

System a evoluce vyšších rostlin

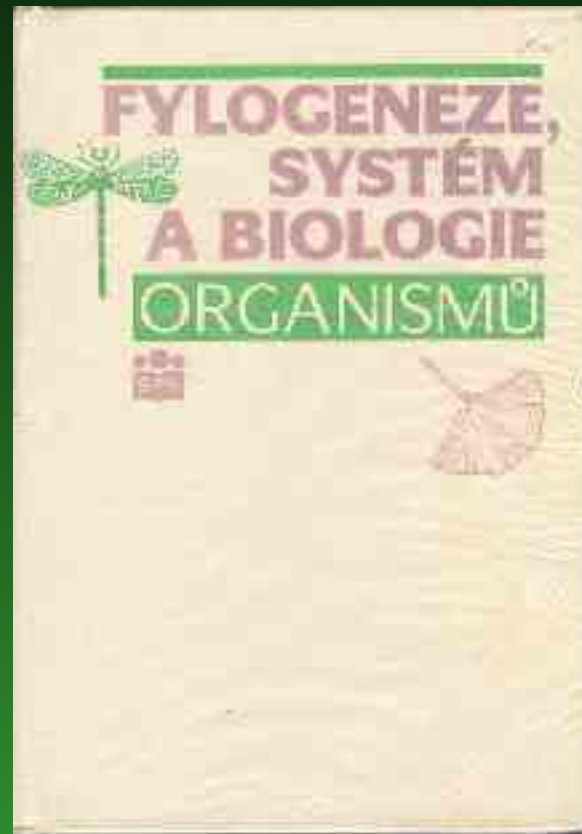
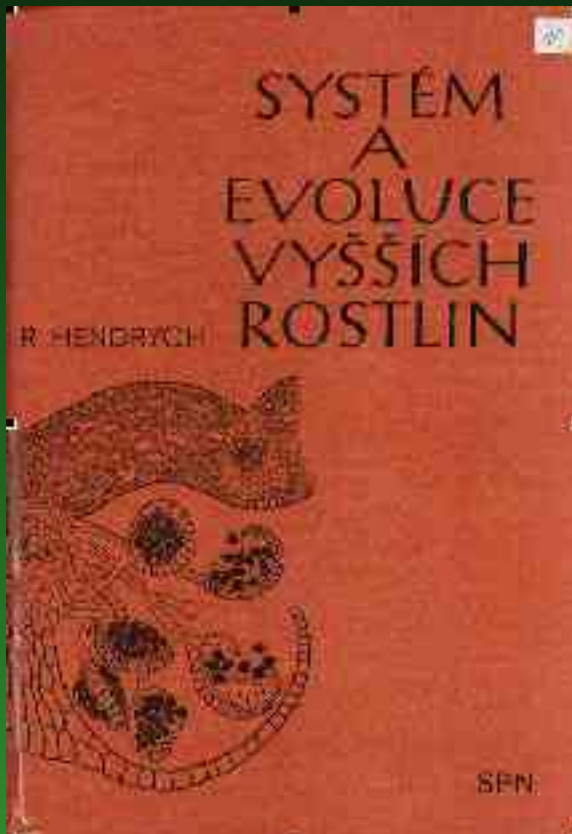
Petr Bureš

Studijní literatura

Hendrych R.: *System a evoluce vyšších rostlin.* – SPN, Praha, 1977.

Smejkal M.: *System a evoluce vyšších rostlin.* – In: Rosypal S. et al.: *Fylogeneze, system a biologie organismů.* – SPN, Praha, 1992, p.205-350.,

Mártonfi P.: *Systematika cievnatých rastlín.* – UPJŠ, Košice, 2003.



Systematická biologie je věda o rozmanitosti organizmů

(E. Mayr 1969: Principles of systematic zoology. Mac Graw – Hill Book Co., New York X+428 p.).

Základním posláním systematiky je tuto **rozmanitost**

(= variabilitu, = biodiverzitu p.p.):

- **registrovat** = studovat a popsat
- **kauzálně ji vysvětlovat** = objasňovat její příčiny a následky

Jedním z prvoplánových cílů systematiky je vytvořit a spravovat **klasifikační systém**.

Metodologie systematická čili **taxonomie** vymezuje v teoretické rovině systematické kategorie, pravidla a způsoby klasifikace a pojmenování organizmů.

