

Jak se žije v mikrosvětě



Skrytá diverzita, speciace a evoluce protist



Pavel Škaloud
katedra botaniky PŘF UK

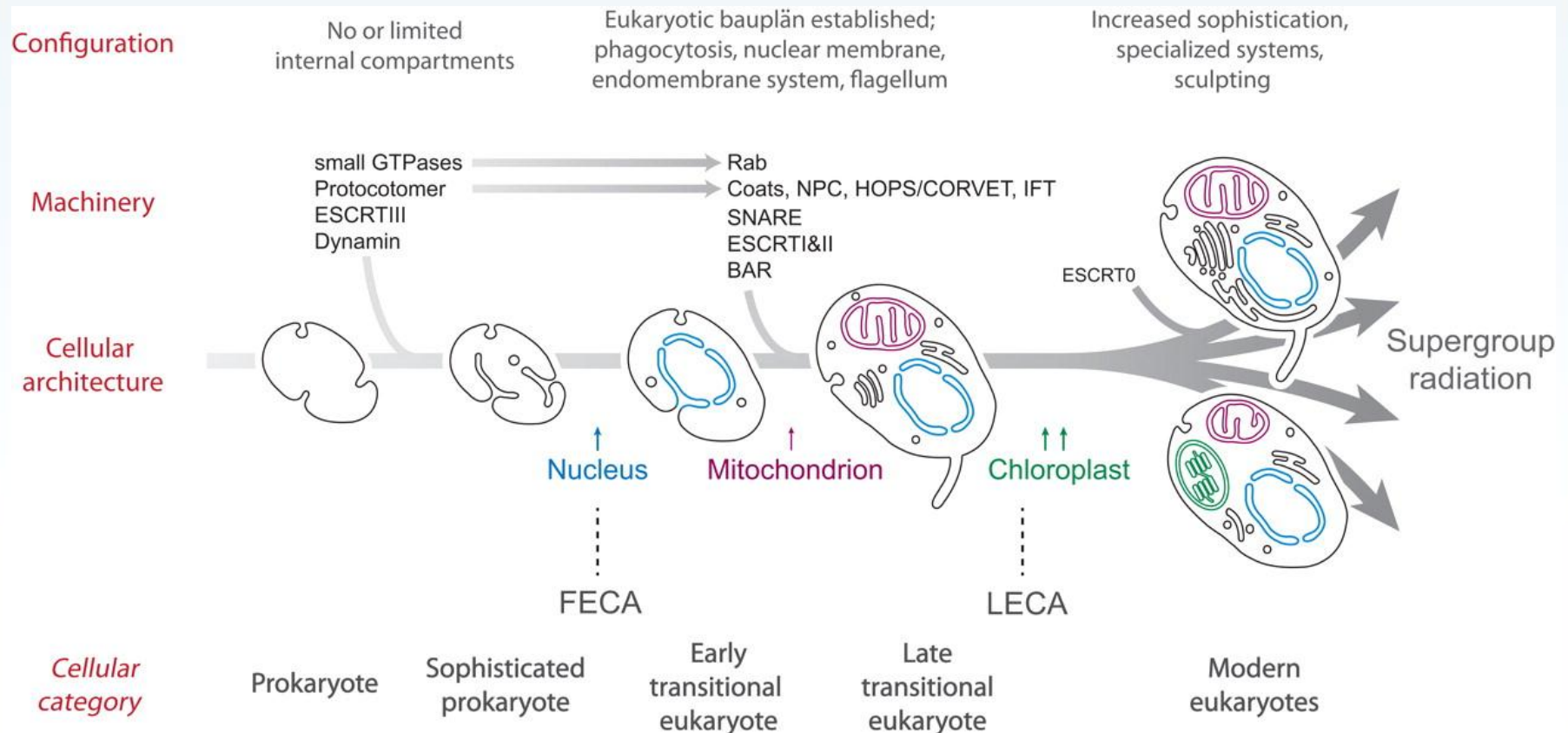
Protista

- Eukaryotické organismy s jednoduchou organizací stélky (jednobuněčné, koloniální či vláknité).



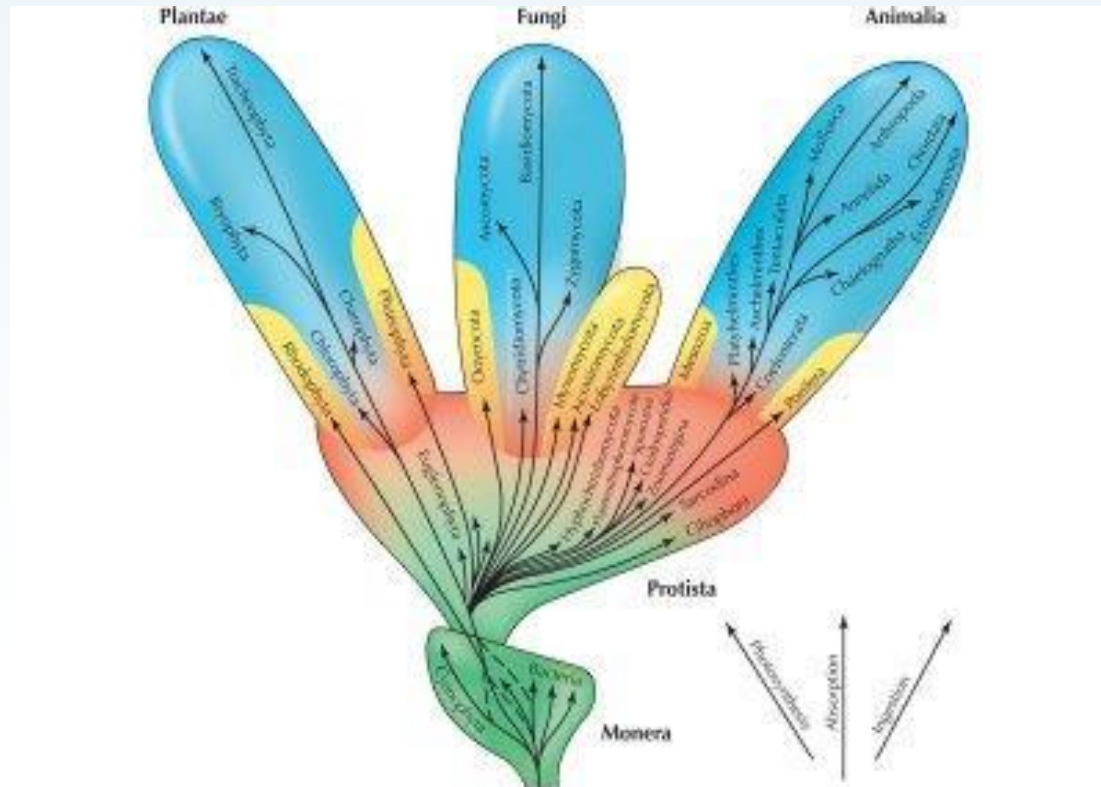
Protista

- Stáří protist – 1.2 – 3.5 mld let
- Last common eukaryotic ancestor (LECA) – cca 1 mld let



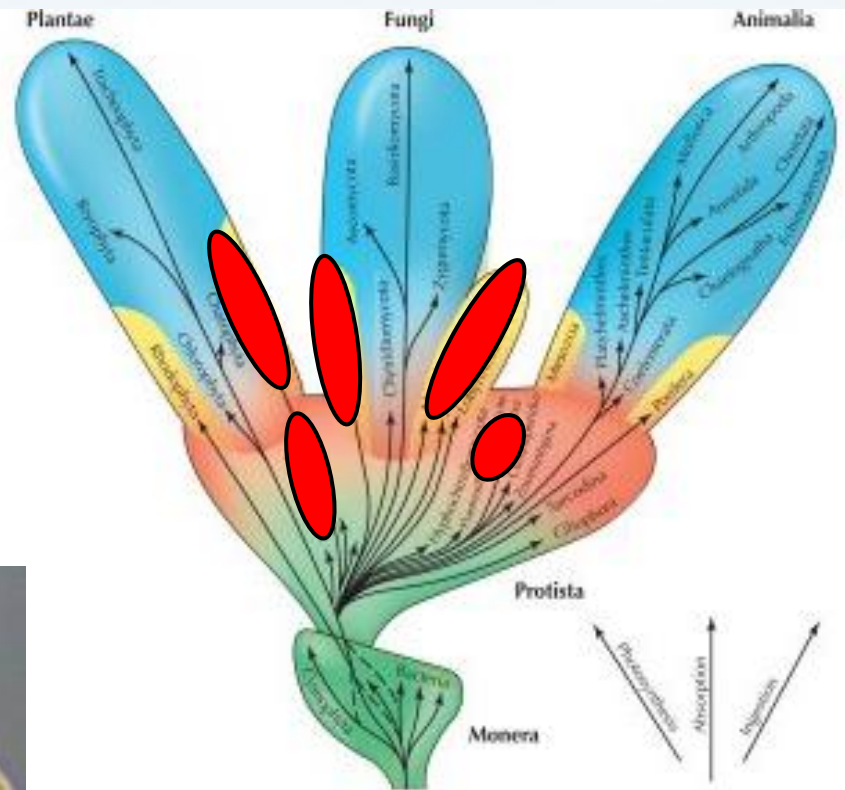
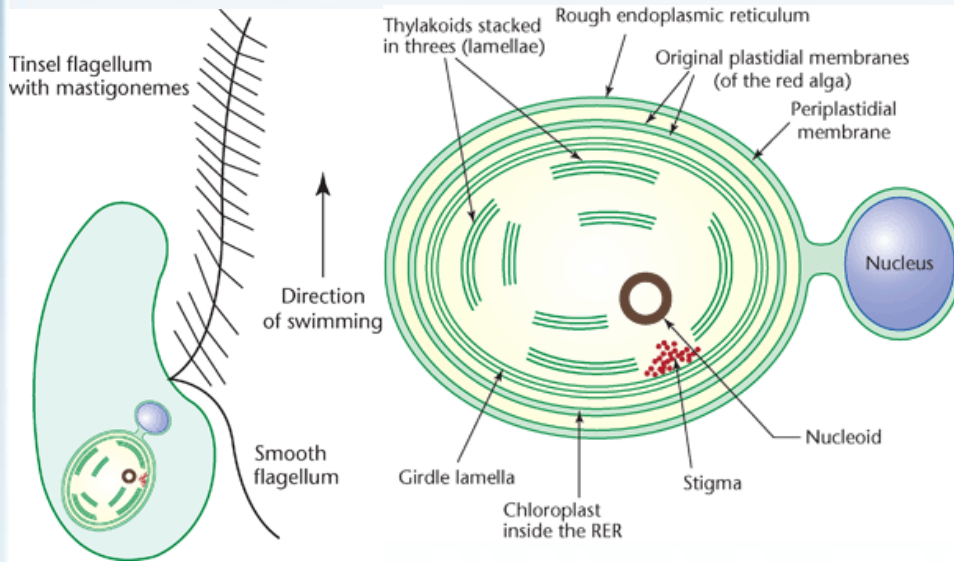
Protista

- Historicky byly tyto organismy řazeny do říše Protista (systém 5 říší)



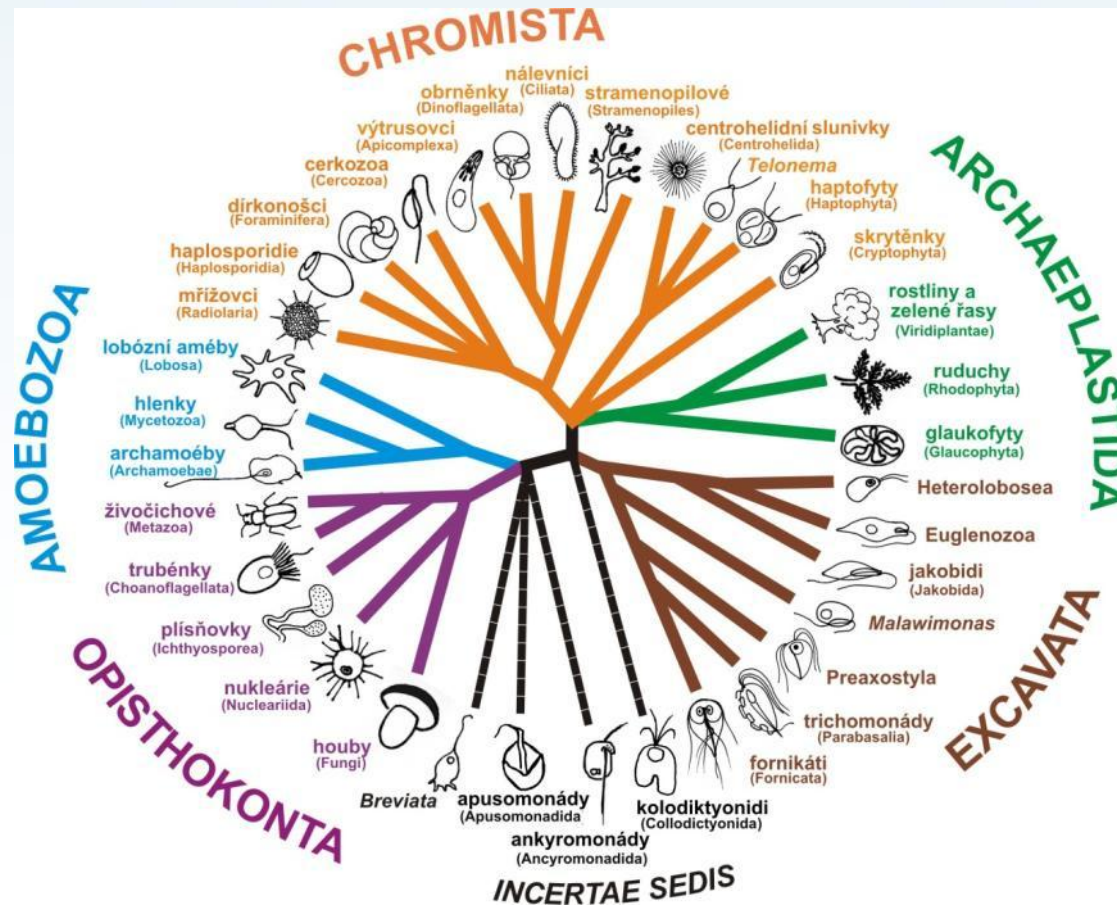
Protista

- **Chromista** – zásadní modifikace systému (1981)
 - Vznik sekundární endosymbiózou chloroplastů ruduch
 - 4membránové chloroplasty autotrofů, odlišná stavba bičíků

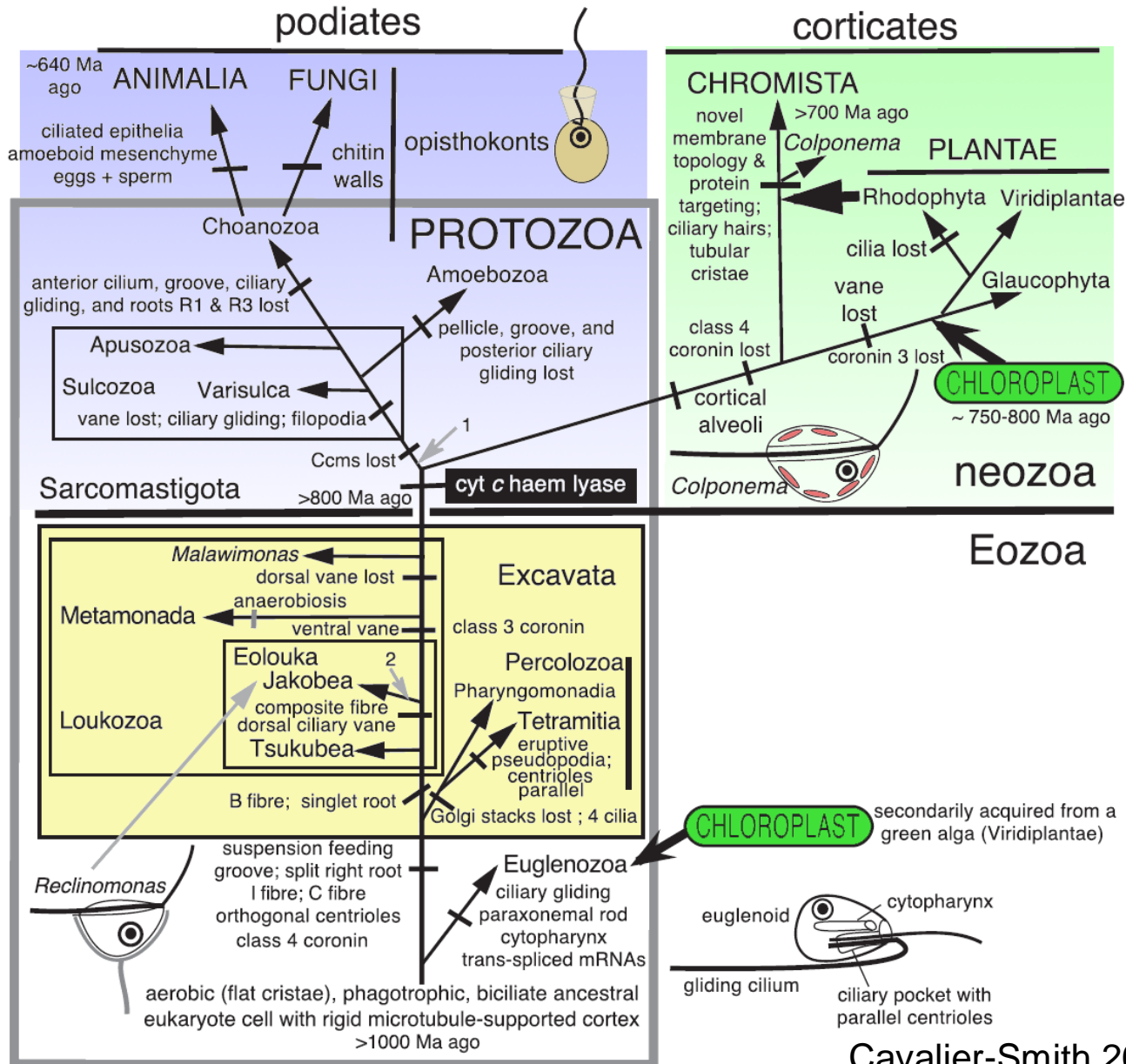


Protista

- Současný systém 5 říší
- Drtivá většina eukaryotní diverzity je tvořena protistními organismy



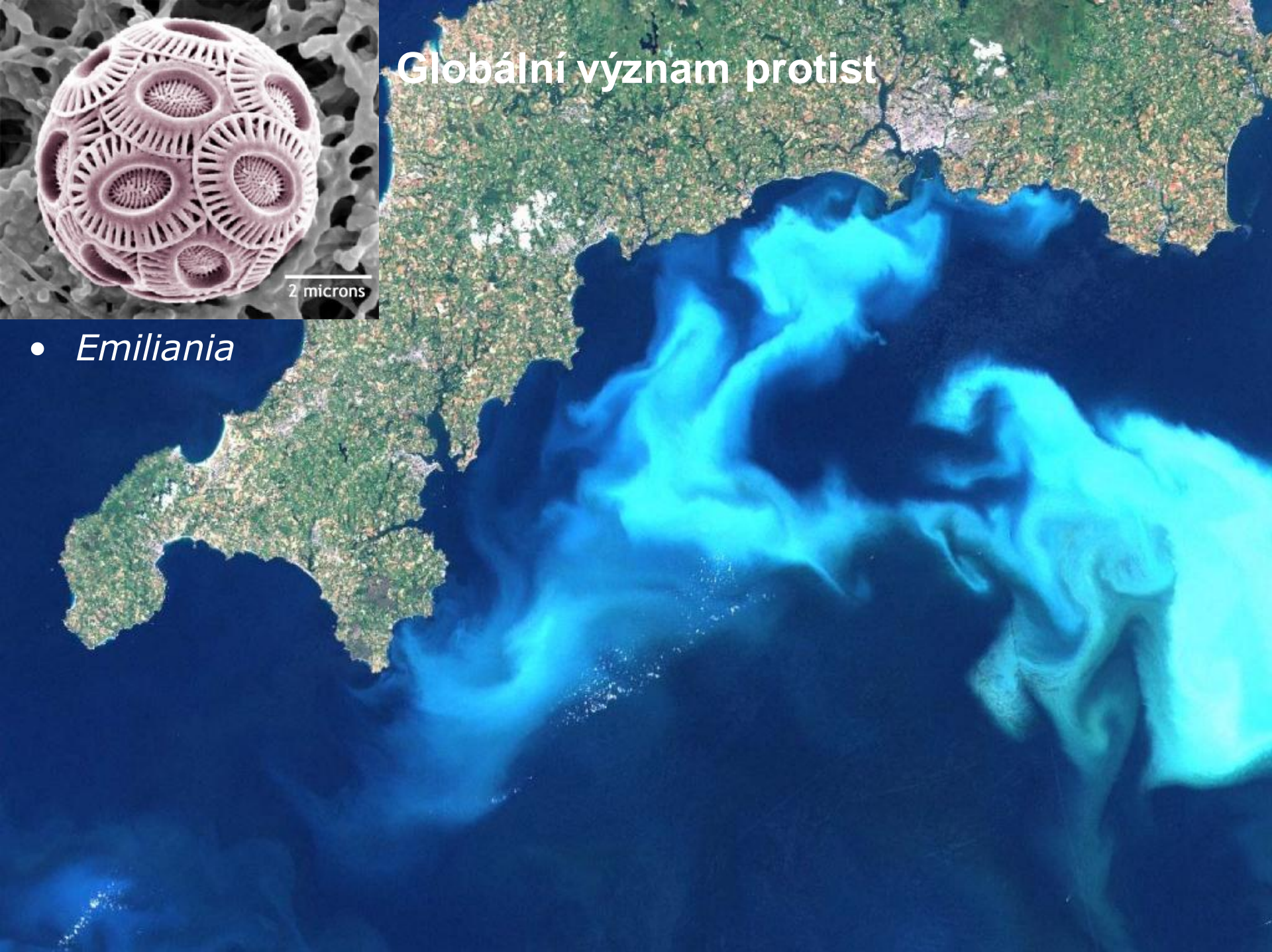
Protista



Globální význam protist

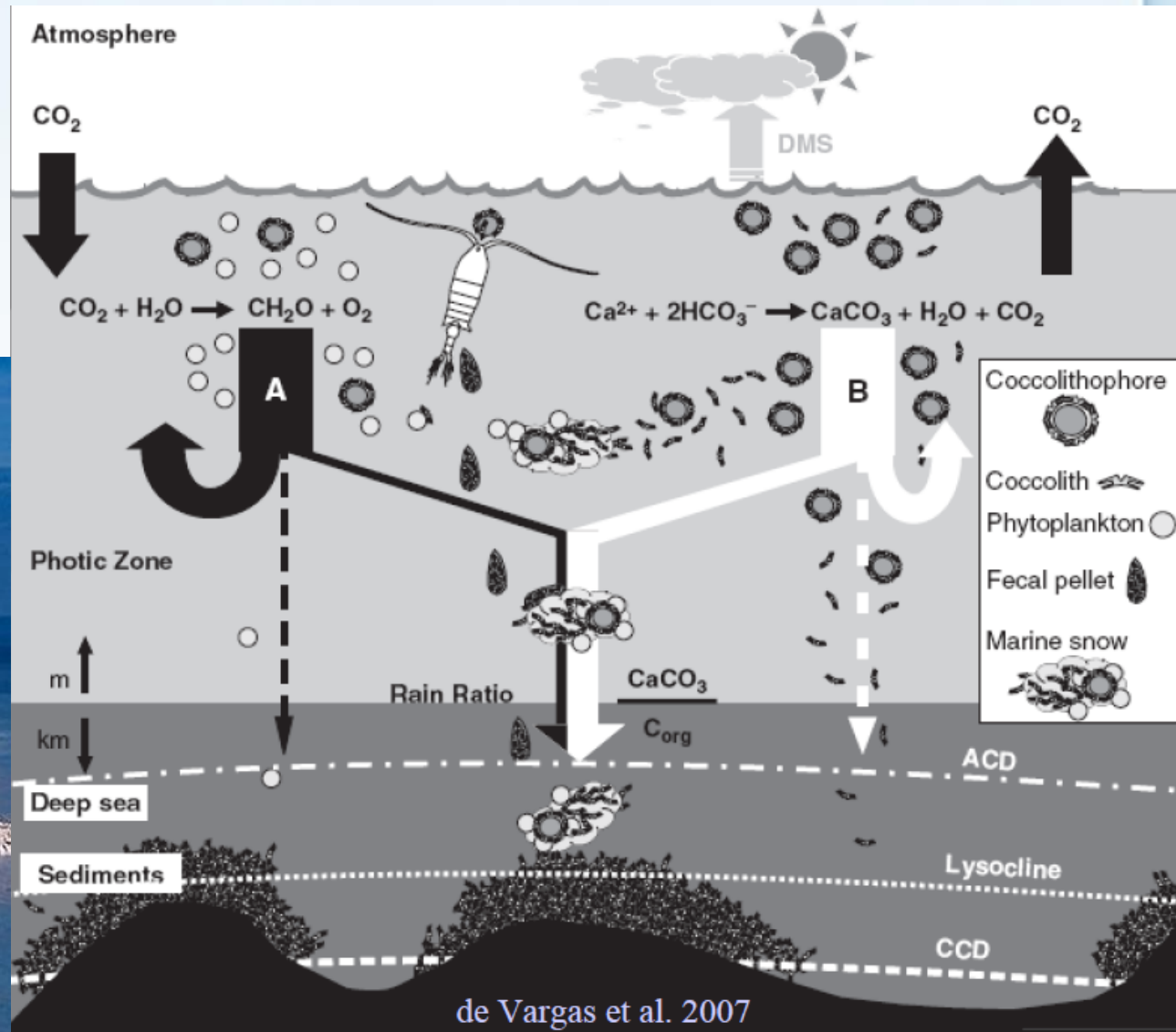


- *Emiliana*



Globální význam protist

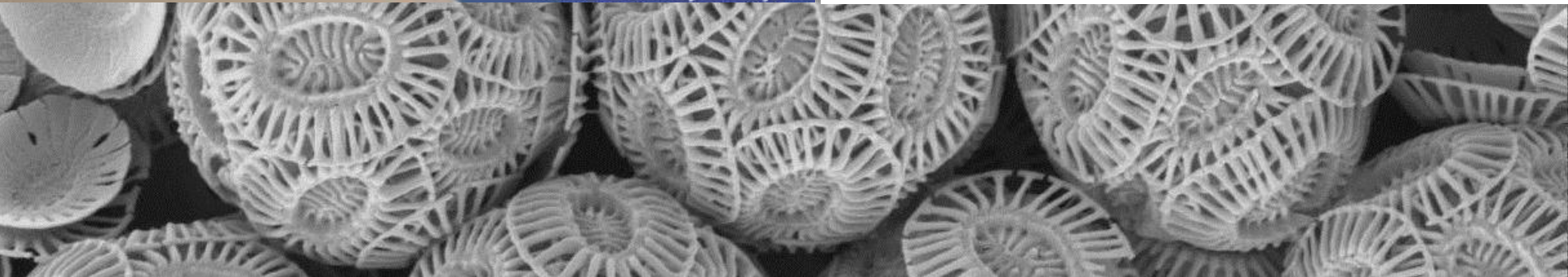
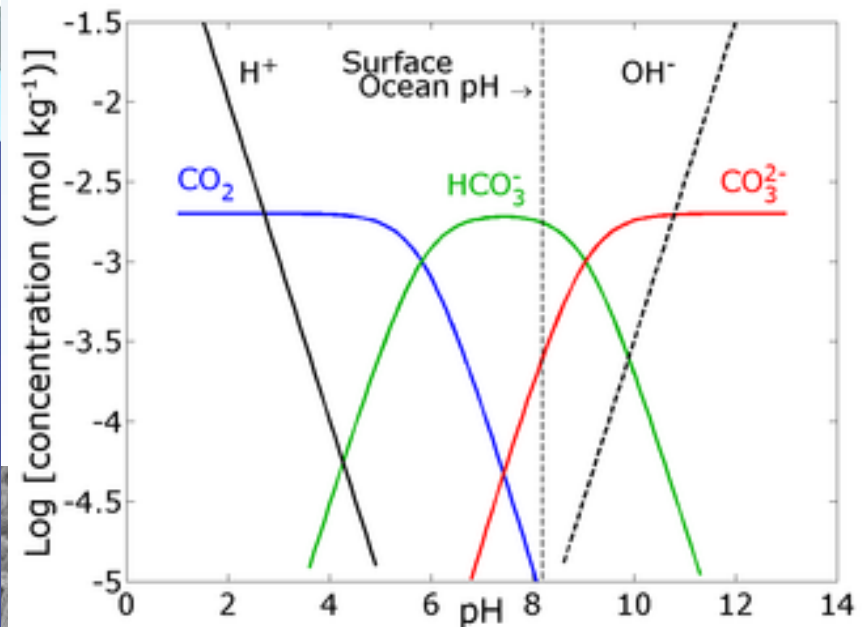
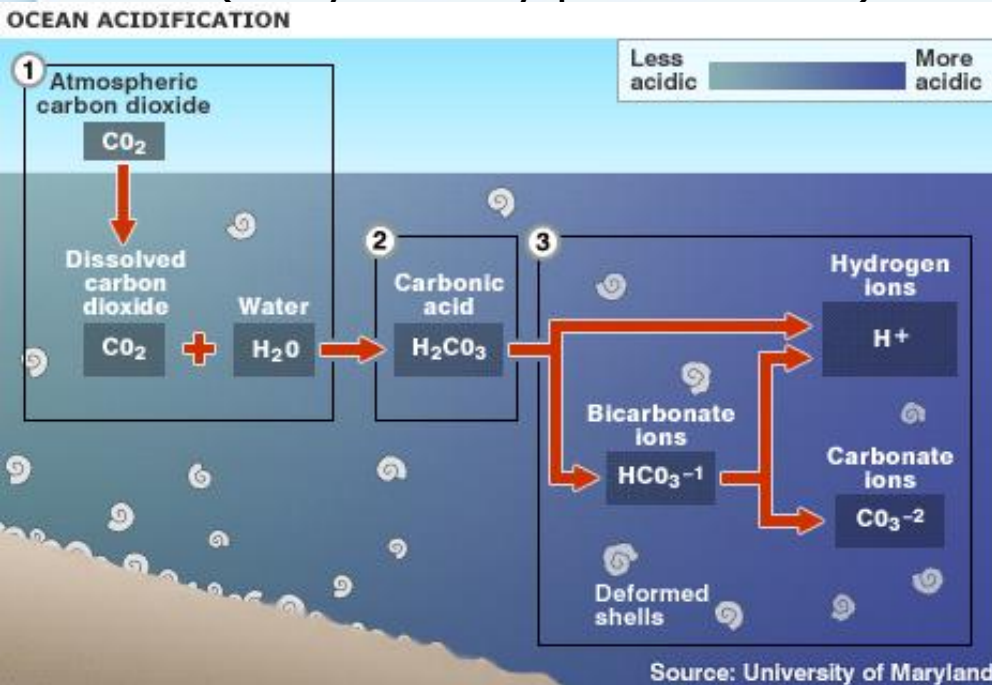
- *Emiliana huxleyi* – kokolity
- Výrazné ovlivnění globálního klimatu na Zemi
- Vápence (Dover cliffs)



