

SPECIACE

- **Co je druh?**
- **Jak druhy vznikají?**





Sitta europea

X



Certhia familiaris

„*Sithia hybrida*“



Mechanismy udržující integritu druhů

Jsou druhy reálně existující jednotky?

2 pojetí:

1. nominalisté:

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

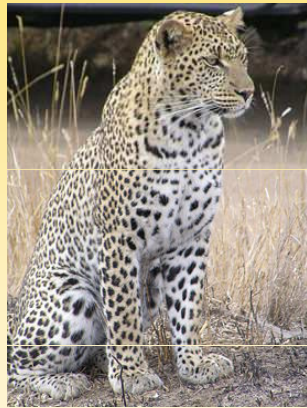
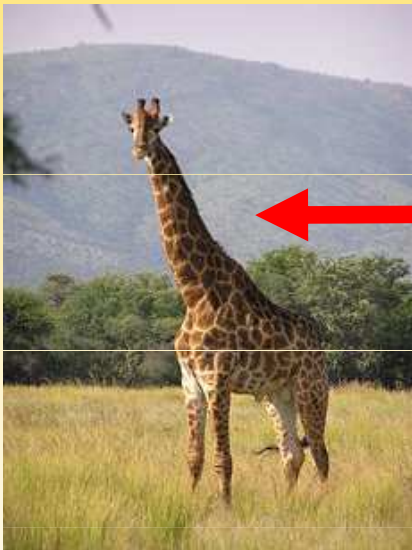
2. realisté:

- druhy v přírodě reálně existují
- Kalámové na Nové Guineji: téměř stejné rozlišení druhů jako západní taxonomové × lidský mozek stejně uzpůsobený
- volné křížení v rámci druhu × řídké mezi druhy
- existence fylogeneze, hierarchie

Problém: definice současně **univerzální** a **operační**

Antika:

- druhy nestálé a vysoce proměnlivé, k zachování rostlinného druhu žádoucí jeho vegetativní rozmnožování (**Theofrastos**)
- **Aristoteles**: možné jakékoli křížení:



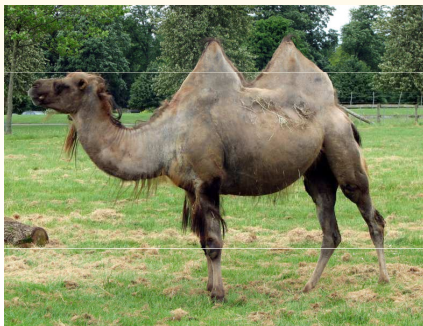
×



×



×



Typologické (esencialistické) pojetí

- Platónův svět idejí: předpoklad existence omezeného počtu typů (univerzálií)
 - druh složen z jedinců majících stejnou podstatu (esenci)
 - proměnlivost silně omezená, výsledkem nedokonalého vyjádření ideje
 - každý druh oddělen ostrou hranicí od ostatních
 - je neměnný v čase × dimorfismus, polymorfismus, sibling species (podvojně druhy, kryptické druhy)
 - dnes v nomenklatorické praxi (typový exemplář = holotyp, typová série, typová lokalita)
-
- moderní verzí typologického druhu je fenetický druh:
 - měření co největšího počtu znaků
 - druh jako shluk jedinců se společnými znaky

Biologický druh (biological species concept = BSC)

- T. Dobzhansky, H. Muller, J. Huxley, E. Mayr
- druhy jako společný genofond (gene pool), reprodukční společenství reprodukčně oddělené od ostatních
- neexistují neměnné, „esenciální“ vlastnosti
- **Mayr** (1942): *Druhy jsou skutečně, nebo potenciálně se křížících populací, které jsou reprodukčně izolovány od jiných takových skupin.*

Biologický druh (biological species concept = BSC)

- T. Dobzhansky, H. Muller, J. Huxley, E. Mayr
- druhy jako společný genofond (gene pool), reprodukční společenství reprodukčně oddělené od ostatních
- neexistují neměnné, „esenciální“ vlastnosti
- **Mayr (1942):** *Druhy jsou skutečně, nebo potenciálně se křížících populací, které jsou **reprodukčně izolovány** od jiných takových skupin.*

Omezení biologického druhu:

- sexuální organismy
- problémy při alopatrii („potenciální“ křížení) \Rightarrow pomocná morfologická a genetická kritéria (stupeň rozrůznění \approx stupni reprodukční izolace)
- problémy v paleontologii – populace nejsou současné
- problémy z hlediska hybridizace mezi „dobrymi“ druhy (*Bombina bombina* \times *B. variegata*)
- problémy při praktickém použití