Základním analytickým prvkem taxonomie je znak

typ znaku

příklad

morfologický

počet tyčinek

anatomicko-cytologický

přítomnost pyrenoidu
v buňkách

chemický

přítomnost alkaloidů

karyologický

počet chromosomů

molekulární

sekvence nukleotidů

genetický

vzájemná křížitelnost

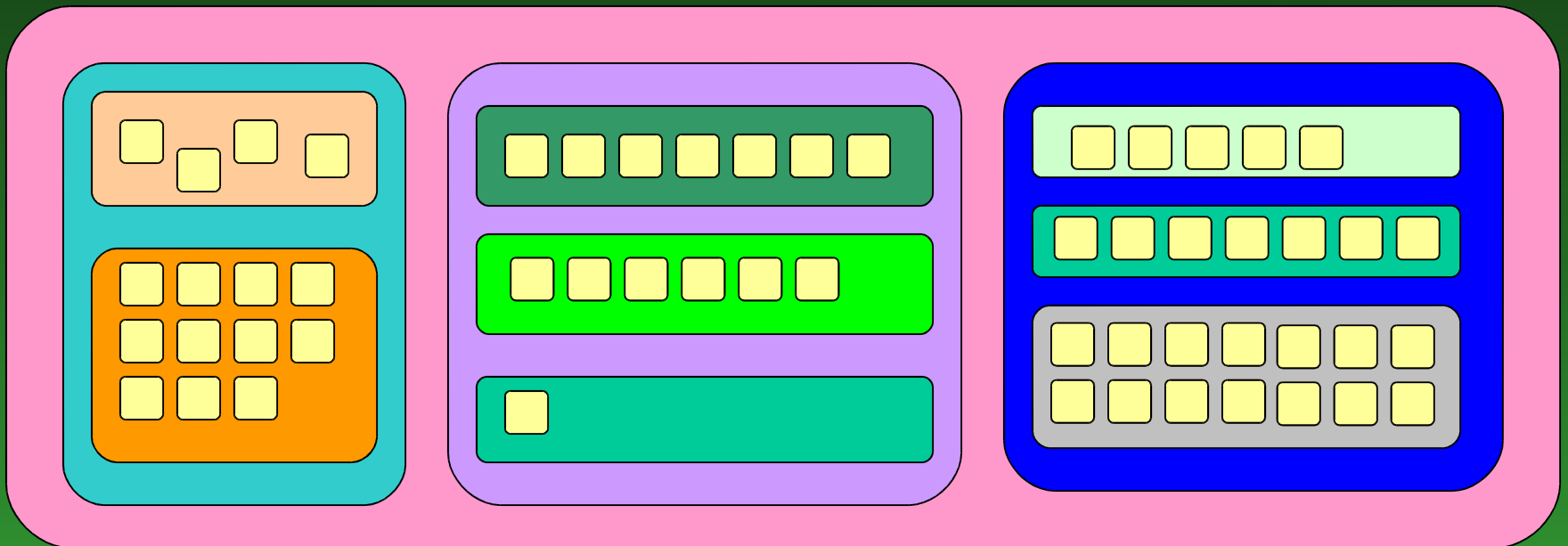
Prostor v němž se uplatňuje variabilita znaků má řadu dimenzí:

časová dimenze fylogenetická,
časová dimenze ontogenetická,
geografické dimenze,
klimatická dimenze, ...).

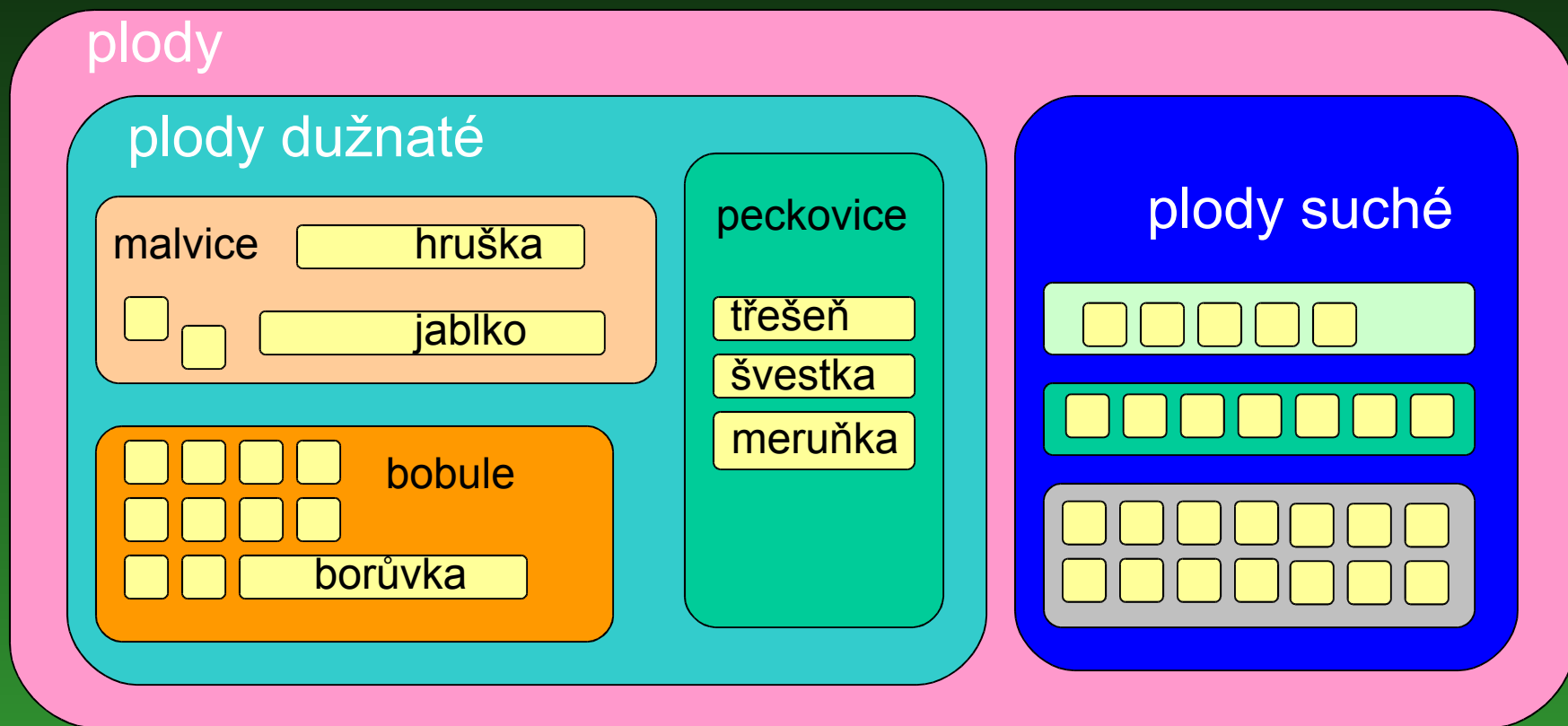
Objekty taxonomického studia – **taxony** – jsou klasifikovány na základě syntézy pokud možno co nejvíce znaků.

Klasifikační systém

Systematika chápe klasifikační systém jako uspořádání objektů, v našem případě **druhů** (rostlinných) do soustavy hierarchických kategorií (obecně logických tříd, v našem případě zvaných jednotky) podle určitých třídících kritérií. Druh sám je přitom jednou z těchto kategorií (tedy jednotek) a to tou nejdůležitější.