Globální význam protist

- *Emiliana huxleyi*

- acidifikace moří: oxid uhličitý snižuje pH mořské vody, čímž se mění rovnovážný stav jeho tří rozpustných forem ve prospěch CO_2 (nevyužitelný pro emiliani)





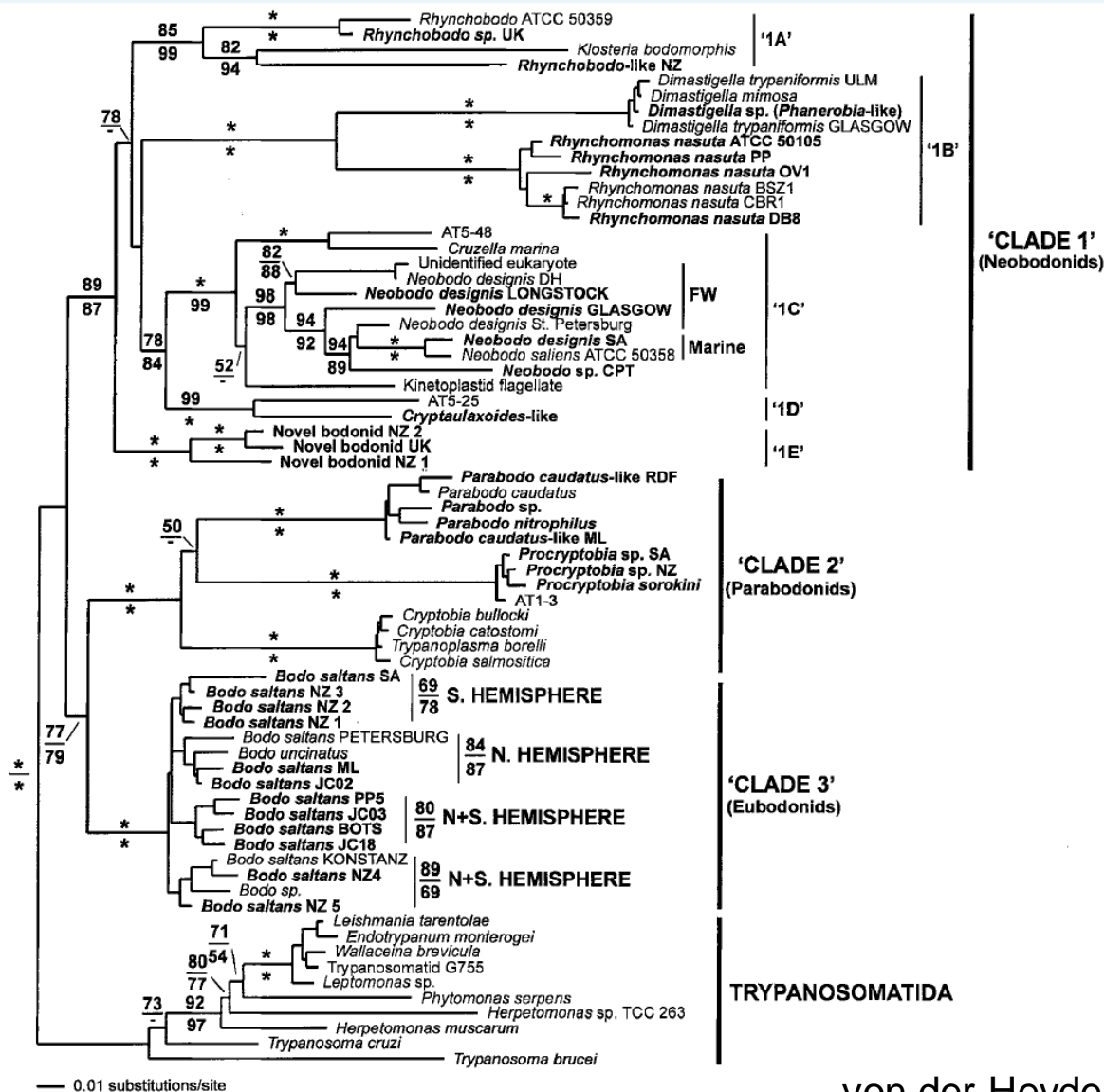
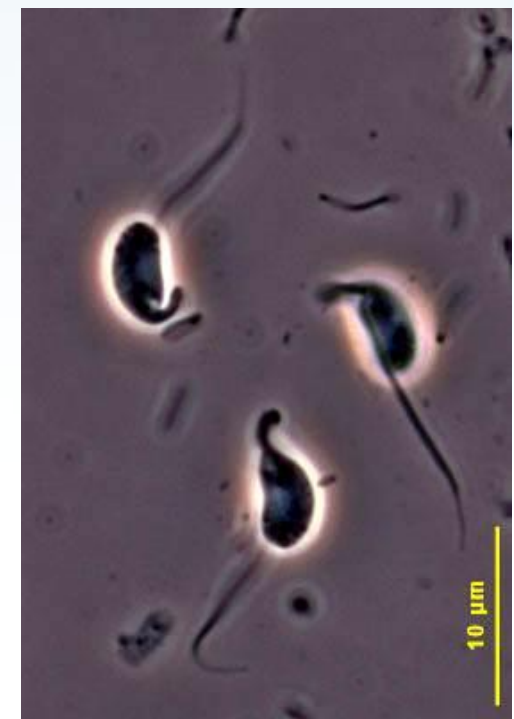
**OBAMA'S
WAR FOR
ALGAE**

ThePeoplesCube.com



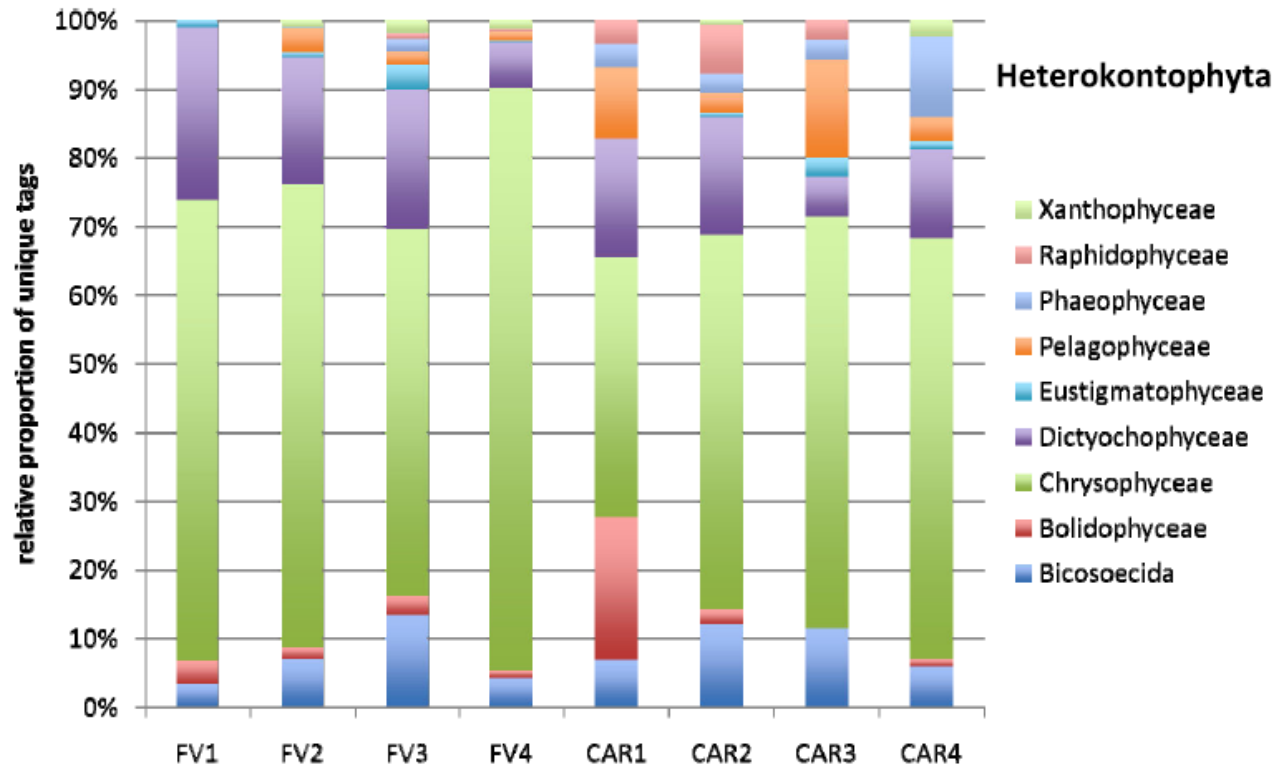
Skrytá diverzita protist

- Genetická diverzita bodonidů (Kinetoplastida)



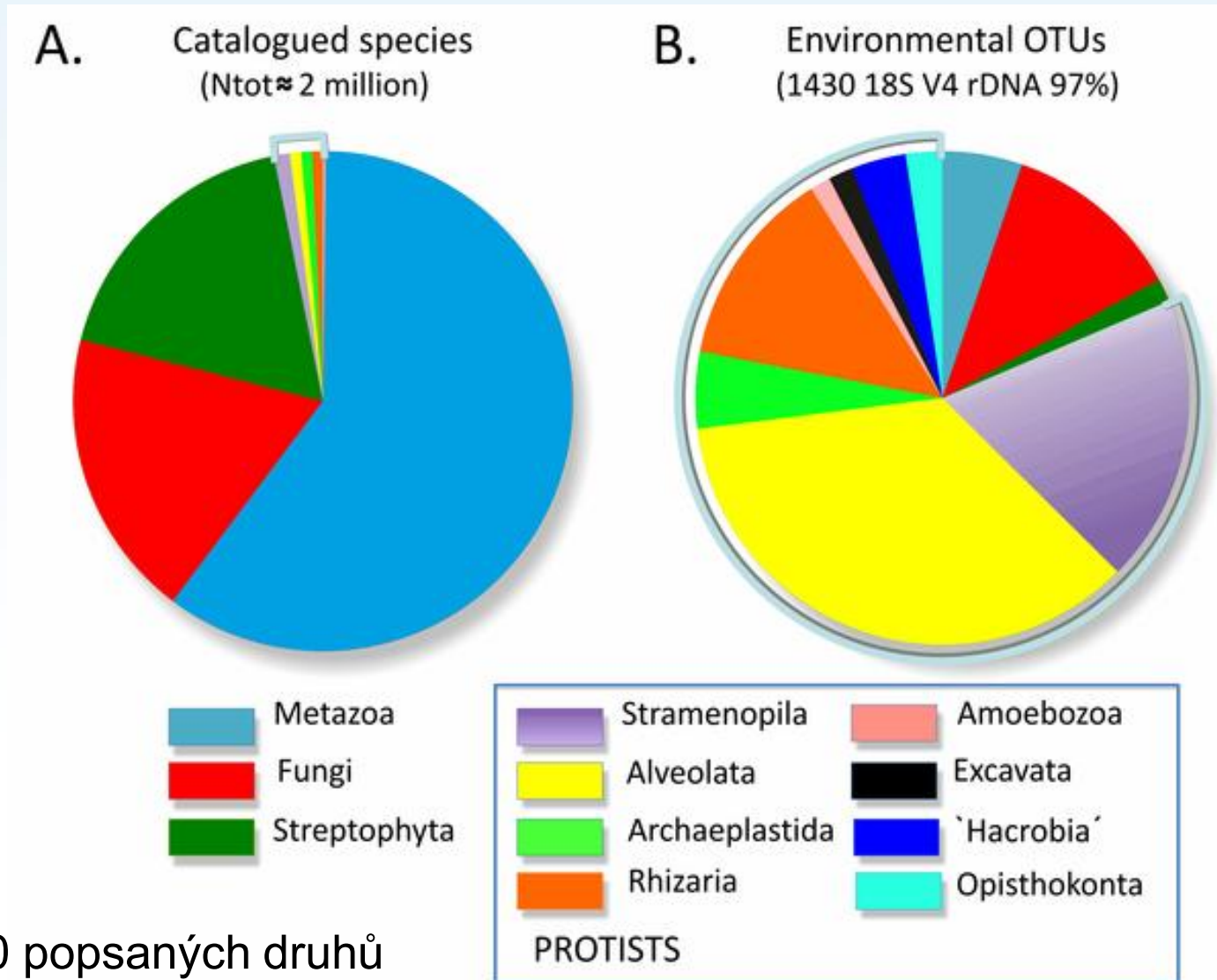
Skrytá diverzita protist

- Diverzita protist v mořském bentosu (454 sekvenování)



Skrytá diverzita protist

- Ohromná proporce nepopsaných druhů (genotypů) protist



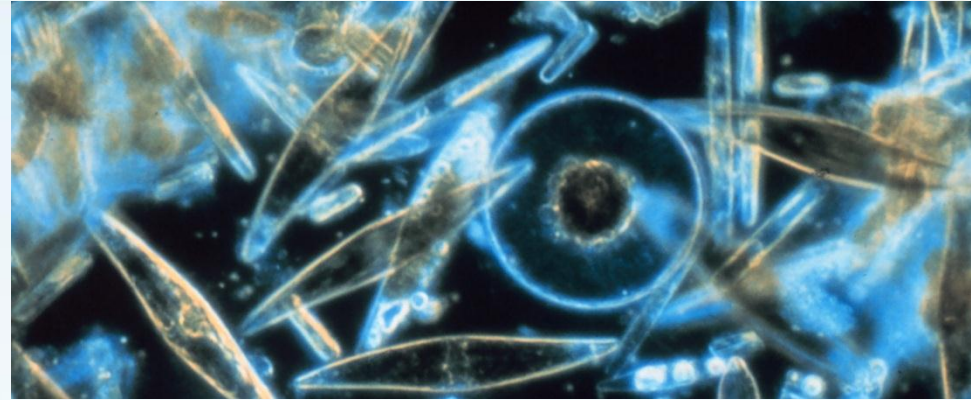
Protista:

- 43 000 popsaných druhů
- víc jak 1 milion druhů nepopsaných

Odlišnosti protistních organismů

Finlay & Fenchel

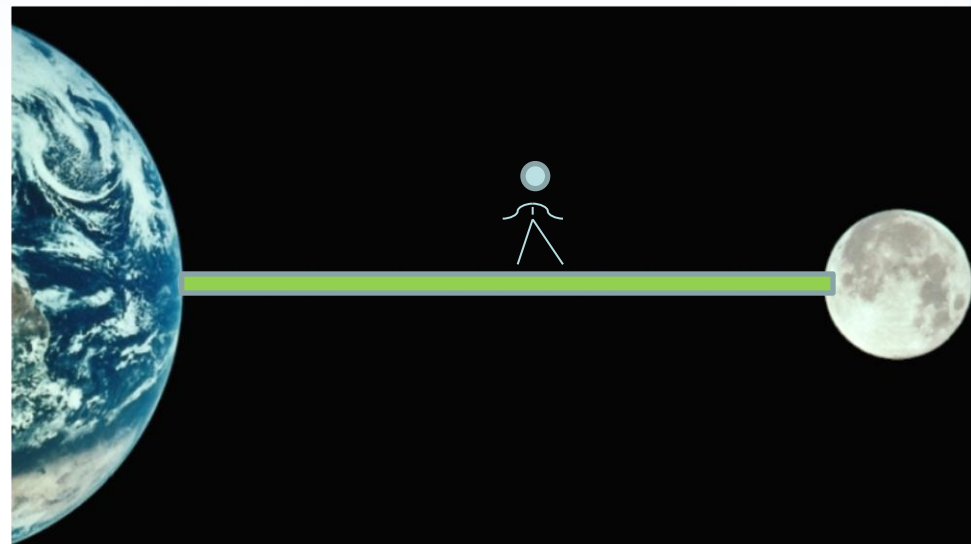
- Krátká generační doba
- Enormní velikosti populací
- Nelimitované šíření a gene flow



- Mořský fytoplankton – 10^{25} buněk
- Průměrná velikost jedné buňky – $2 \mu\text{m}$
- Deska o šířce 30 cm a tloušťce 8 cm (150 000 x 40 000 buněk)

Na rozdíl od makroorganismů:

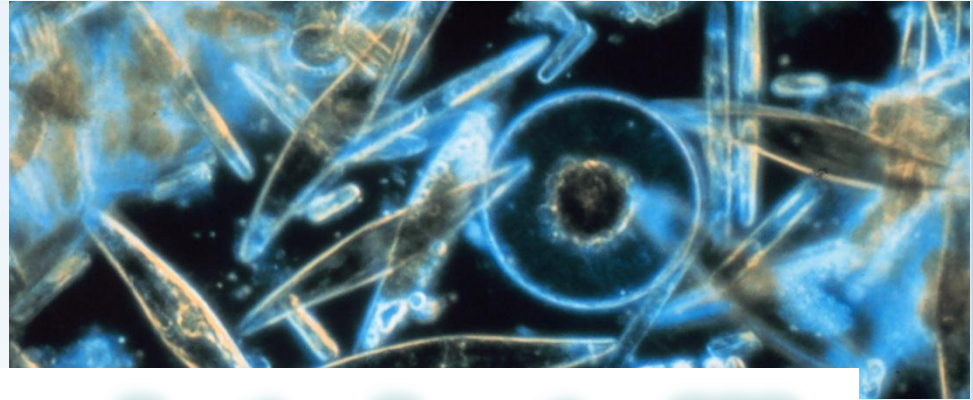
- Ubikvitní rozšíření
- Velmi nízká speciální rychlost
- Evoluční a morfologická stáze
- Absence populační diferenciace



Odlišnosti protistních organismů

Finlay & Fenchel

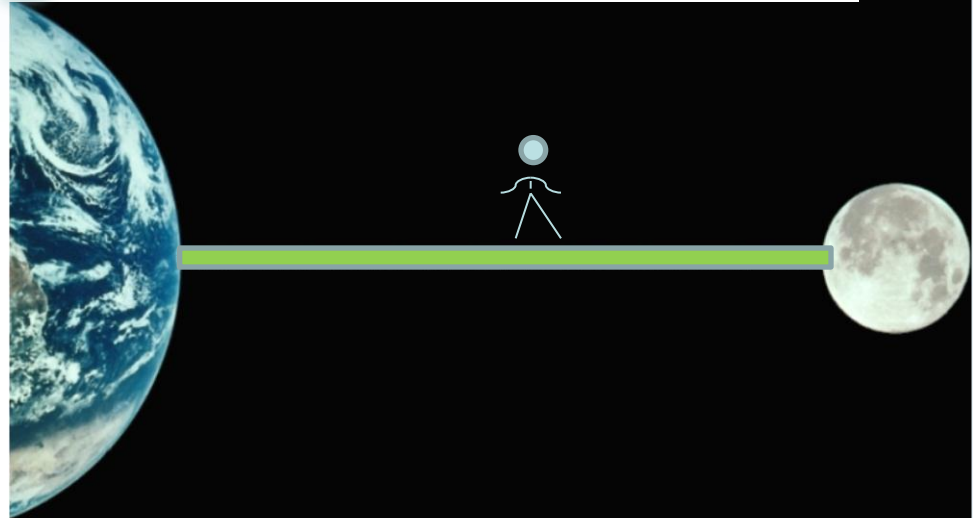
- Krátká generační doba
- Enormní velikosti populací
- Nelimitované šíření a gene flow



Proč tedy existuje tolik druhů protist?

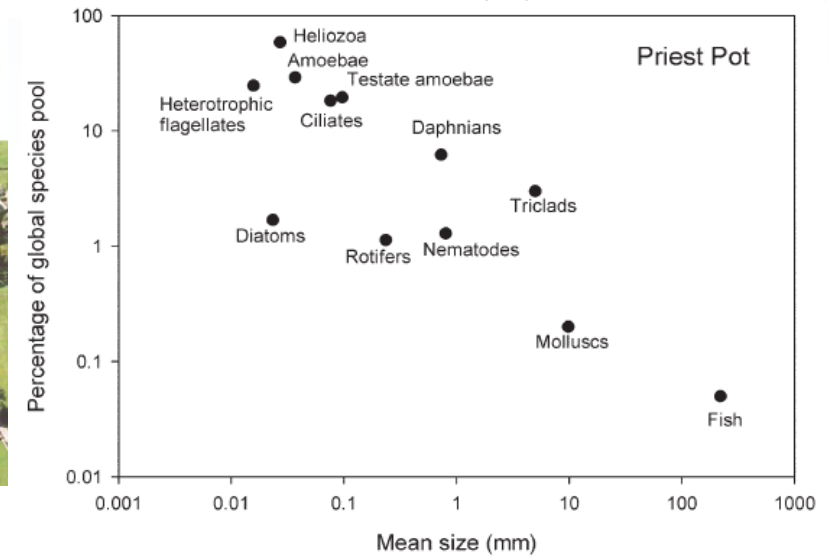
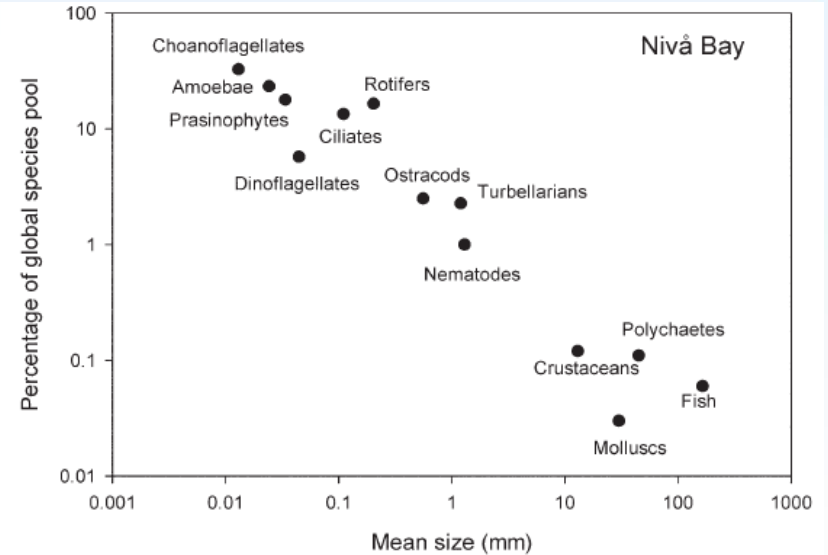
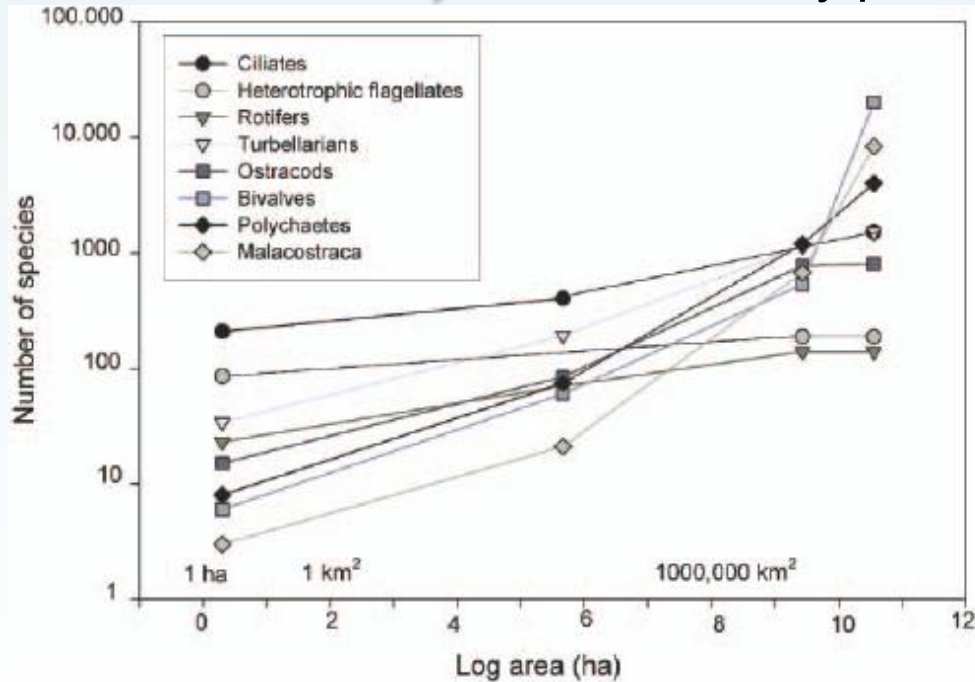
Na rozdíl od makroorganismů.

