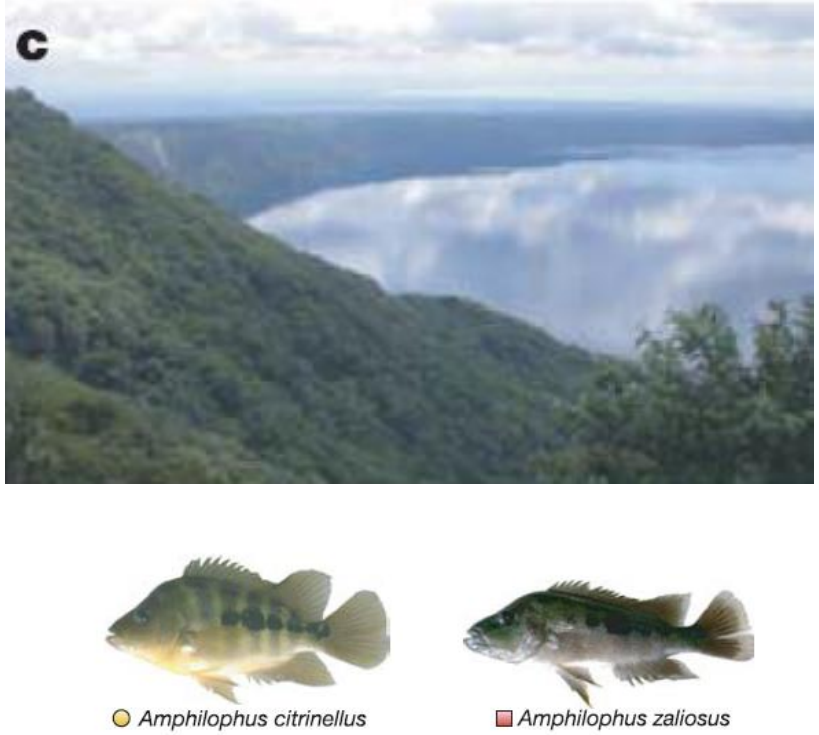


Sympatrickou speciaci je těžké doložit

Jak vyvrátit, že v minulosti nebyly druhy alespoň přechodnou dobu v alopatrii?

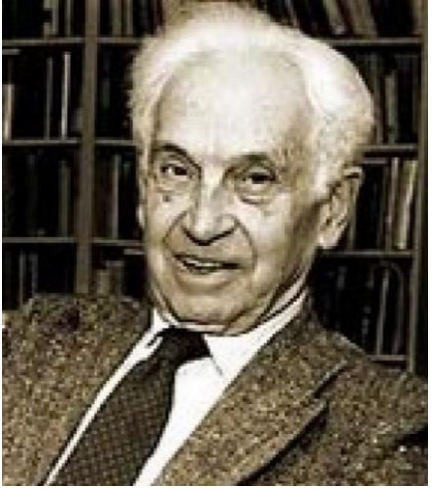
Dva druhy palem na ostrově lorda Howa v Pacifiku.

Savolainen et al. (2006), Nature.



Cichlidy v kráterovém jezeře v Nikaragui

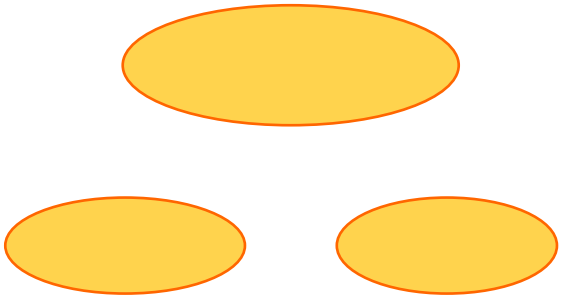
Barluenga et al. (2006), Nature.



Ernst Mayr

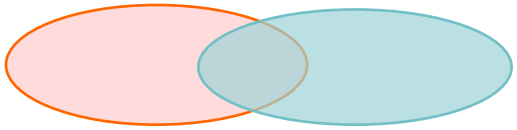
Jak druhy vznikají

Alopatrická speciace



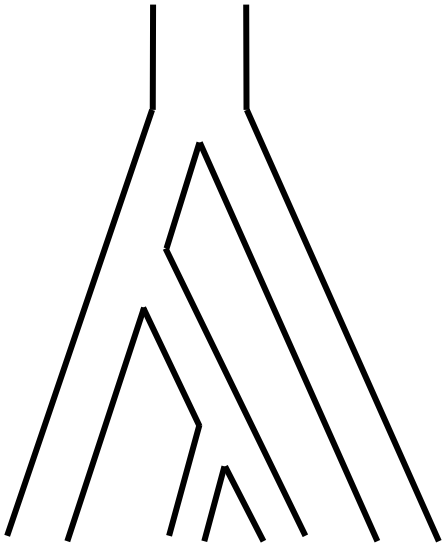
Vznik geografické bariéry

Reprodukční bariéra vzniká bez přítomnosti genového toku v alopatrii



Po sekundárním kontaktu se druhy už nekříží anebo produkují, sterilní či neživotaschopné hybridní potomstvo.

Divergence bez genového toku

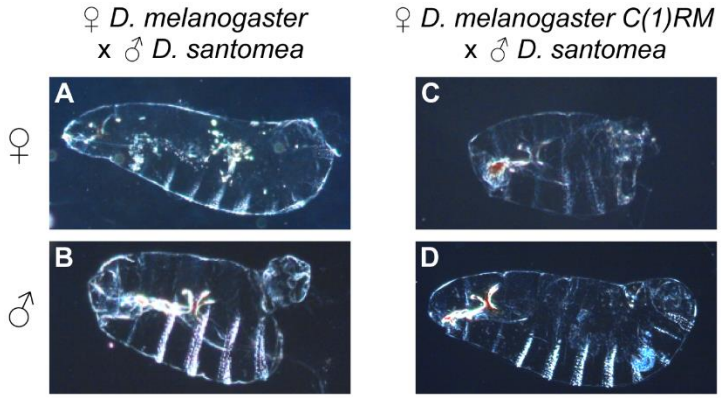


Vnitřní postzygotická izolace

Hybridní sterilita

Oryza sativa

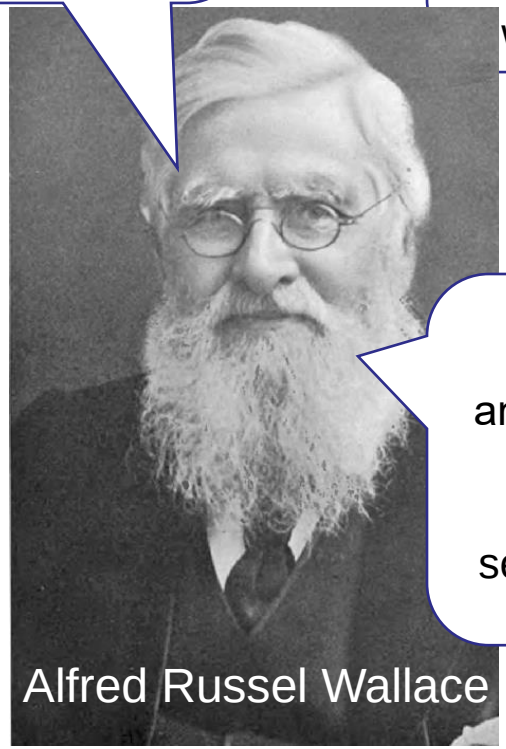
Hybridní inviabilita



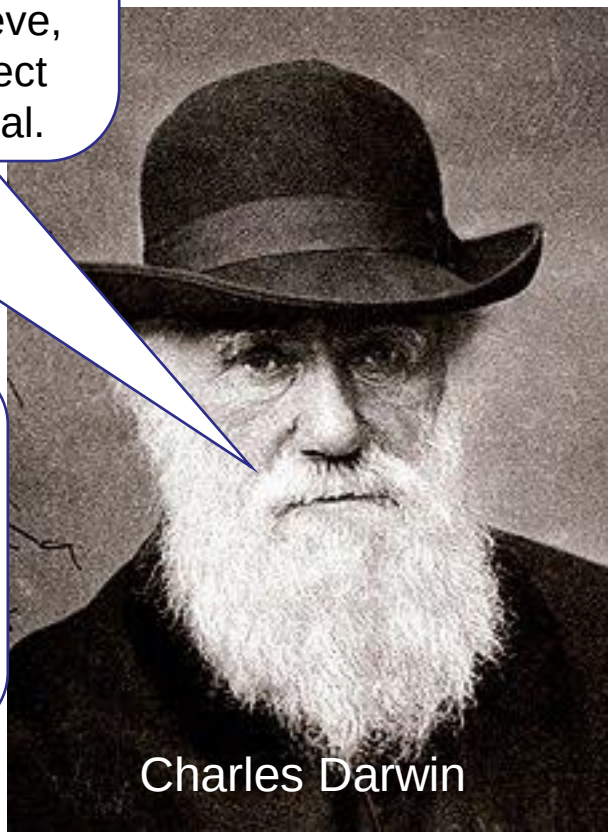
Vnitřní postzygotická izolace byla vždy považována za důležité kritérium pro vymezení druhů. Nicméně, její vznik byl na konci 19. století záhadou.

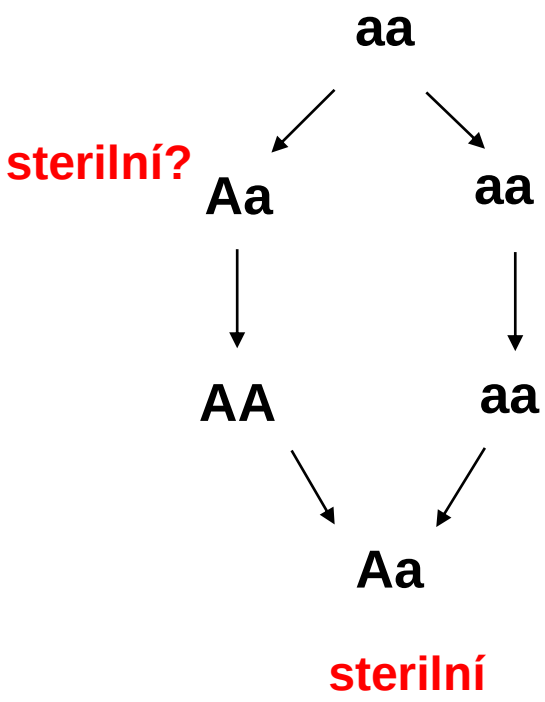
Could you imagine that hybrid sterility arose by natural selection?

No man could have more earnestly wished for the success of natural selection in regard to sterility, than I did…. I always felt sure it could be worked out, but always failed in detail. The cause being as I believe, that natural selection cannot effect what is not good for the individual.

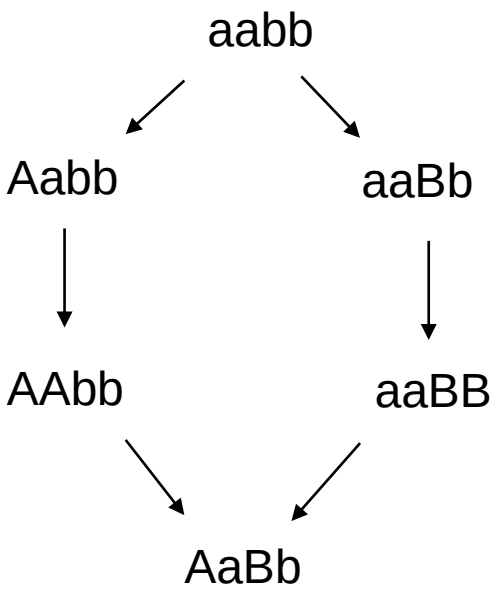


I am sorry you should have given yourself the trouble to answer my ideas on sterility… I now think there is about an even chance that natural selection may or not be able to accumulate sterility.

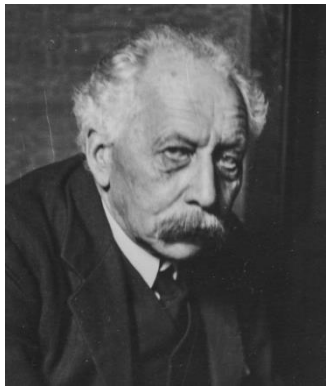




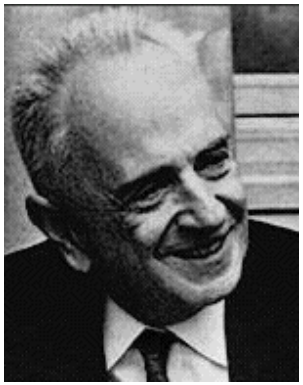
(Bateson)-Dobzhansky-Muller nekompatibility



- Vnitřní postzygotická izolace nevzniká adaptivně, ale jako vedlejší efekt divergence druhů (způsobené selekcí či genetickým driftem).



William Bateson



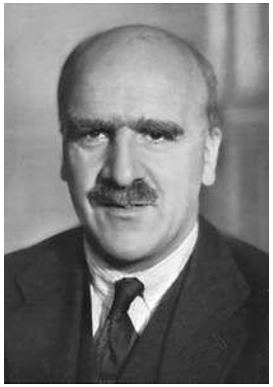
Theodosius Dobzhansky

Herman J. Muller

Dvě pravidla speciace

Haldaneovo pravidlo

Pokud je u mezidruhových hybridů jedno pohlaví sterilní či neživotaschopné, je to zpravidla pohlaví heterogametické (1922).



John B. S. Haldane

Teorie dominance

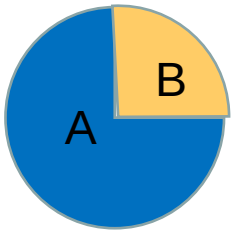
Homogametické pohlaví

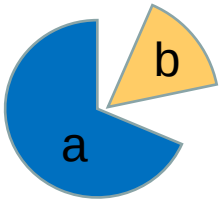
AABB

AAbb aaBB

AaBb

fertilní





A,a… autozom
B,b….X chrom.