Reprodukční izolační mechanismy (RIM) reprodukční bariéry

1. Prezygotické (předkopulační a pokopulační)

- partneři se neseťkají (i přes sympatrický výskyt):
sezónní (časové)
ekologické (rozdílné habitaty)

časové a sezónní:

světlušky, cvrčci *Gryllus pennsylvanicus* (podzim) × *G. veletis* (jaro)

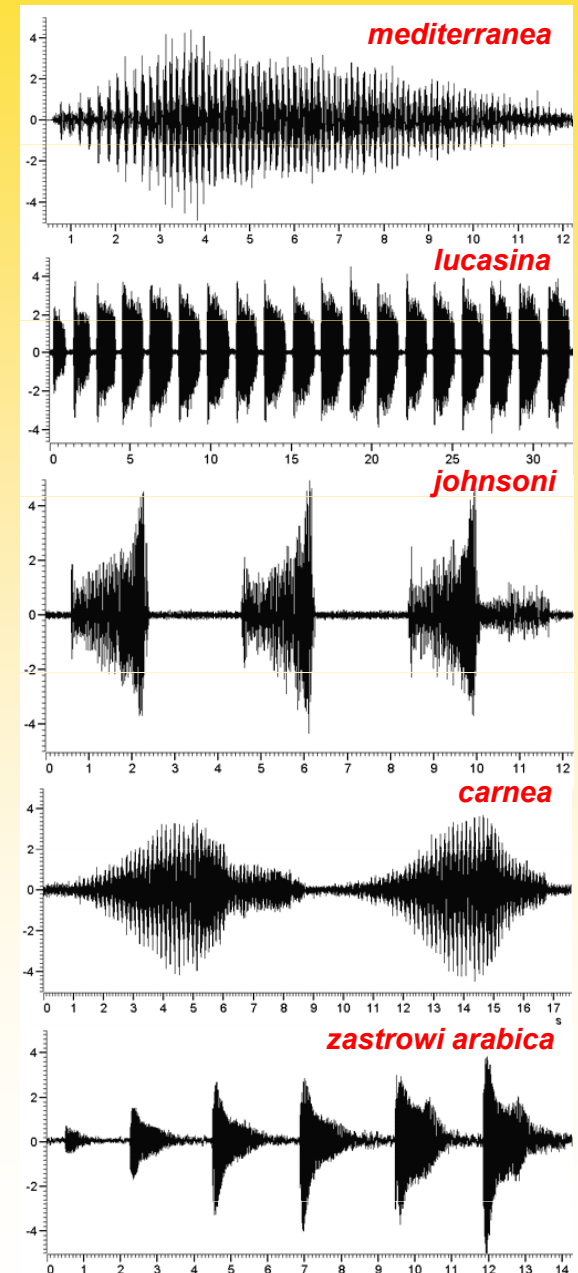
biotopové:

Viola arvensis (křídové půdy) × *V. tricolor* (kyselé půdy),
hybridi omezeni na neutrální nebo slabě kyselé půdy

Reprodukční izolační mechanismy (RIM) reprodukční bariéry



zlatoočka (Chrysoperla)



<http://www.youtube.com/watch?v=ySnp4YXU6JQ&feature=related>

Reprodukční izolační mechanismy (RIM) reprodukční bariéry

1. Prezygotické (předkopulační a pokopulační)

- partneři se neseťkají (i přes sympatrický výskyt):
sezónní (časové)
ekologické (rozdílné habitaty)
- partneři se setkají, ale nedochází ke křížení:
etologické, behaviorální, sexuální
- ke křížení mezi partnery dochází, ale nedochází k přenosu gamet:
mechanické

především **rostliny** (čmelák – jetel)
u **živočichů** – tvar genitálií

Reprodukční izolační mechanismy (RIM) reprodukční bariéry

1. Prezygotické (předkopulační a pokopulační)

- partneři se neseťkají (i přes sympatrický výskyt):
sezónní (časové)
ekologické (rozdílné habitaty)
- partneři se setkají, ale nedochází ke křížení:
etologické, behaviorální, sexuální
- ke křížení mezi partnery dochází, ale nedochází k přenosu gamet:
mechanické
- dochází k přenosu gamet, ale vajíčko není oplozeno:
gametická inkompatibilita