- Ubikvitní rozšíření
- Velmi nízká speciální rychlost
- Evoluční a morfologická stáze
- Absence populační diferenciace



Druhová diverzita

- Srovnatelná míra globální a lokální diverzity
➔ Globálně malý počet druhů



Druhová diverzita

- Důležité je funkční (incl. fenotypické) odlišení druhů v přírodě, jsme zmateni molekulárními daty

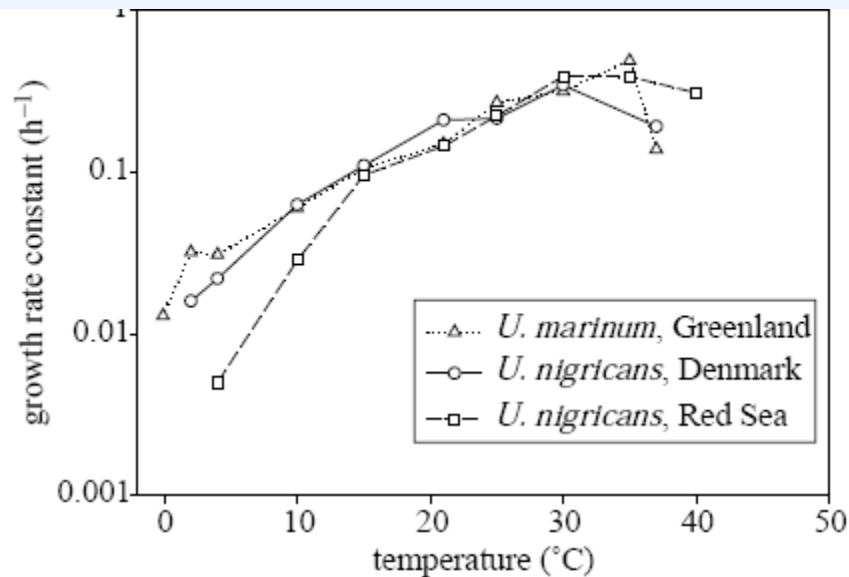
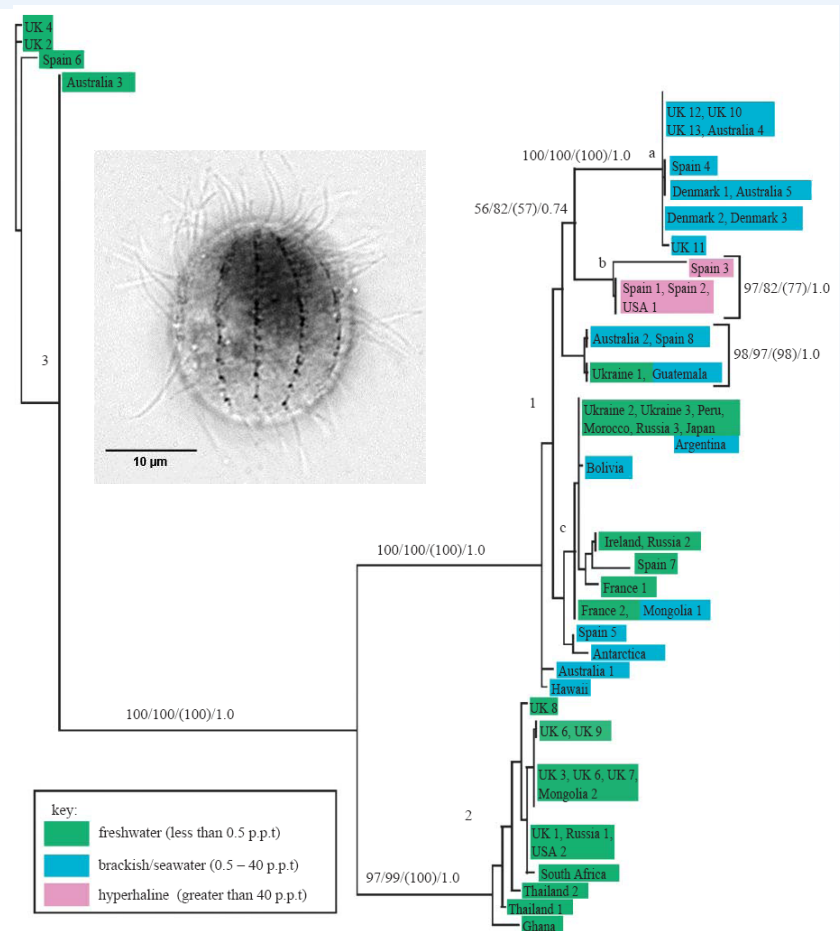
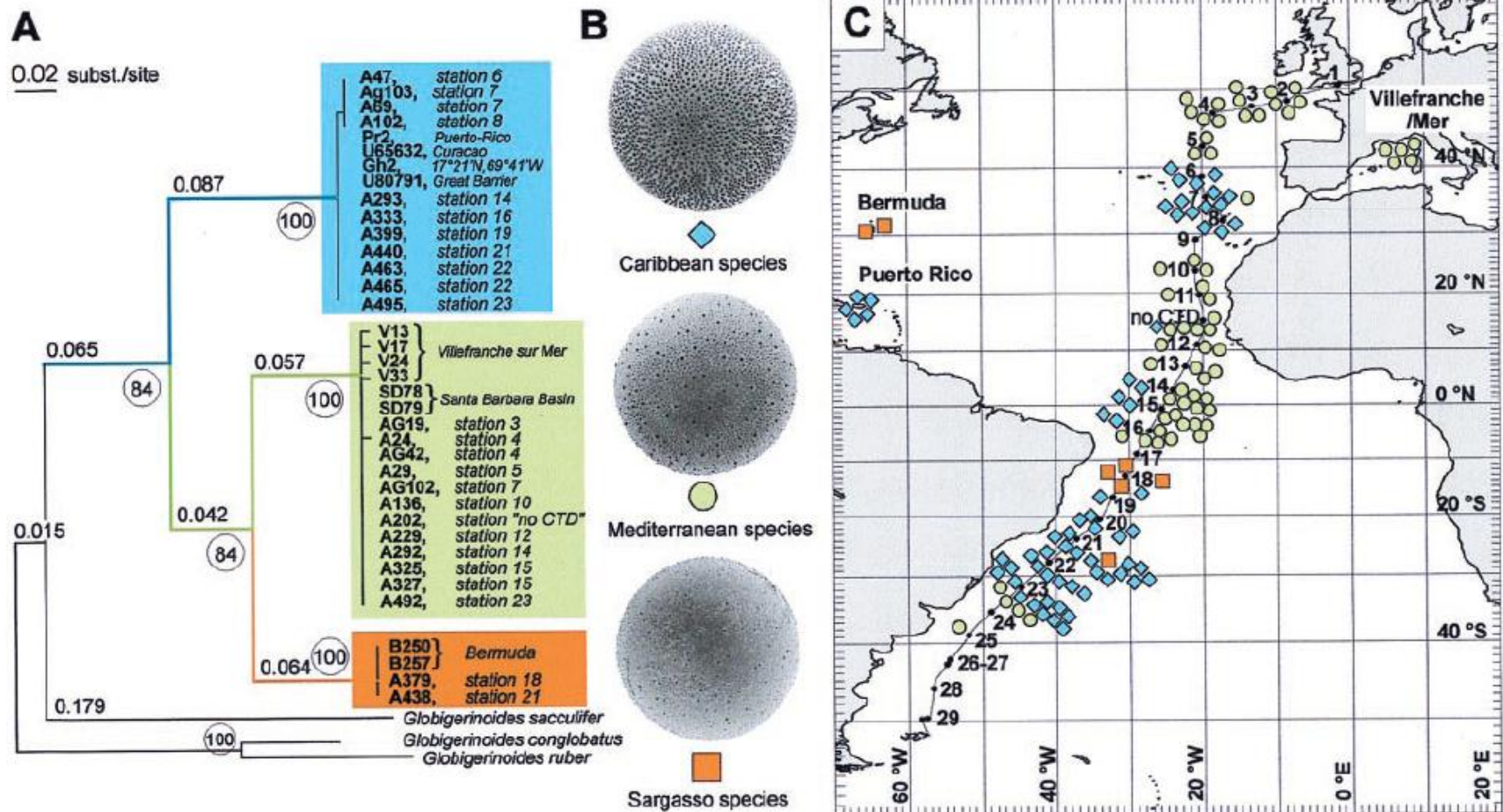


Figure 1. Maximum growth rate constants of the ciliates *Uronema marinum* isolated from the east coast of Greenland and *Uronema nigricans* isolated from the Red Sea (Eilat) and from Denmark, as a function of temperature. The tropical isolate grows significantly slower at temperatures below 10°C, but it is more striking that all three strains show balanced growth within a temperature range that far exceeds that of the habitats from which they were isolated (T. Fenchel, unpublished data).



Druhová diverzita

- Funkční odlišení kryptických druhů
 - *Orbulina universa* – jemné ekologické a morfologické rozdíly



Druhová diverzita

- Funkční odlišení kryptických druhů
 - *Sellaphora pupula* – morfologické odlišení kryptických druhů

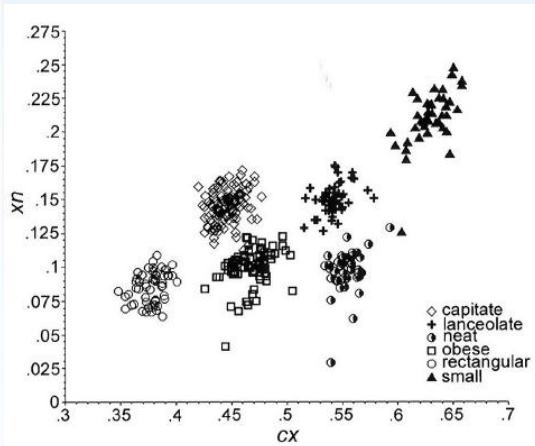
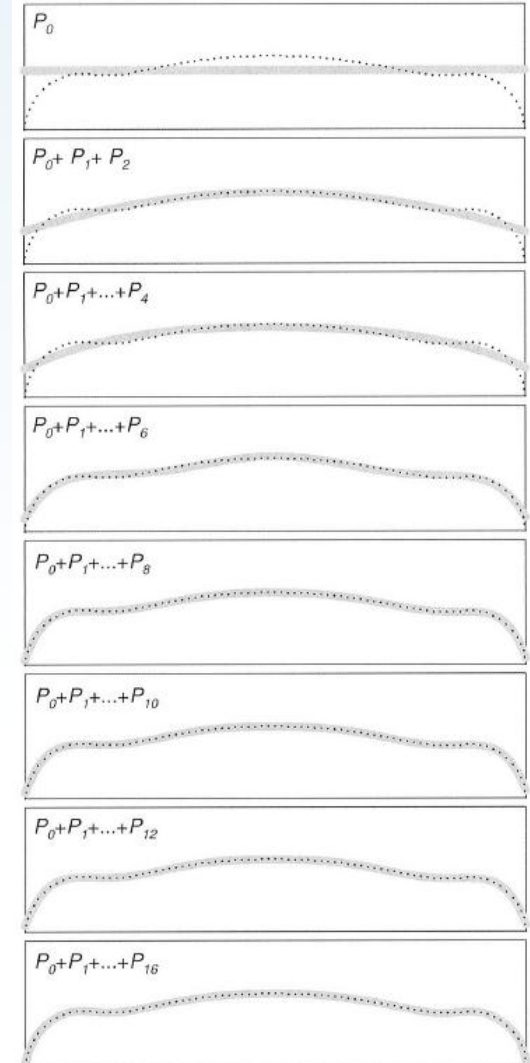
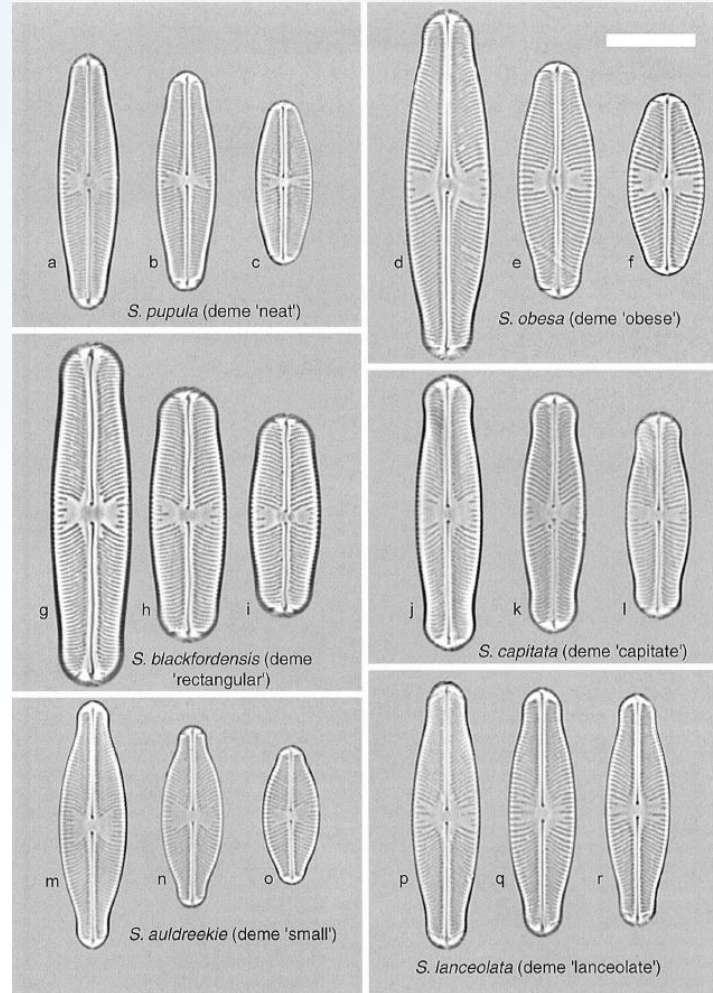
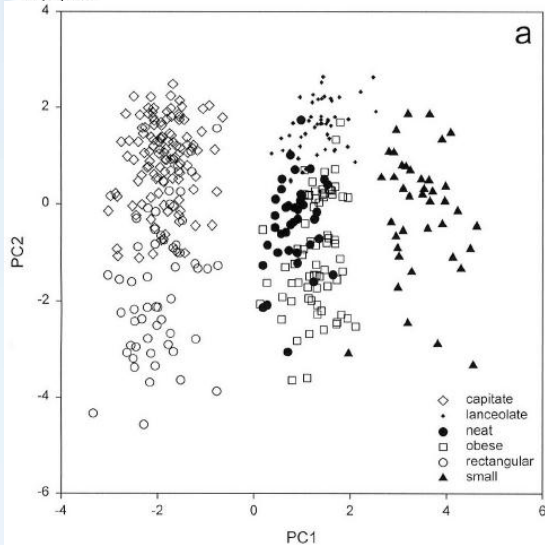
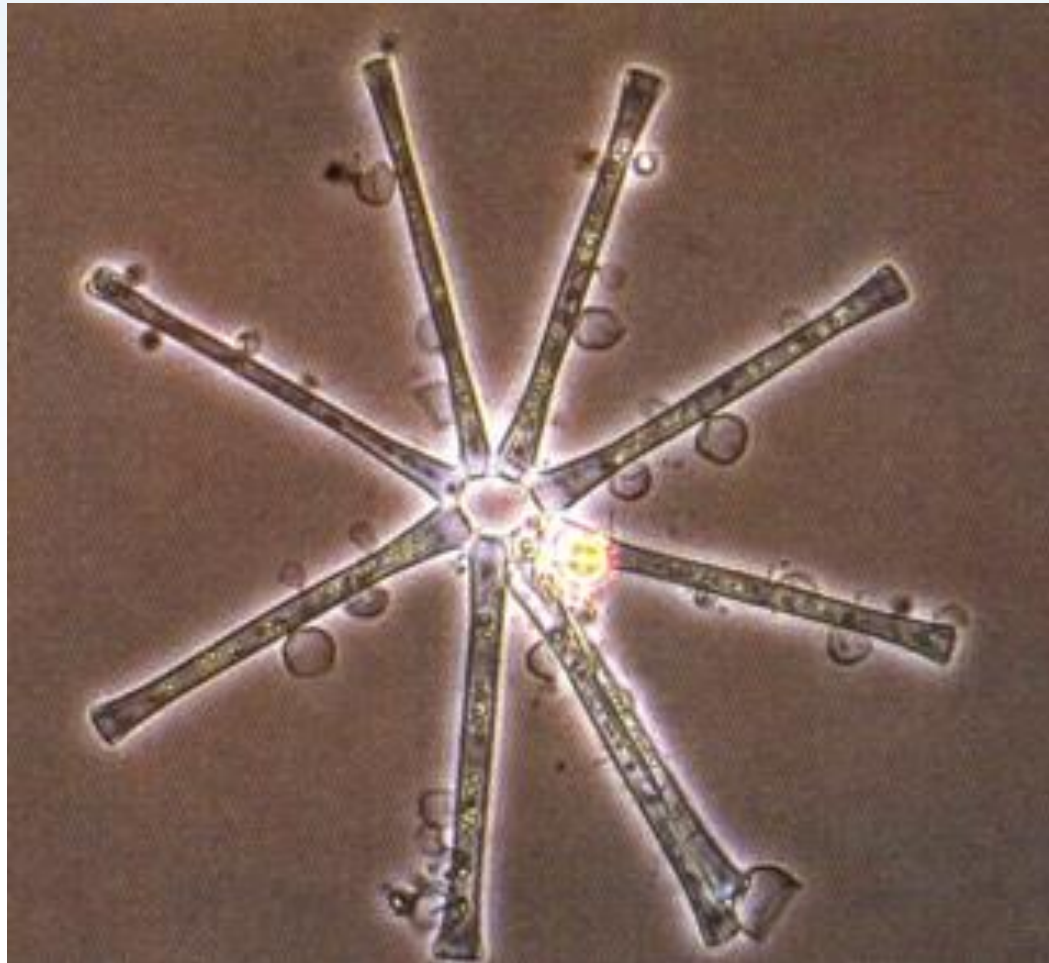


Fig. 16. Contour segment analysis: maximum curvature of all contour points (cx) plotted against the maximum of all segment minimum curvatures ($x\eta$), giving six clusters corresponding to the six demes of *S. pupula*.



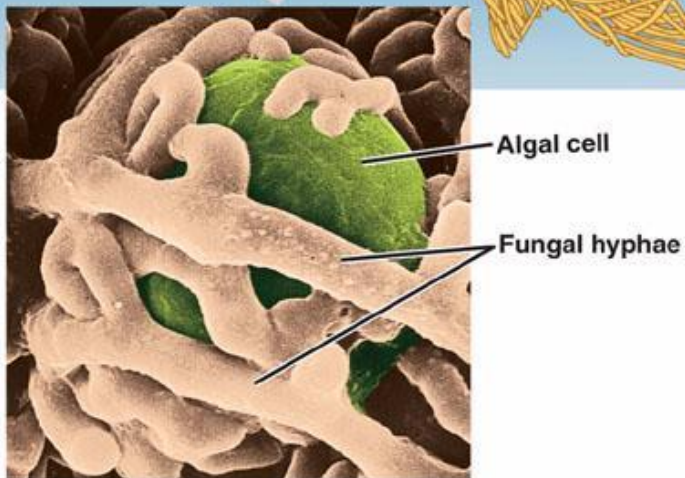
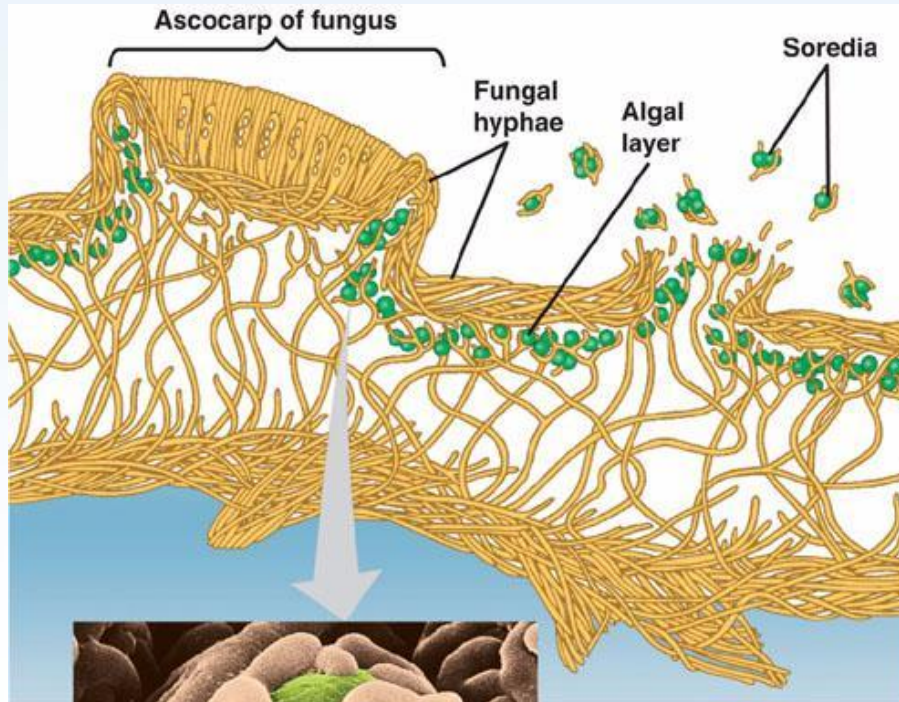
Druhová diverzita

- Funkční odlišení kryptických druhů – houboví paraziti
 - *Asterionella formosa* – geneticky odlišné kmeny jsou infikovány specifickými kmeny parazitů



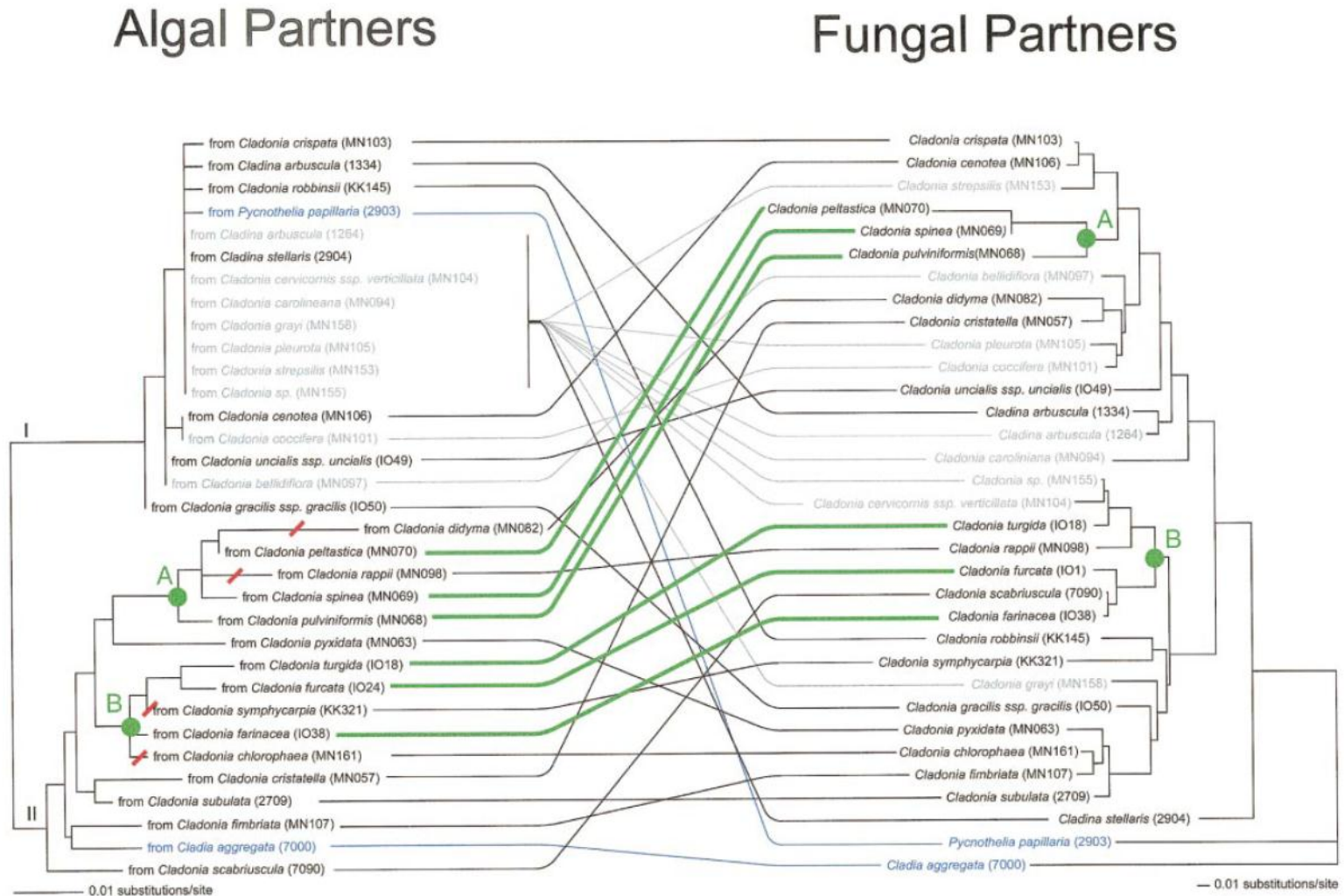
Druhová diverzita

- Fotobionti lišejníků
 - Lišejníková asociace: 15 000 druhů hub + 100 druhů řas



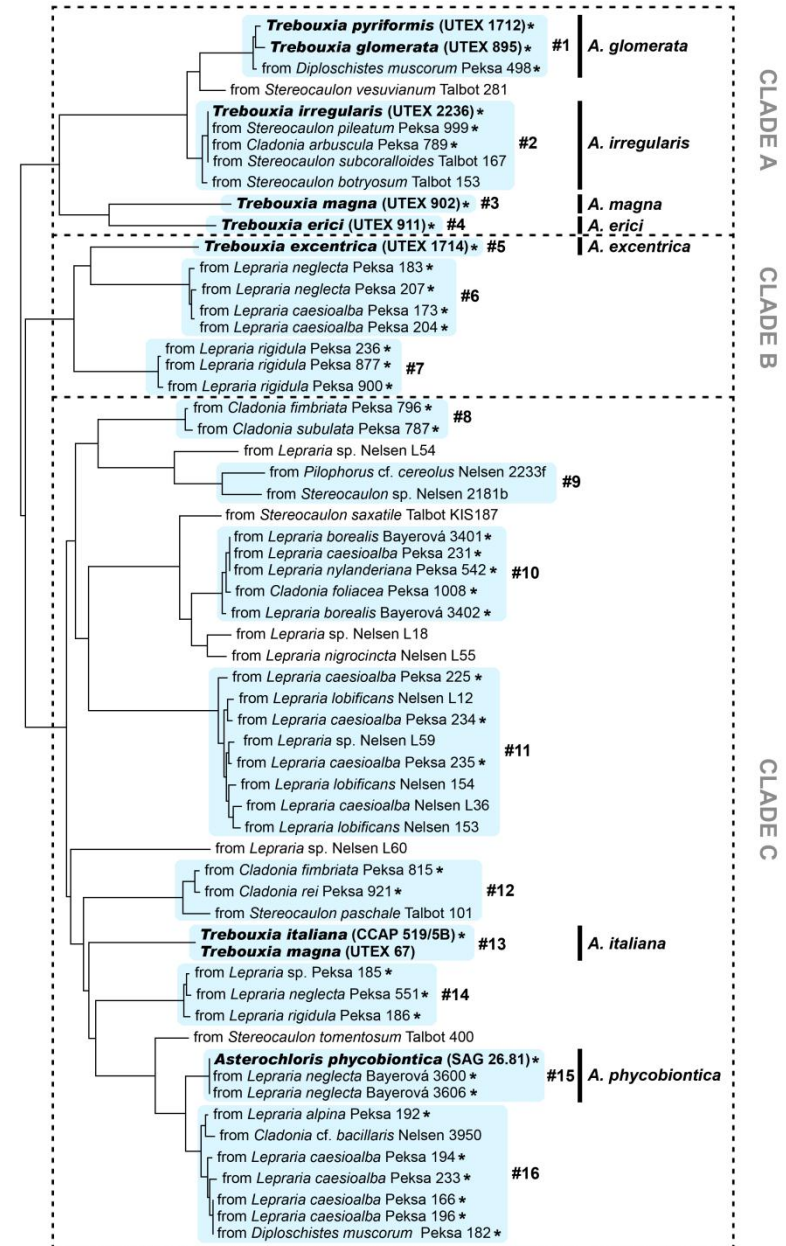
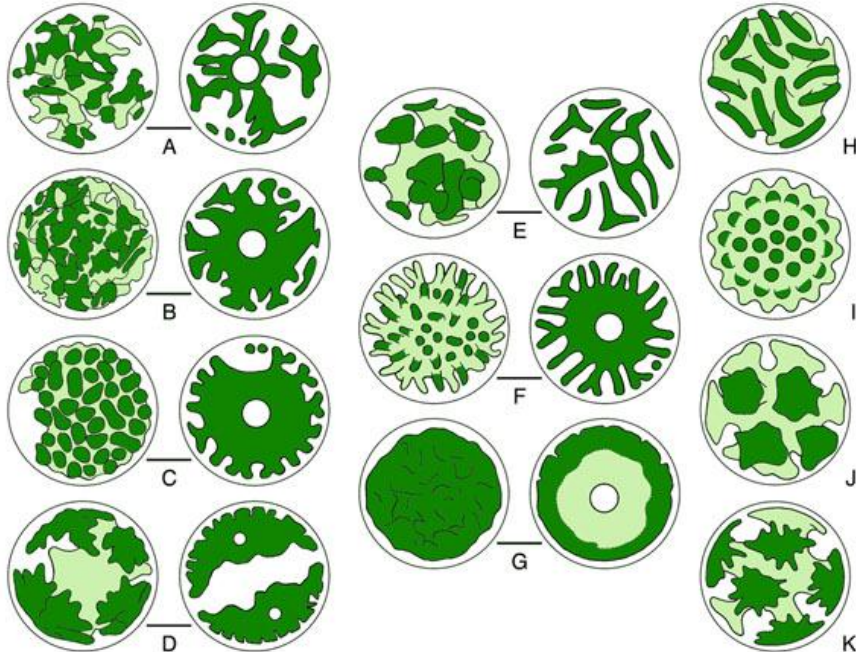
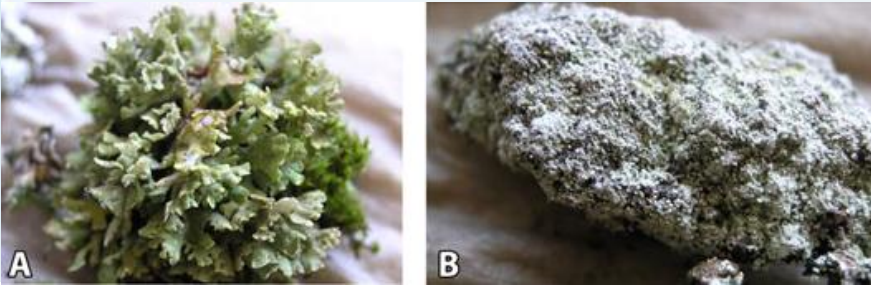
Druhová diverzita