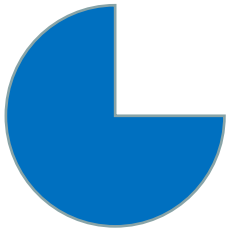
Heterogametické pohlaví

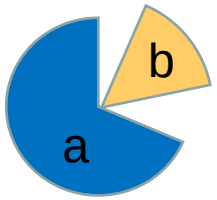
AAB

AAb aaB

Aab

sterilní

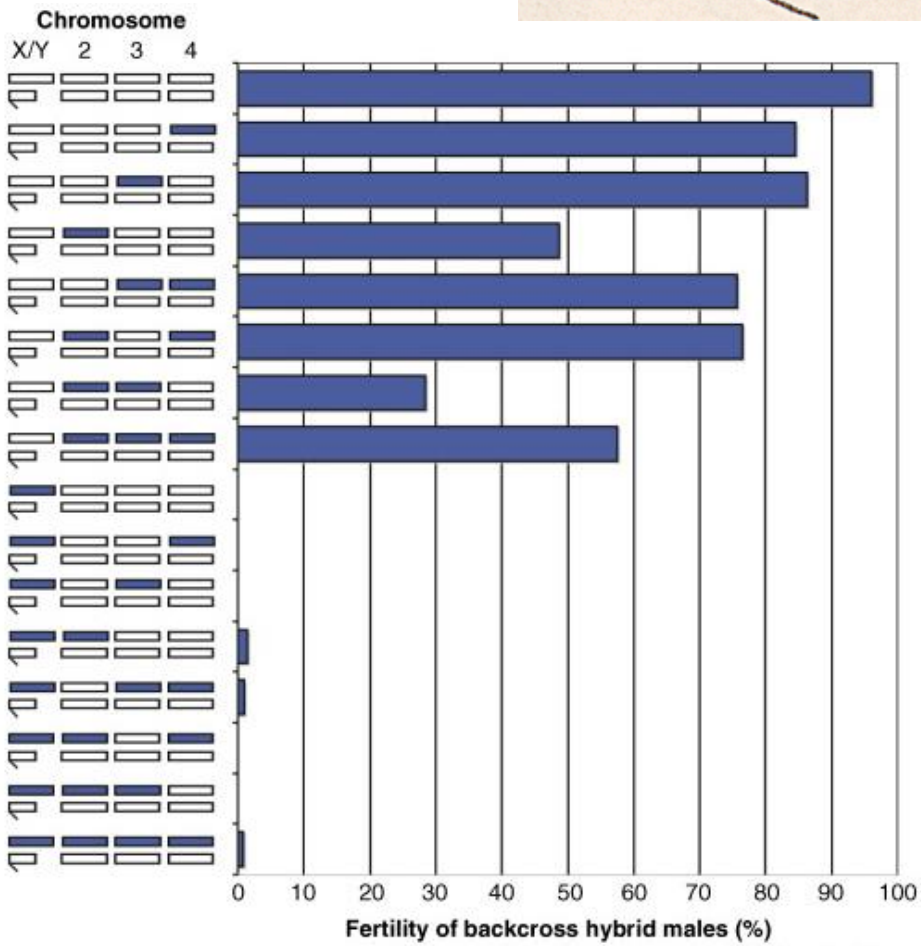




Dvě pravidla speciace

Velký vliv chromosomu X

- Chromosom X má větší vliv na postzygotickou izolaci ve srovnání s autosomy.
- Může být vysvětleno teorií dominace?

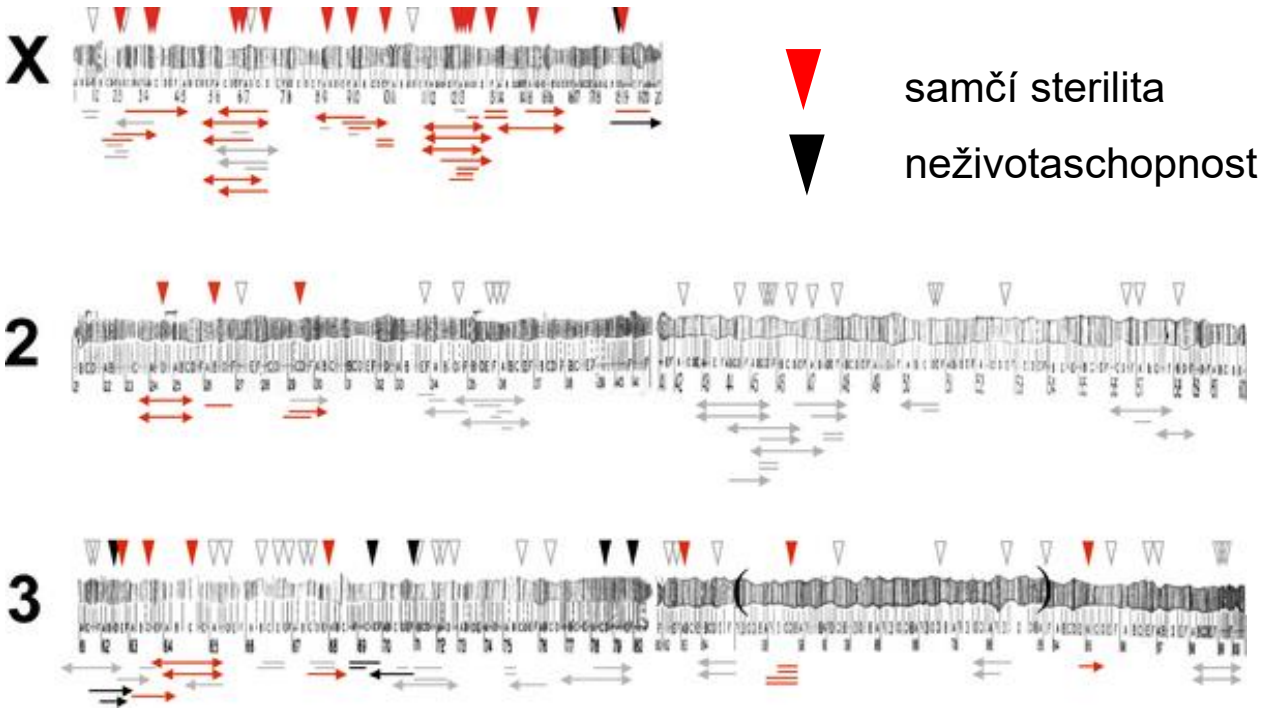


H. Allen Orr

Orr HA, 1989

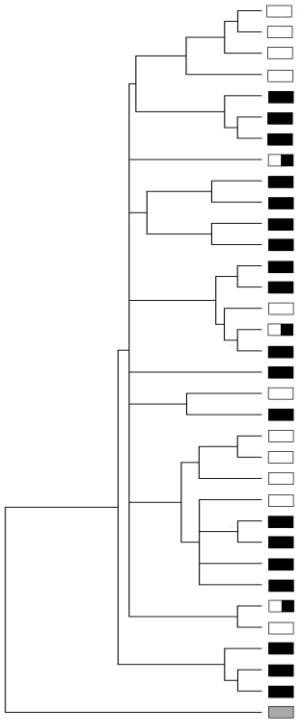
- Geny hybridní sterility jsou na chromosomu X častější, i když se vezmou v potaz recesivní autosomální nekompatibility.
- Velký vliv chromosomu X na hybridní sterilitu musí mít i jiné vysvětlení než teorii dominance.

Homozygotní introgrese z *D. mauritiana* do *D. sechellia*

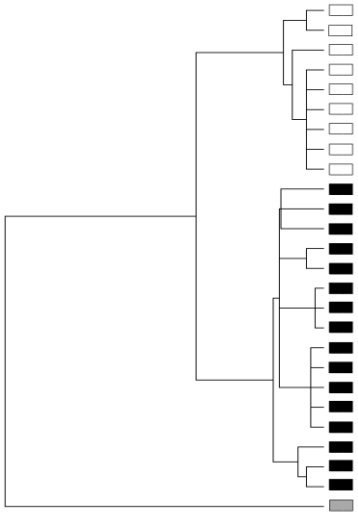


Masly and Presgraves, 2007

Velký vliv chromosomu Z

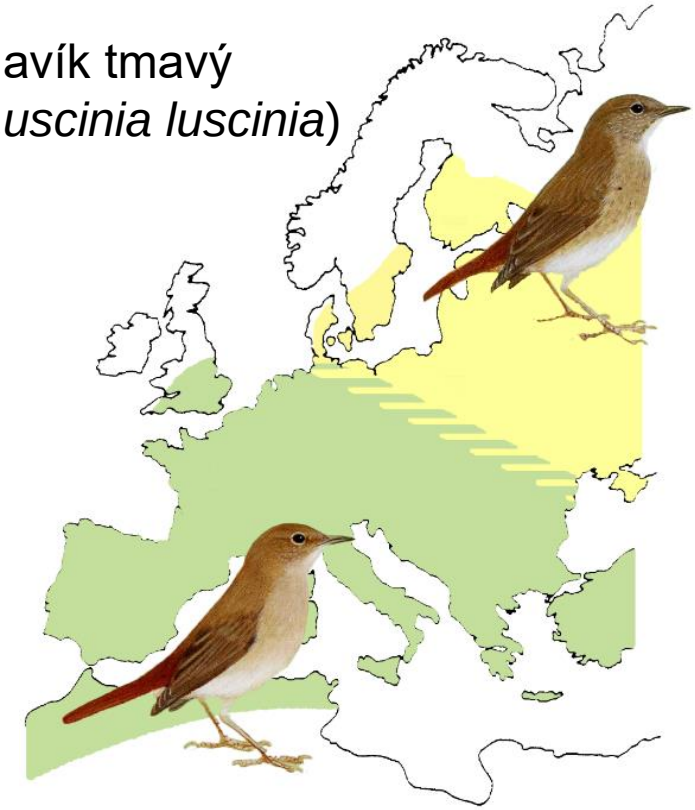


autosomal locus



Z-linked locus

Slavík tmavý
(*Luscinia luscinia*)

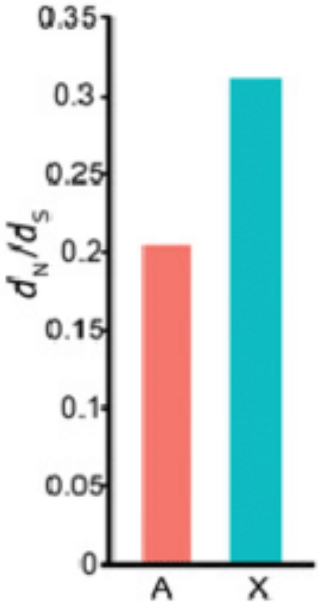


Slavík obecný
(*Luscinia megarhynchos*)

Storchová et al. 2010

Příčiny velkého vlivu chromosomu X/Z

Rychlejší molekulární evoluce na chromosomu X/Z



i. Častější fixace výhodných recesivních mutací na hemizygotním chromosomu X/Z.

ii. Silnější genetický drift, častější fixace mírně nevýhodných mutací.

Slavík obecný

Slavík tmavý

SO více promiskuitní
-> nižší Ne chr Z
-> silnější genetický drift na Z
-> nižší introgrese chr Z ze SO do ST než naopak

Janoušek et al. 2019

Příčiny velkého vlivu chromosomu X/Z

Meiotický tah

Rychlá koevoluce mezi geny způsobující meiotický tah a jejich supresory. U hybridů může způsobit sterilitu.

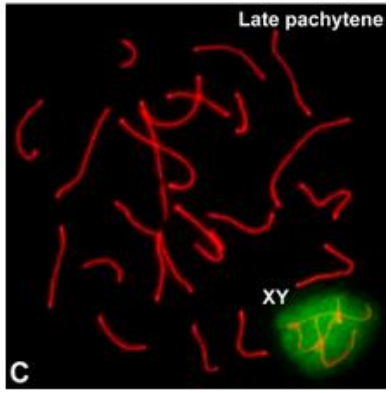
- Samčí hybridi částečně sterilní.
- Pokud hybridní samci vyprodukují nějaké potomstvo, jde vždy jen o samice (X-vázaný meiotický tah).
- Gen odpovědný za sterilitu a meiotický tah: **Overdrive**. Vykazuje velmi rychlou evoluci (vysoké dN/dS).