vnější oplození – především mořští bezobratlí (měkkýši, ostnokožci)

vnitřní oplození: např. *Drosophila* – spermie nedokáže přežít v receptáku
samic jiných druhů

rostliny: prorůstání pylové láčky čnělkou

Reprodukční izolační mechanismy (RIM) reprodukční bariéry

1. Prezygotické (předkopulační a pokopulační)

- partneři se neseťkají (i přes sympatrický výskyt):
sezónní (časové)
ekologické (rozdílné habitaty)
- partneři se setkají, ale nedochází ke křížení:
etologické, behaviorální, sexuální
- ke křížení mezi partnery dochází, ale nedochází k přenosu gamet:
mechanické
- dochází k přenosu gamet, ale vajíčko není oplozeno:
gametická inkompatibilita

2. Postzygotické

- neživotaschopnost F1 hybridů
- sterilita F1 hybridů
- snížená fertilita nebo viabilita F2 nebo zpětných kříženců (hybridní dysgeneze)

Haldaneov

- Jestliže je (heterogamete)
- *Drosophila*
- *Abraxas* – s
- „large X effect“ izolaci se z



e většinou o

otickou reprodukční

Drosophila pseudoobscura × *D. persimilis*

Haldaneovo pravidlo:

- Jestliže je u hybridů snížena fertilita nebo viabilita, jde většinou o **heterogametické pohlaví**
- *Drosophila* – samci (XY)
Abraxas – samice (WZ)
- „**large X effect**“: geny mající velký účinek na postzygotickou reprodukční izolaci se zpravidla nacházejí na chromozomu X
- **teorie dominance** (Muller 1940, 1942; Orr 1997):
samci – **dominantní i recesivní** alely genů na X
samice – **pouze dominantní** alely

Rozpoznávací druh (RSC = recognition species concept)

- Paterson (1985)
- důraz ne na izolaci, ale na společný fertilizační systém: specifický systém rozpoznání partnera (SMRS = specific mate recognition s.)
- námluvy, načasování páření, výběr prostředí, zbarvení, endokrinní systém, tvar kopulačních orgánů, gametická kompatibilita, ...
- reprodukční izolace jako vedlejší produkt

Kohezní druh (CSC = cohesion species concept)

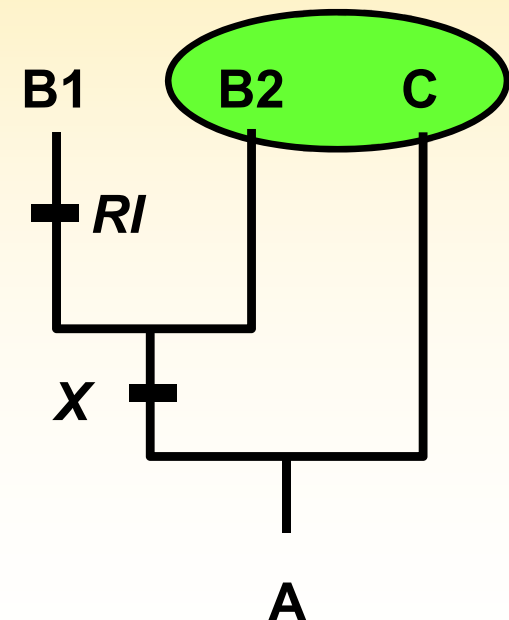
- Templeton (1989)
- důraz na mechanismy, které zachovávají morfologickou stabilitu populací
- kohezní mechanismy: tok genů, stabilizující selekce, vývojová omezení, reprodukční izolace
- aplikace i na asexuální organismy
- možnost mezidruhovému hybridizace

Evoluční druh

- **Wiley (1978):** *Druh je jediná linie populací od předků k potomkům, která si zachovává svou identitu od ostatních linií a která má svoje vlastní evoluční tendence a historický osud.*
- snaha o vertikální chápání druhu
- poprvé Simpson (1961): fyletická speciace, chronospecies
- i asexuální organismy
- časové hledisko
- BSC jeho součástí
- na rozdíl od Simpsonova pojetí pouze kladogeneze, tj. štěpná speciace

Další pojetí:

- **ekologický druh** (Van Valen 1976): ekologická nika
- **fylogenetický druh:** důraz na diagnostická kritéria (synapomorfie), historické pojetí (rekonstrukce fylogeneze, systematika)