- Fotobionti lišejníků
 - Lišejníková asociace: 15 000 druhů hub + 100 druhů řas



Druhová diverzita

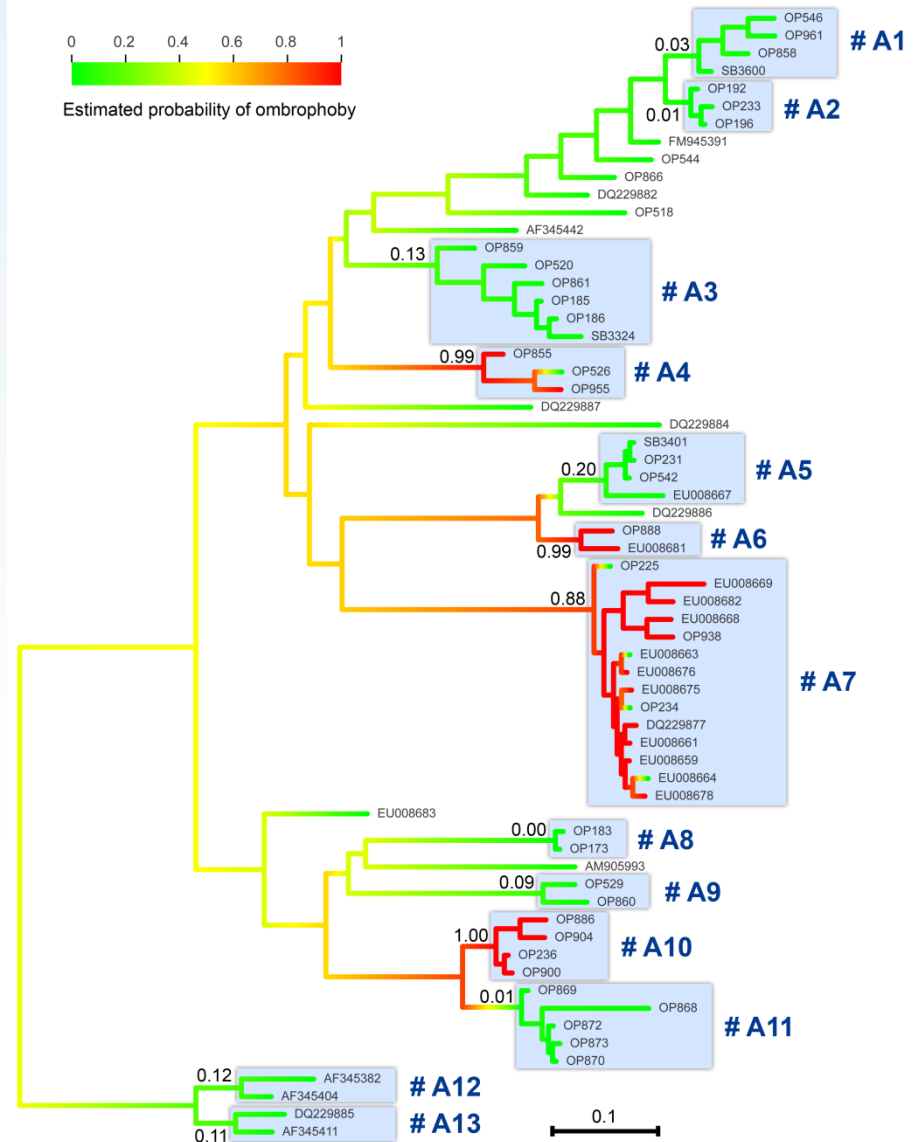
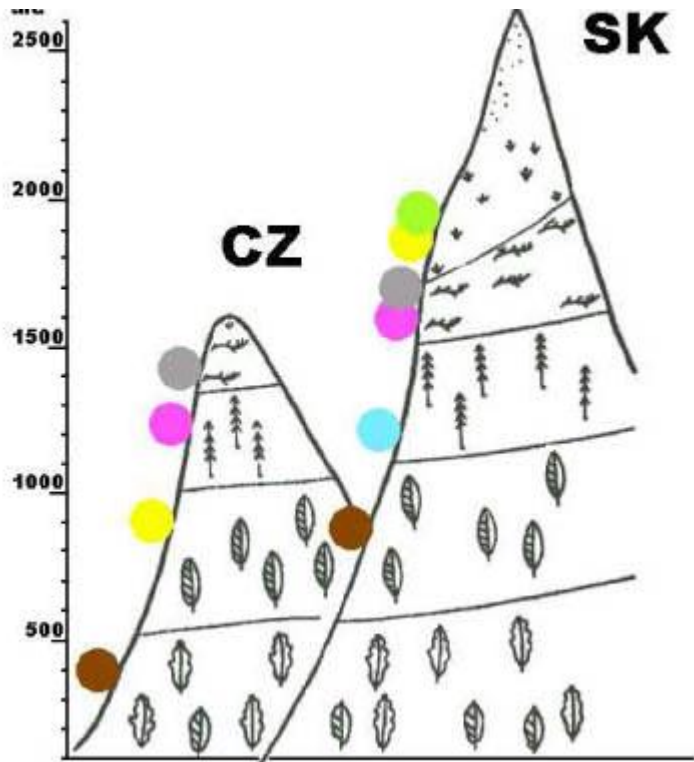
- Fotobionti lišejníků
 - Diverzita fotobiontů rodu *Asterochloris*



Druhová diverzita

- Fotobionti lišejníků
 - Ekologicky diferenciované linie fotobiontů

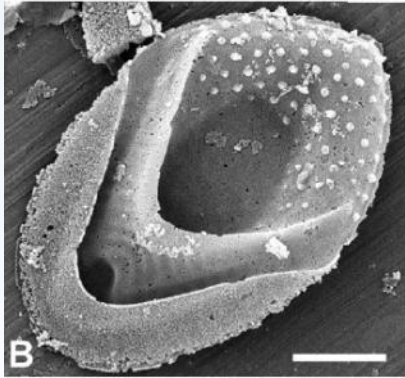
Trait	Pagel's λ		
	λ	Likelihood ratio	P-value
Exposure to rain	0.946	1.53	<0.0001
Altitude	0.045	1.01	<0.0001
Substrate type	0.652	1.05	0.0011



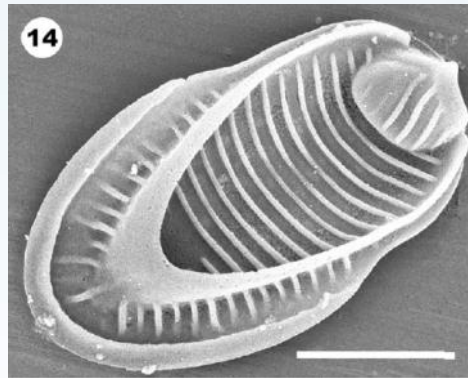
Evoluce

Fosilní záznamy poukazují na morfologickou stázi

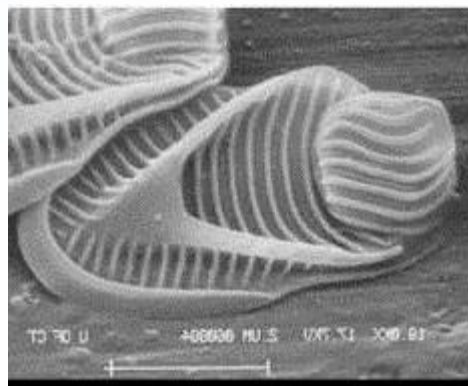
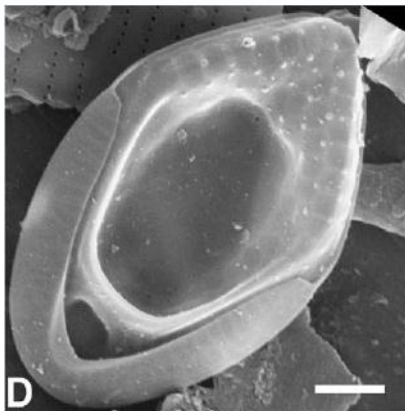
- Křemičité chrysomonády (60 mil.)
 - morfologie šupin na SEM odpovídá současným druhům



Mallomonas insignis



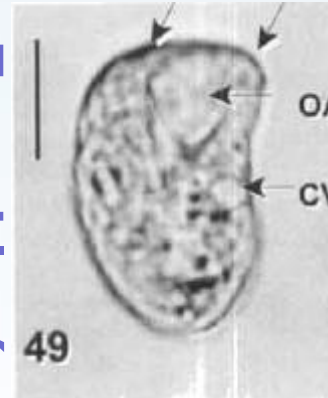
Mallomonas asmundiae



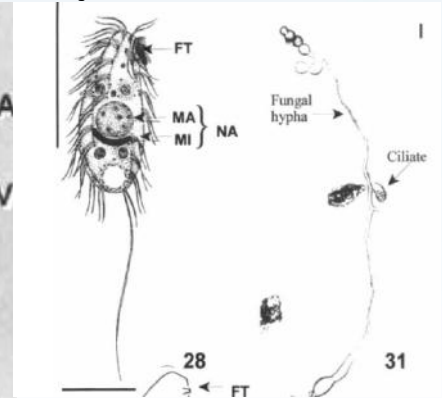
Siver & Wolfe 2005, Int. J. Plant. Sci.

- Améby a nálevníci (220 mil.)
 - 81 % současných druhů nalezeno v jantaru

Fosilní

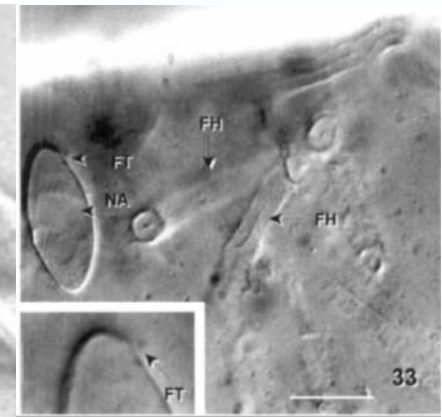
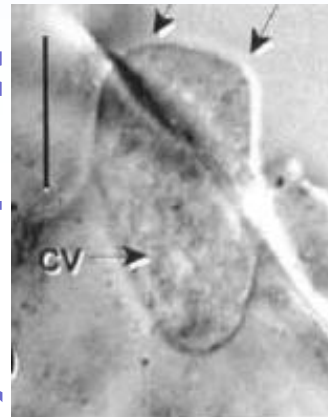


Bryometopus triquetrus



Pseudoplatyphora nana

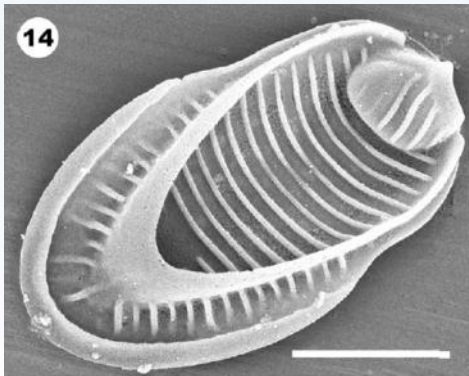
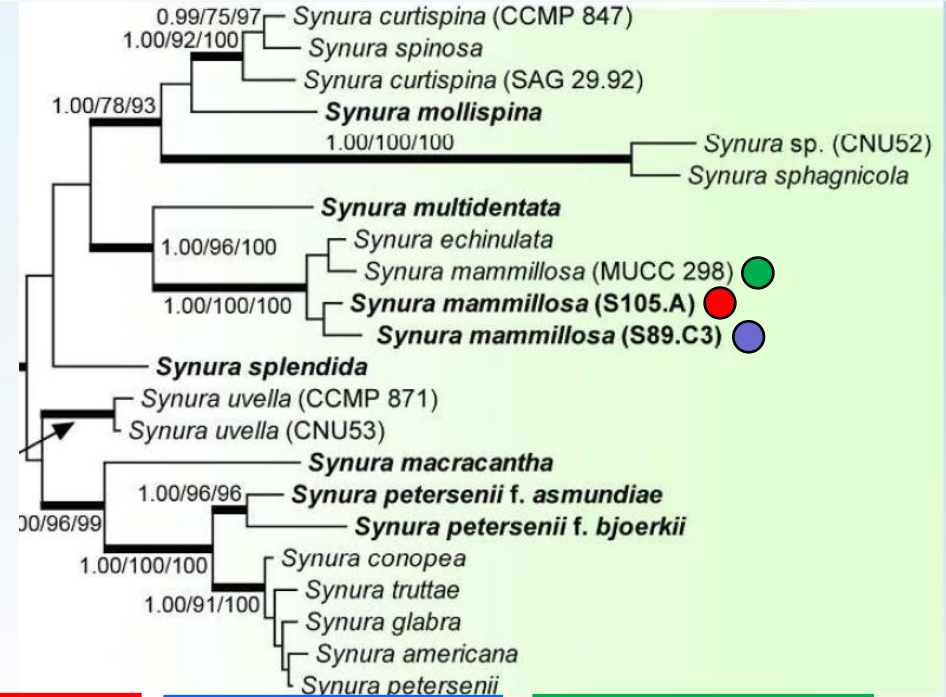
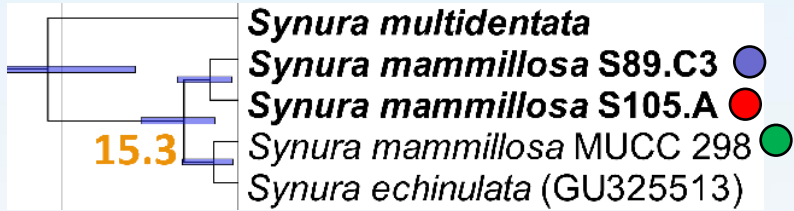
Moderní



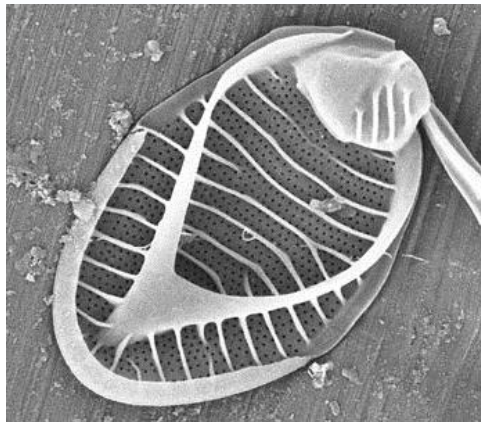
Schönborn et al. 1999, J. Eukar. Microb.

Evoluce

- Špatný druhový koncept protist

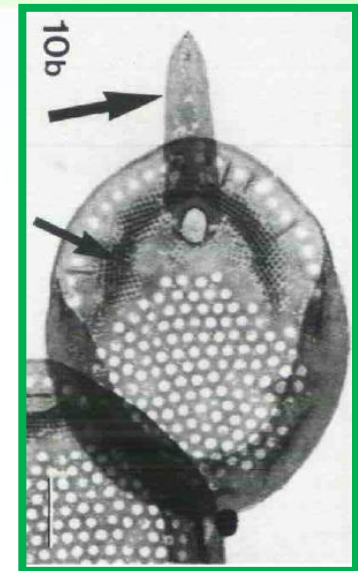
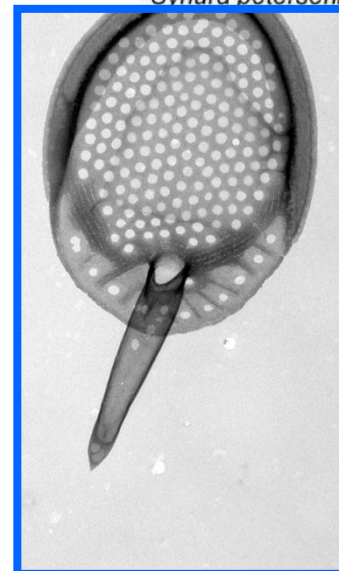
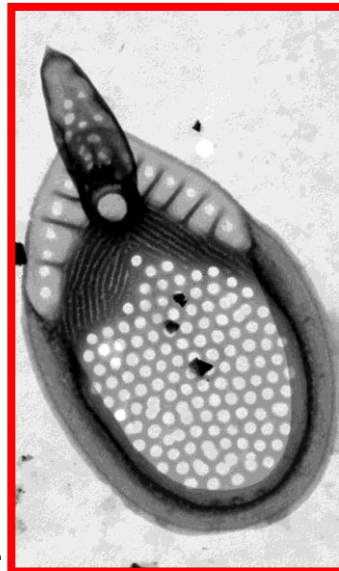


Mallomonas paludosa



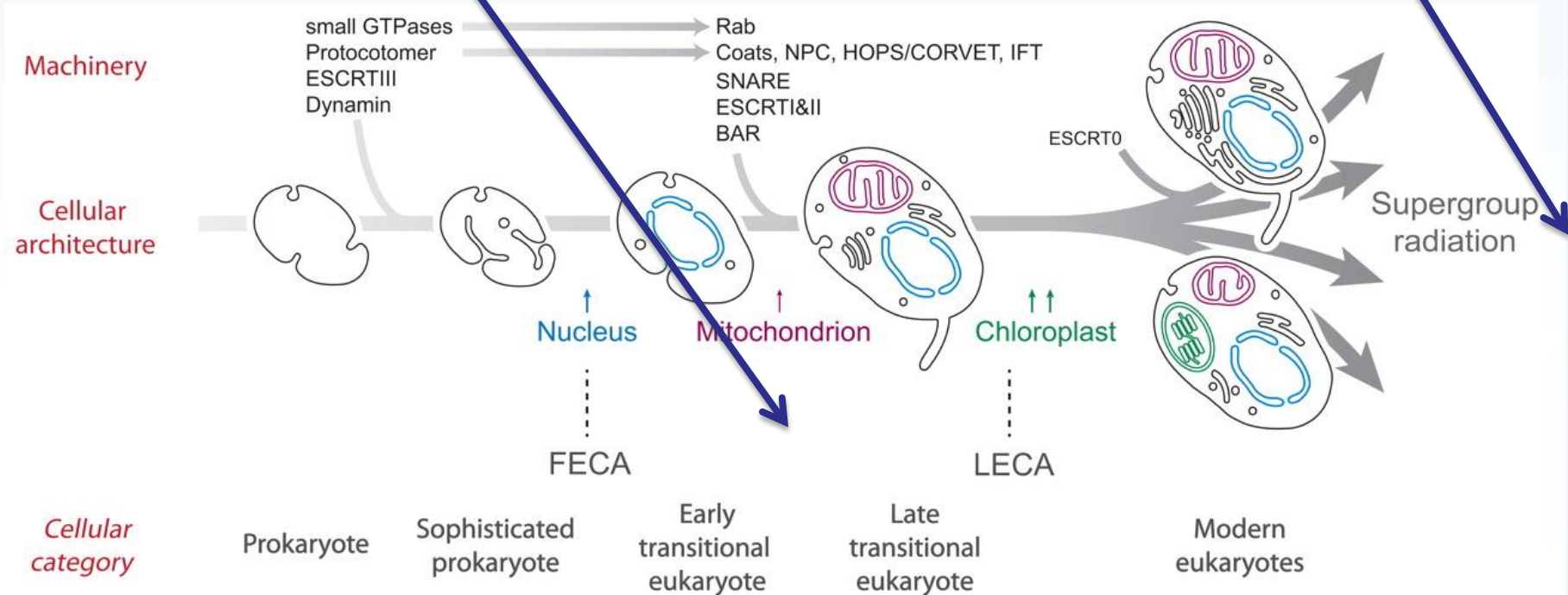
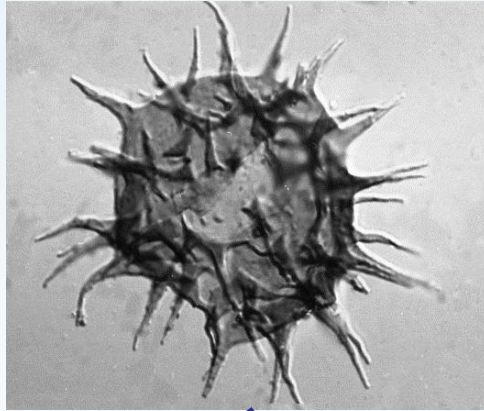
Fossilní

Modernní



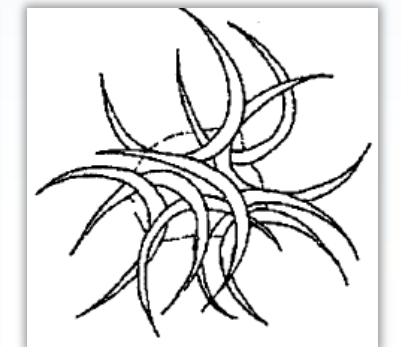
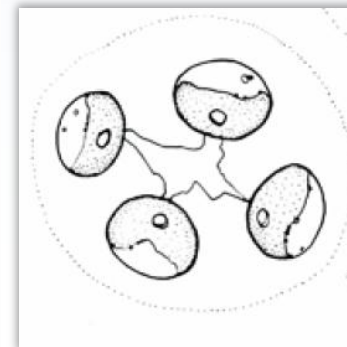
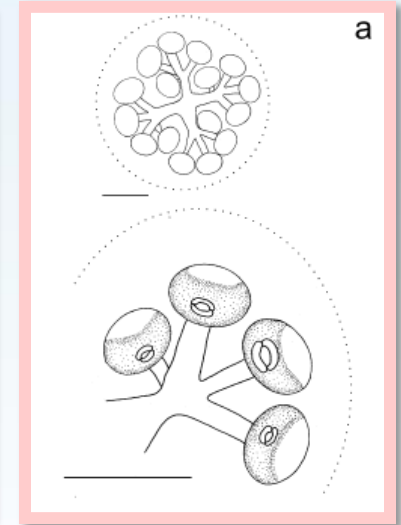
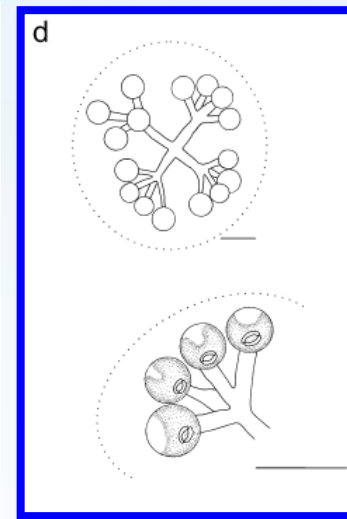
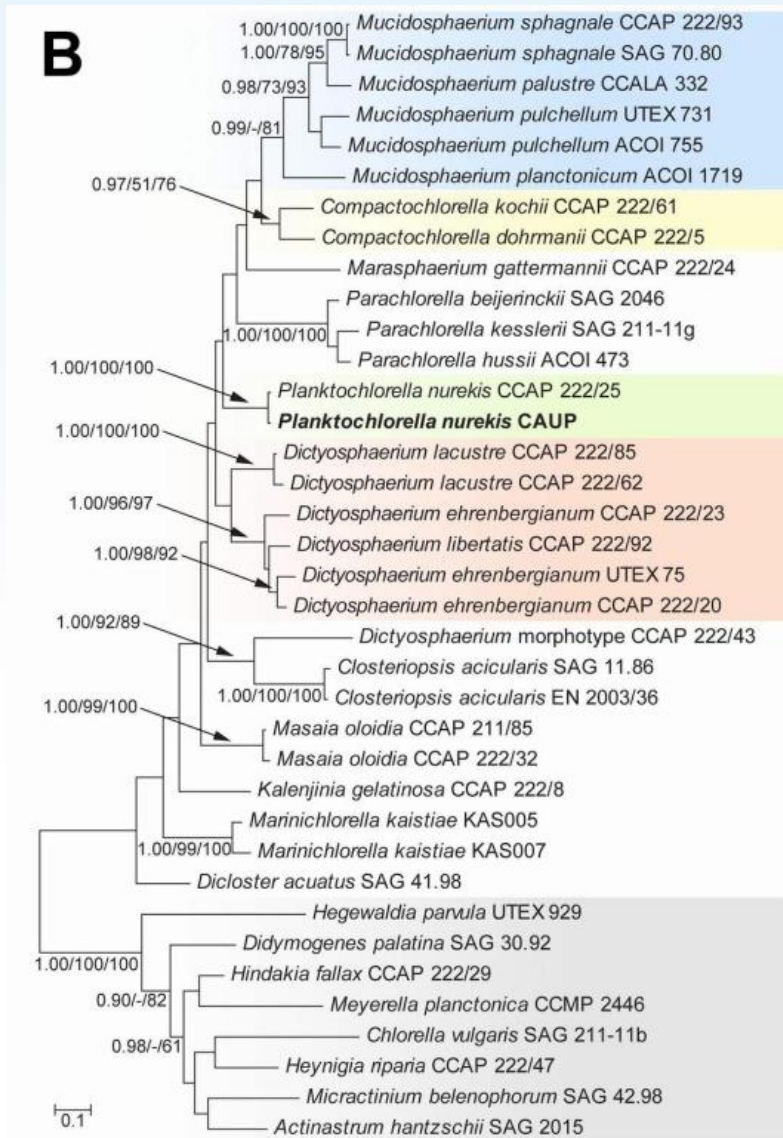
Evoluce

- Špatný druhový koncept protist – **Acritarcha / obrněnky**



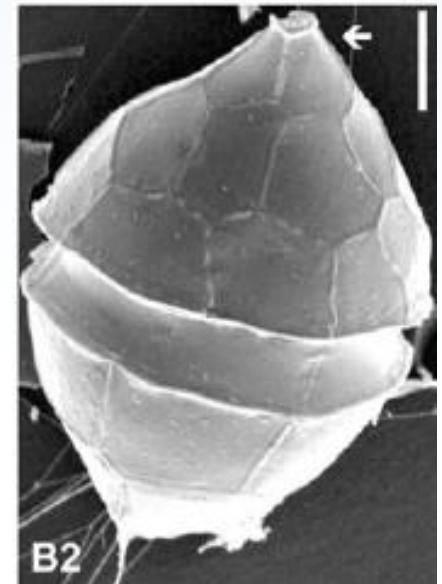
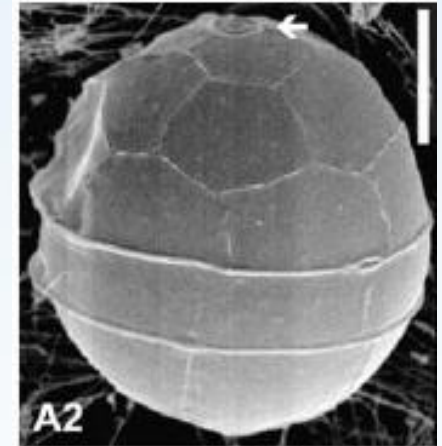
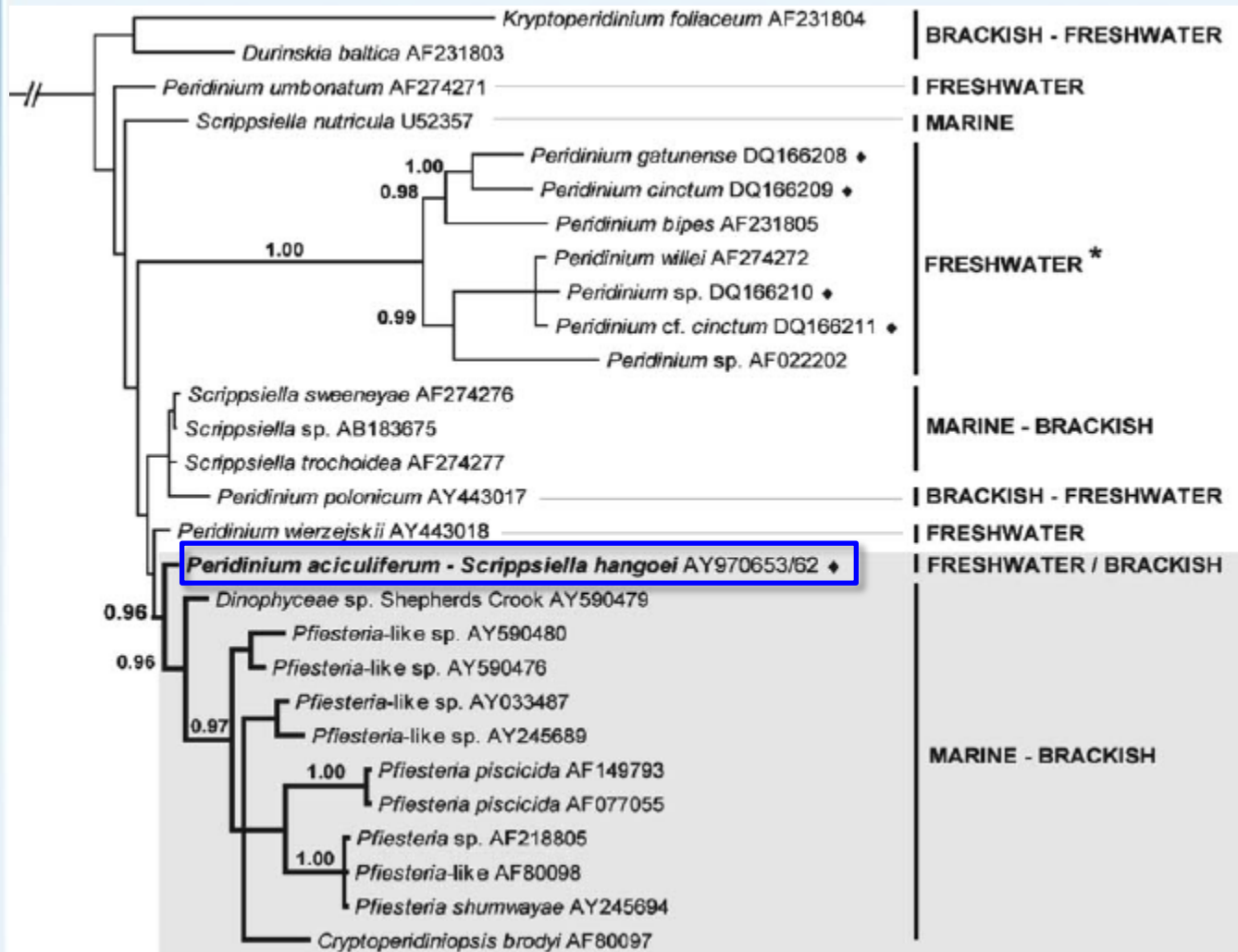
Evoluce