Drosophila pseudoobscura
Poddruh z Kolumbie (Bogotá) a USA

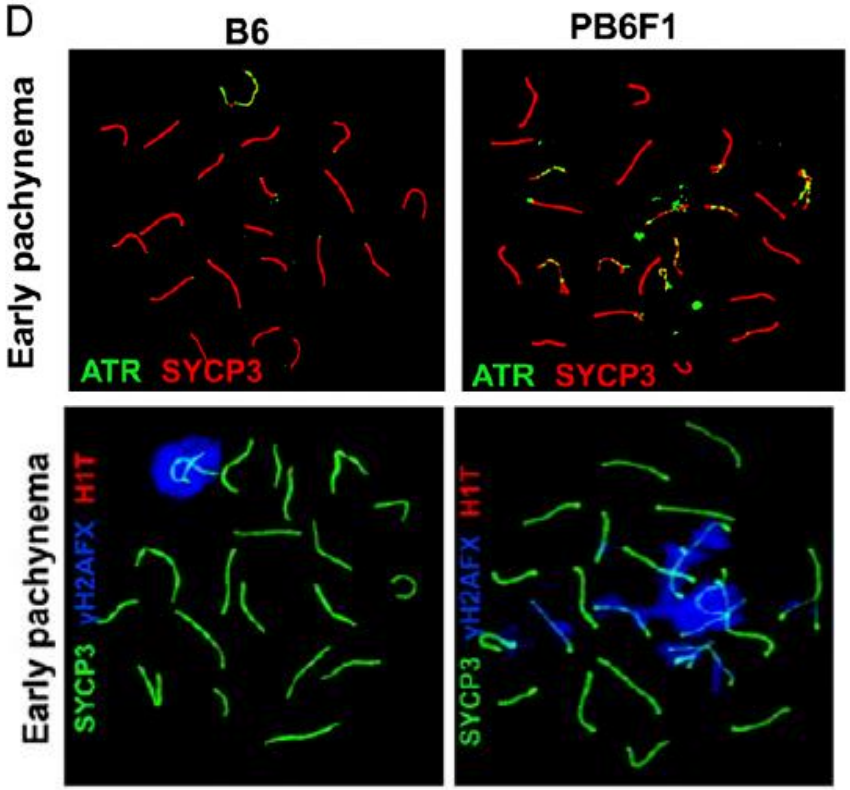
Phadnis and Orr, 2009

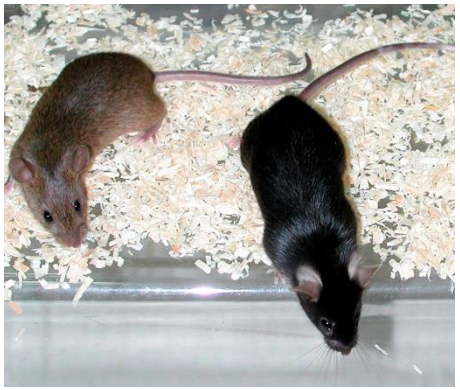
Příčiny velkého vlivu chromosomu X/Z

Porucha inaktivace pohlavních chromosomů v samčí meióze u hybridů



sex body





PWD/Ph
(*M.m.musculus*)

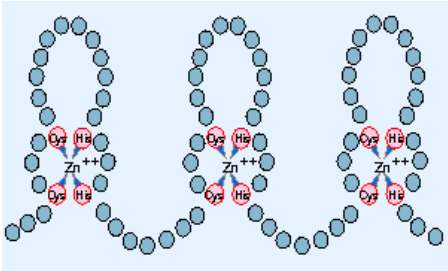
C57BL/6J
(M.m.domesticus)

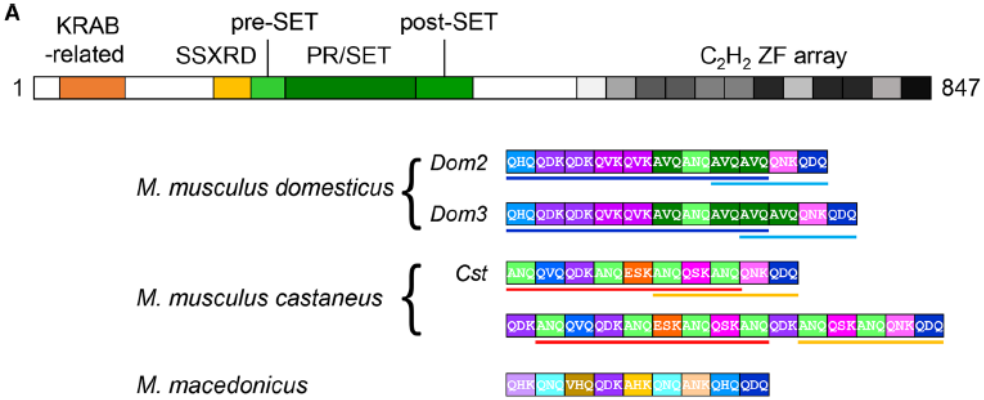
- Hybridní samci sterilní.
- Asynapse homologních chromosomů v meióze a porucha inaktivace chromosomu X.

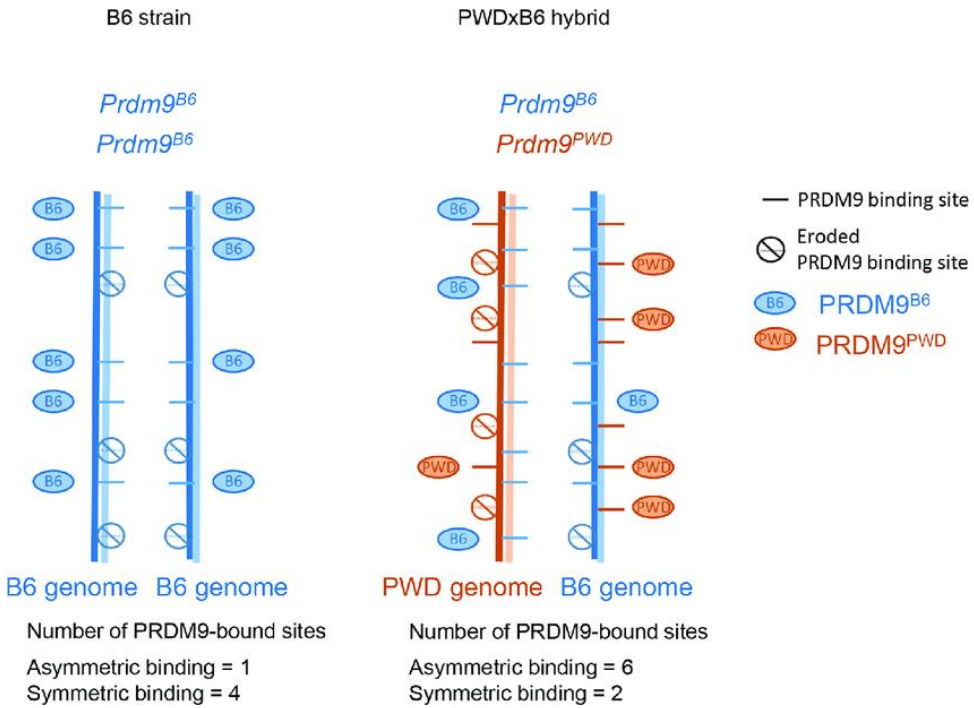
Bhattacharyya et al. (2013) PNAS

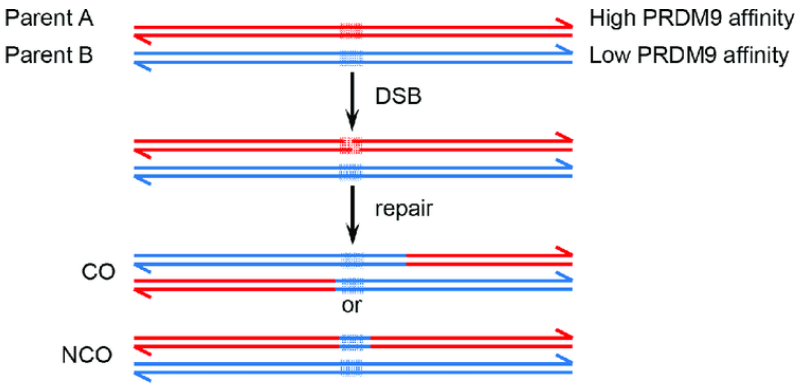
Prdm9

- Gen samčí hybridní sterility u myši.
- DNA vazebný protein (zinc-finger doména). Určuje pozici dvouvláknových zlomů v DNA během meiózy (hotspots of recombination).
- Rychlá molekulární evoluce.





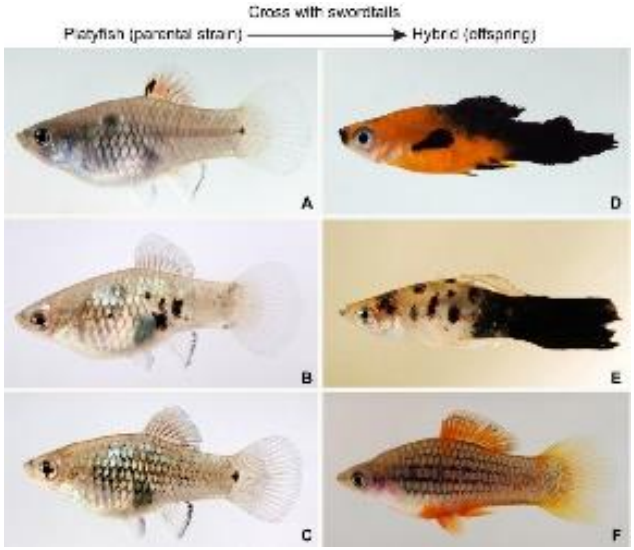




Asymetrická genová konverze.

Mihola et al. 2009

Speciační geny



Xiphophorus
Xmrk-2 (hybridní neživotaschopnost)
Zhoubné melanomy u hybridů

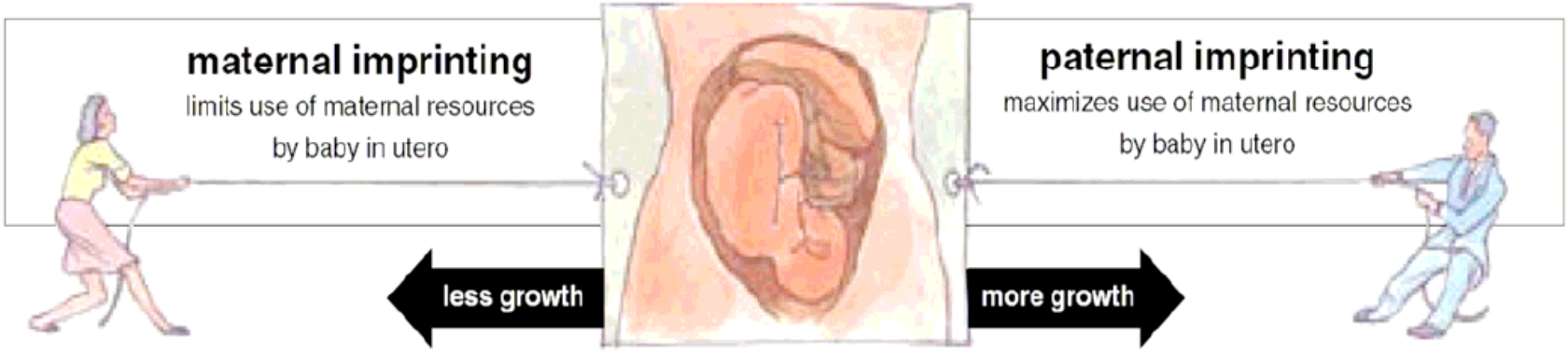
House mouse
Prmd9 (hybridní sterilita)

Drosophila
Overdrive (hybridní sterilita)
OdsH (hybridní sterilita)
Nup96 (hybridní neživotaschopnost)
Hmr (hybridní neživotaschopnost)
…..

- Rychlá molekulární evoluce (geny účastnící se vnitrogenomových konfliktů, ko-evolučních závodů ve zbrojení).

Konflikt mezi matkou a plodem může vést ke vzniku hybridní neživotaschopnosti u savců

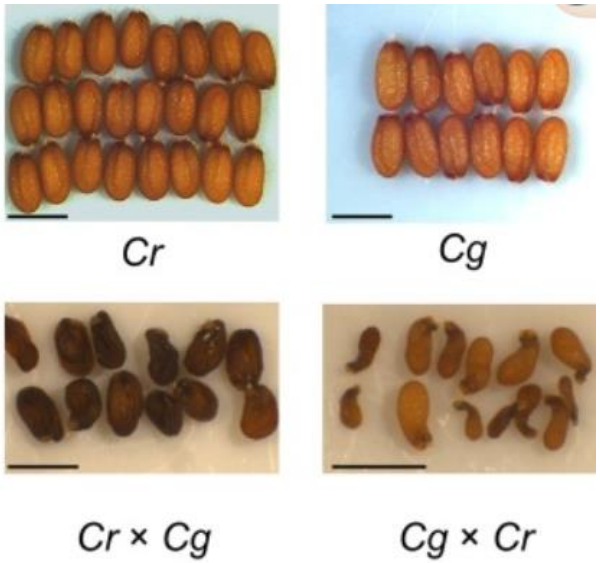
- Hybridní neživotaschopnost vzniká relativně rychle u savců ve srovnání s jinými obratlovci



- **Placentální dysplázie u savčích hybridů**

M. musculus x M. spretus
- zmenšená placenta
M. sprestus x M. musculus
- zvětšená placenta

Abnormální vývoj semen u krytosemenných rostlin



Poruchy vývoje endospermu u hybridů

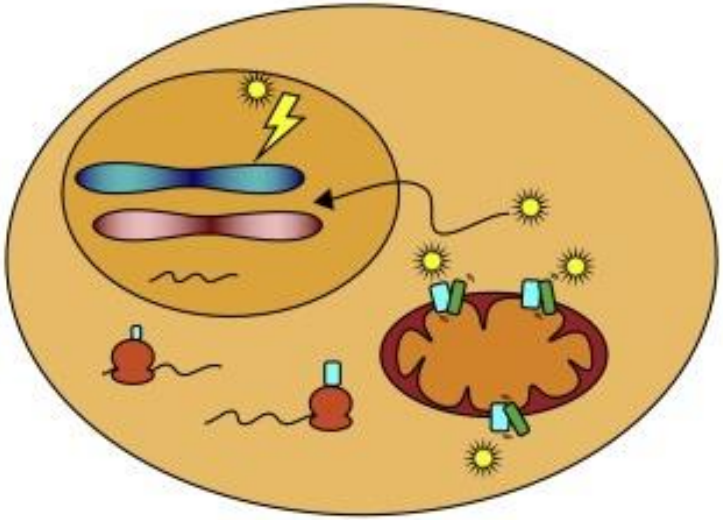
Capsella rubella a *C. grandiflora*

Reberning et al. 2015
Lafon-Placette and Kohler, 2016

Mito-nukleární inkompatibility

- Proteiny důležité pro oxidativní fosforylaci jsou částečně kódované mtDNA a částečně v jádře.