Představme si třeba logickou třídu "peckovice" patří do ní takové objekty jako meruňka, švestka, třešeň, atd., nepatří do ní ale jablko, hruška atd. Peckovice spolu s malvicemi a bobulemi bychom mohli zařadit do vyšší (nadřazené logické třídy nazývané např. "plody dužnaté").



Klasifikace a znaky

Klasifikace (třídění) je jednou ze základních činností lidského mozku.

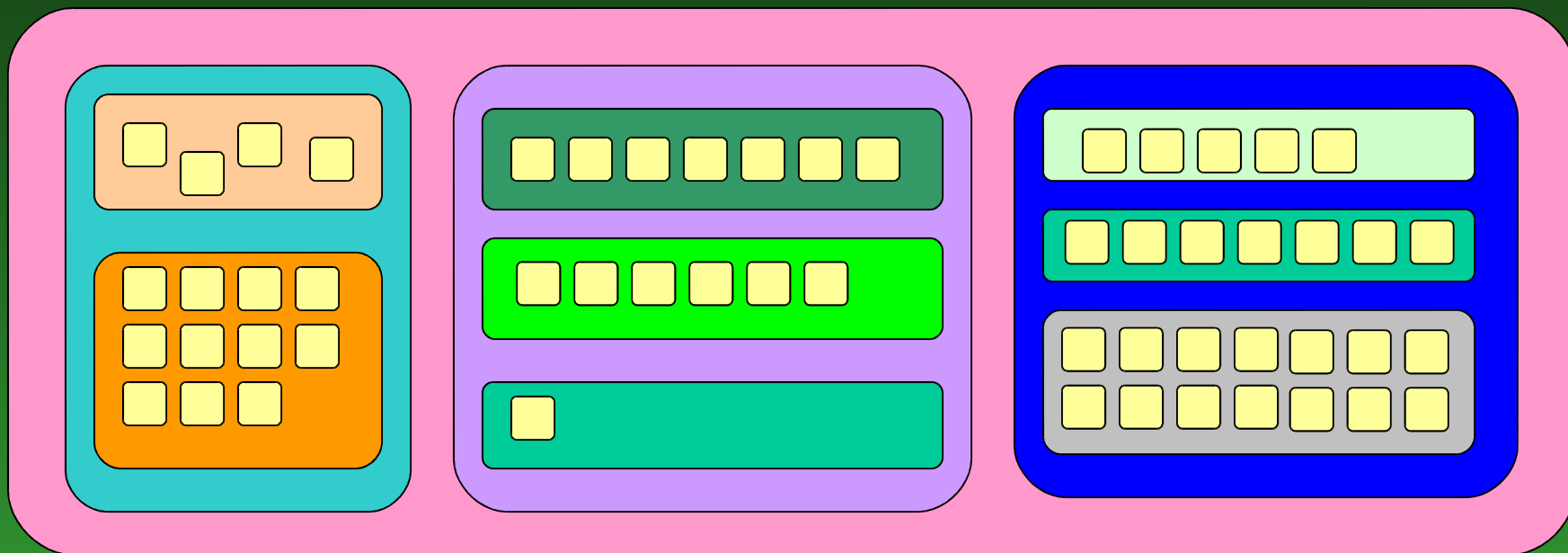
Klasifikace je součástí metod každé vědy.

Nejprostší formou klasifikace je rozlišení objektů na jedné úrovni tj. pouze od sebe navzájem. Takové klasifikace docílíme nejnáze tehdy, nazveme-li objekty nějakými různými jmény – termíny.

Tato jednoúrovňová klasifikace se nazývá **lineární**.



S lineární klasifikací však vystačíme jen u malého množství objektů, jakmile jejich počet roste lidský mozek se brání zahlcení konkrétními informacemi – tvorbou logických tříd – tedy abstraktních objektů (vymezených konkrétními znaky).

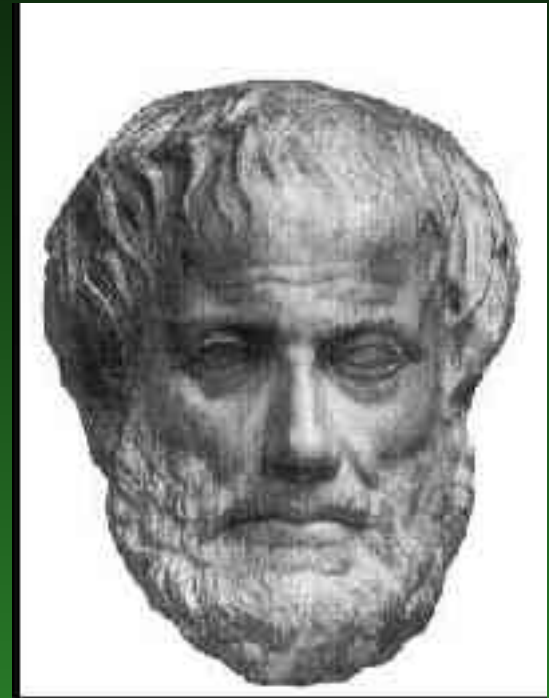


Hierarchická klasifikace

Samotný proces třídění (tedy vytváření oněch logických tříd; etymol.: z lat. classis = třída) nazýváme klasifikace **hierarchická**.

Tvůrcem metody hierarchické klasifikace je řecký filosof Aristoteles.

Vytvořil tímto způsobem první systém živočichů v díle *Historia animalium*.