- Rychlá morfologická evoluce – *Parachlorella*-clade



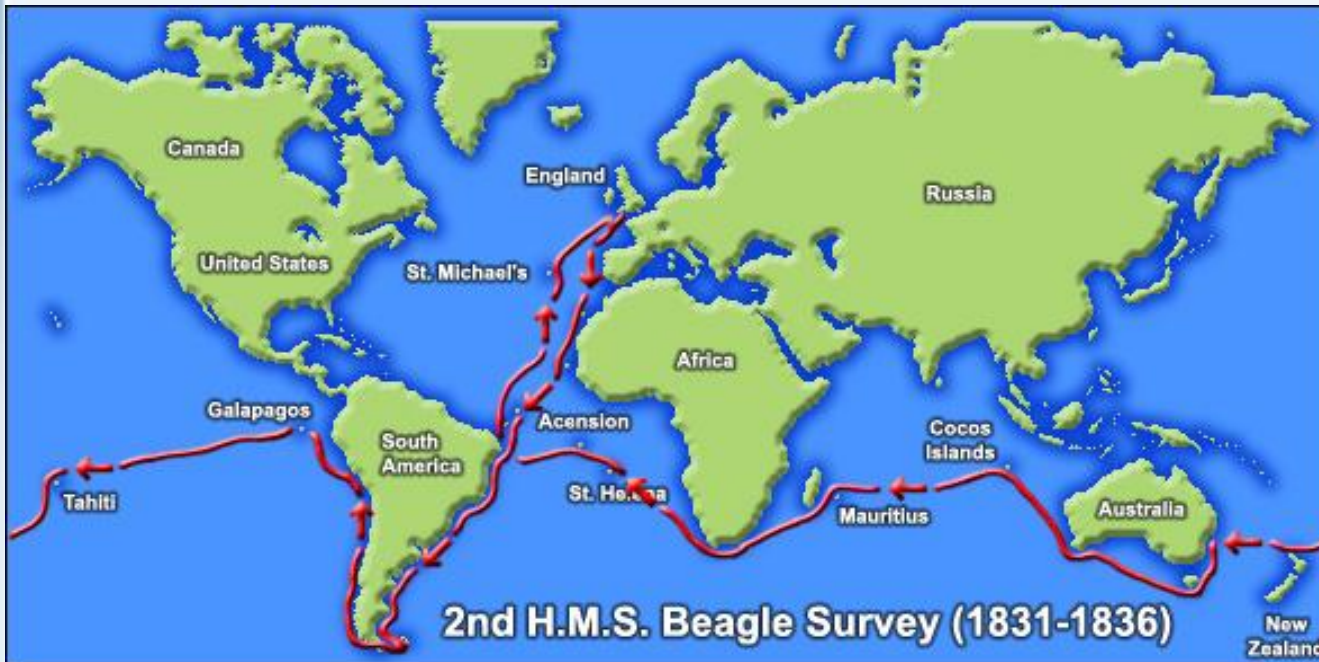
Evoluce

- Rychlá morfologická evoluce – *Peridinium* / *Scrippsiella* : shodné ITS sekv.

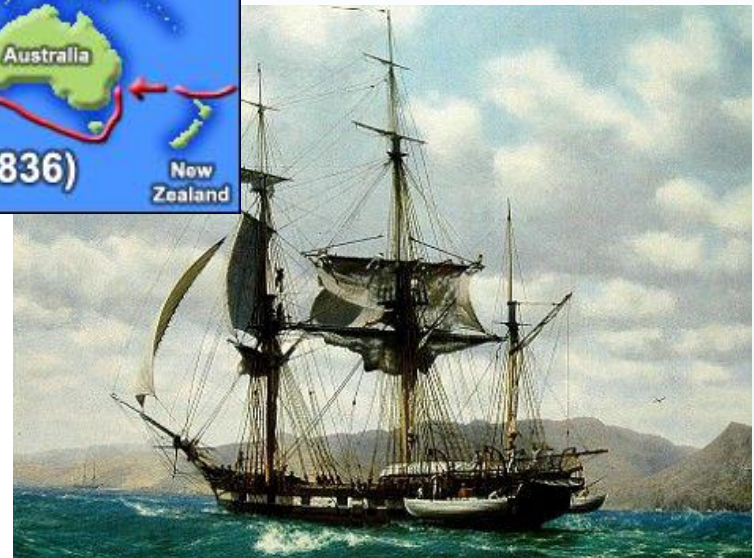


Biogeografie

- První zmínka o specifické biogeografii protist pochází od Ehrenberga
 - Leden 1832 – Darwin Ehrenbergovi zasílá vzorky prachu pocházející z bouře na Kapverdských ostrovech...

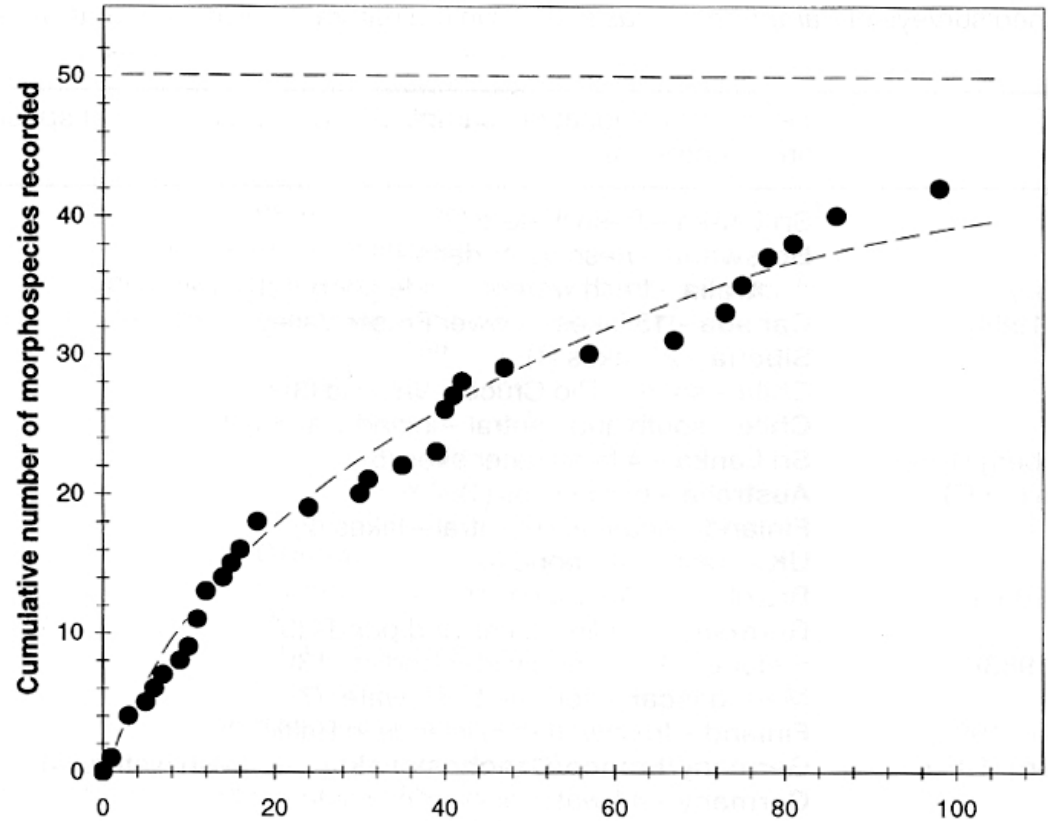
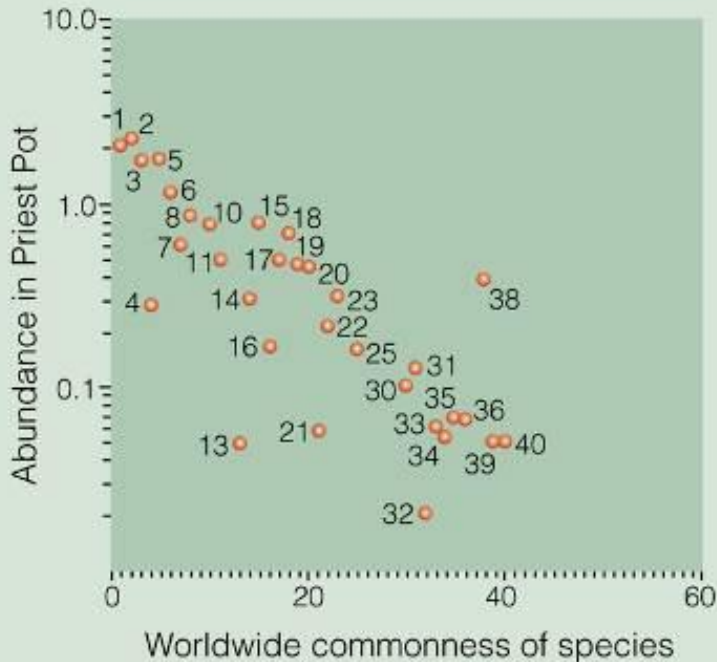
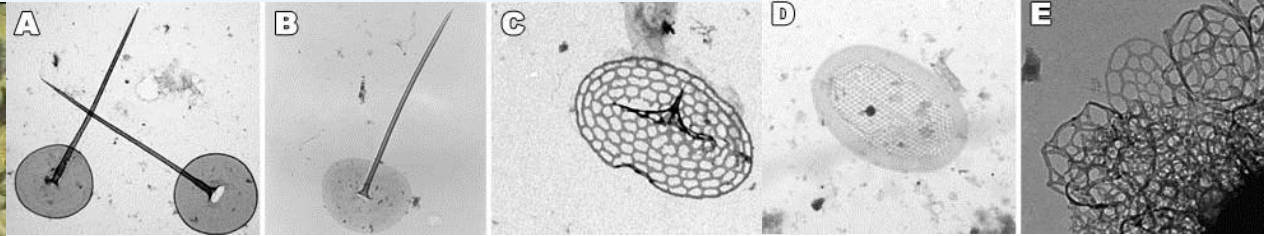


- Ve vzorcích byly nalezeny 2 druhy nálevníků známých z Jižní Ameriky.



Biogeografie

- Finlay & Fenchel – neutrální teorie ubikvitního rozšíření protist

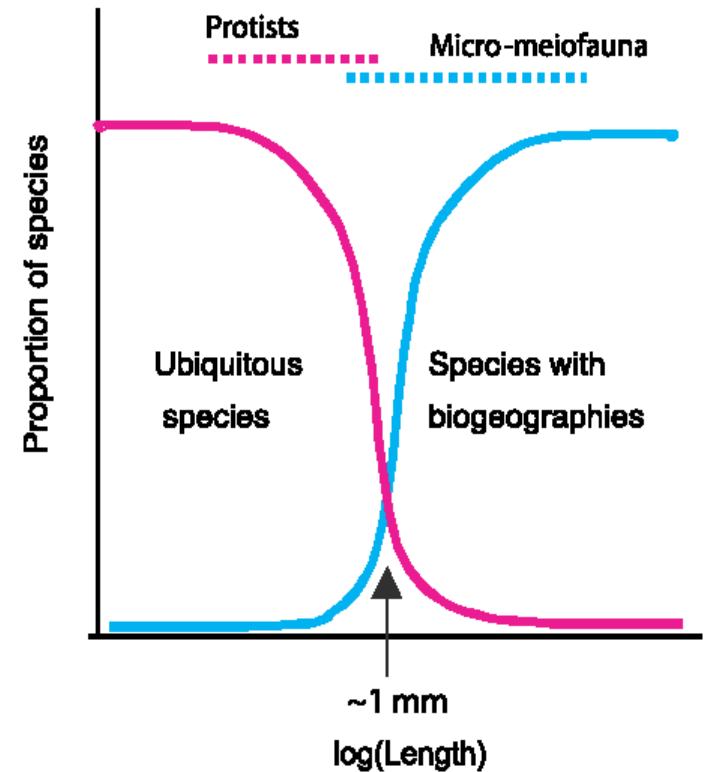
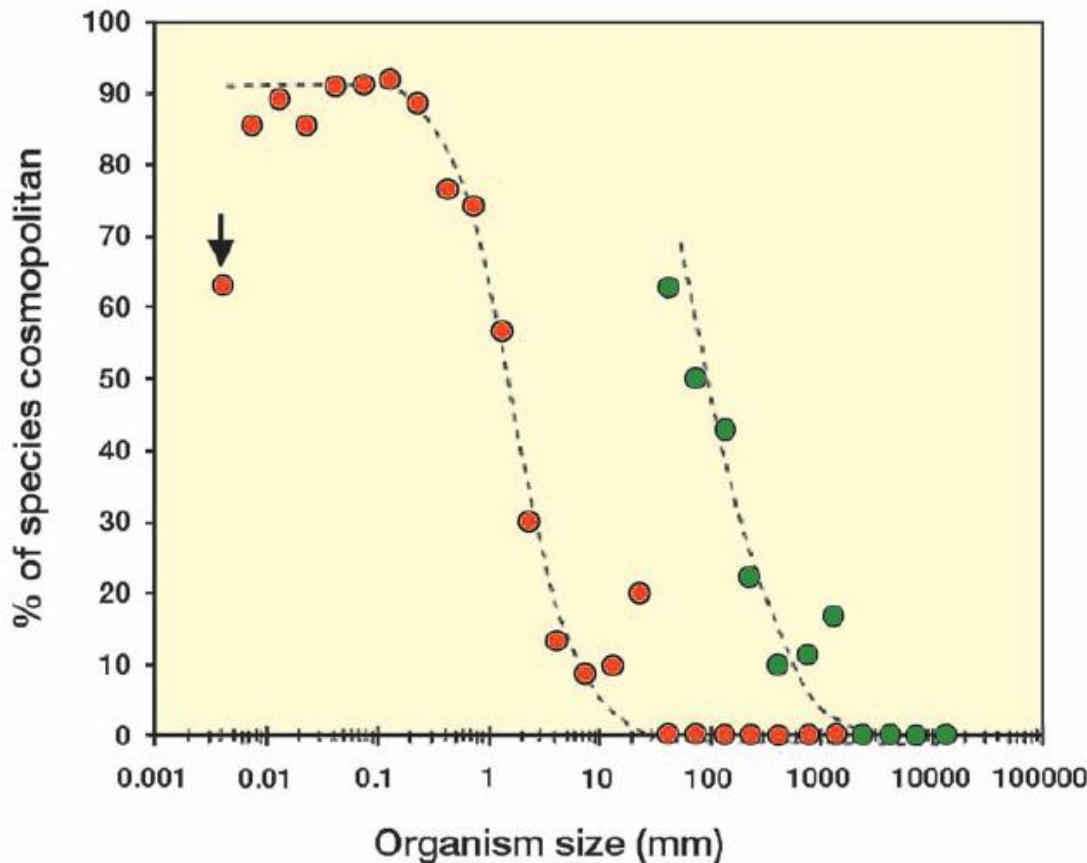


Finlay & Clarke 1999, Protist

Days effort Finlay 1999, Nature

Biogeografie

- Finlay & Fenchel – neutrální teorie ubikvitního rozšíření protist
 - Všechno je všude, ale mnoho druhů je extrémně vzácných (velké populace s neomezeným rozšířením)
 - Není třeba chránit protista, diverzita se může studovat „za humny“



Biogeografie

- Foissner – moderate endemicity model
 - I když je mnoho druhů kosmopolitních, třetina druhů má endemické rozšíření

Table 5.3 Percentages of dispersal routes of protists. Based on the calculation of Foissner (2008) that one-third of ciliates possibly have restricted distribution.

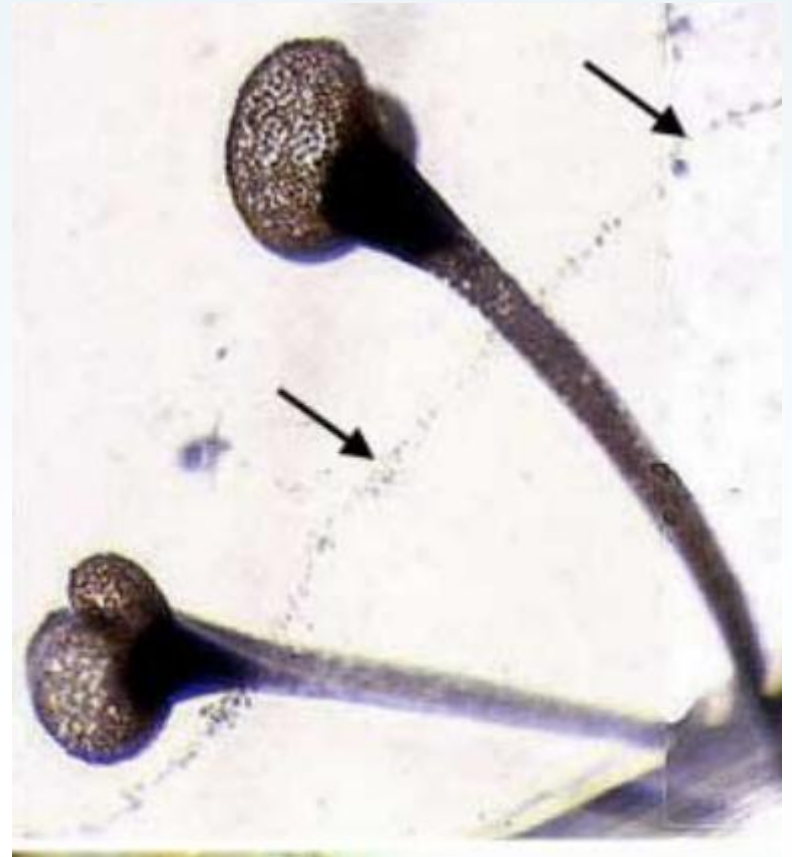
Dispersal routes	Amount (%)
Cosmopolitan distribution due to step-by-step dispersal and human introductions	35
Cosmopolitan distribution due to geological processes, euryoecious lifestyle and others	30
Restricted distribution due to morphological and physiological peculiarities of the resting cysts, break-up of Pangaea and insufficient time to disperse in young species	35

Biogeografie

- Foissner – moderate endemicity model
 - Flagship species



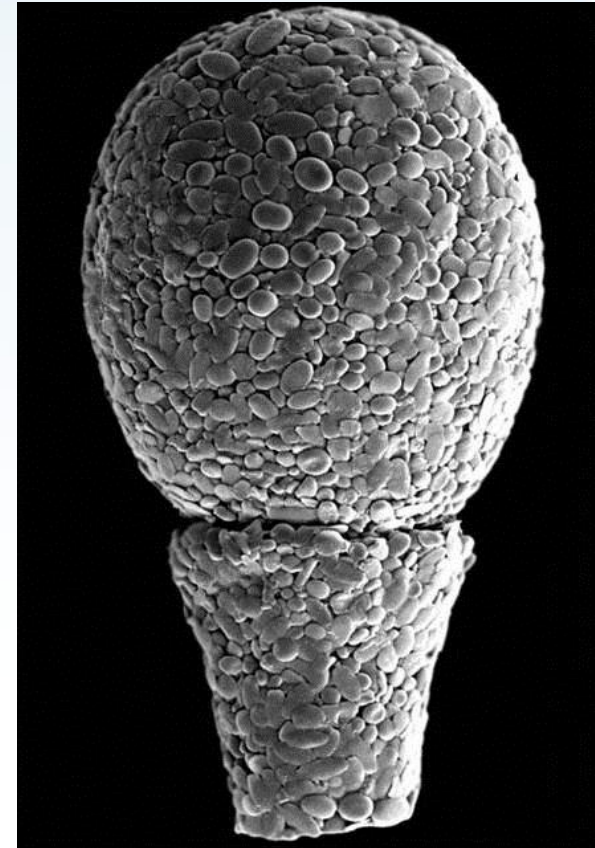
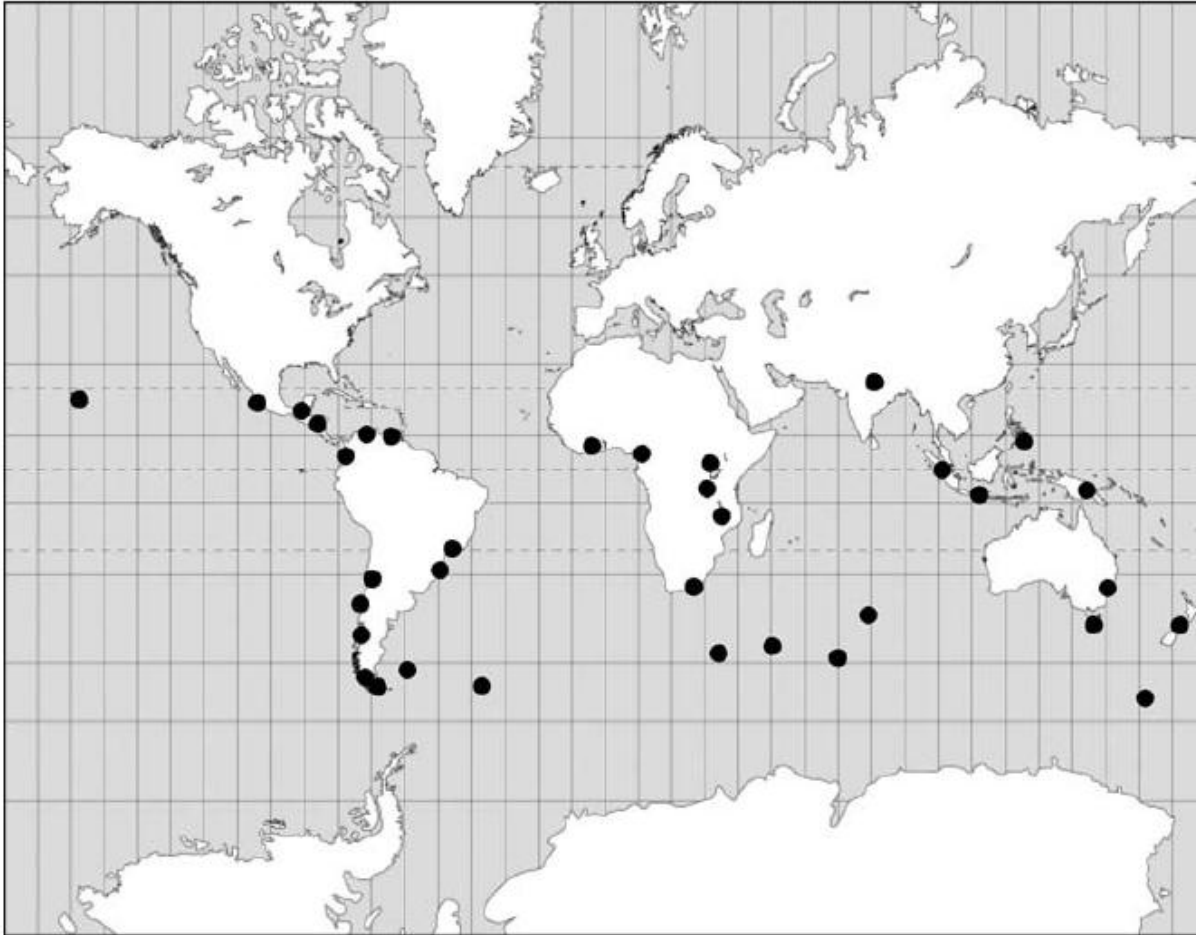
Micrasterias hardyi - Austrálie



Maristentor dinoferus – J Amerika

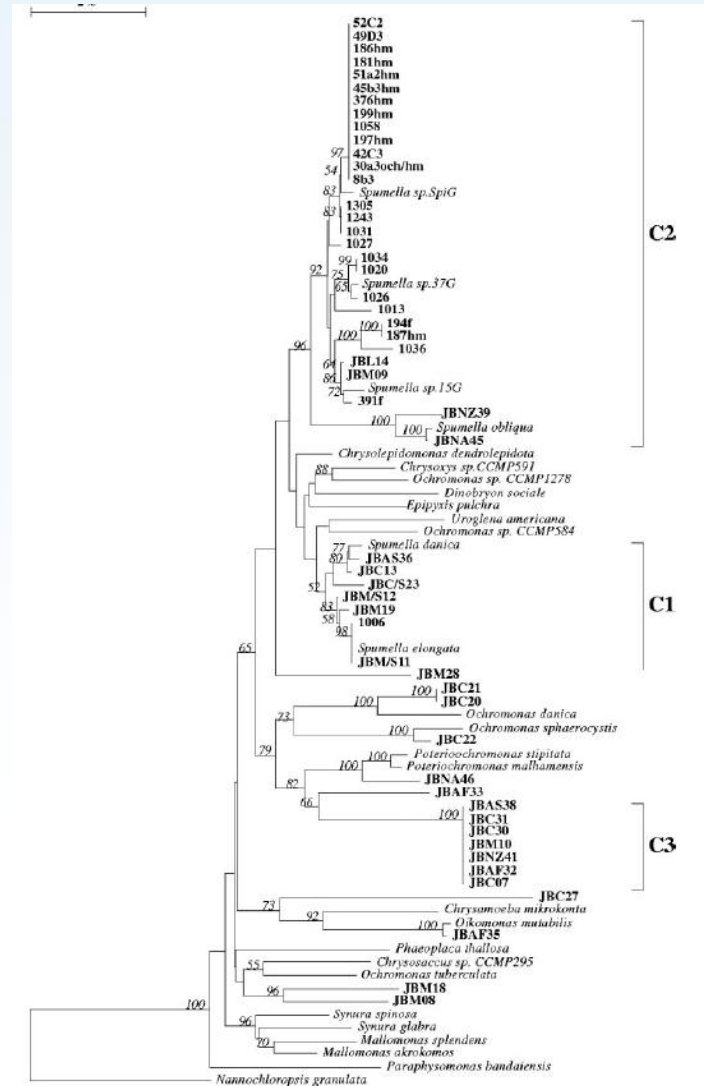
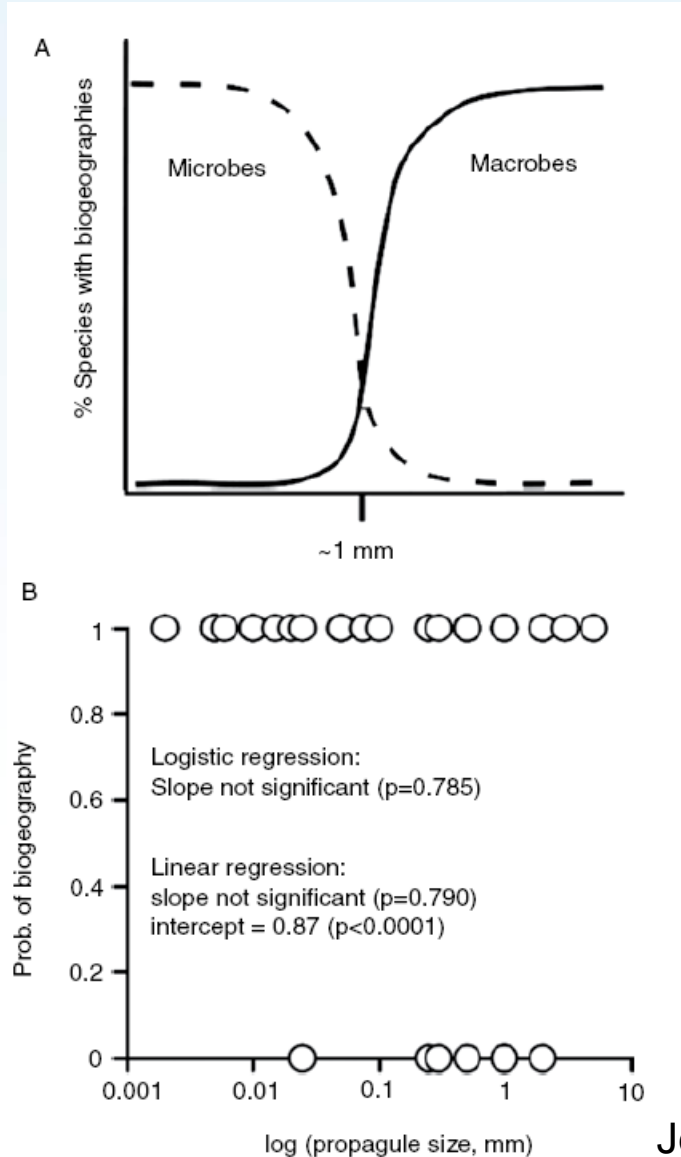
Biogeografie