- Rychlá molekulární evoluce mtDNA u živočichů může vést k mito-nukleárním nekompatibilitám (suboptimální elektronový transport během oxydativní forforylace, vyšší produkce kyslíkových radikálů).



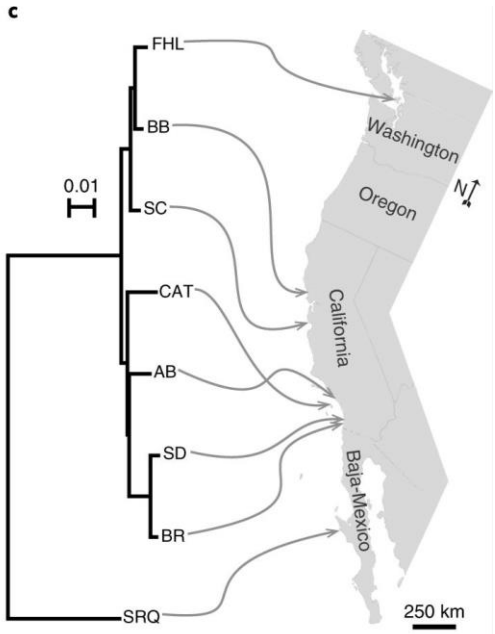
Mito-nukleární koevoluce

ARTICLES
https://doi.org/10.1038/s41559-018-0588-1

nature ecology & evolution
OPEN

Genomic signatures of mitonuclear coevolution across populations of *Tigriopus californicus*

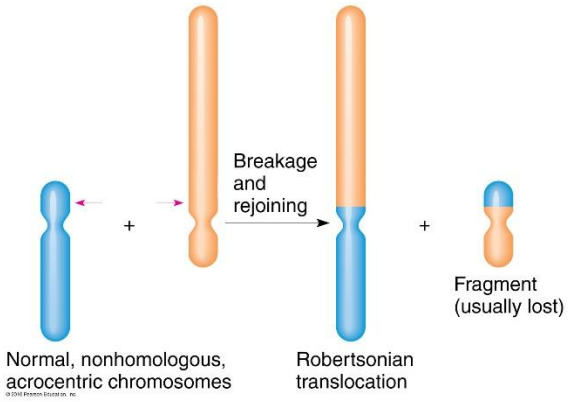
Felipe S. Barreto[1,2*], Eric T. Watson[3], Thiago G. Lima[2,4], Christopher S. Willett[4], Suzanne Edmands[3], Weizhong Li[5] and Ronald S. Burton[2]



Chromosomální speciace

Robertsonovské translokace

Metacentrický chromosom vzniklý fúzí dvou akrocentrických chromosomů.

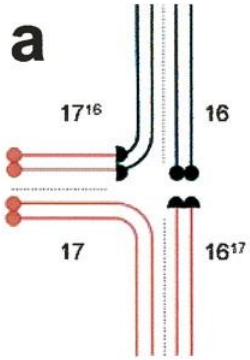


Mus musculus domesticus
více než 40 různých lokálních chromosomových ras s různými Rb chromosomy.

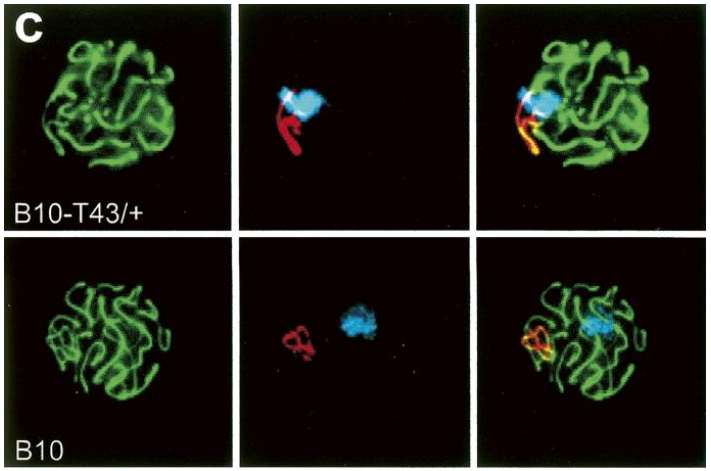
Hybridi mezi rasami lišícími se jedinou Robertsonovskou translokcí mohou být fertilní. Ale hybridi mezi rasami, kde stejný chromosom je v Rb translokaci s jiným autozomem většinou sterilní.

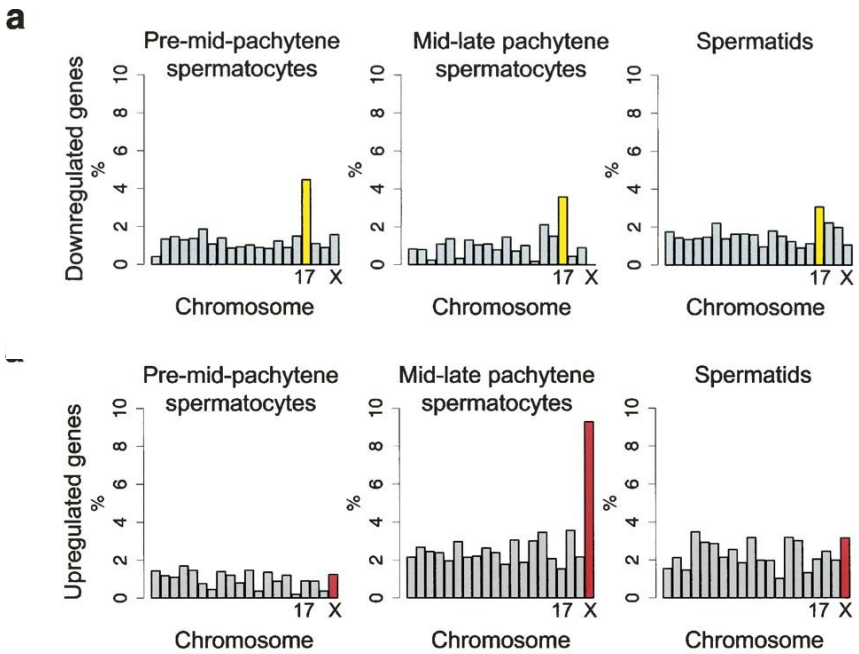
Chromosomové translokace často způsobují sterilitu pouze u samců (Haldaneovo pravidlo)

Mnoho Rb translokací, reciprokých autozomálních translokací a X-autosomálních translokací způsobuje sterilitu hybridních samců, ale ne samic (Haldaneovo pravidlo).



Sterilní samci heterozygotní pro translokaci vykazují nekompletní synapsi chromosomů, která interferuje s inaktivací pohlavních chromosomů během meiózy.

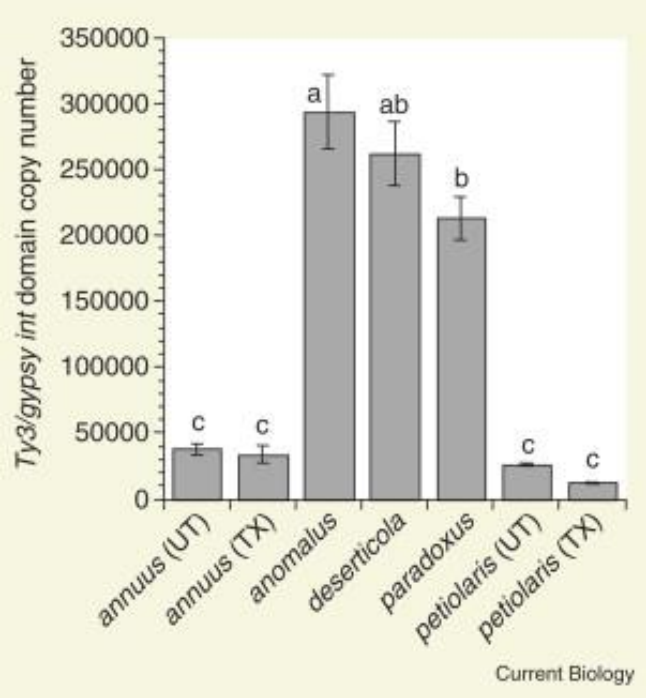




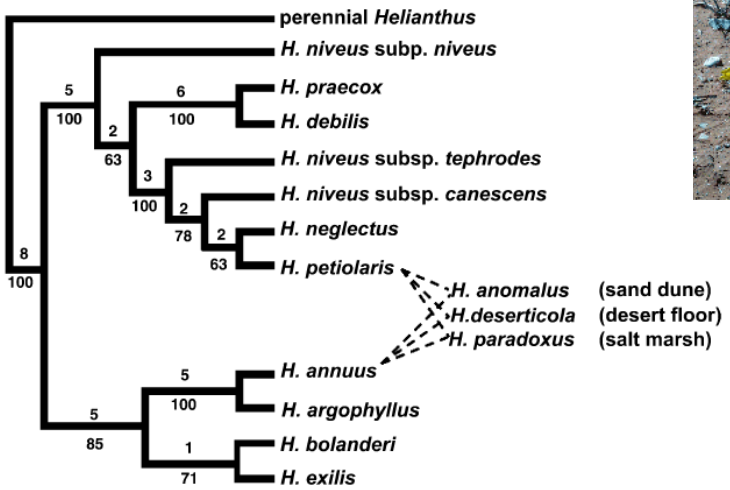
Homolka et al. 2007

Aktivace transpozonů u mezidruhových hybridů

- Transpozony jsou umlčny malými RNA (piRNA) v germinální linii.
- Nekompatibility mezi paternálně zděděnými transpozony a maternálně děděnými piRNA mohou vést k aktivaci transpozonů.



Ungerer et al. 2006



Proc. Natl. Acad. Sci. USA
Vol. 92, pp. 8050–8054, August 1995
Genetics

Diverse transposable elements are mobilized in hybrid dysgenesis in *Drosophila virilis*

(regulation of transposition)

DMITRI A. PETROV, JENNIFER L. SCHUTZMAN, DANIEL L. HARTL, AND ELENA R. LOZOVSKAYA

Department of Organismic and Evolutionary Biology, Harvard University, 16 Divinity Avenue, Cambridge, MA 02138

Communicated by Matthew Meselson, Harvard University, Cambridge, MA, May 25, 1995 (received for review April 4, 1995)

ABSTRACT **We describe a system of hybrid dysgenesis in *Drosophila virilis* in which at least four unrelated transposable elements are all mobilized following a dysgenic cross. The data are largely consistent with the superposition of at least three different systems of hybrid dysgenesis, each repressing a different transposable element, which break down following the hybrid cross, possibly because they share a common pathway in the host. The data are also consistent with a mechanism in which mobilization of a single element triggers that of others, perhaps through chromosome breakage. The mobilization of multiple, unrelated elements in hybrid dysgenesis is reminiscent of McClintock's evidence [McClintock, B. (1955) *Brookhaven Symp. Biol.* 8, 58–74] for simultaneous mobilization of different transposable elements in maize.**

Undermethylation associated with retroelement activation and chromosome remodelling in an interspecific mammalian hybrid

Rachel J. Waugh O'Neill*†, Michael J. O'Neill‡ & Jennifer A. Marshall Graves*

* *Department of Genetics and Human Variation, La Trobe University, Bundoora, Victoria 3083, Australia*
‡ *Department of Molecular Biology, Princeton University, Princeton, New Jersey 08544, USA*

Genetic models[1,2] predict that genomic rearrangement in hybrids can facilitate reproductive isolation and the formation of new species by preventing gene flow between the parent species and hybrid (sunflowers are an example[3]). The mechanism underlying hybridization-induced chromosome remodelling is as yet unknown, although mobile element activity has been shown to be involved in DNA rearrangement in some dysgenic *Drosophila* hybrids[4,5]. It has been proposed that DNA methylation evolved as a means of repressing the movement of mobile elements (the host defence model[6,7]). If such a protective mechanism were to fail, mobile elements could be activated, and could cause major and rapid genome alterations[8,9]. Here we demonstrate the occurrence of genome-wide undermethylation, retroviral element amplification and chromosome remodelling in an interspecific mammalian hybrid (*Macropus eugenii* × *Wallabia bicolor*). Atypically extended centromeres of *Macropus eugenii* derived autosomes in the hybrid were composed primarily of an unmethylated, amplified retroviral element not detectable in either parent species. These results, taken with the observation of deficient methylation and *de novo* chromosome change in other mammalian hybrids, indicate that the failure of DNA methylation and subsequent mobile-element activity in hybrids could facilitate rapid karyotypic evolution.

† Present address: Department of Ecology and Evolutionary Biology, Princeton University, Princeton, New Jersey 08544, USA.

illan Publishers Ltd 1998

***Drosophila buzzatii* and *D. koepferae* coexist in the arid zones of Bolivia and the Argentine Northwest.**

- Mobilization of TEs has been described in interspecific hybrids.
- TE deregulation very likely due to fast divergence in piRNA pathway proteins and piRNA (signs of positive selection, differential experssion between species).

genes

MDPI

Article

Drosophila Interspecific Hybridization Causes a Deregulation of the piRNA Pathway Genes

Víctor Gámez-Visairas [1,†], Valèria Romero-Soriano [1,2,†], Joan Martí-Carreras [1,3], Eila Segarra-Carrillo [1] and Maria Pilar García Guerreiro [1,*]

1 Grup de Genòmica, Bioinformàtica i Biologia Evolutiva, Departament de Genètica i Microbiologia (Edifici C), Universitat Autònoma de Barcelona, 08193 Bellaterra, Spain; victor.gamez@uab.es (V.G.-V.); V.Romero-Soriano@liverpool.ac.uk (V.R.-S.); joan.marti@kuleuven.be (J.M.-C.); eilasegarracarrillo@gmail.com (E.S.-C.)
2 Institute of Integrative Biology, University of Liverpool, Liverpool L69 7ZB, UK
3 Laboratory of Clinical Virology, Department of Microbiology, Immunology and Transplantation, Rega Institute, KU Leuven, B3000 Leuven, Belgium
* Correspondence: mariapilar.garcia.guerreiro@uab.es; Tel.: +34-935814703
† Co-first author, these authors contributed equally to this work.