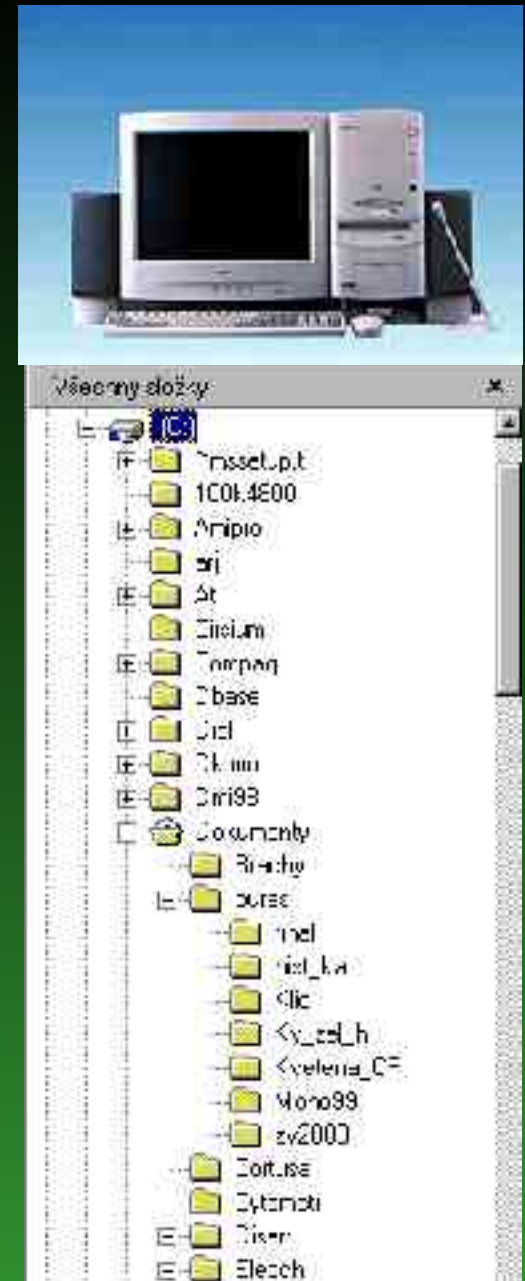


Aristoteles

384 - 322 B. C.

Příkladem objektivně vynuceného přechodu od klasifikace lineární ke klasifikaci hierarchické může být vývoj velikosti periferních počítačových pamětí a s ním spojený přechod od lineární k hierarchické struktuře adresářů a podadresářů

```
C:DIR  
C:autoexec.bat
```





Jiným příkladem vynuceného přechodu od lineární klasifikace ke klasifikaci hierarchické je "fenomén velké knihovny": Pokud budeme mít ve své knihovně málo knih třeba 10, 20 nebo 50 kusů vystačíme zpravidla s jedním regálem ve kterém knihy budou seřazeny v náhodném pořadí, neboť při jejich hledání vystačíme bohatě s orientací pomocí jejich hřbetů.

Budeme-li mít knih 10, 20, nebo 50 m nejenže nevystačíme s jedním regálem, ale zpravidla se snažíme knihy nějak třídit do jedné skříně dáme třeba literaturu o historii – do jednoho regálu v této skříně dáme historické slovníky a encyklopedie, do druhého učebnice historie a historická kompendia, do třetího třeba populárně naučnou literaturu historickou, do 4. třeba historická regionalia atd. často si knihy dělíme i podle místností – do pracovny literaturu odbornou, do obývacího pokoje reprezentativní, do ložnice beletrii. Místnosti, skříně, regály, ... nejsou pak ničím jiným než logickými třídami naší vlastní klasifikace.

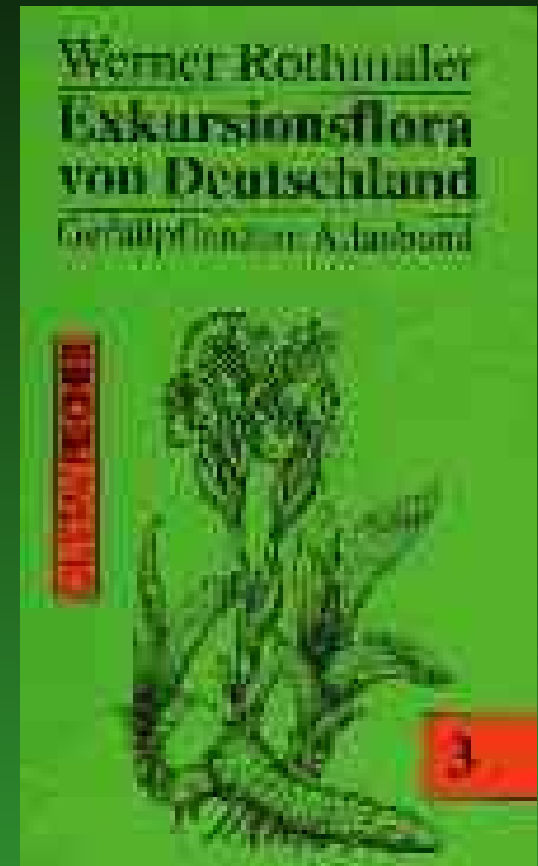


Determinace a identifikace.

Klasifikaci nesmíme zaměňovat s jiným procesem založeným na manipulaci se znaky – **determinací** (určováním) – tj. se zařazováním daného objektu do již existujícího klasifikačního systému.

Někteří ortodoxní metodologové dokonce rozlišují i jakousi primární fázi zkoumání a zjištění znaků podstatných pro determinaci daného objektu – hovoří pak o **identifikaci**.

Často ale bývají identifikace a determinace považovány za synonyma.



Jednotky a taxony

Hierarchické úrovně klasifikačního systému nazýváme **jednotky** – např. čeleď, řád, atd. tedy pojmy abstraktní.

Naproti tomu konkrétní obsah takové jednotky nazýváme **taxon** – např. *Ranunculaceae*, *Campanulales*, *Anemone nemorosa*, atd.