- Foissner – moderate endemicity model
 - *Apodera vas* – Gondwanské rozšíření



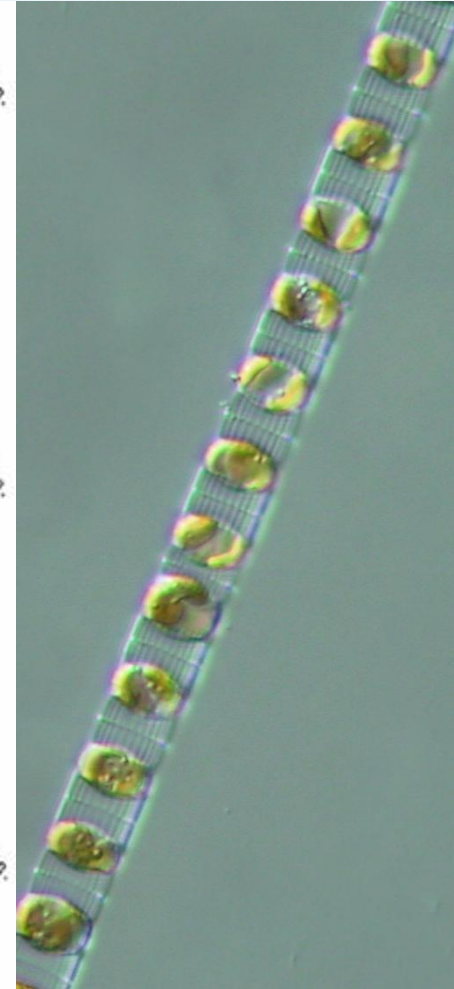
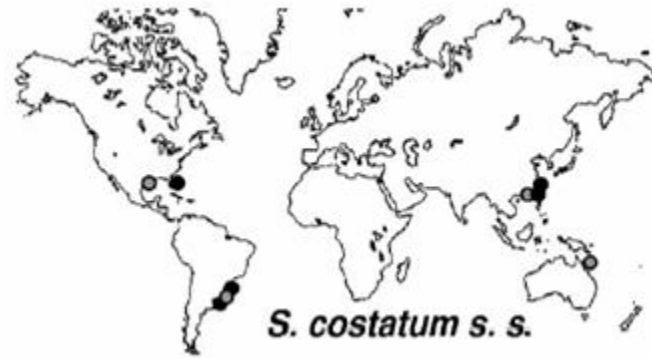
Biogeografie

- Test ubikvitní teorie na základě 51 fylogeografických studií



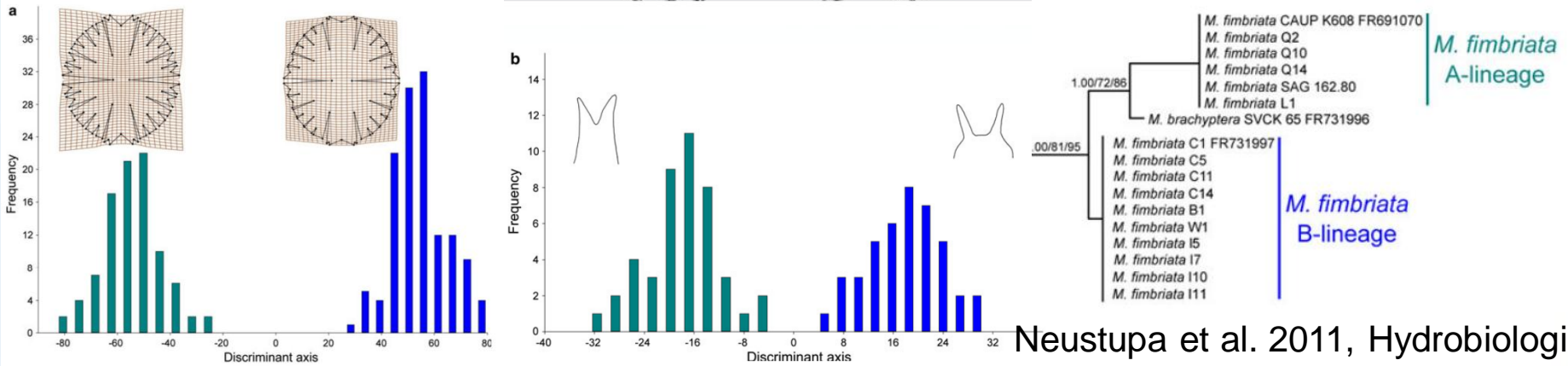
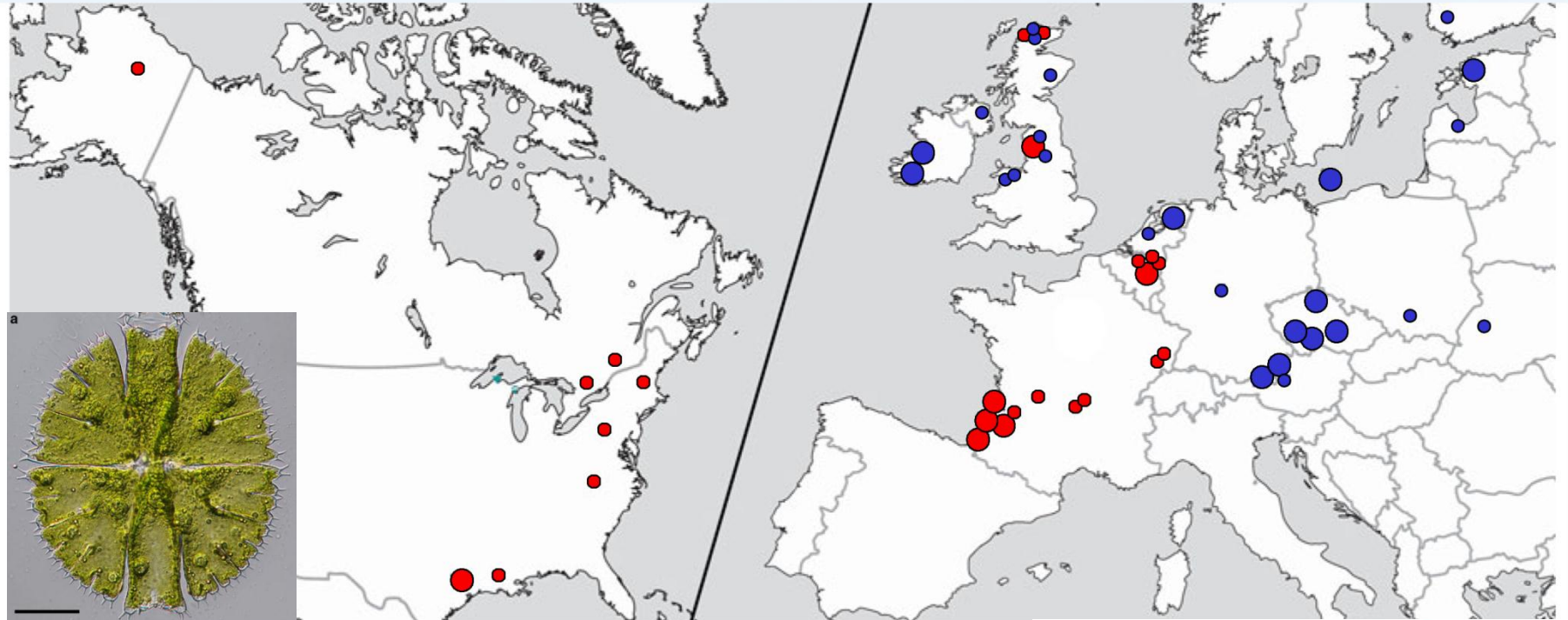
Biogeografie

- Fylogeografie – endemické druhy rodu *Skeletonema*



Biogeografie

- Fylogeografie – biogeografie dvou kryptických druhů krásivek



Genetická struktura populací

- U protist velmi málo prostudovaná
- Finlay – díky ohromnému šíření a velkému gene flow se diferencované populace vytvořit nemohou

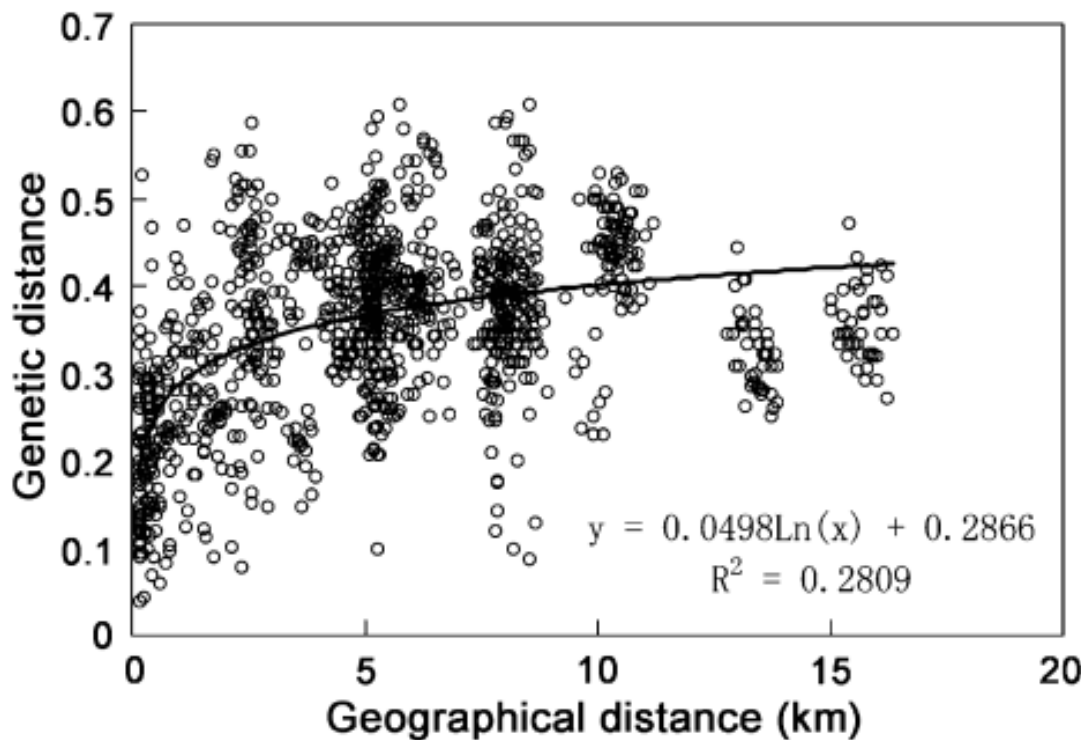
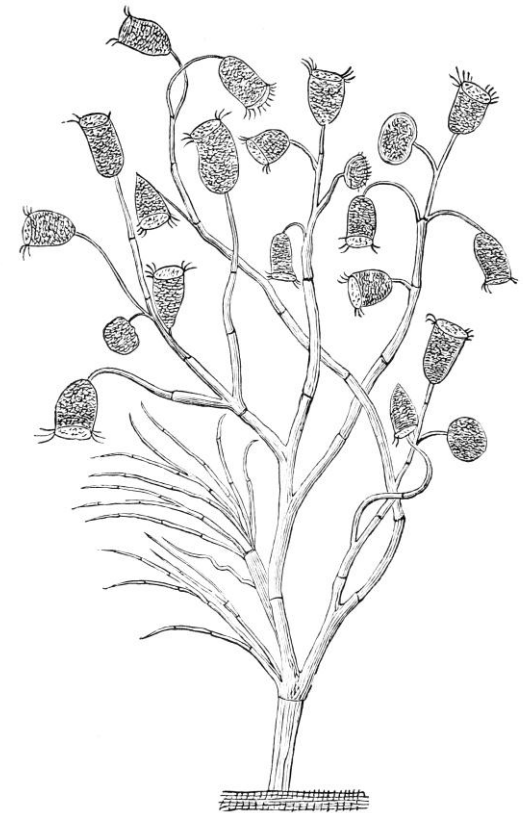


Fig. 5. Logarithmic correlation between genetic distance (Nei and Li 1979) and geographical distance ($r = 0.5300$, $P < 10^{-6}$).



Carchesium polypinum

Genetická struktura populací

- Prostorová populační struktura – *Pseudo-nitzschia pungens*

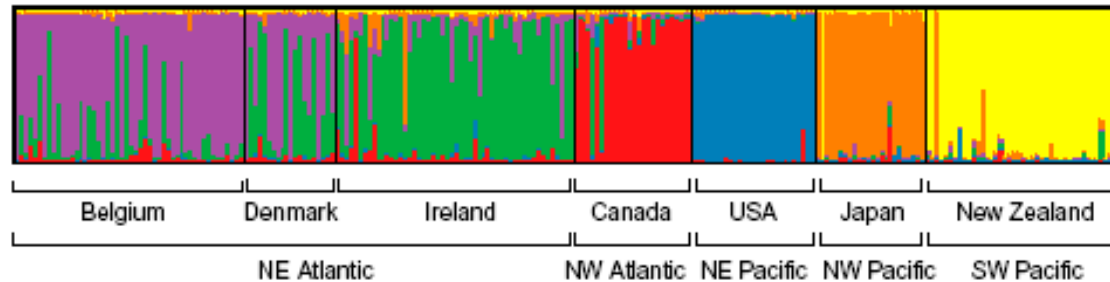


Fig. 3. Structure plot for $K = 6$. Each individual is depicted by a vertical line that is partitioned into K colored sections, with the length of each section proportional to the estimated membership coefficient (q_{ind}) of the isolate to each cluster.

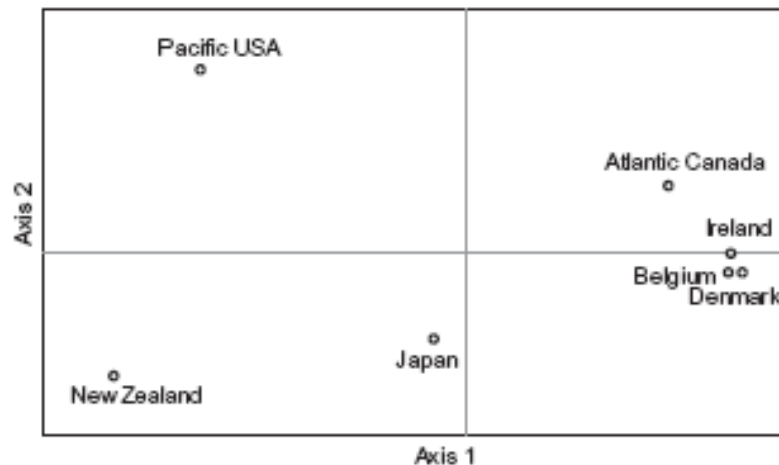
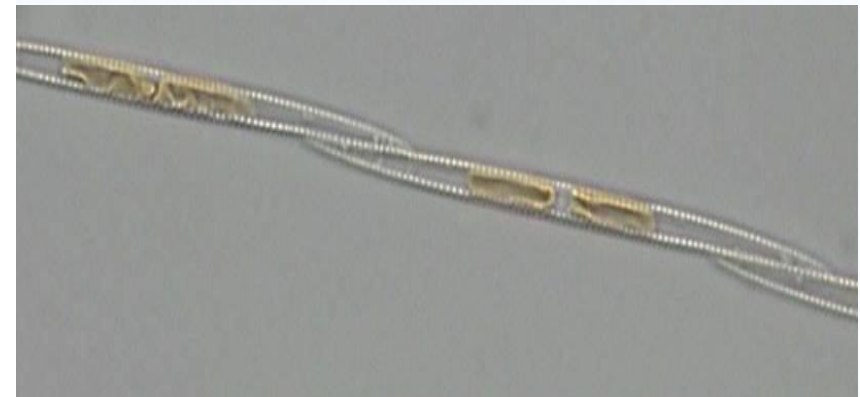


Fig. 4. Principal component analysis of pairwise F_{ST} values among the seven predefined populations of *P. pungens* clade I. The first and second principal components account for 59.47% and 24.58% of the total variation, respectively.



Genetická struktura populací

- Prostorová populační struktura – *Scrippsiella hangoei*

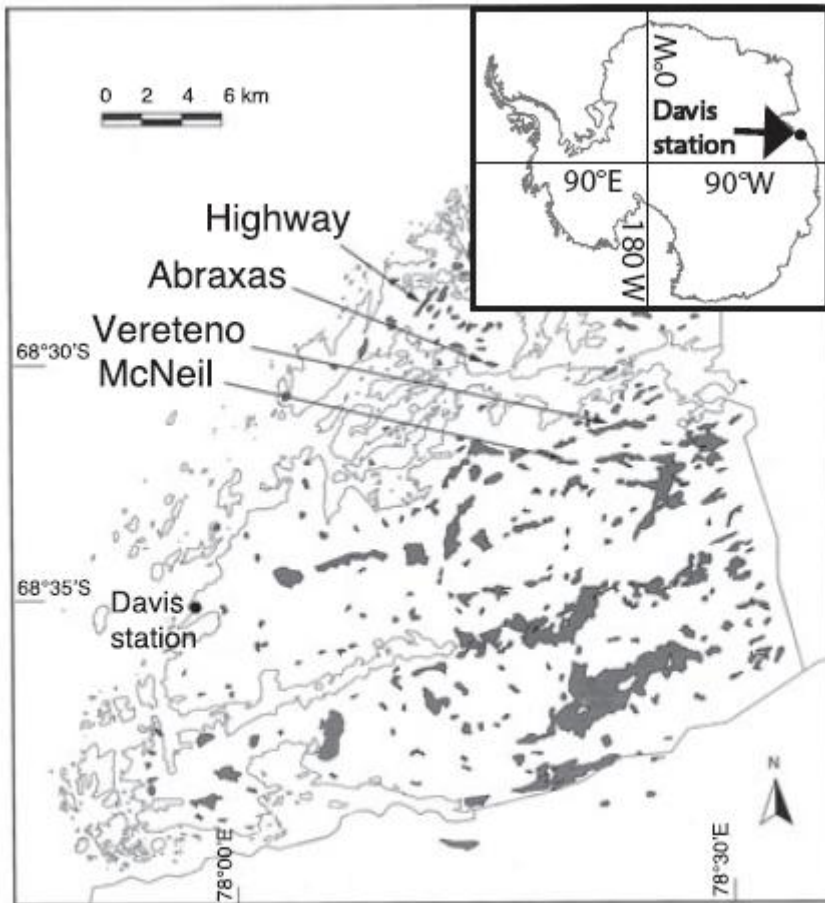


Fig. 1. Map of Vestfold Hills showing location of study lakes and Davis Station.

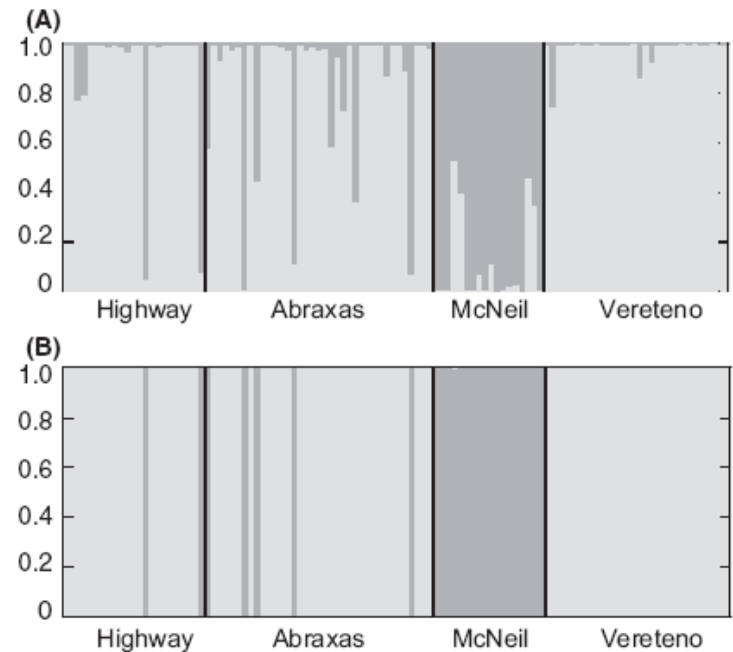
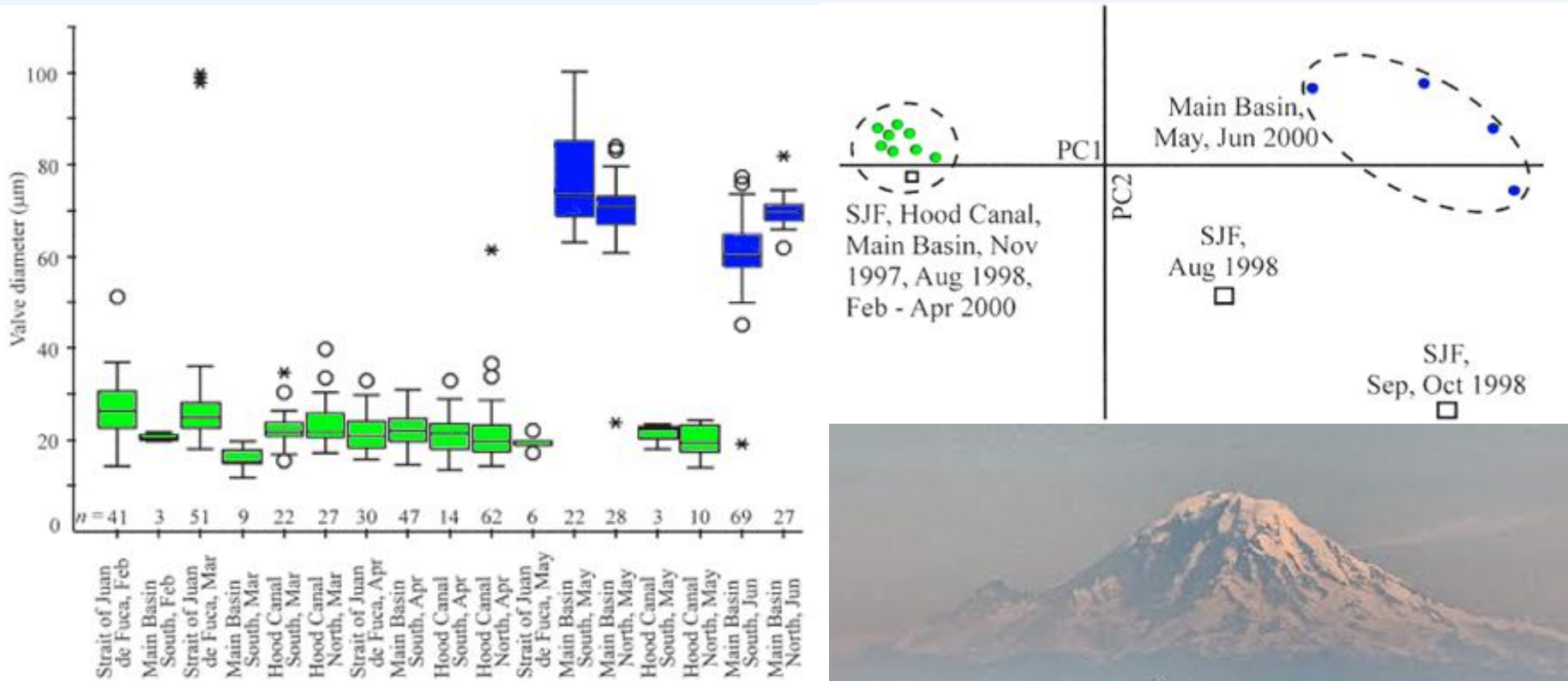


Fig. 3. Population analyses results from STRUCTURE shown as bar plots. Only the models showing the highest likelihood



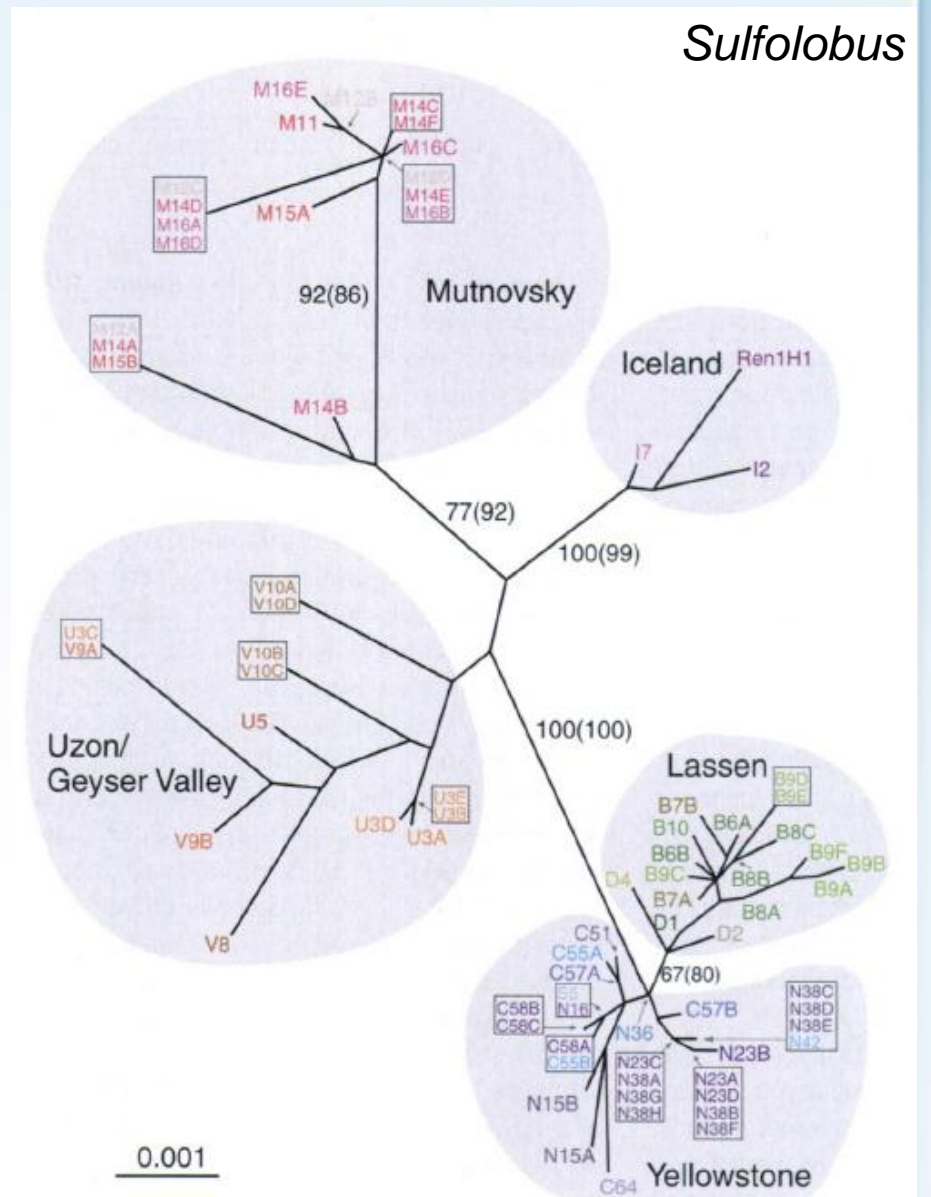
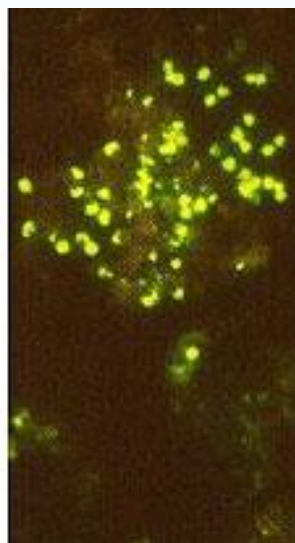
Genetická struktura populací