Received: 14 January 2020; Accepted: 14 February 2020; Published: 19 February 2020

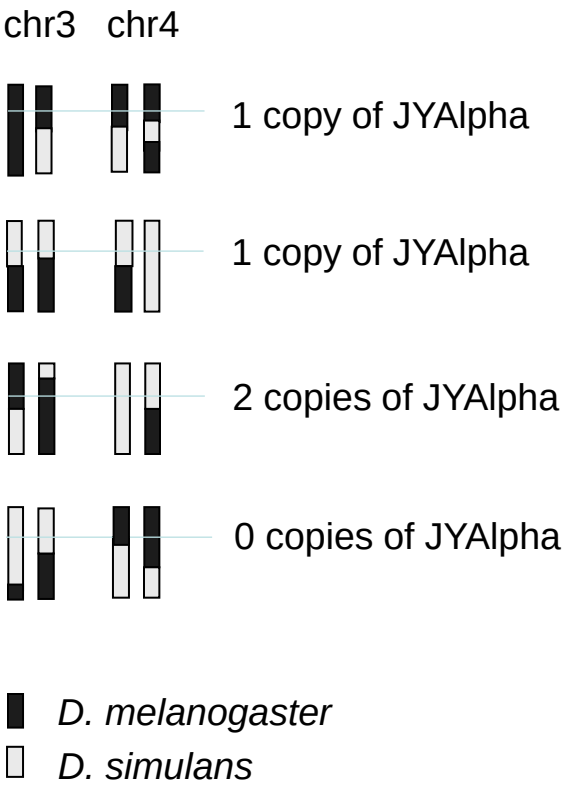
check for updates

Přesun genů jako příčina hybridní sterility

- JYAlpha, gen důležitý pro samčí fertilitu

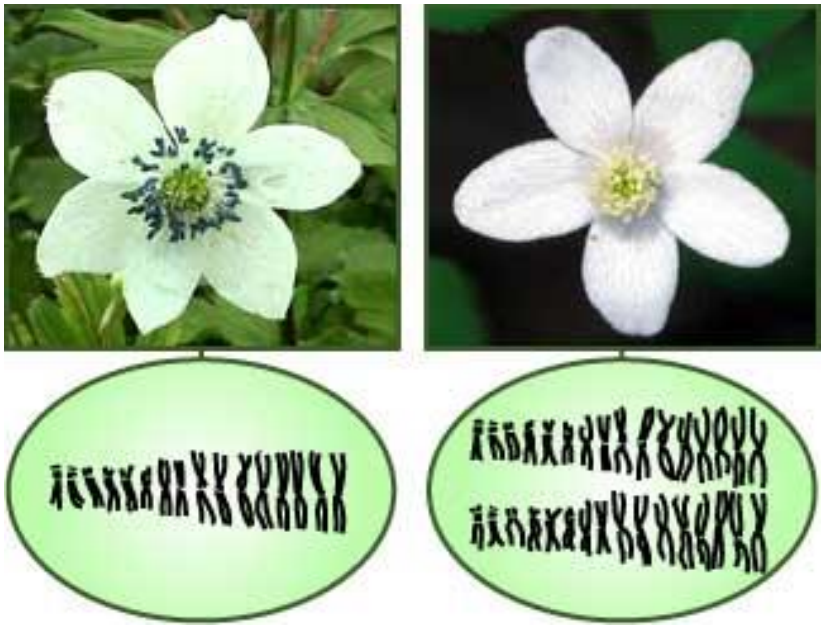
- Na chr 3 u Drosophila melanogaster
- Na chr 4 u Drosophila simulans

- Část F2 hybridů postrádá JYAlpha -> sterility



Masly et al. 2006

Hybridní sterilita u kříženců mezi druhy lišícími se ploidií



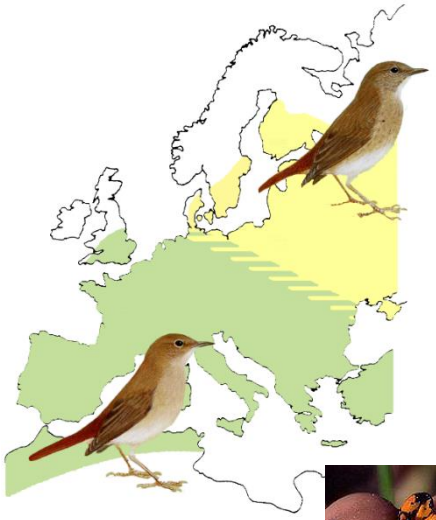
2n 4n

- Hybridní jedinci (3n) problém s meiózou. Sterilita.
- Duplikace genomu vytvoří okamžitou reprodukční izolaci. Okamžitá sympatrická speciace

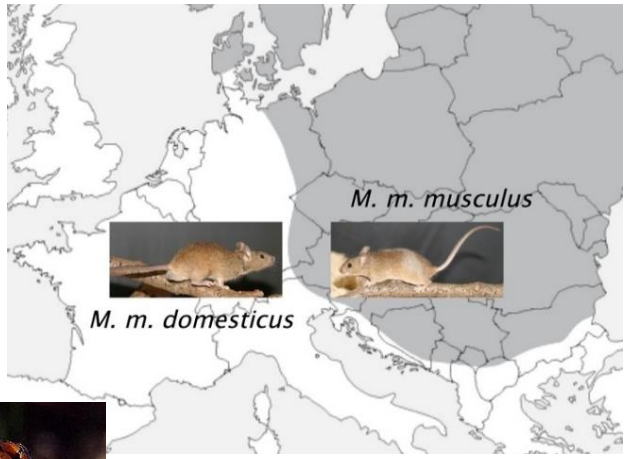
Dá se vůbec v praxi rozlišit
sympatrická a alopatrická speciace?

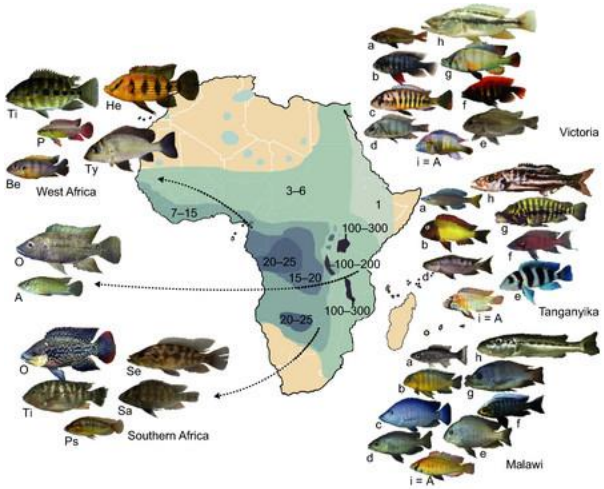
Mezidruhová hybridizace po sekundárním kontaktu

Luscinia megarhynchos
Luscinia luscinia



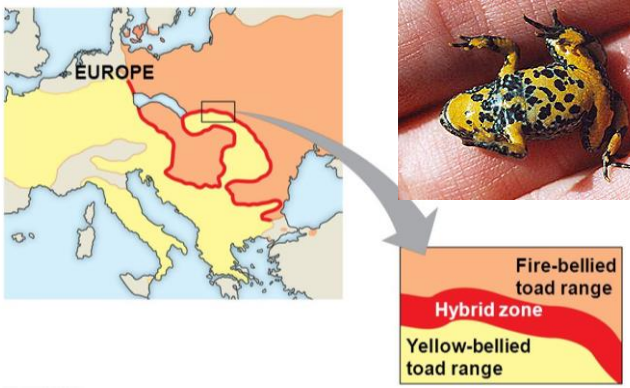
Mus musculus domesticus
Mus musculus musculus





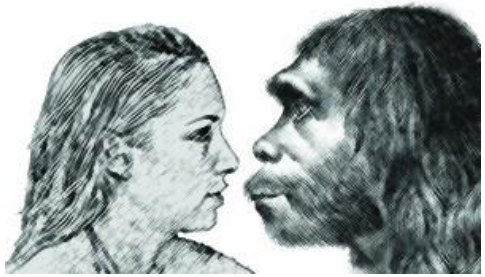
Cichlids

Bombina bombina
Bombina variegata



Darwin Finches

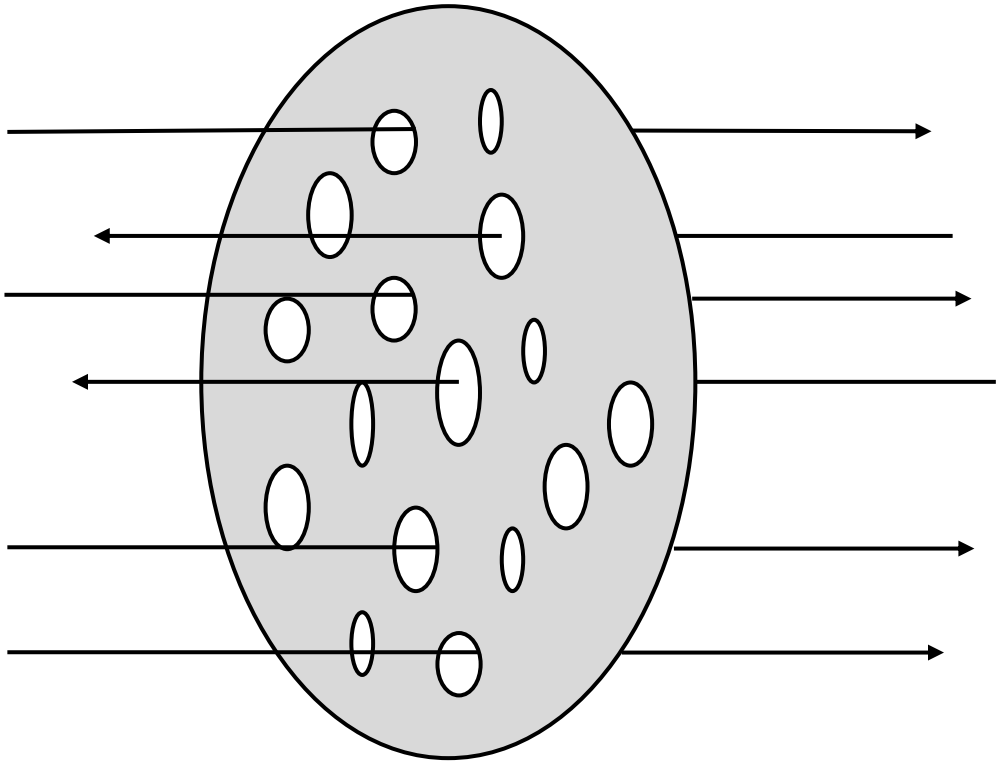
Homo sapiens
Homo neanderthalensis



Selektivně propustná reprodukční bariéra

druh 1

M. m. domesticus



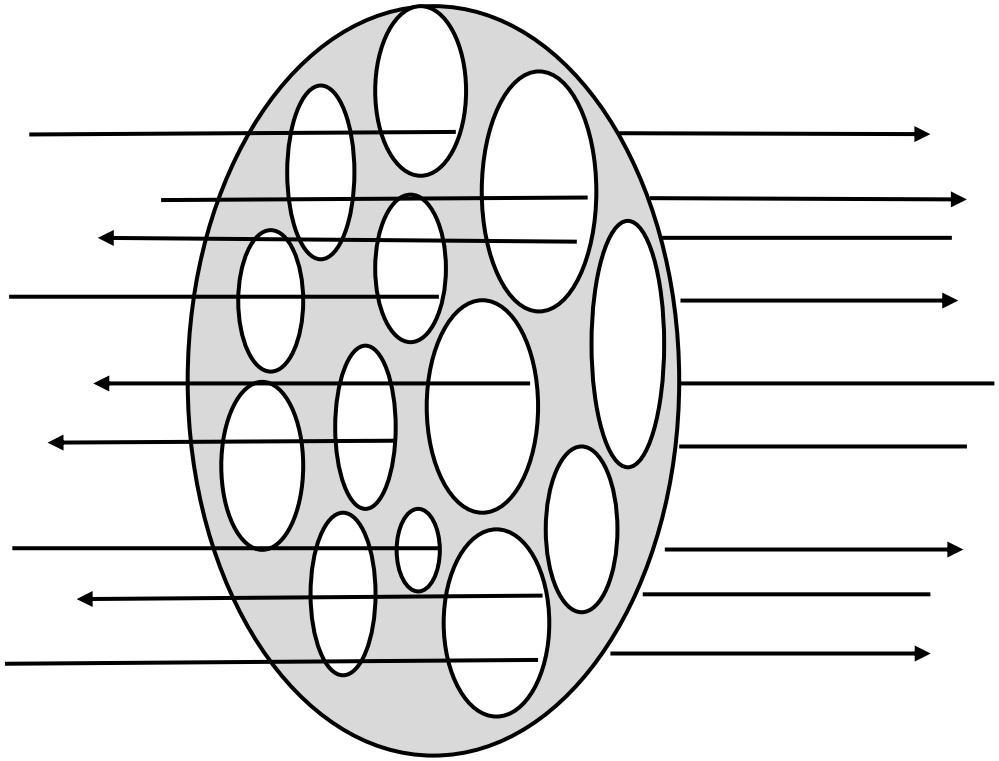
druh 2

M. m. musculus

Selektivně propustná reprodukční bariéra

druh 1

Corvus corone



druh 2

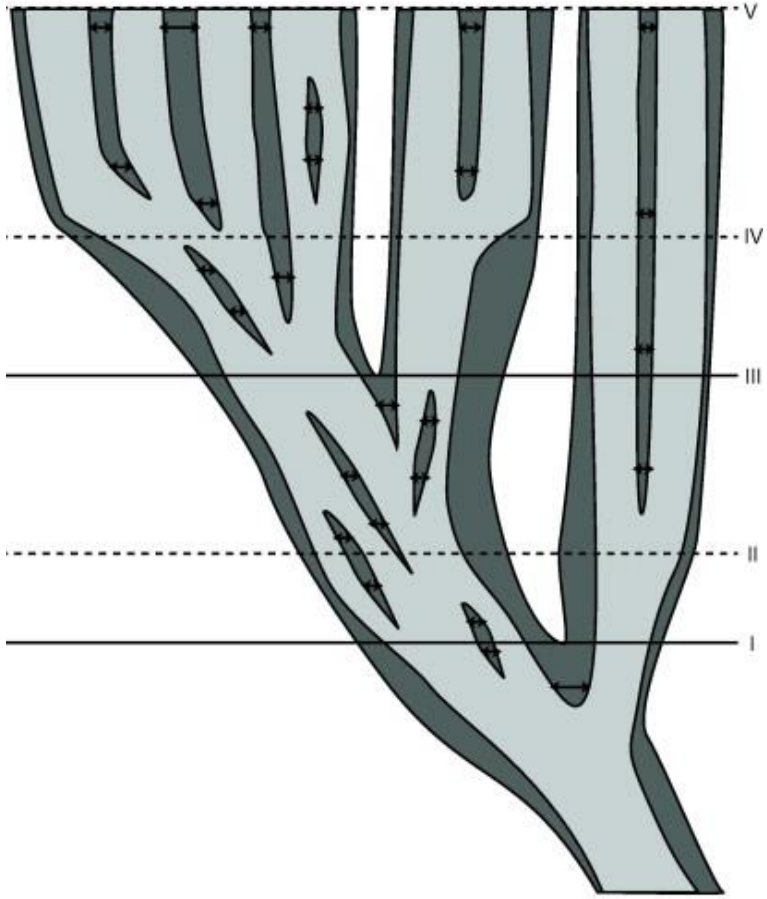
Corvus cornix

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.