SPECIACE

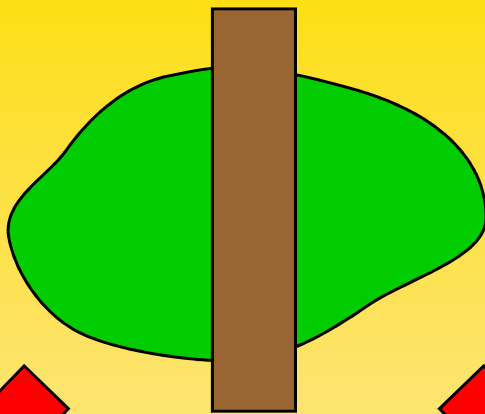
geografie: alopatická
peripatická
alo-parapatická (reinforcement)
parapatická
sympatická

mechanismus: drift
selekce
pohlavní výběr
hybridizace
polyploidizace

genetické elementy: geny vs. chromozomy (stazipatická speciace)

Alopatrická speciace

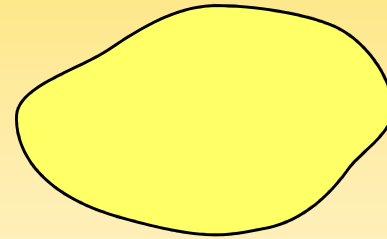
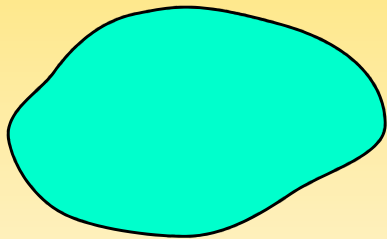
- geografická izolace
- postupná divergence
- reprodukční bariéry jako vedlejší produkt



původní populace

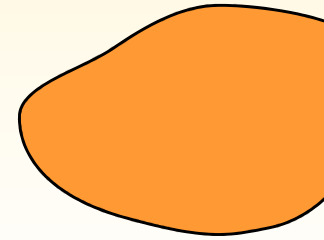
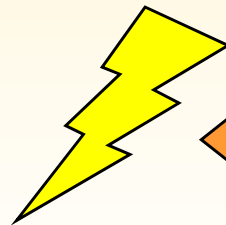
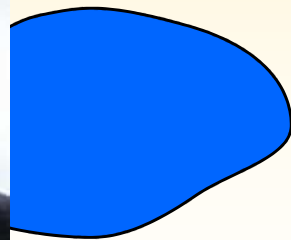
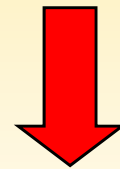
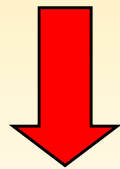


geografická
bariéra



mutace
drift
selekce

⇒ divergence

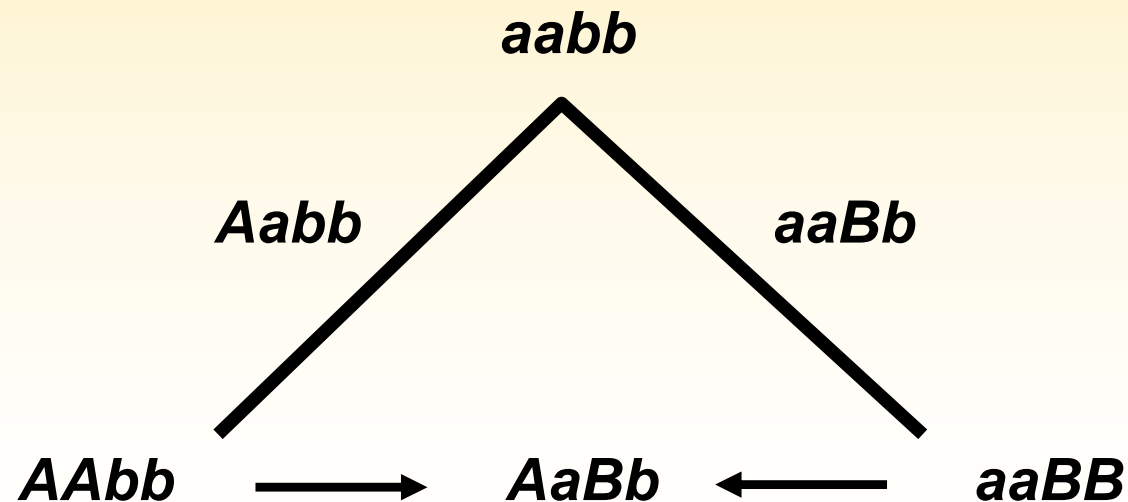


inkompatibilita!
(Dobzhansky-Muller)