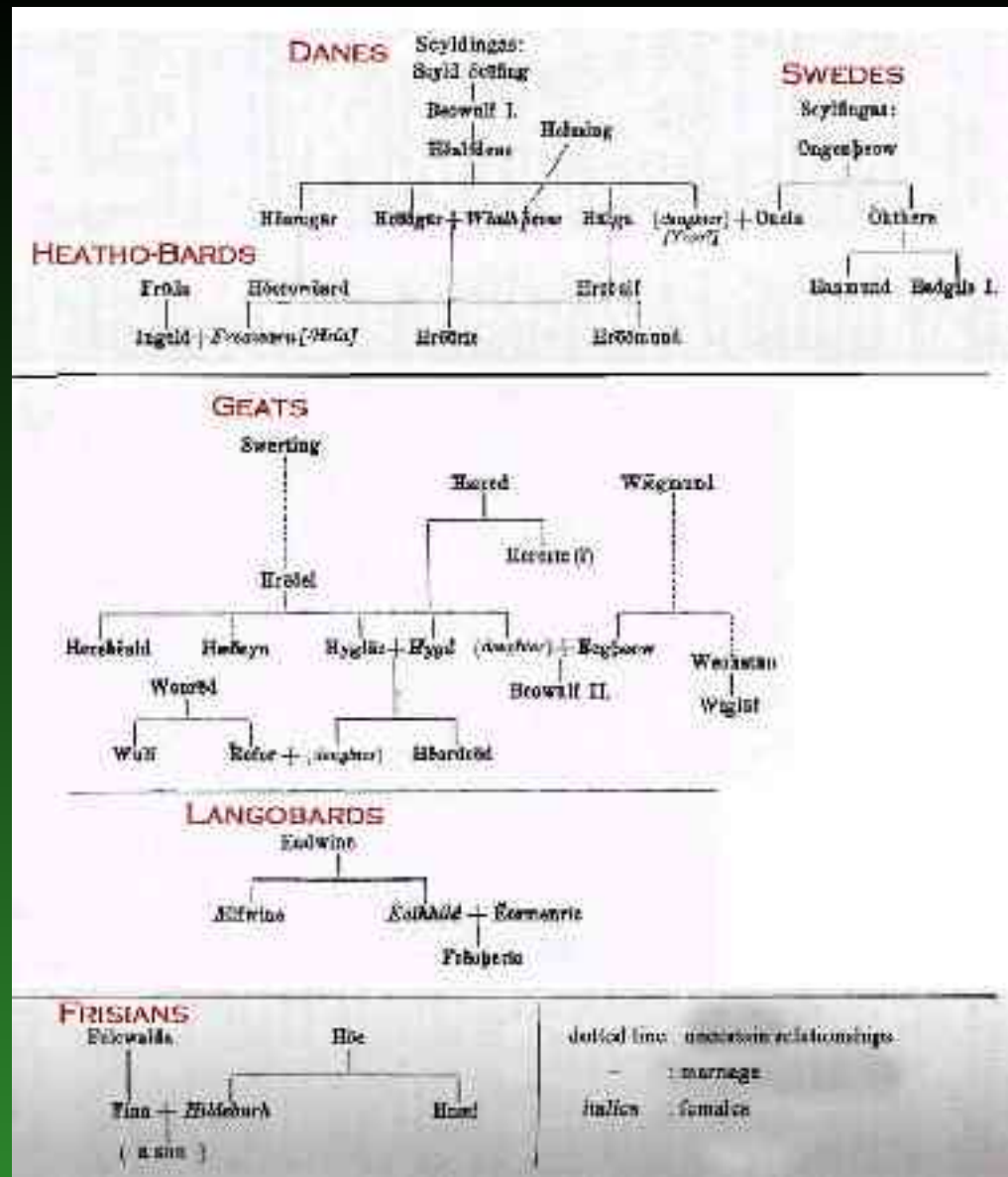
System přirozený a umělý

Klasifikovat lze obecně vzato mnoha způsoby – např. třídíme-li známky můžeme tak činit podle země původu, stáří, zobrazeného motivu, ale i třeba podle poškození, velikosti, tvaru atd. pokaždé dostaneme jiný výsledek klasifikace – jiný klasifikační systém. Výsledek klasifikace tedy velmi záleží na vztahu mezi objekty, který si zvolíme jako hlavní klasifikační kritérium.

Přirozený systém je takový, který existuje nezávisle na klasifikátorovi – jeho principem u organismů je uspořádání podle podobnosti nebo nepodobnosti založeném na studiu pokud možno maximálního počtu dostupných znaků – do jisté míry pouze ideální vlastnost ke které se můžeme jen víceméně blížit.

Jeho protikladem je **systém umělý**, založený na kritériu vytvořeném klasifikátorem, které není odrazem jejich reálného vztahu. Např. na absolutizaci významu jediného znaku.

Příkladem přirozené klasifikace může být např. rozřídění příslušníků rozvětvené rodiny na základě příbuzenských vztahů v rámci rodokmenu, umělé je pak např. jejich rozdělení na základě podobnosti ve velikosti nohy apod. Koneckonců bychom těžko našli krásnější ideový archetyp evolučních schémat – "evolučních stromů", než jsou genealogická schémata.



Míra evoluční příbuznosti

Současný fylogenetický systém není metrický, může však diskretním způsobem vyjádřit míru evoluční příbuznosti vzdáleností – postavením – dvou taxonů v systému. Míra evoluční příbuznosti dvou taxonů je v hierarchii logických tříd dána nejnižším možným stupněm nadřazeného taxonu do nějž patří oba tyto taxony. Posloupnost hlavních taxonomických úrovní je od nejvyšší: říše – podříše – oddělení – třída – řád – čeleď – rod – druh.

Druhy

Základními **objekty** klasifikace rostlin jsou **druhy**. To že o nich hovoříme jako o objektech znamená, že uznáváme jejich **reálnou existenci** – tedy z obecného hlediska existenci **zcela nezávislou na nás samotných**.