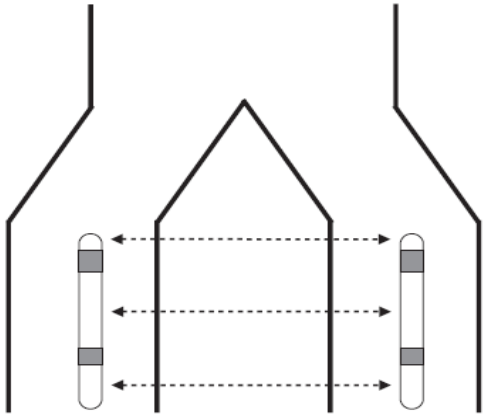
Divergence s genovým tokem

- Speciace je obvykle pozvolný proces.
- V přírodě nalezneme druhy v různém stadiu vzniku.
- Blízce příbuzné druhy jsou často ne zcela reprodukčně izolované.

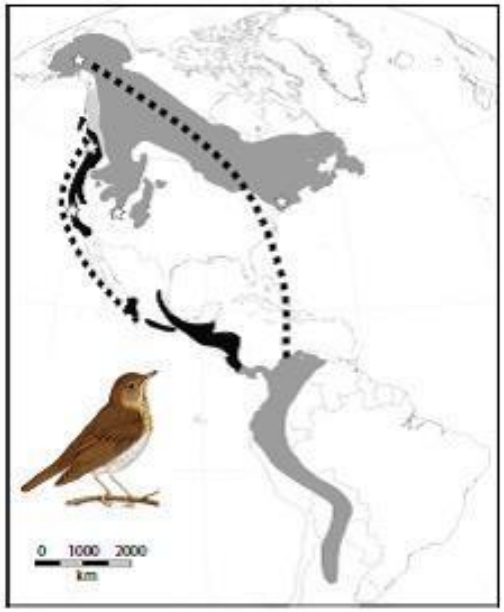


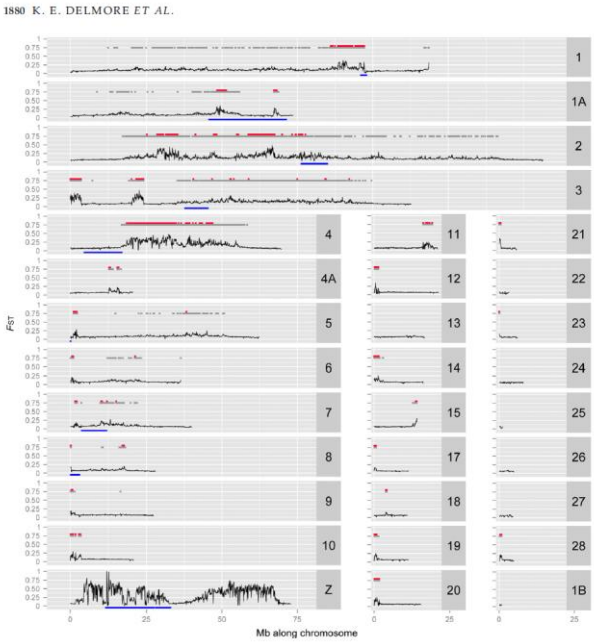
Genomické ostrovy zvýšené diferenciace a divergence

Charakterizovány zvýšeným F_{ST} a D_{XY}



Drozd malý

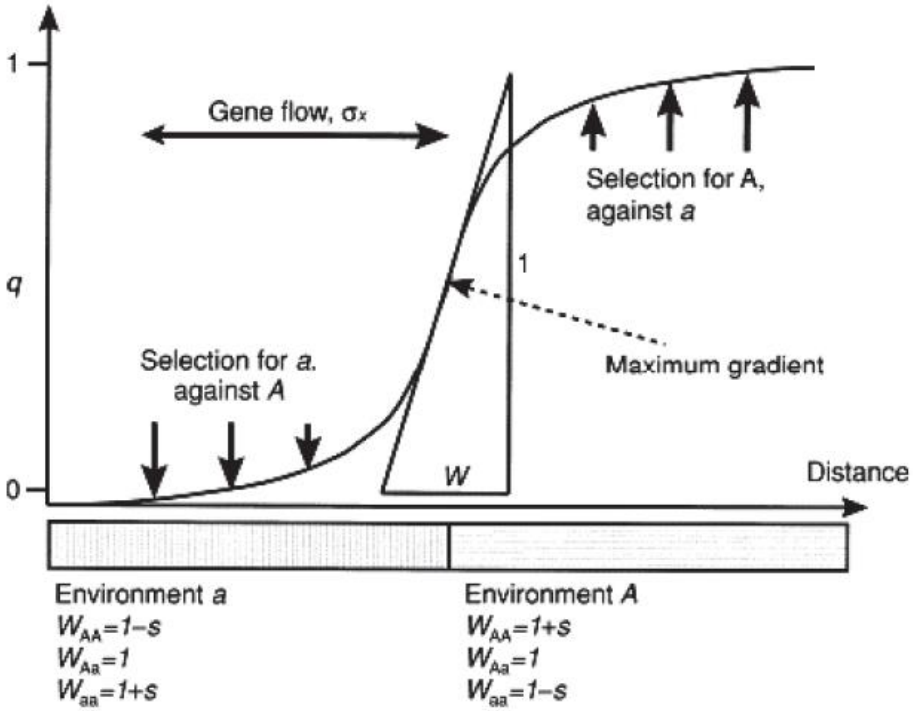


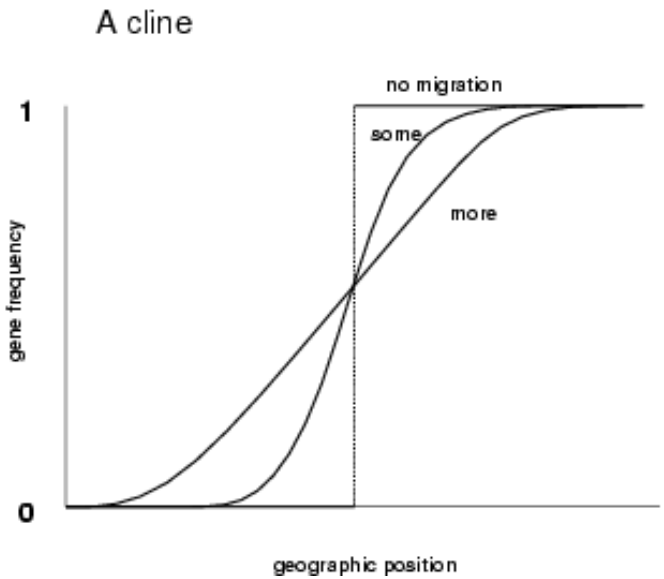


V ostrovech geny ovlivňující migrační strategii.

Delmore et al. 2015. Mol.Ecol.

Geographic clines

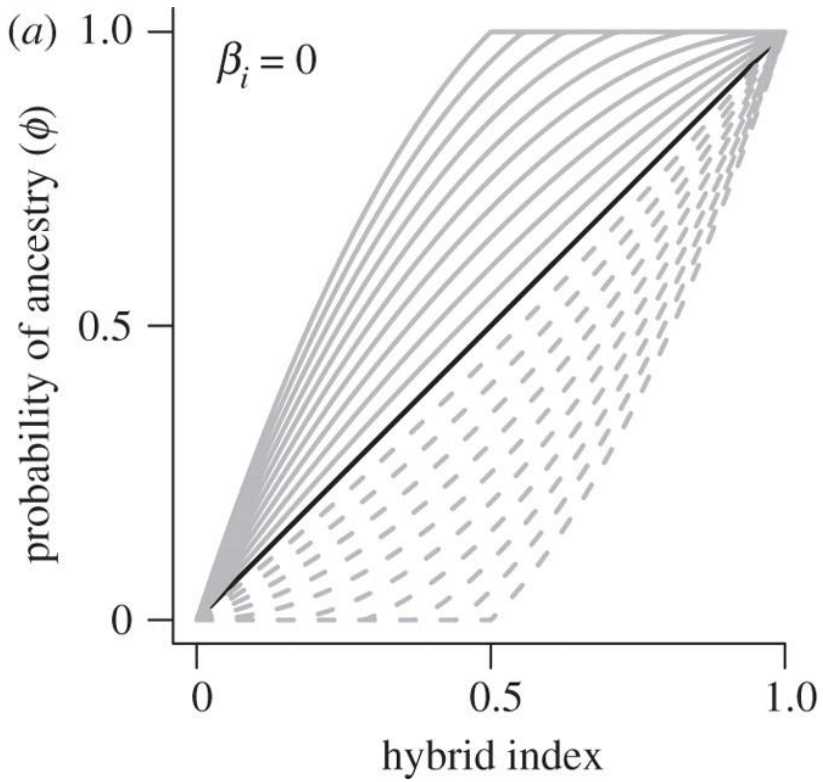


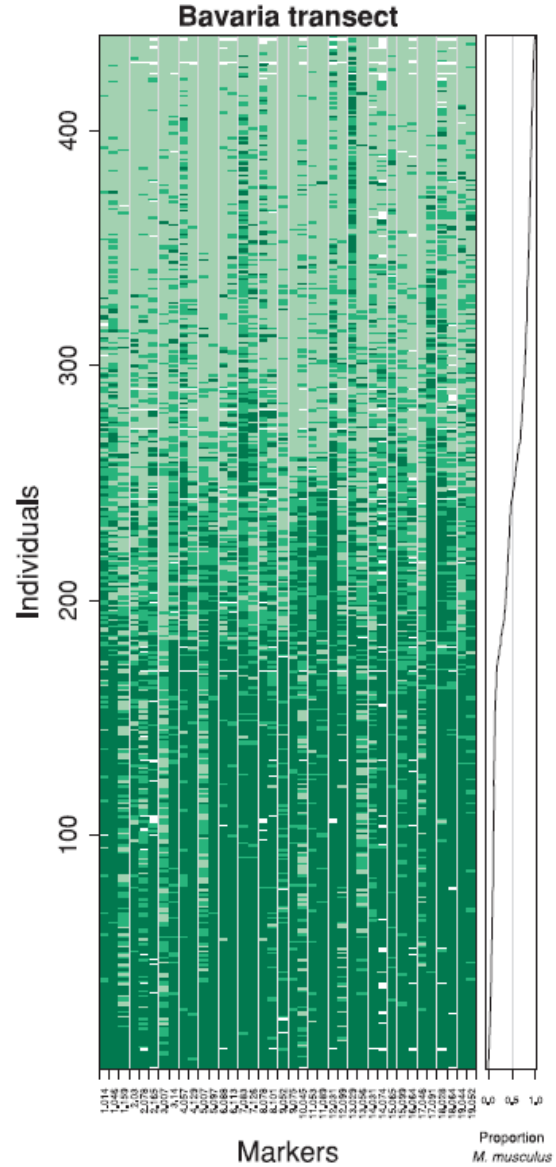


- measure the movement of alleles across hybrid zones.
- Enable to compare levels of introgression for different markers.

Genomic clines

- Measure the movement of alleles into different genomic backgrounds.