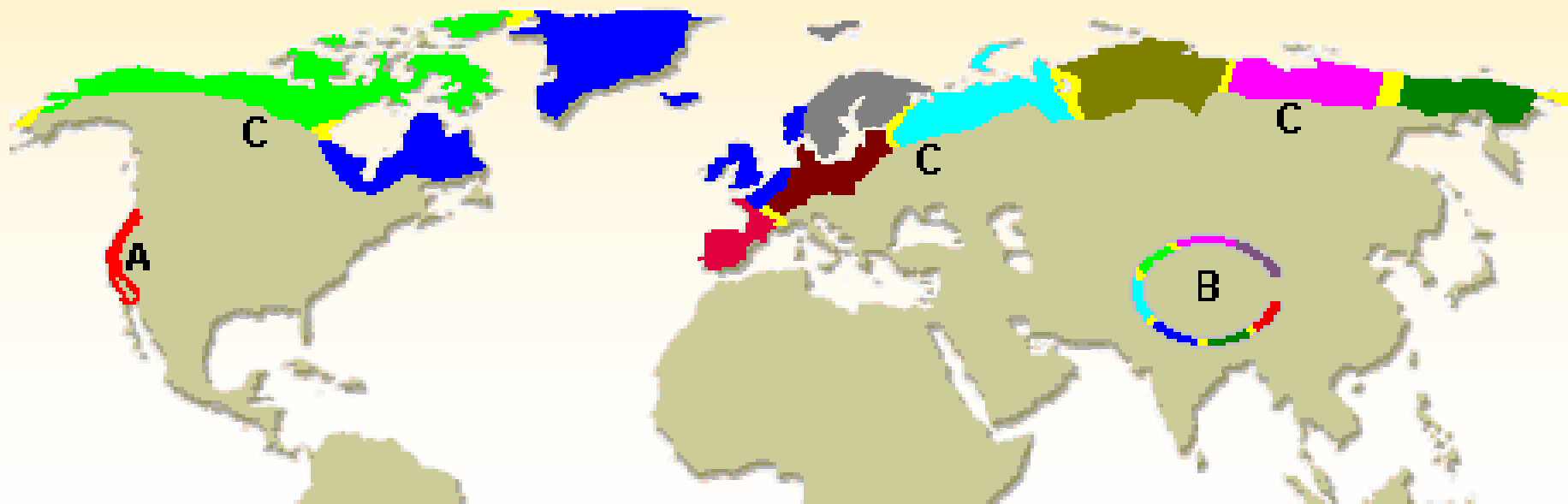
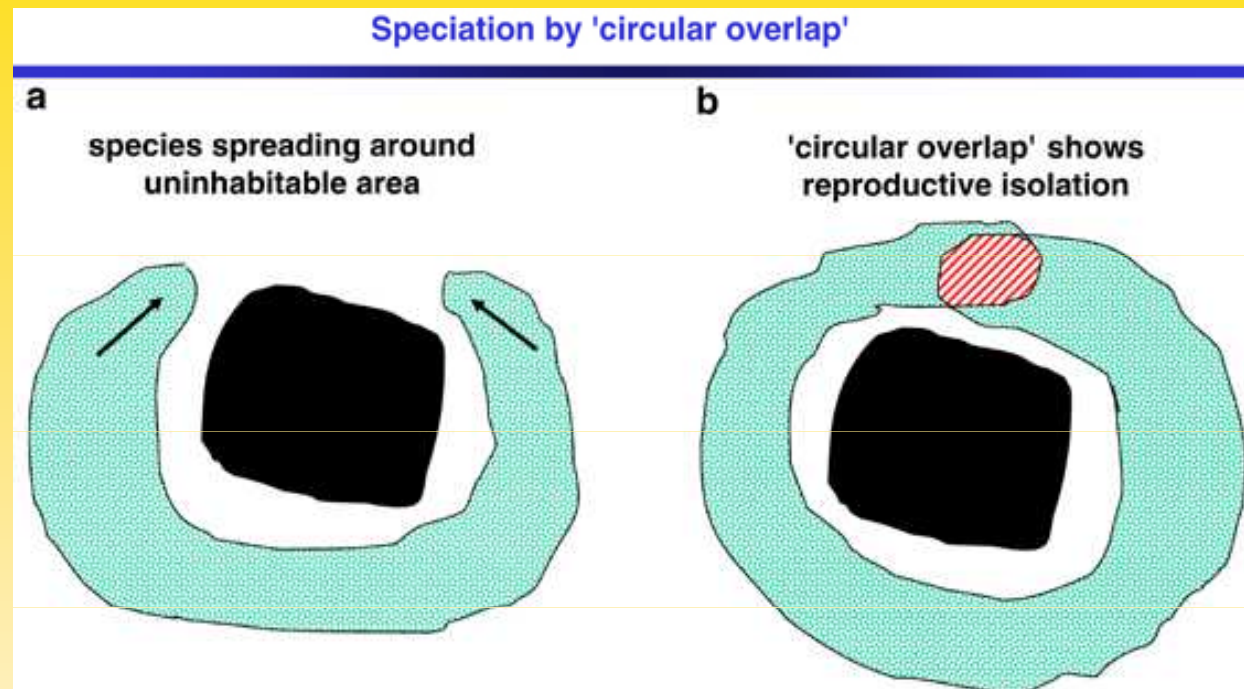
Alopatrická speciace