Ostatní jednotky klasifikační jako rody, čeledě atd. jsou do značné míry lidskými artefakty – abstrakcemi – tedy za reálně neexistující.

Klasická Mayrova definice "biologického druhu" (biospecies) říká, že "**druhem rozumíme soubor aktuálně nebo potenciálně se křížících populací oddělených od reprodukční bariérou od ostatních takových souborů**."

Takovouto definici lze pochopitelně vztáhnout pouze na sexuálně se množící – tzv. **biparentální organismy**. Takových je většina např. mezi živočichy. U rostlin splňují toto kritérium pouze rostliny obligátně allogamické.

Populace

Populace bývá obvykle definována jako soubor jedinců obývajících určitý prostor – viz např. Henderson's dictionary of biological terms 11. ed. (1996).

Pojem populace je intuitivně založen na empirické zkušenosti, že jedinci se na straně jedné zpravidla nevyskytují izolovaně (individuálně) a na straně druhé není nikdy jejich rozložení v prostoru homogenní.

Existují objektivně (různými překážkami dané) přeryvy – diskontinuity, oddělující od sebe navzájem skupinky jedinců. Uvnitř těchto skupinek dochází k aktuálnímu toku genů mezi jedinci – jejich genomy spolu vstupují do vzájemných interakcí. Při takové interakci nemusí jít nutně o přímou rekombinaci. Jedinci jedné populace sdílejí jeden společný genofond.

Populace je tedy soubor všech jedinců podílejících se aktuálně na nějakém společném genovém fondu

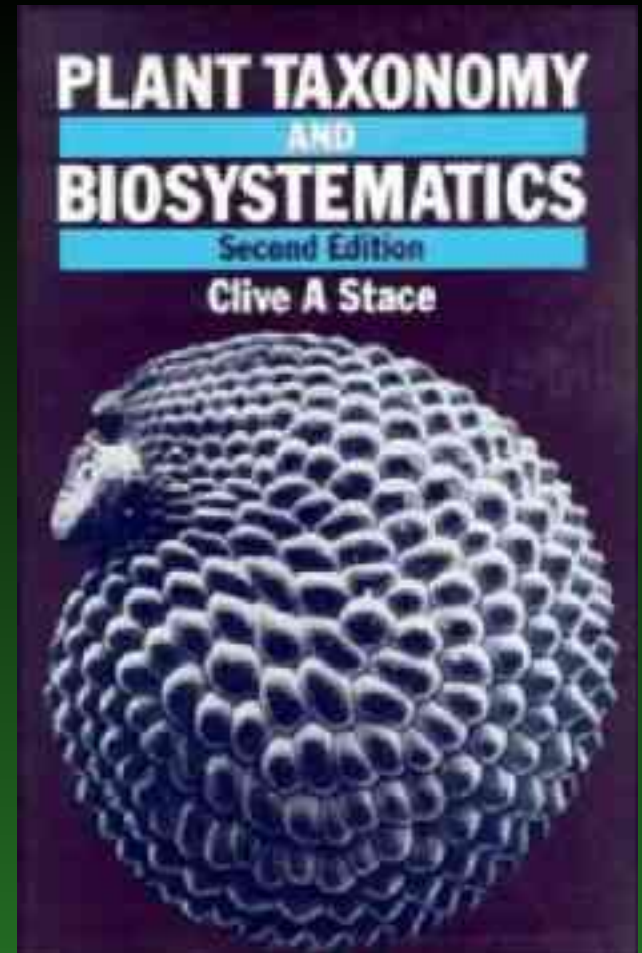
To že pak obývají nějaký (víceméně kontinuální) prostor je tím pádem implicitní. Genový fond populace je zpravidla odlišný od genomu jedince a také populace téhož druhu, pokud jich existuje více, mají obvykle různé genofondy a to jak po stránce kvalitativní tak po stránce kvantitativní.

Tyto reálné rozdíly mezi populacemi respektuje syntetická taxonomie tím, že populace a ne jedinec je pro ní základním prvkem při studiu variability. Ve struktuře genofondu populace se zpravidla míra náhody uplatňuje v daleko menší míře než v případě jedince stejně jako náhodné vlivy prostředí



Vysvětlováním příčin variability rostlin a tedy i studiem principů jejich evoluce se zabývá **biosystematika rostlin**.

Biosystematika rostlin nezkoumá na rozdíl od rostlinné taxonomie jednotlivosti = taxony pomocí jejich znaků, ale zkoumá procesy samotné taxony při takovém studiu slouží jako modely pro takové studium.



Primárními mechanismy (= faktory = podmínkami + příčinami) evoluce jsou:

- **genové mutace**
- **transport a s ním spojená rekombinace genů** (mezi jedinci, populacemi a druhy)
- **selekce genů** (přírodní výběr)

U všech tří faktorů se přitom na straně jedné uplatňuje určitá prediktabilní míra kauzality v kontrastu s nepředvídatelným vlivem náhody.

Způsoby transportu genů

Vertikální transport genů mezi jedinci

prostřednictvím celých nebo polovičních genotypů
po linii ancestor - descendent (z předků na potomky)
rozmnožováním

Horizontální transport genů mezi populacemi, nebo druhy

prostřednictvím polovičních genotypů
vnitrodruhovou nebo mezidruhovou hybridizací
u rostlin velmi často, u živočichů vzácně
obvykle přitom jde o blízcě příbuzné druhy
mezi druhy vývojově zcela vzdálenými (např. i mezi rostlinami
a živočichy navzájem) není zcela vyloučen (jako vektor mohou
v tomto směru fungovat viry).

Cirsium palustre



×

Cirsium heterophyllum



Cirsium heterophyllum × *C. palustre* = *C. × wankelii*

Petr Bureš: Prezentace přednášky Systém a evoluce vyšších rostlin - část 1.