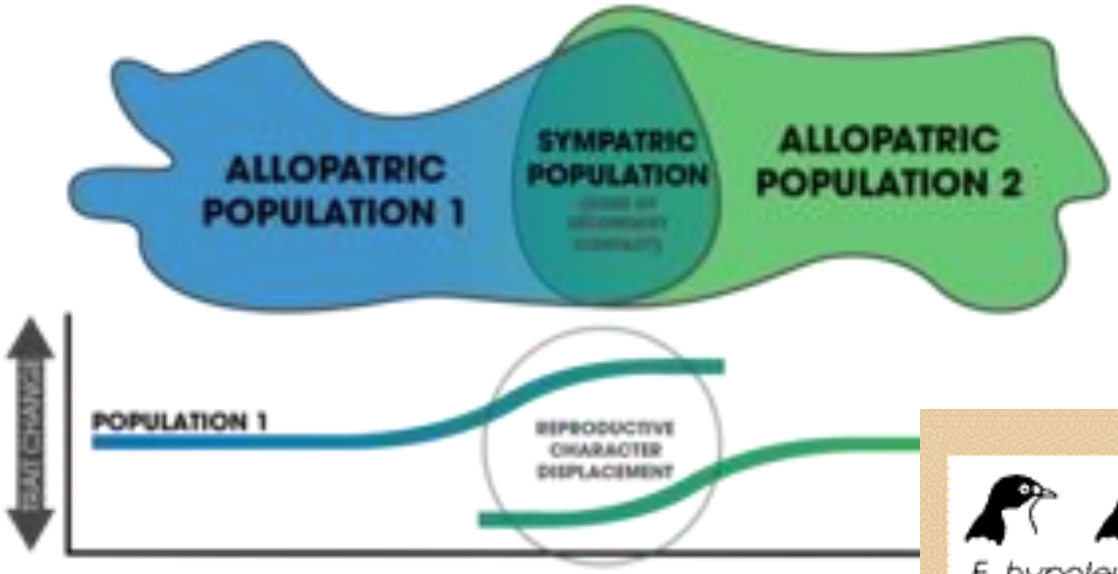


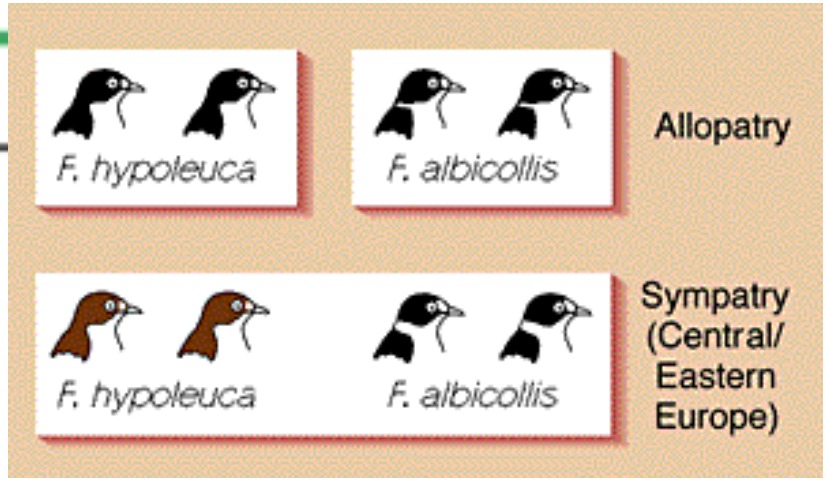


Jak dokončit speciaci po sekundárním kontaktu

Reinforcement

- Vznik prezygotické bariéry v důsledku selekce proti hybridizaci.





Reinforcement na gametické úrovni

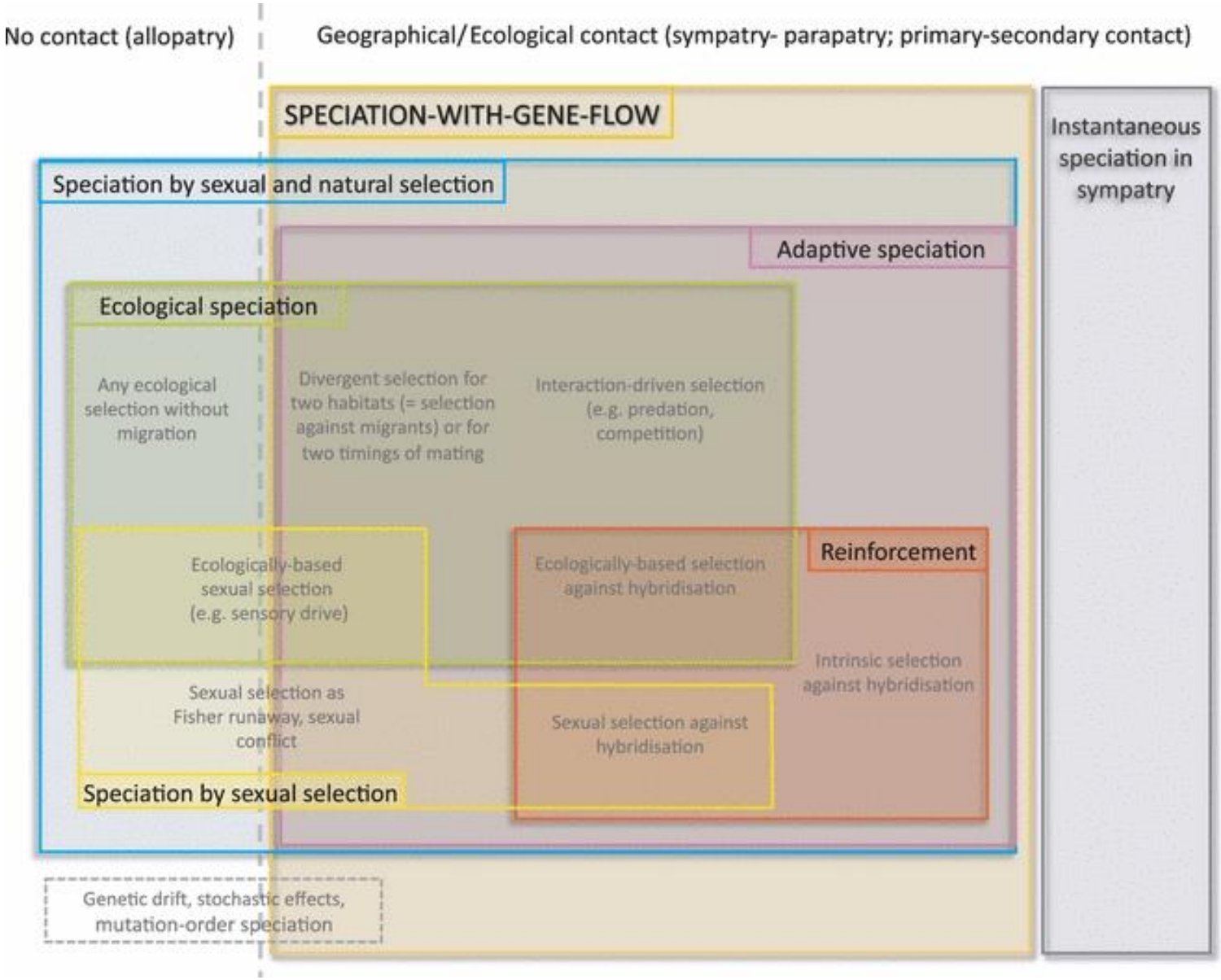
EVOLUTION
INTERNATIONAL JOURNAL OF ORGANIC EVOLUTION
SSE
SOCIETY for the STUDY of EVOLUTION

ORIGINAL ARTICLE

Sperm divergence in a passerine contact zone: Indication of reinforcement at the gametic level

Tomáš Albrecht, Kamila Opletalová, Jiří Reif, Václav Janoušek, Lubomír Piálek, Emily R. A. Cramer, Arild Johnsen, Radka Reifová

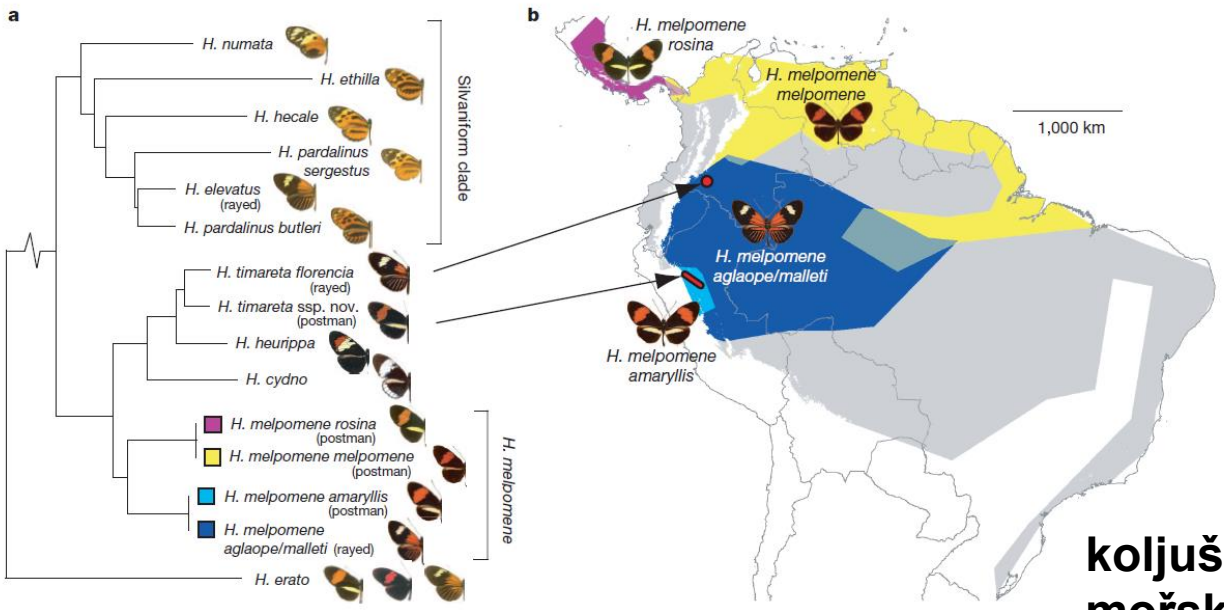
First published: 31 December 2018 | https://doi.org/10.1111/evo.13677 | Citations: 2



Smadja and Butlin. MolEcol. 2011

Evoluční důsledky mezidruhové hybridizace

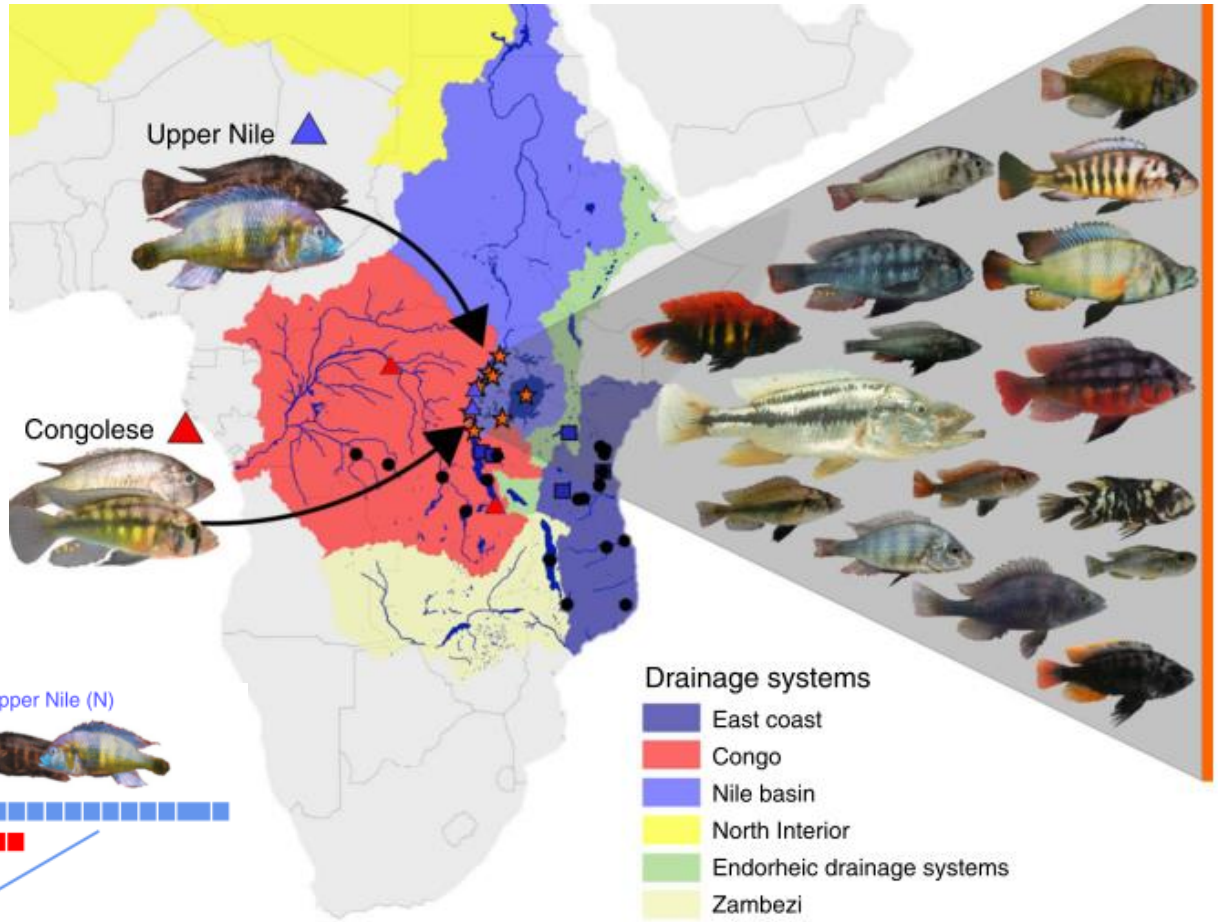
Mezidruhový genový tok je důležitým zdrojem genetické variability
Paralelní evoluce

