

SPECIACE

A. POJETÍ DRUHU

Problém definice druhu:

- musí být pokud možno univerzální
- musí být operační

DISKUSE O REÁLNOSTI DRUHŮ V PŘÍRODĚ:

➤ nominalistické pojetí:

- nominalisté (např. Okham) odmítají existenci reálných universálií → druhy jsou lidské abstrakce, uměle rozdělující přírodní kontinuum
- populární ve Francii 18. stol. (mladý Buffon a Lamarck, Robinet), Darwin

➤ realistické pojetí:

- Kalámové na Nové Guineji → 174 druhů obratlovců ⇒ až na 4 druhy stejně jako západní taxonomové × není argument (lidský mozek podobně uzpůsobený u domorodců i taxonomů, různé fenetické metody mohou dát různé výsledné taxonomické třídění)
- volné křížení v rámci druhu × řídké mezi druhy
- existence fylogenetického stromu

DRUH V ŘECKÉM POJETÍ

- druhy nestálé a vysoce proměnlivé
- Theofrastos: rostliny rostoucí na různých typech půdy mají odlišný "druh" ⇒ k zachování druhu žádoucí jejich vegetativní rozmnožování
- Aristoteles: možné jakékoli křížení: dromedár × levhart = žirafa; dromedár × prase divoké = velbloud dvouhrbý; dromedár × vrabec = pštros

TYPOLOGICKÉ (ESENCIALISTICKÉ) POJETÍ DRUHU (TYPOLOGICKÝ, ESENCIALISTICKÝ DRUH)

- tento názor od pol. 18. stol.
- Platónův svět idejí
- předpoklad existence omezeného množství typů (univerzálií)
- druh je složen z jedinců majících stejnou podstatu (esenci)
- proměnlivost výsledkem nedokonalého vyjádření ideje vlastní každému druhu a silně omezená
- každý druh je oddělen od ostatních ostrou hranicí
- každý druh je neměnný v čase
 - × pohl. dimorfismus, věkové rozdíly, polymorfismus, podvojně druhy (sibling species)
- dodnes vědecké názvosloví: rostliny - 1753 (Linné: *Species Plantarum*), živočichové - 10. vydání *Systema Naturae*

- typový exemplář, popis druhu

Moderní verze typologického druhu je tzv. fenetický druh:

- měření co největšího množství znaků
- druh jako shluk individuí se společnými znaky
- numerické metody

REPRODUKČNÍ POJETÍ

BIOLOGICKÝ DRUH (BSC)

- již od 17. stol. (John Ray)
- neexistují žádné neměnné "esenciální" vlastnosti
- druhy nelze definovat na základě stupně morfologické divergence
- T. Dobzhansky, H. Muller, E. Mayr, J. Huxley
- členové druhu tvoří reprodukční společenství ("gene pool", v něm tok genů)
⇒ začlenění taxonomie do konceptuálního rámce populační genetiky

Mayr (1942):

- Druhy jsou skutečně, nebo potenciálně se křížících přírodních populací, které jsou reprodukčně izolovány od jiných takových skupin.

Mayr (1982): začlenění pojmu ekologická nika

Omezení biologického pojetí:

- oblast použití:

- sexuální organismy
 - současné populace
 - problémy při alopatrii ("potenciální" křížení) ⇒ pomocná morfologická a genetická kritéria (stupeň rozrůzněnosti ~ stupni reprodukční izolace)
- problémy v hraničních případech → existence hybridizace mezi "dobrymi druhy":
- praktické potíže při využití

REPRODUKČNÍ IZOLAČNÍ MECHANISMY:

- lépe definovat jako reprodukční bariéry (bariéry toku genů)

I. PREZYGOTICKÉ

1. Potenciální partneri se neseťkají (i přes sympatrický výskyt)
 - a) časové a sezónní
 - b) ekologické
2. Partneri se setkají, ale nekříží se → sexuální (etologické)
3. Kopulace mezi partnery, ale nedochází k přenosu gamet → mechanické
4. Dochází k přenosu gamet, ale vajíčko není oplozeno → gametická inkompatibilita

II. POSTZYGOTICKÉ

1. zygotická mortalita
 2. neživotaschopnost F_1 hybridů
 3. neplodnost F_1 hybridů
 4. snížená fertilita nebo viabilita F_2 a/nebo zpětných kříženců (hybridní dysgeneze)
- časové a sezónní bariéry: světlušky, cvrčci *Gryllus pennsylvanicus* (podzim) × *G. veletis* (jaro)
 - biotopové: *Viola arvensis* (křídové půdy) × *V. tricolor* (kyselé půdy) ~ hybridi fertilmí, ale omezení na neutrální, nebo slabě kyselé půdy herbivorní druhy hmyzu
 - sexuální (etologické): signály zvukové (cvrček, žáby), chemické (feromony), světelné (světluška), behaviorální (svatební tance)
u rostlin - různé opylovači + vznik samooplození (vodní hyacint → změna vzhledu)
 - mechanické bariéry: především rostliny (čmelák - jetel), u živočichů tvar genitálií
 - gametická inkompatibilita:
vnější oplození - především mořští bezobratlí (měkkýši, ostnokožci)
vnitřní oplození - *Drosophila* → spermie nedokáže přežít v receptáku samic jiných druhů
rostliny - prorůstání pylové láčky čnělkou
 - Hybridní sterilita/inviabilita:

HALDANEHOVO PRAVIDLO:

- Jestliže u hybridů snížená fertilita nebo životaschopnost, jde většinou o heterogametické pohlaví

ROZPOZNÁVACÍ DRUH:

- Paterson (1985)
- na rozdíl od biologického pojetí důraz ne na izolaci, ale na společný fertilizační systém → SMRS (*specific mate recognition systém*) = specifický systém rozpoznání partnera
- námluvy, načasování páření, výběr prostředí, zbarvení, endokrinní systém, kopulační orgány, gametická kompatibilita ...
- reprodukční izolace jako vedlejší produkt

KOHEZNÍ DRUH:

- Templeton (1989)
- důraz na mechanismy, které zachovávají morfologickou stabilitu populací
- kohezní mechanismy: tok genů, stabilizující selekce, vývojová omezení, reprodukční izolace
- aplikace i na asexuální organismy
- možnost hybridizace i mimo vlastní druh

- Rozdíly mezi biologickým, rozpoznávacím a kohezním pojetím malé (většinou důraz na různé aspekty) → spíše dvě strany téže mince
- Dosud - horizontální (bezčasové) pojetí
- Vertikální pojetí: snaha dodat definici časový rozměr (⇒ možná aplikace i na paleontologii) → skupina evolučních druhů

EVOLUČNÍ POJETÍ

SIMPSONŮV EVOLUČNÍ DRUH:

- Simpson (1961)
 - Druh = linie (tj. sekvence populací předek → potomek), která se vyvíjí odděleně od ostatních a má svou vlastní jedinečnou evoluční roli a tendence
- role ~ ekologická nika
- neuznává podvojně druhy (sibling species), ignoruje existenci polytypických druhů
- v podstatě typologické pojetí
- fyletická speciace → chronospecies

WILEYHO EVOLUČNÍ DRUH:

- Wiley (1978):
 - Druh = jediná linie populace od předků k potomkům, která si zachovává svou identitu od ostatních linií a která má svoje vlastní evoluční tendence a historický osud
- i asexuální organismy
- časové hledisko
- BSC jeho součástí
- na rozdíl od Simpsonova pojetí → pouze kladogeneze, tj. štěpná speciace
- podobným pojetím tzv. kladistický druh: druh = linie mezi dvěma uzly na fylogenetickém stromu

FYLOGENETICKÝ DRUH:

- Cracraft (1983, 1989)
- důraz na rozlišovací kritéria (morfologie, genetika)
- velmi obecné užití

EKOLOGICKÝ DRUH:

- Van Valen (1976):
 - Druh = linie, která obývá adaptivní zónu minimálně se lišící od ostatních linií a která se vyvíjí odděleně od všech linií mimo tuto niku

- malá role genů, selekce působí na genotypy, evoluční kontrola je ekologická

HYBRIDIZACE:

HYBRIDNÍ ZÓNY

- Hybridní zóna = oblast, kde se geneticky odlišné populace setkávají a kříží a dávají vznik potomstvu smíšeného původu
- HZ primární a sekundární
- primární HZ: vznik *in situ*, ekologický gradient
- sekundární HZ: vznik po sekundárním kontaktu populací
- šířka HZ = σ/\sqrt{S}
- Příklad: *Bombina bombina* × *B. variegata*: HZ široká 6 km, rozdíly ve zbarvení, výběru biotopu, alozymech, hlasu...

Genetická dynamika hybridních zón:

- tok genů → závislost na disperzi, σ ⇒ zvětšování šířky
- selekce proti hybridům: ekologické nároky, epistatické interakce genů, snížená fitness hybridů ⇒ zužování HZ
- tenzní zóna: rovnováha disperze a selekce proti hybridům; na rozdíl od ekologických gradientů se tenzní zóna může pohybovat (zastavení většinou v oblasti enjnížší populační hustoty)
- *cline* = gradient: charakteristika přechodu vybraného markeru přes zónu
- šířka cline: obvykle změna frekvence alel mezi 0,2 a 0,8
- pro sekundární HZ typická koincidence jednotlivých gradientů
- pro tenzní HZ typická vazebná nerovnováha
- rekombinace → redukce vazebné nerovnováhy × pokračující disperze z parentálních populací ji zvyšuje
- neutrální markery: příkrý gradient uprostřed HZ, pozvolnější na okrajích (introgresní chvosty)
- šířka HZ různá pro různé znaky
- i když fitness hybridů celkově nízká, alely některých lokusů mohou pronikat daleko za HZ (introgrese)
- cline pro neutrální alely příkrá v případě, že lokus vázán na selektovaný gen ⇒ z počtu neutrálních lokusů (na různých chromozomech) s příkrým gradientem můžeme nepřímo usuzovat na to kolik lokusů se podílí na redukci fertility nebo životaschopnosti hybridů

Příklad: *Bombina*: silná vazebná nerovnováha ⇒ velká disperze (~1 km/generaci), příkré gradienty, úzká zóna ⇒ nízká fitness hybridů (~0,58), $s \sim 0,22$, ca. 55 lokusů způsobuje redukci fitness

Osud hybridní zóny:

- trvání
- vznik prezygotické bariéry
- splynutí obou populací
- vznik třetího (hybridního) druhu