- Populační struktura v čase – *Ditylum brightwellii*
- Meziroční populační diferenciace dvou bloomů



Příčiny populační struktury

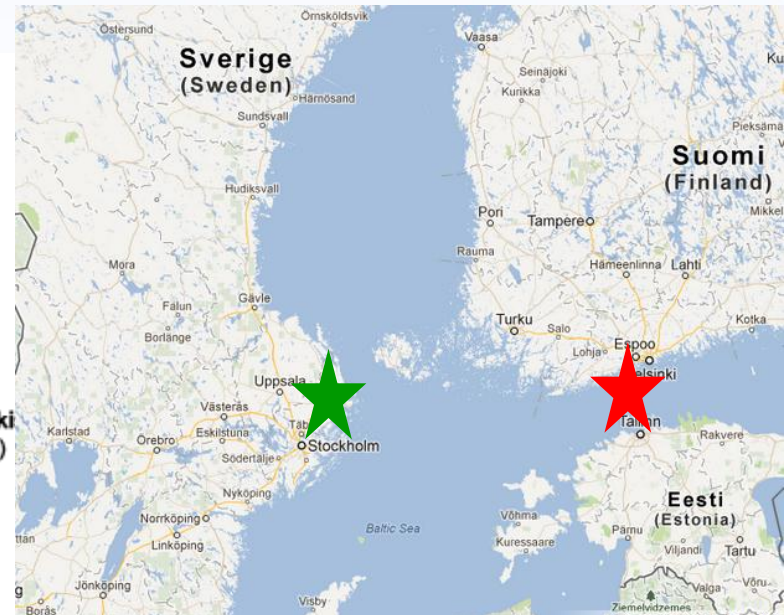
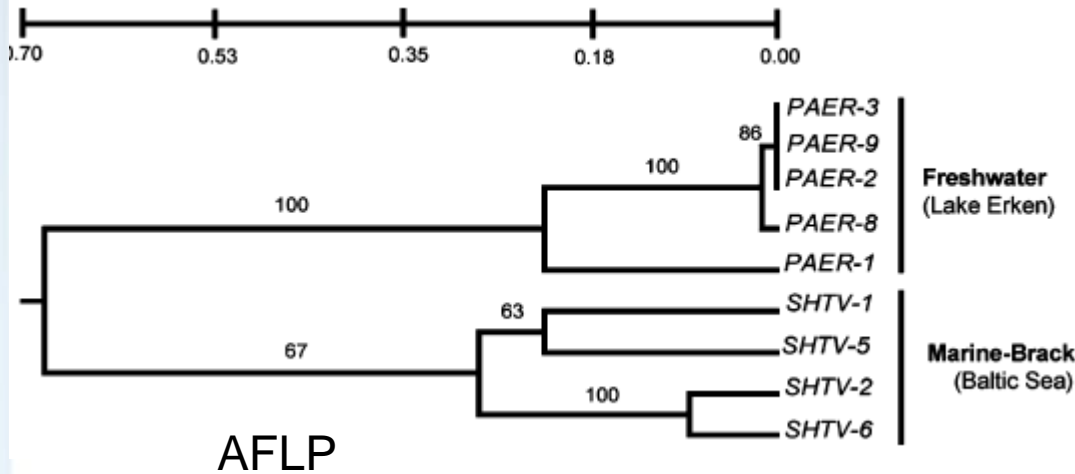
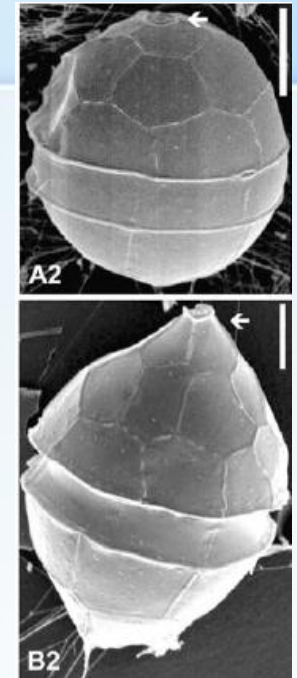
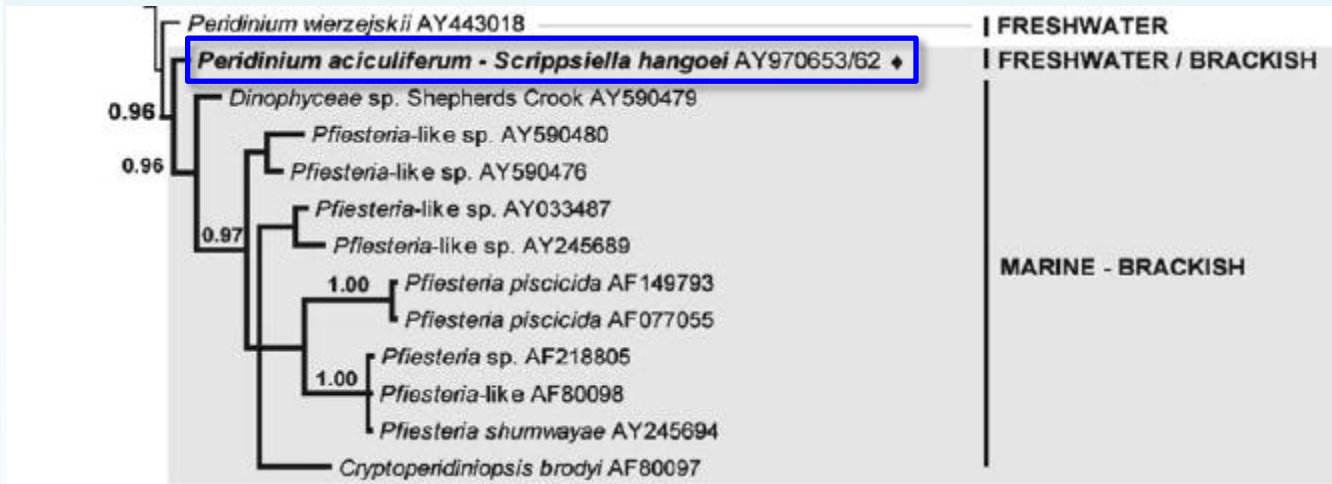
- Specializace na habitaty



Whitaker et al. 2003, Science

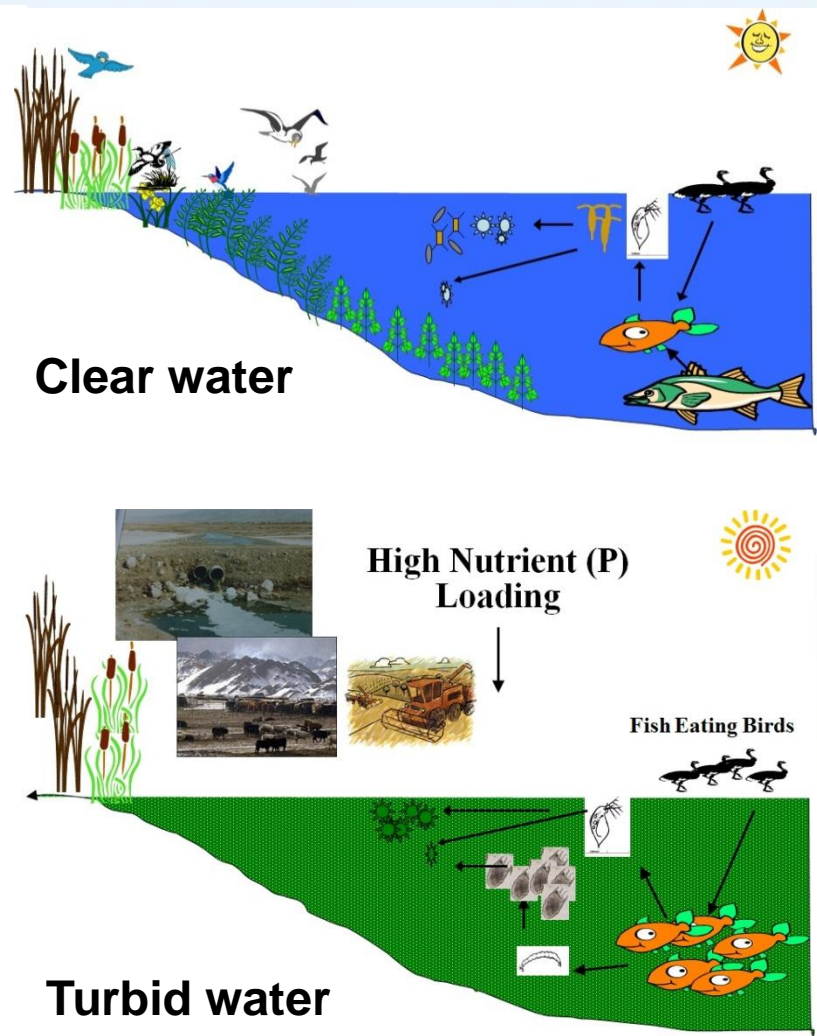
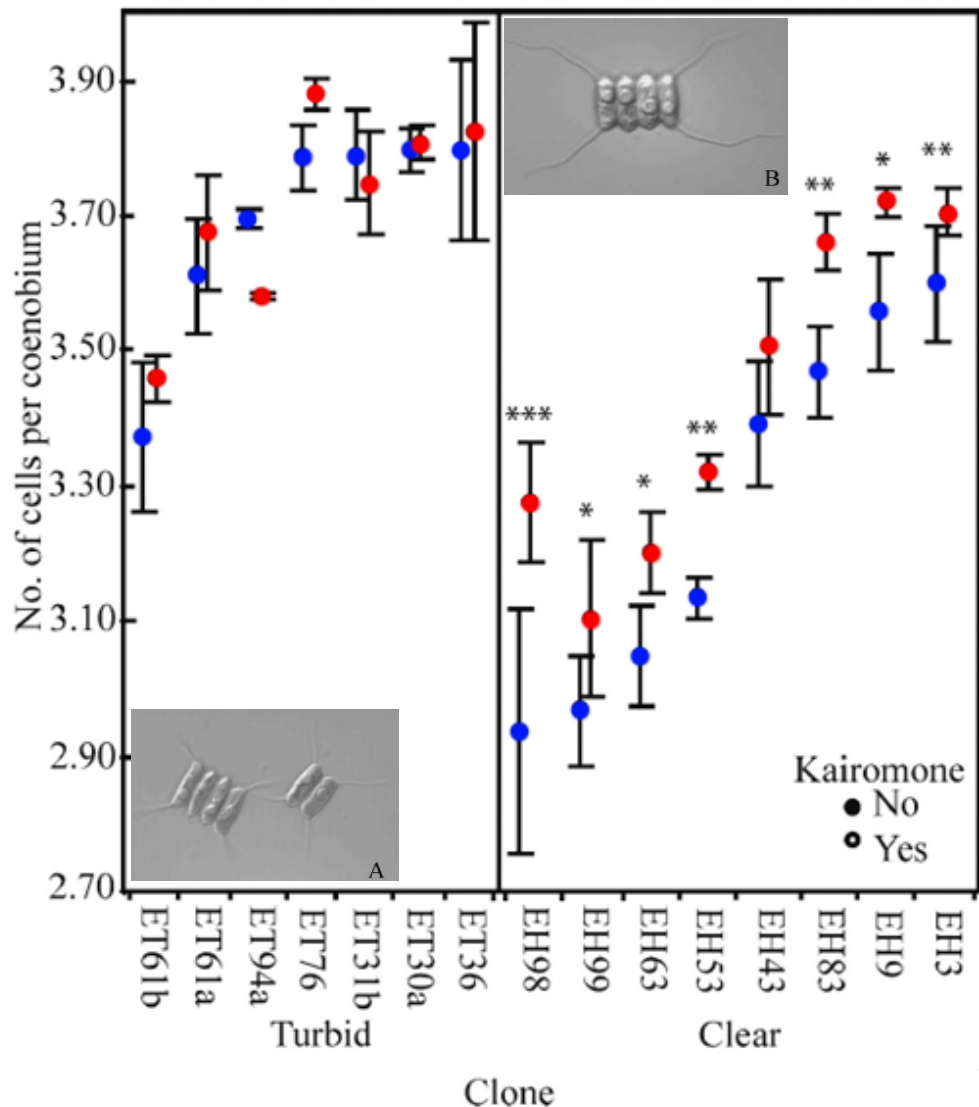
Příčiny populační struktury

- Specializace na habitaty (*Peridinium/Scripsiella*)



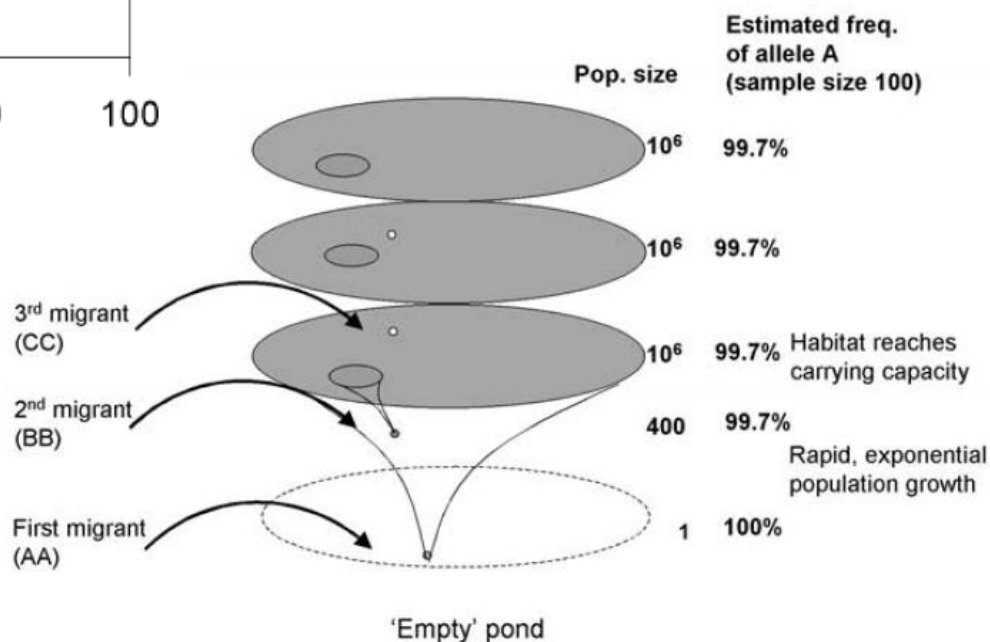
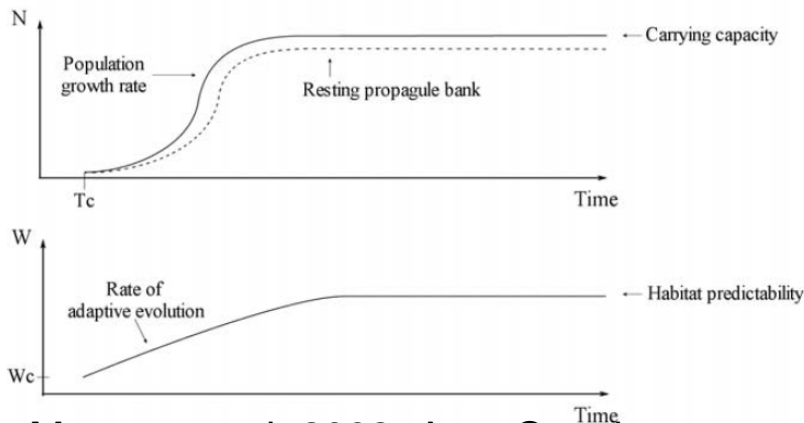
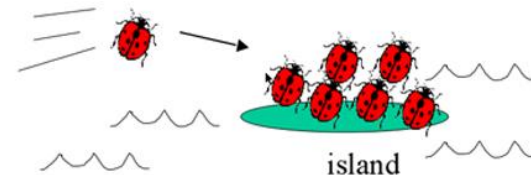
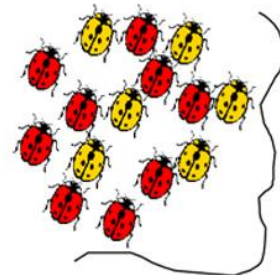
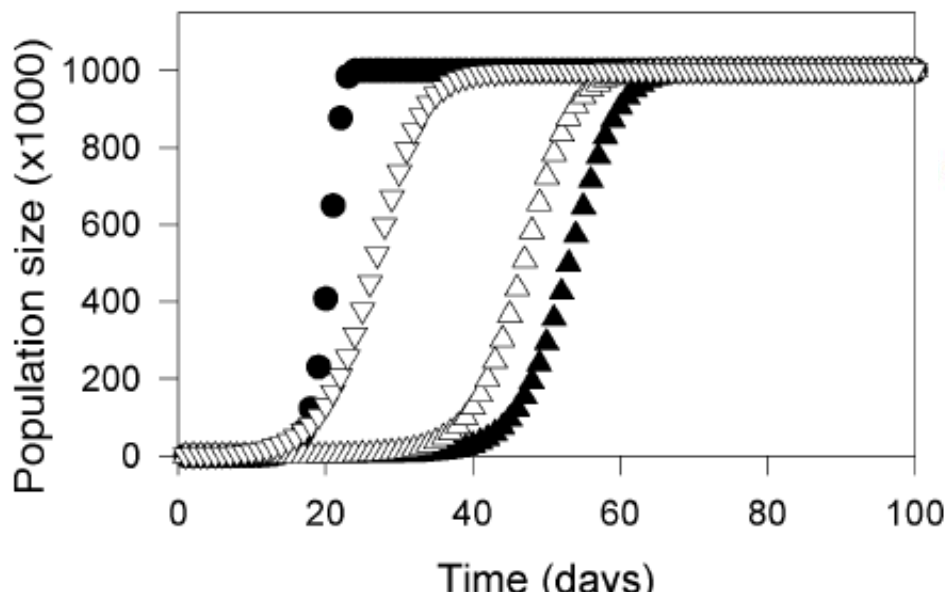
Příčiny populační struktury

- Selekční tlak (*Desmodesmus armatus* vs. *Daphnia magna*)



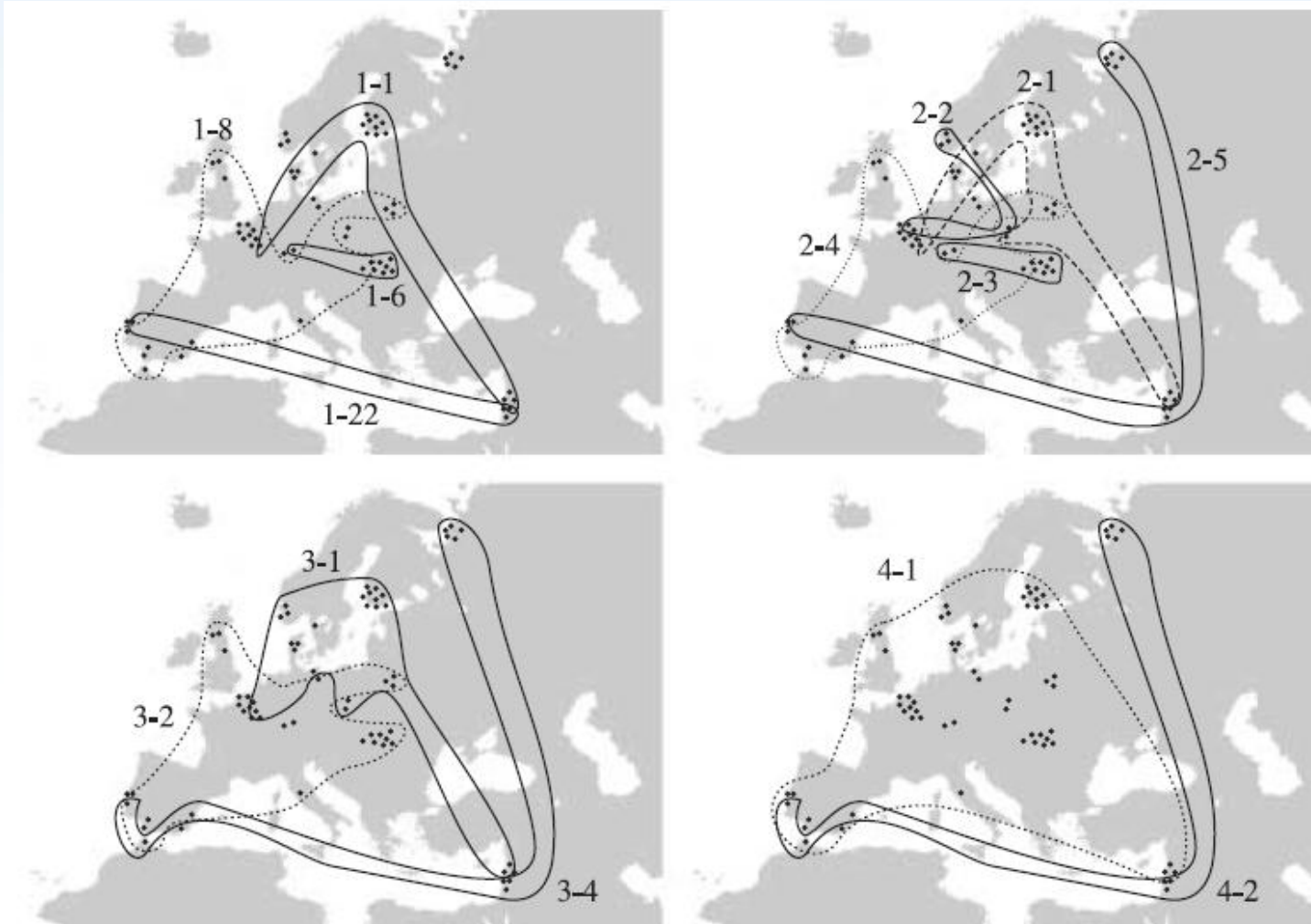
Příčiny populační struktury

- Monopolizační hypotéza – founder effect (velká banka dormantních stadií)
 - Rychlá adaptace na lokální podmínky



Příčiny populační struktury

- Monopolizační hypotéza
 - *Mozaikovitost populací u dobře se šířících populací (Daphnia)*

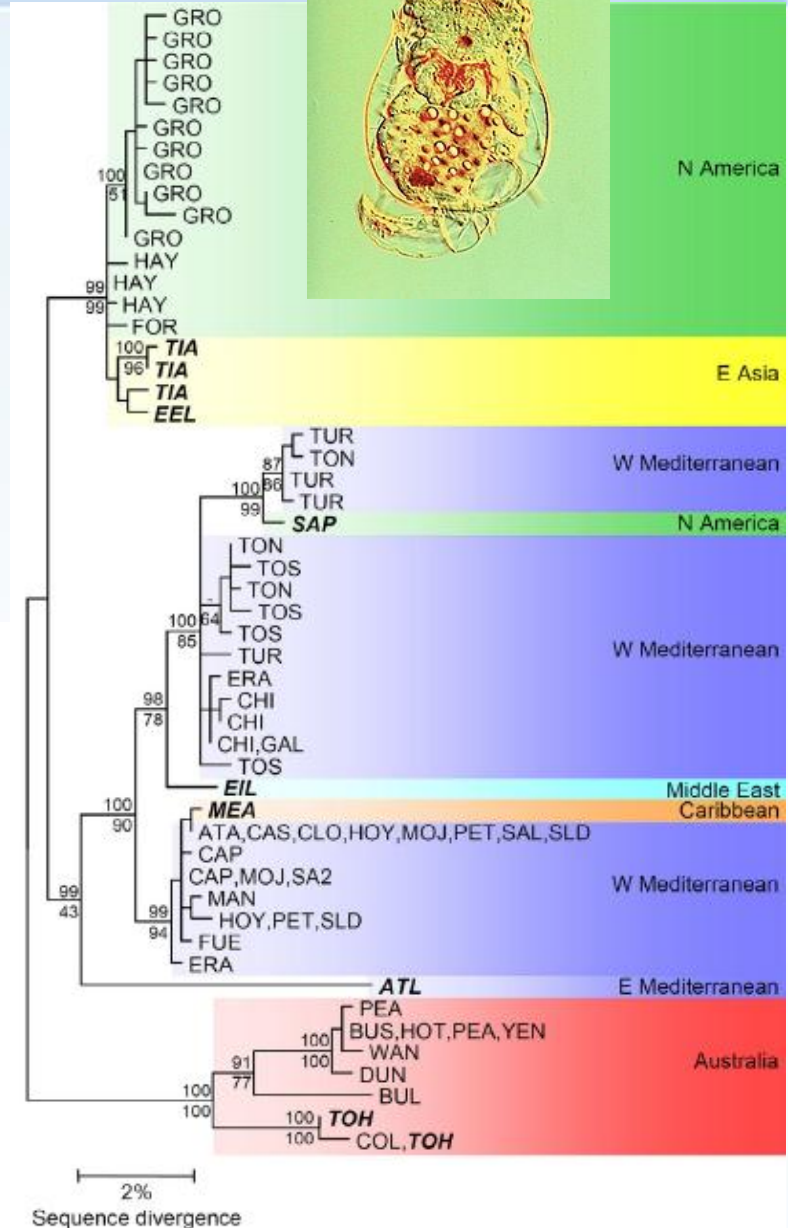
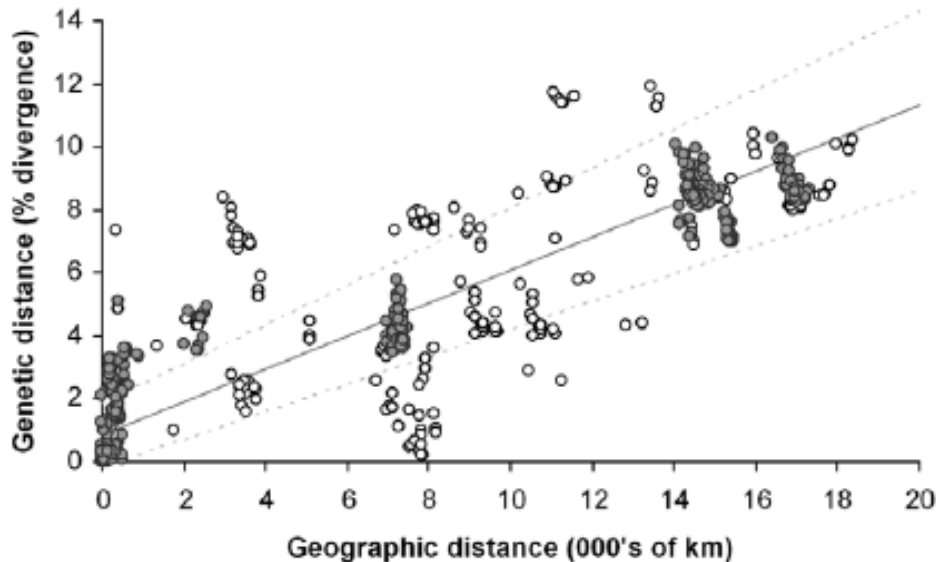


Speciace

- Geografická speciace
 - Alopatrická speciace je možná i u kosmopolitně rozšířených druhů