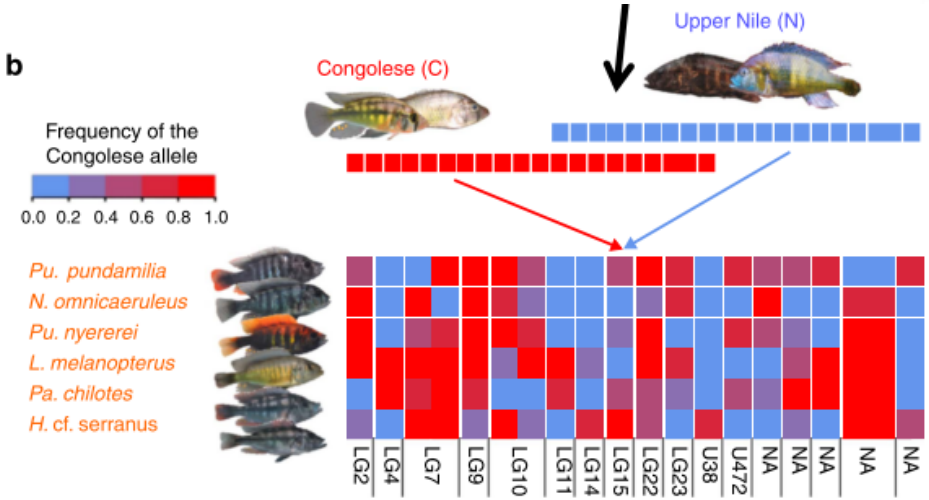


koljuška tříostná, forma mořská (nahoře) a říční (dole)

Hybridizace a genový tok urychluje adaptivní radiace

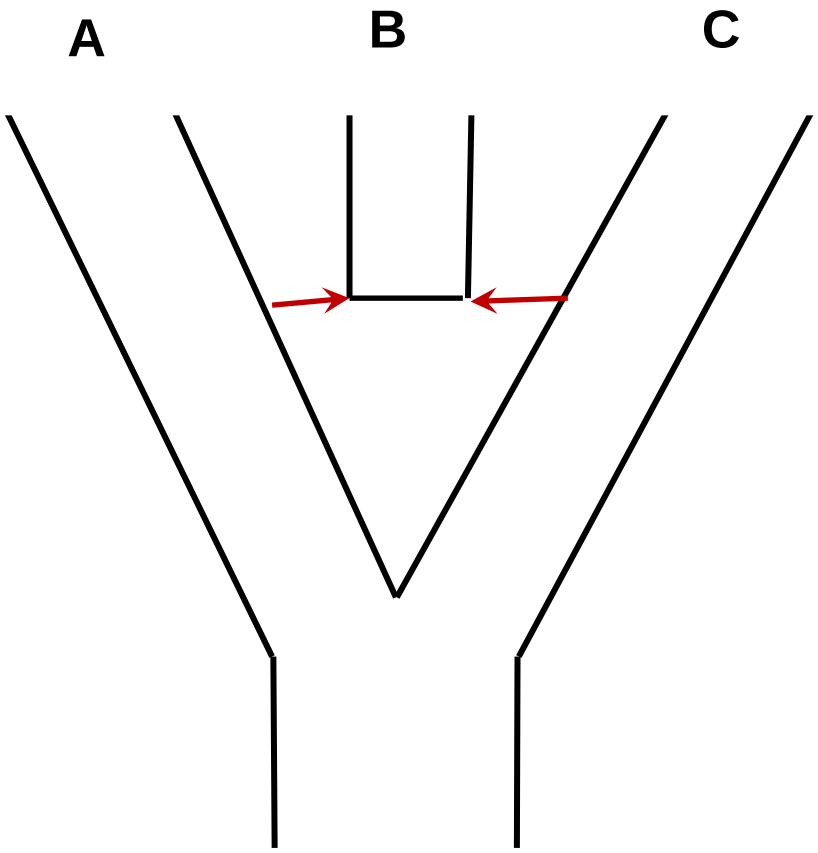
- K adaptivní radiaci třeba nejen volné ekologické niky, ale také genetická variabilita.





Meier, et al. 2017 *Nat. Comm.*

Speciace hybridizací

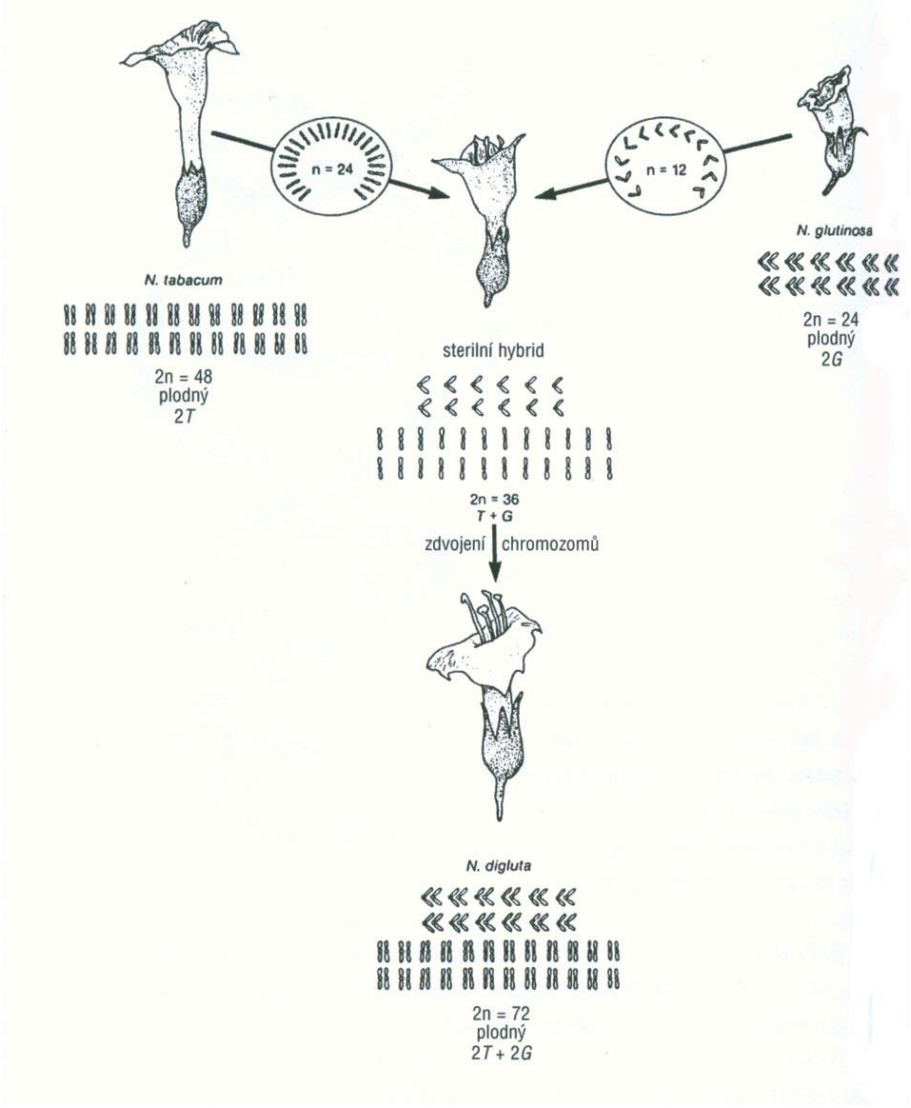


Polyploidní hybridní speciace

- Provázena duplikací genomu hybridního druhu.
- Duplikace genomu

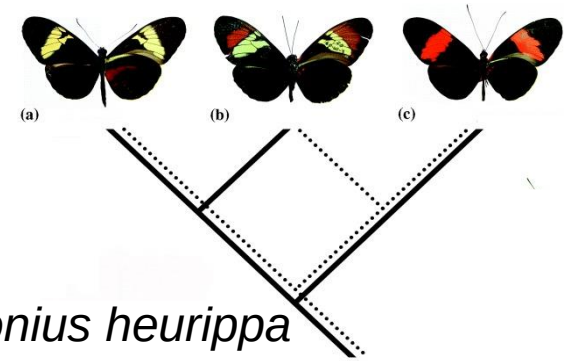
  (1) odstraní případné poruchy v meióze u hybridů, pokud se rodičovské druhy liší ploidií.

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

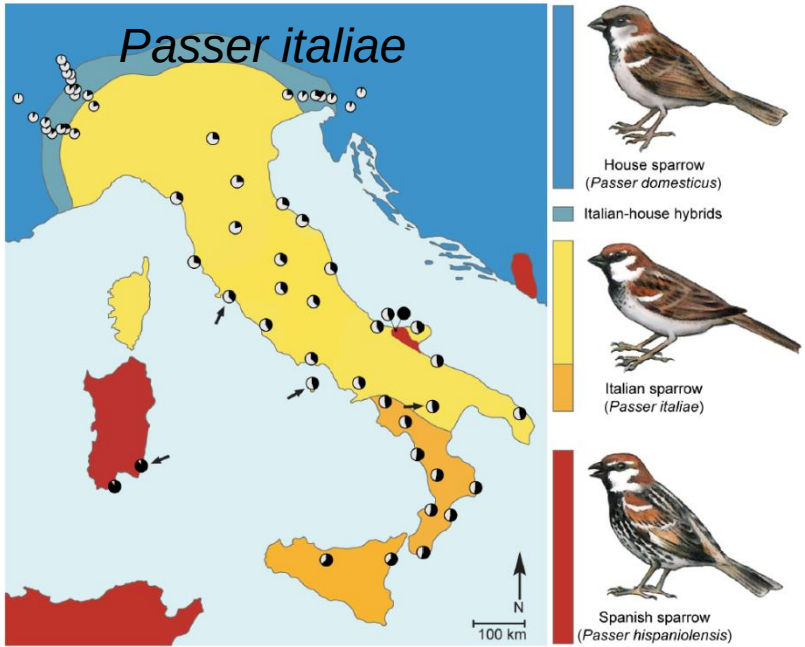


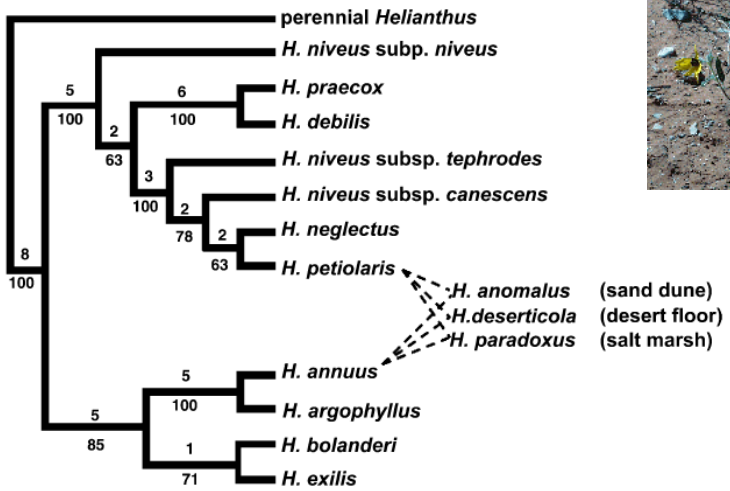
Homoploidní hybridní speciace

- 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.



Heliconius heurippa





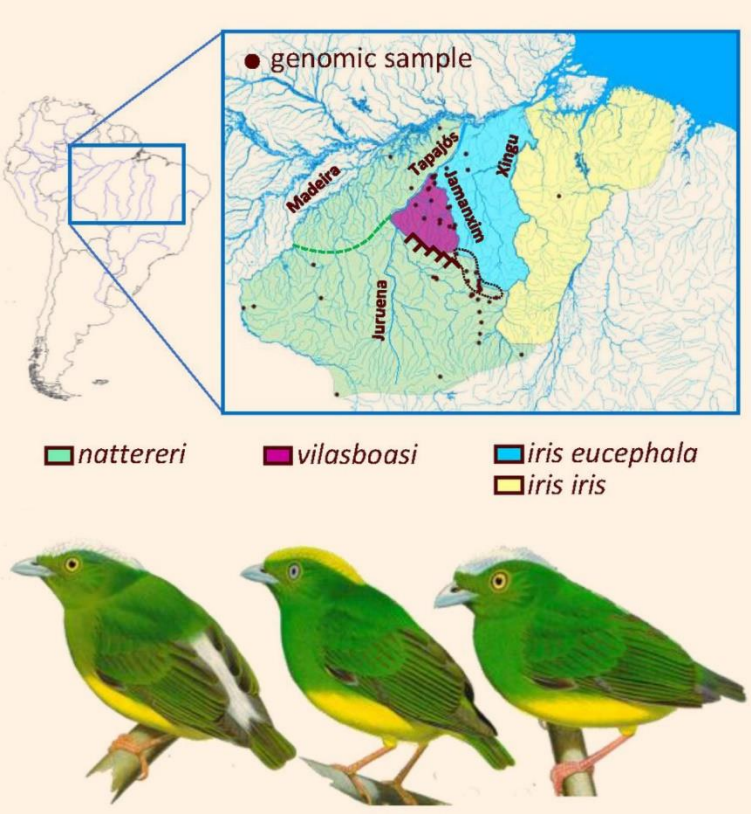
Hybrid speciation leads to novel male secondary sexual ornamentation of an Amazonian bird

Alfredo O. Barrera-Guzmán[a,1], Alexandre Aleixo[b], Matthew D. Shawkey[c], and Jason T. Weir[a,d,1]

[a]Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Toronto, Toronto, ON, Canada M5S 3B2; [b]Department of Zoology, Museu Paráense Emílio Goeldi, Belém, Pará, 66040-170 Brazil; [c]Department of Biology, University of Ghent, 9000 Ghent, Belgium; and [d]Department of Biological Sciences, University of Toronto Scarborough, Toronto, ON, Canada M1C 1A4

Referát

Hybridní původ pipulky brazilské



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

Doporučené čtení

doi:10.1111/evo.14181

Comparative studies on speciation: 30 years since Coyne and Orr

Daniel R. Matute[1,2] and Brandon S. Cooper[3]

[1]*Biology Department, University of North Carolina, Chapel Hill, North Carolina 27510*

[2]*E-mail: dmatute@email.unc.edu*

[3]*Division of Biological Sciences, University of Montana, Missoula, Montana 59812*