Důsledky mezidruhové hybridizace

- Mezidruhová hybridizace je základním **speciačním mechanismem rostlin**. Častá přítomnost mezidruhové hybridizace u rostlin má fatální evoluční důsledky, kterými se rostliny podstatně odlišují od živočichů.
- Vznik taxonů mezidruhovou hybridizací způsobuje **retikularitu evolučních linií** (síťovitost). Ze systematického hlediska pak nelze zachovat podmínku monofyletičnosti.
- Mezidruhová hybridizace je nejčastější příčinou genomových mutací vedoucích k u rostlin velmi rozšířené **polyploidii**, jenž se u živočichů prakticky neuplatňuje.
- Důsledkem alloplodie je také poměrně častá přítomnost **apomixie** jako častého způsobu rozmnožování rostlin, které se u živočichů zpravidla neuplatňuje.

Základní breeding systémy u rostlin

Základní rekombinantní rámec vertikálního transportu genů vytvářejí způsoby jakými dochází k rozmnožování - breeding systémy - ty jsou důsledkem mezidruhové hybridizace u rostlin od živočichů odlišné.

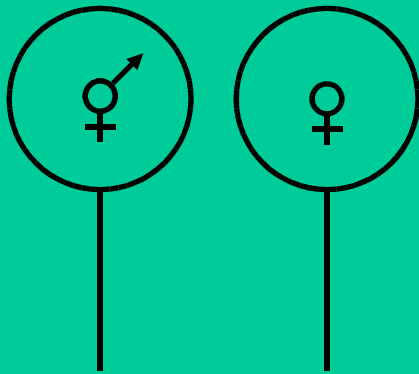


Allogamie = cizosprašnost = opylování cizím pylem; breeding systém analogický způsobu rozmnožování drtivé většiny živočichů)

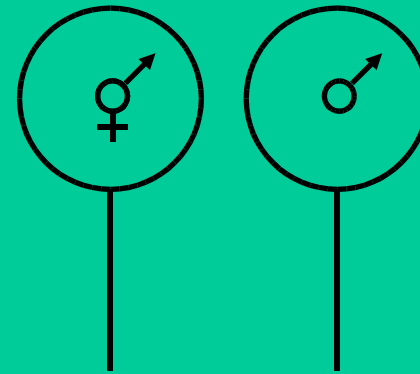
Autogamie = samosprašnost = opylování vlastním pylem

Apomixie je asexualita - tj. rozmnožování nepohlavní. Realizuje se buď v podobě **agamospermie**, kdy semena sice vznikají avšak bez syngamie (=splynutí pohlavních buněk) nebo v podobě **klonality**, kdy jediným způsobem rozmnožování je rozmnožování vegetativní. S apomixií se prakticky nikdy neseťkáme v čisté (= obligátní) podobě. Za výjimečných okolností se může většina jinak apomiktických druhů rozmnožovat pohlavně, čímž je situace o to složitější.

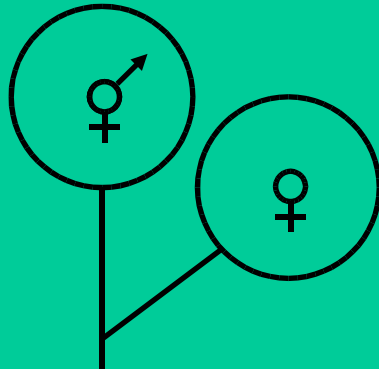
gynodioecie



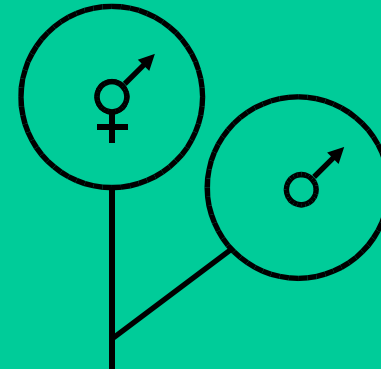
androdioecie



gynomonoecie



andromonoecie



Izolace - protiklad mezidruhové hybridizace

Zatímco mezidruhová hybridizace je diverzifikujícím faktorem evoluce, je izolace jejím stabilizujícím mechanismem. Bez izolace by se hybridogenní druhy nestabilizovaly a rozpustily by se genetickou korozí.

Izolaci můžeme rozdělit na dva typy:

alopatrická izolace - geografická - např. výbuch sopky - nebo jakákoli geografická překážka oddělující od sebe blízce příbuzné druhy - u rostlin, které se nemohou tak snadno pohybovat jako živočichové hraje tento typ obrovskou roli.

sympatrická izolace (hůře se prokazuje) - gametický nesoulad (např. pyl na blizně vůbec nevyklíčí, nebo se láčka vytvoří, ale jen proroste do semeníku, ale ke splnutí gamet nedojde) - ekologická izolace (příbuzné sympatrické druhy žijí a rozmnožují se v odlišných ekologických podmínkách) - časová (temporální) izolace (příbuzné sympatrické druhy kvetou v různou dobu vegetační sezóny) - mechanická izolace - (např. květy příbuzných druhů jsou morfologicky adaptované na různé speciální typy opylovačů) - vysoká úmrtnost mezidruhově vzniklých zygot a embryí - snížená životaschopnost hybridů - snížená plodnost hybridů až úplná sterilita. **Petr Bureš: Prezentace přednášky Systém a evoluce vyšších rostlin - část 1.**