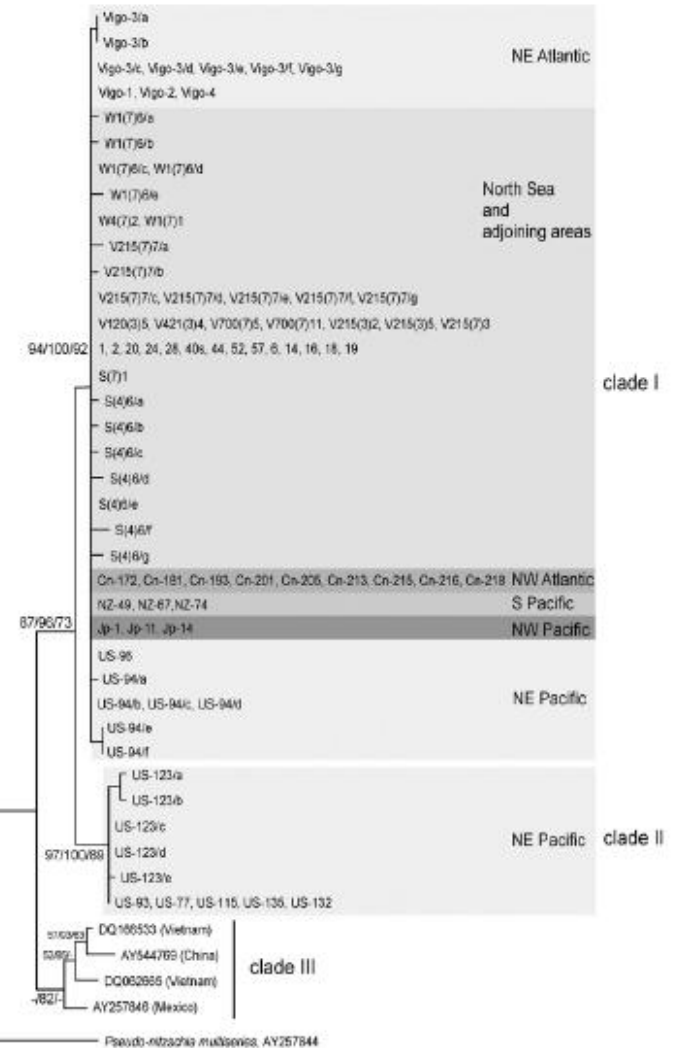
- Monopolizační hypotéza



Speciace

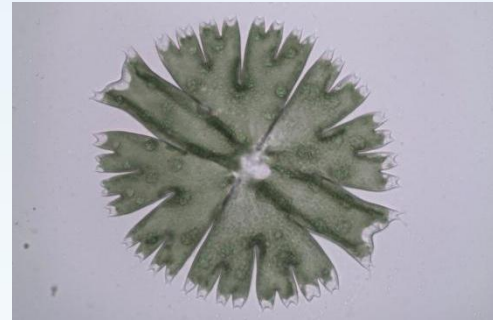
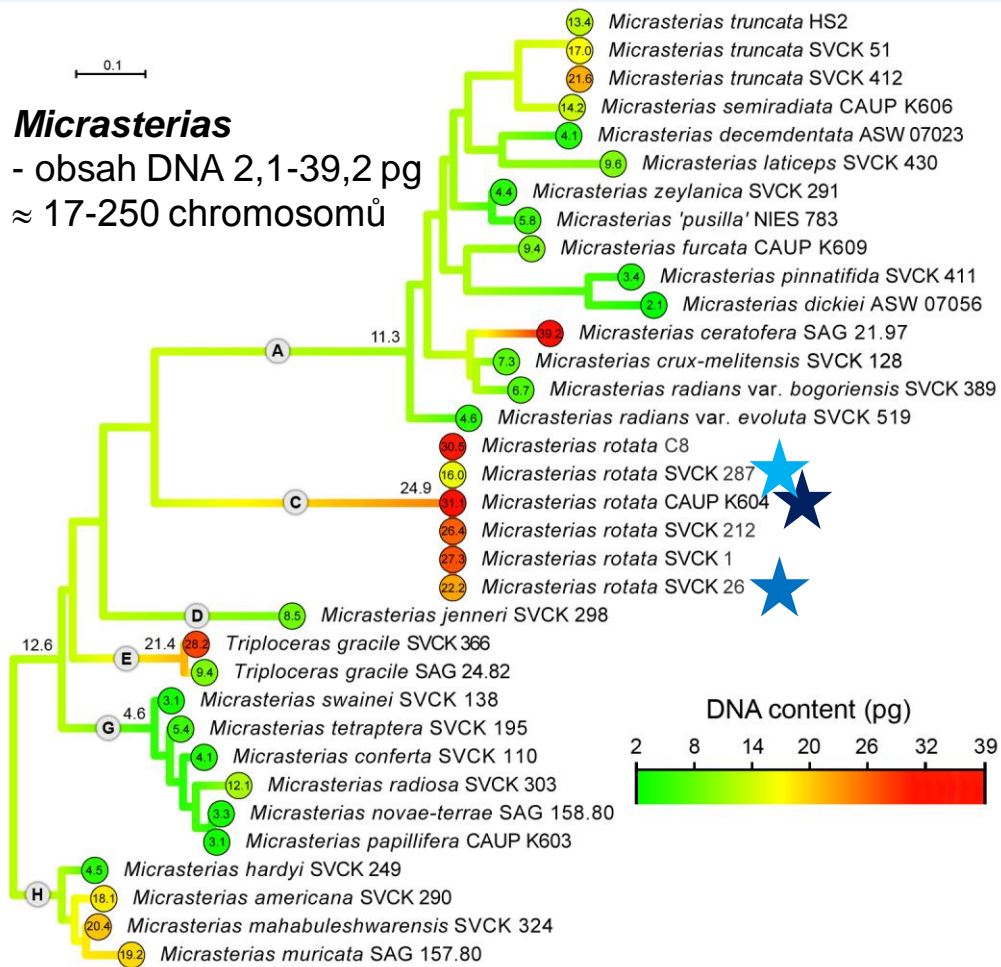
- Reprodukční bariéry
 - *Pseudo-nitzschia pungens*

Clade I	PNp ⁺	Cn-172	[0]																	
ns	PNp ⁺	Cn-195	0	[0]																
ns	PNp ⁺	Cn-204	0	0	[0]															
Clade I	PNp ⁺	Cn-213	0	0	0	[0]														
ns	PNp ⁺	Cn-214	0	0	0	0	[0]													
ns	PNp ⁻	Cn-184	+	+	+	+	+	[0]												
Clade I	PNp ⁻	Cn-193	+	+	+	+	+	0	[0]											
ns	PNp ⁻	Cn-200	+	+	+	+	+	0	0	[0]										
Clade I	PNp ⁻	Cn-201	+	+	+	+	+	0	0	0	[0]									
ns	PNp ⁻	Cn-202	+	+	+	+	+	0	0	0	0	[0]								
Clade I	PNp ⁻	Cn-205	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	[0]							
Clade I	PNp ⁻	Cn-215	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	[0]						
ns	PNp ⁻	Cn-217	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	[0]					
Clade I	PNp ⁻	Cn-218	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	[0]				
Clade I	?	Cn-181	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	[0]			
Clade I	?	Cn-216	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	[0]	
Clade I	PNp ⁻	Jp-11	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clade I	PNp ⁻	NZ-67	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clade I	PNp ⁻	US-94	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clade I	PNp ⁻	Vigo-1	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clade I	PNp ⁻	1	+	+	+	+	+	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clade I	PNp ⁺	Jp-14	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0	0
Clade I	PNp ⁺	NZ-74	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0
Clade II	PNp ⁺	US-93	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0
Clade I	PNp ⁺	Vigo-2	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0
Clade I	PNp ⁺	2	0	0	0	0	0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	0
Clade II	?	US-123	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Clade II	?	US-132	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
ns	?	US-134	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

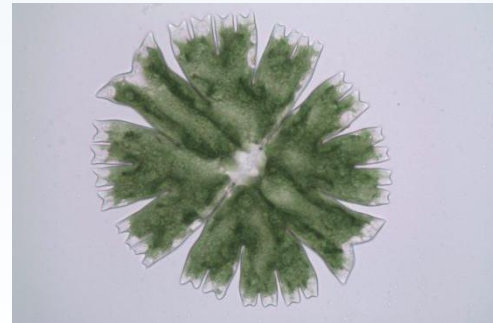


Speciace

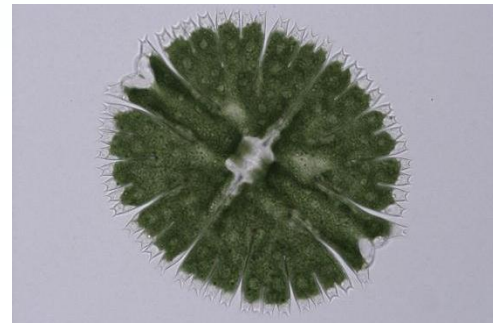
- Reprodukční bariéry
 - Polyploidizace



★
SVCK 287
= 159 chromosomů



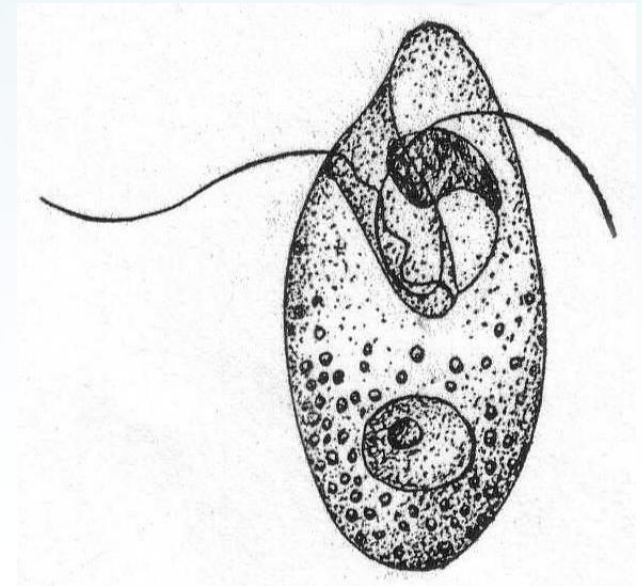
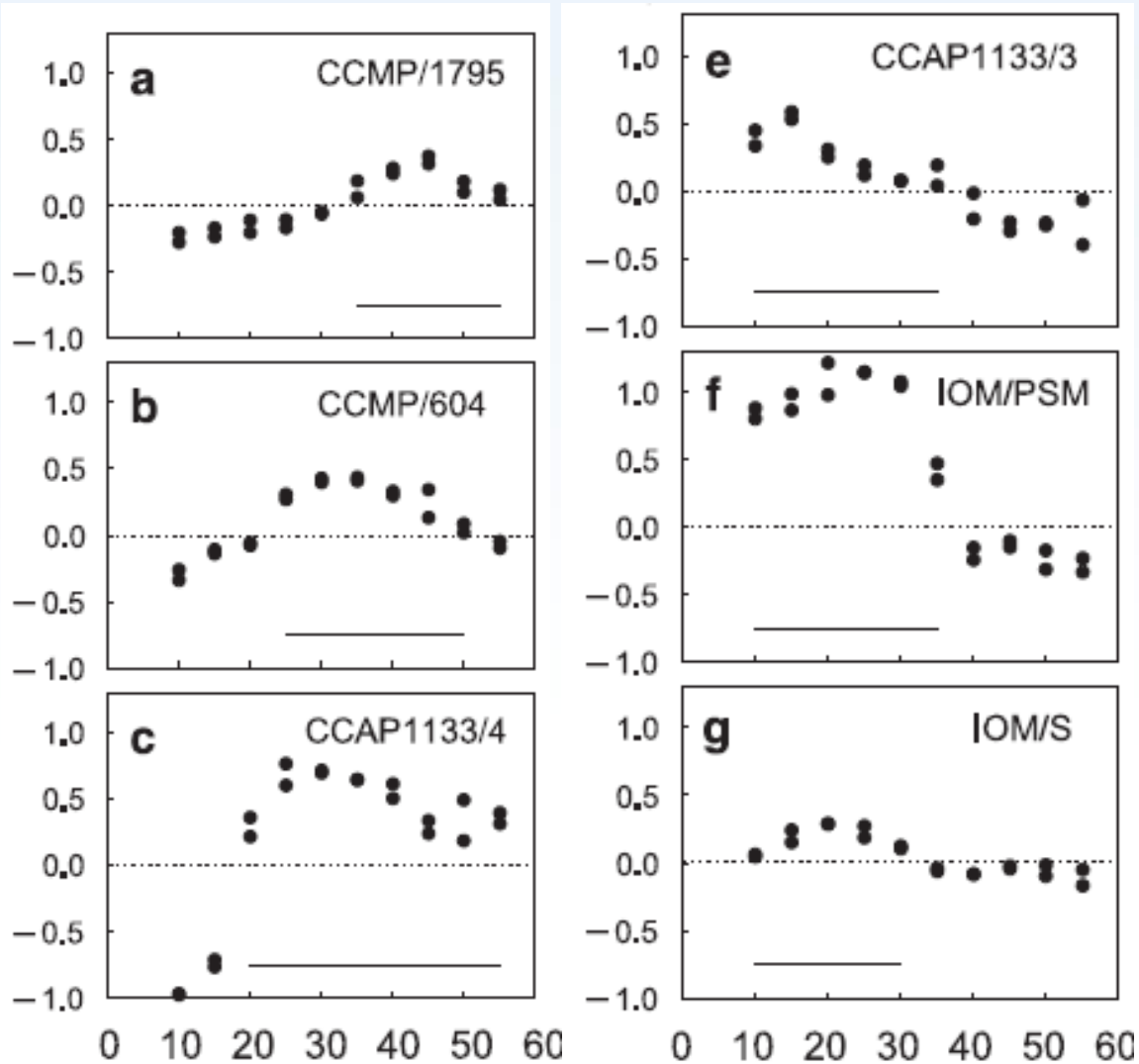
★
SVCK 26
= 226 chromosomů



★
CAUP K604
≈ 250 chromosomů

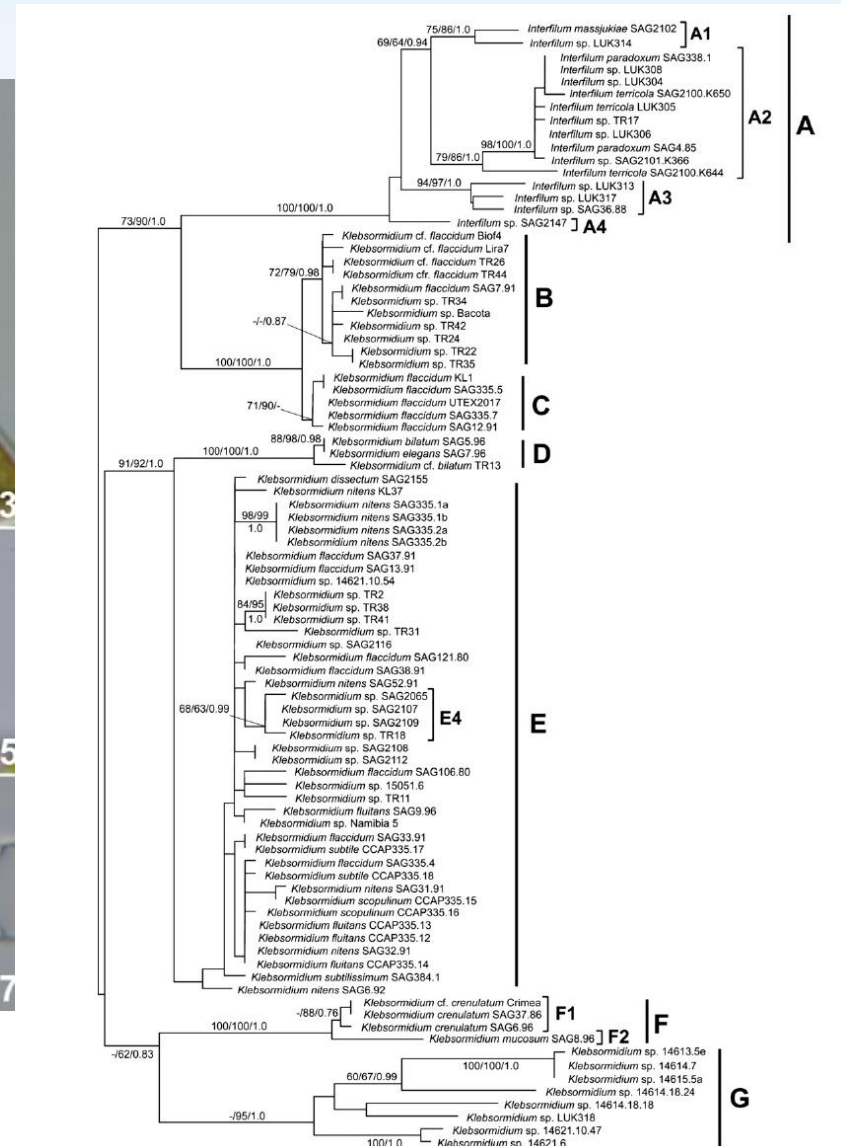
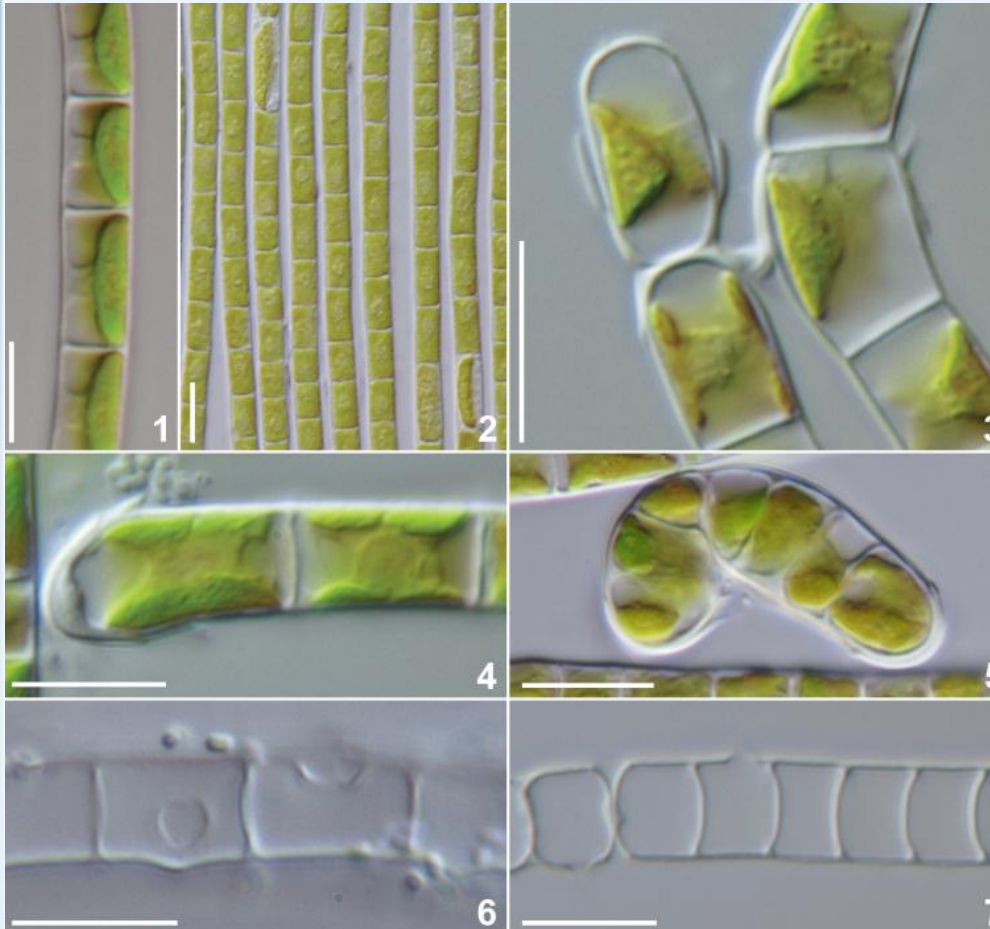
Speciace

- Ekologická speciace
 - *Oxyrrhis marina* – ekofyziologické odlišení kryptických druhů (salinita)



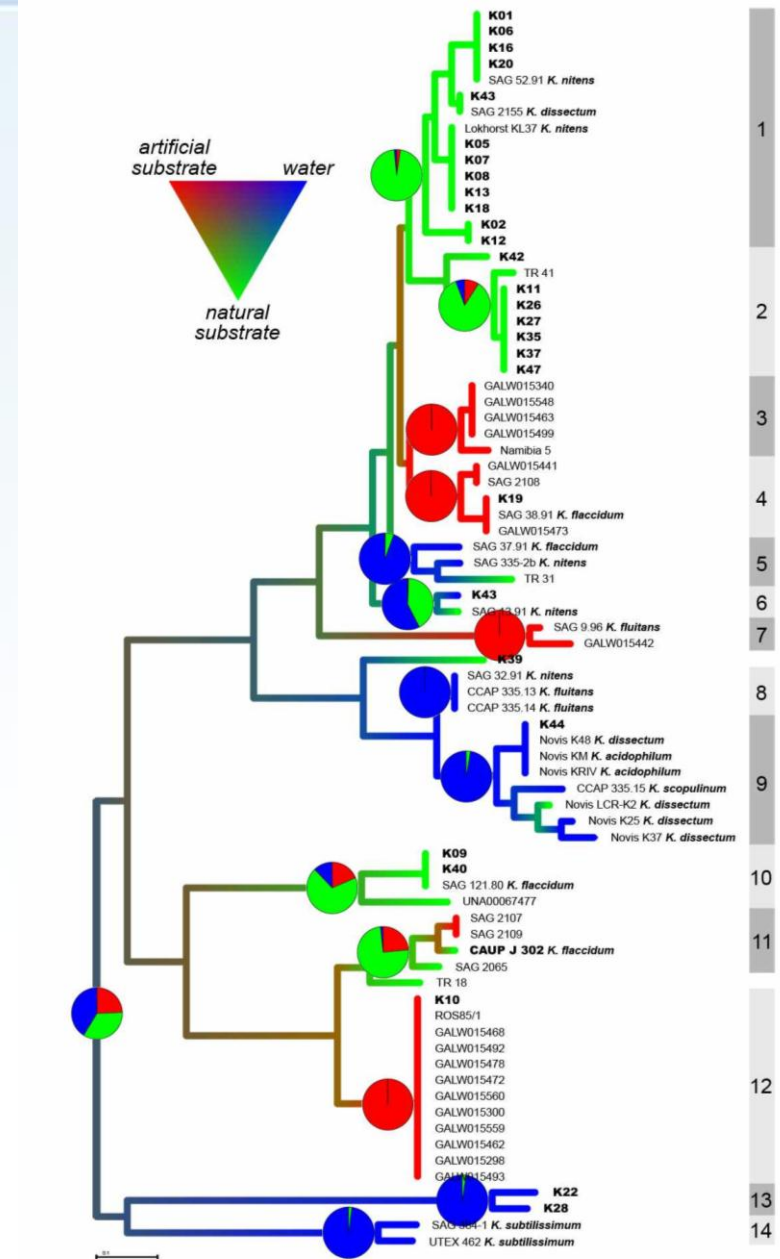
Speciace

- *Klebsormidium* – velká míra kryptické diverzity, linie morfologicky nerozlišitelné



Speciace

- *Klebsormidium* – ekologická speciace

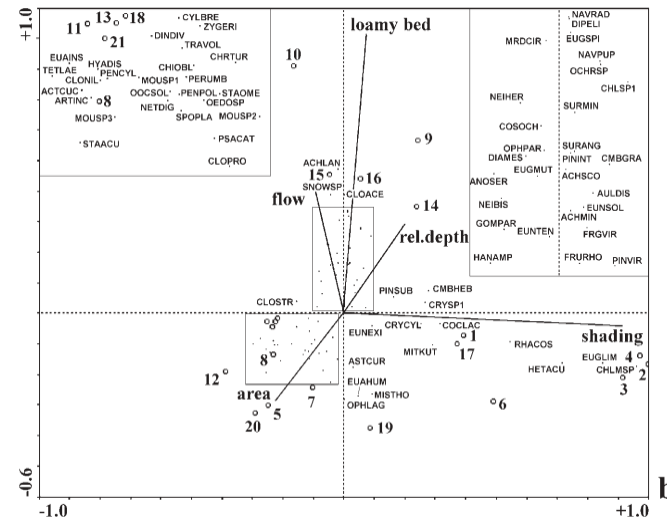
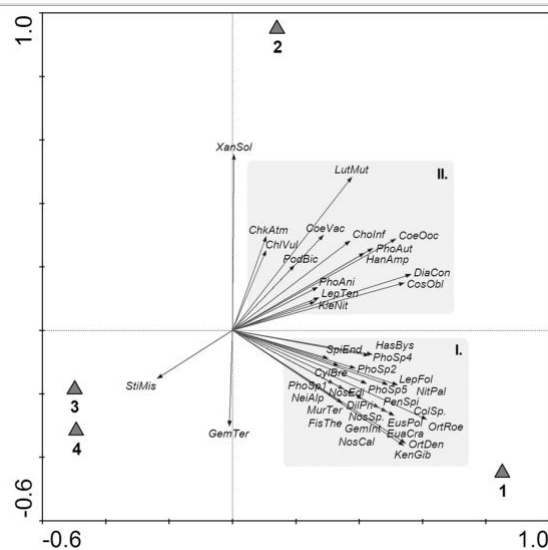


Shrnutí

- Speciace druhů je možná i za předpokladu enormních velikostí populací a nelimitovaného šíření
- Je nutné vzít v úvahu existenci ohromného množství kryptických, nepopsaných druhů protist
- Druhy se často odlišují svými ekologickými charakteristikami



- Ekologické studie na základě protistních morphospecies?

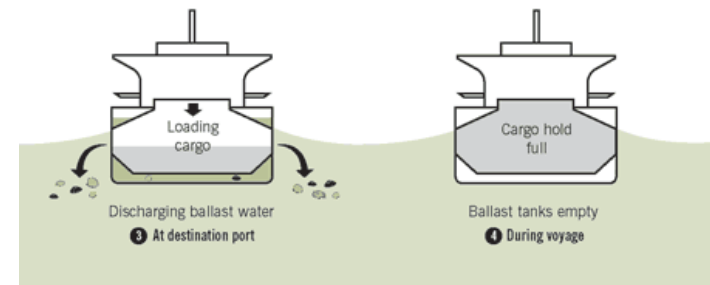
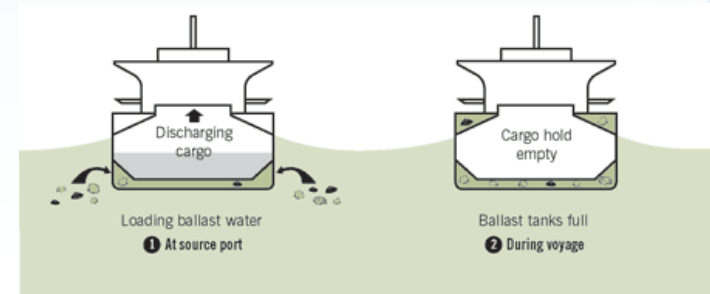
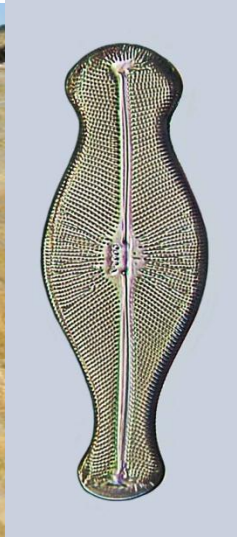


Shrnutí

- Speciace druhů je možná i za předpokladu enormních velikostí populací a nelimitovaného šíření
- Je nutné vzít v úvahu existenci ohromného množství kryptických, nepopsaných druhů protist
- Druhy se často odlišují svými ekologickými charakteristikami



- Ovlivnění šíření protist?

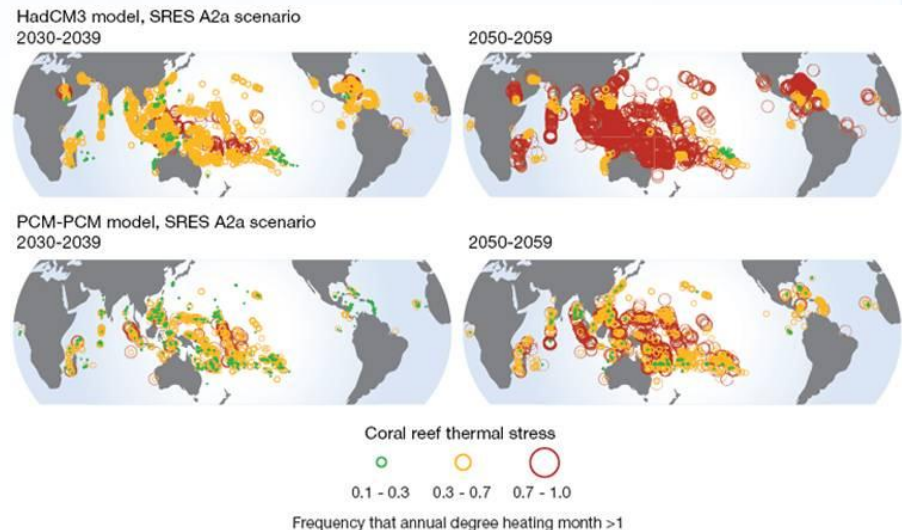


Shrnutí

- Speciace druhů je možná i za předpokladu enormních velikostí populací a nelimitovaného šíření
- Je nutné vzít v úvahu existenci ohromného množství kryptických, nepopsaných druhů protist
- Druhy se často odlišují svými ekologickými charakteristikami



- Ochrana protist?



Poděkování

- ***algologická laboratoř PřF UK, Praha***
 - Jiří Neustupa
 - Ondřej Peksa
 - Jan Šťastný
 - Katarína Nemjová
 - Magda Škaloudová

- ***algologická laboratoř PřF UP, Olomouc***
 - Alka Pouličková
 - Petra Mazalová
 - Petra Šarhanová
 - Radim Vašut

- ***Università Politecnica delle Marche, Ancona***
 - Fabio Rindi



Děkuji za pozornost