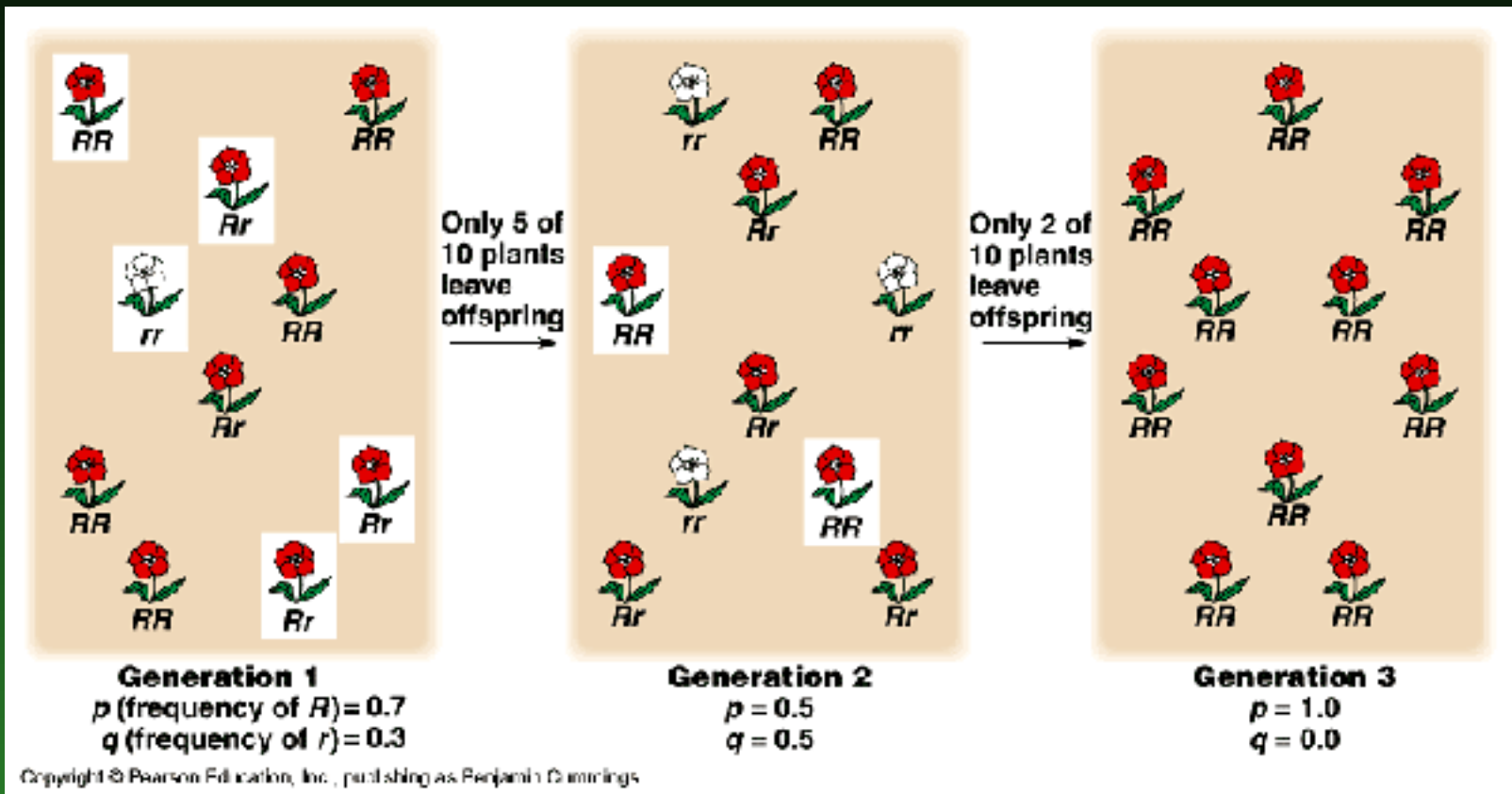
Porušení izolace může v extrémních případech způsobit zánik druhu tzv. genetickou korozí.

PŘ. Populace *Viola lutea* subsp. *sudetica* (Sudetská pohoří, Západní Karpaty, Východní Alpy) je napadena druhem *Viola tricolor* subsp. *tricolor* (okolí komunikací a sídlišť do 700 m n.m. (téměř celá Evropa vč. Skandinávie, na V až po Ural).

Genetický posun (genetic drift)

Uvnitř malých lokálních populací se prolíná vliv izolace a náhody. Dochází k němu proto, že druh není obvykle skutečnou jedinou panmiktickou populací, nýbrž souborem, navzájem izolovaných, lokálních populací, které mohou být (alespoň potenciálně) panmiktické.

Ať je však lokální populace jakákoli není dostatečně velká, aby frekvence jednotlivých alel zůstávala v rovnováze. Naopak díky obrovskému nepoměru mezi teoretickým množstvím kombinací alel a počtem jejich skutečným počtem - tj. počtem jedinců v populaci, zásadním způsobem víceméně náhodně, často i nezvratně ovlivňuje frekvenci jednotlivých alel v populaci.



Rozdíl mezi evolucí u rostlin a u živočichů

Mezidruhový hybrid = kvalitativní skok v rámci genomu jedince má vzhledem k nepohyblivosti rostlin velkou šance, že bude geograficky izolován i na malé vzdálenosti a tím stabilizován ve formě druhu.

V geologicky dlouhé existenci takového druhu je šance, že náhoda takovou izolaci prolomí a dojde k další náhodné hybridizaci.

Alloplodie zvětšuje genetickou výbavu a tím i adaptabilitu na různá selektivní prostředí.

To potřebují rostliny v daleko větší míře, neboť nemohou při nepříznivé změně podmínek prchnout jako živočichové. Hromaděním genů jsou tak připraveny přežít i v nových podmínkách.

Genetický drift má u rostlin vzhledem k jejich nepohyblivosti větší význam než u živočichů.

U rostlin nehrají žádnou roli pohlavní výběr a izolace na principu rozdílů v etologii.

Základní rozdíl mezi evolucí rostlin oproti živočichům je pravděpodobně zapříčiněn primárně jejich nepohyblivostí a absencí nervové soustavy.