- geografická izolace
- postupná divergence
- reprodukční bariéry jako vedlejší produkt
- velké populace
- pomalá (× pohlavní výběr, meiotický tah)
- rychlé speciace: myš domácí, cichlidy
- kospeciace (parazit-hostitel)

Dobzhansko-Mullerův (Batesonův) model:



kruhové druhy



kruhové druhy

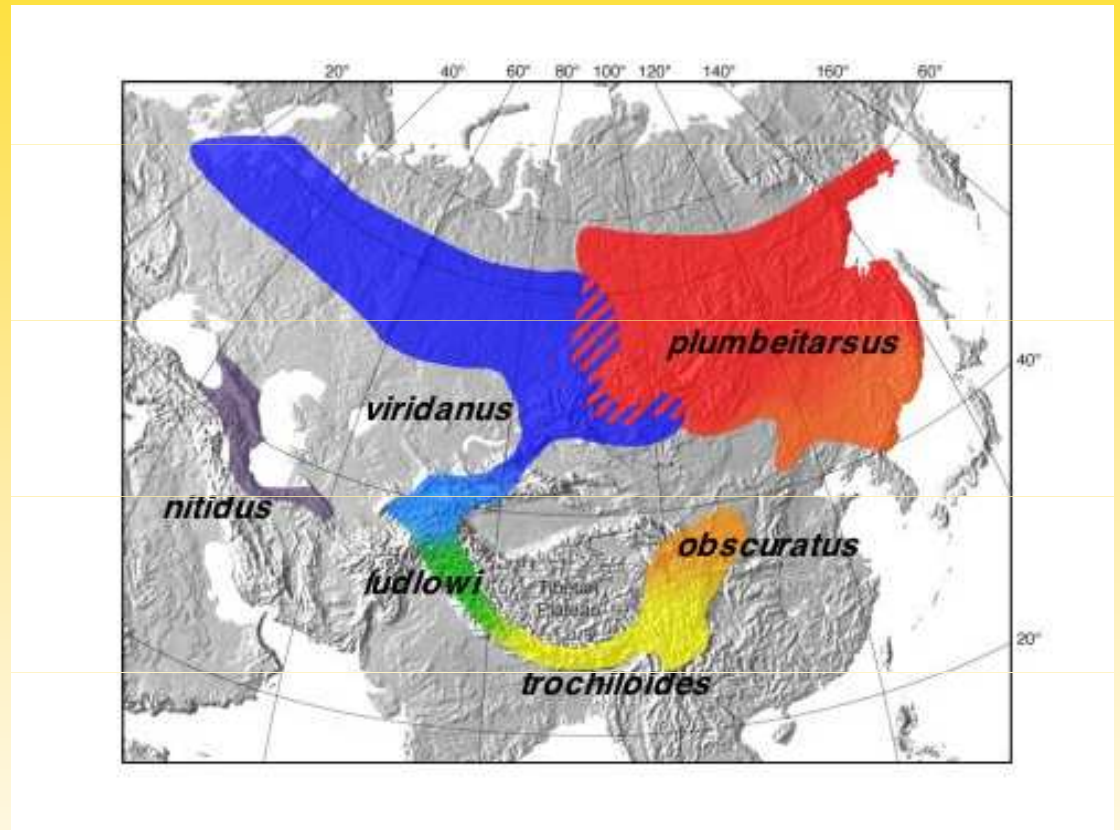
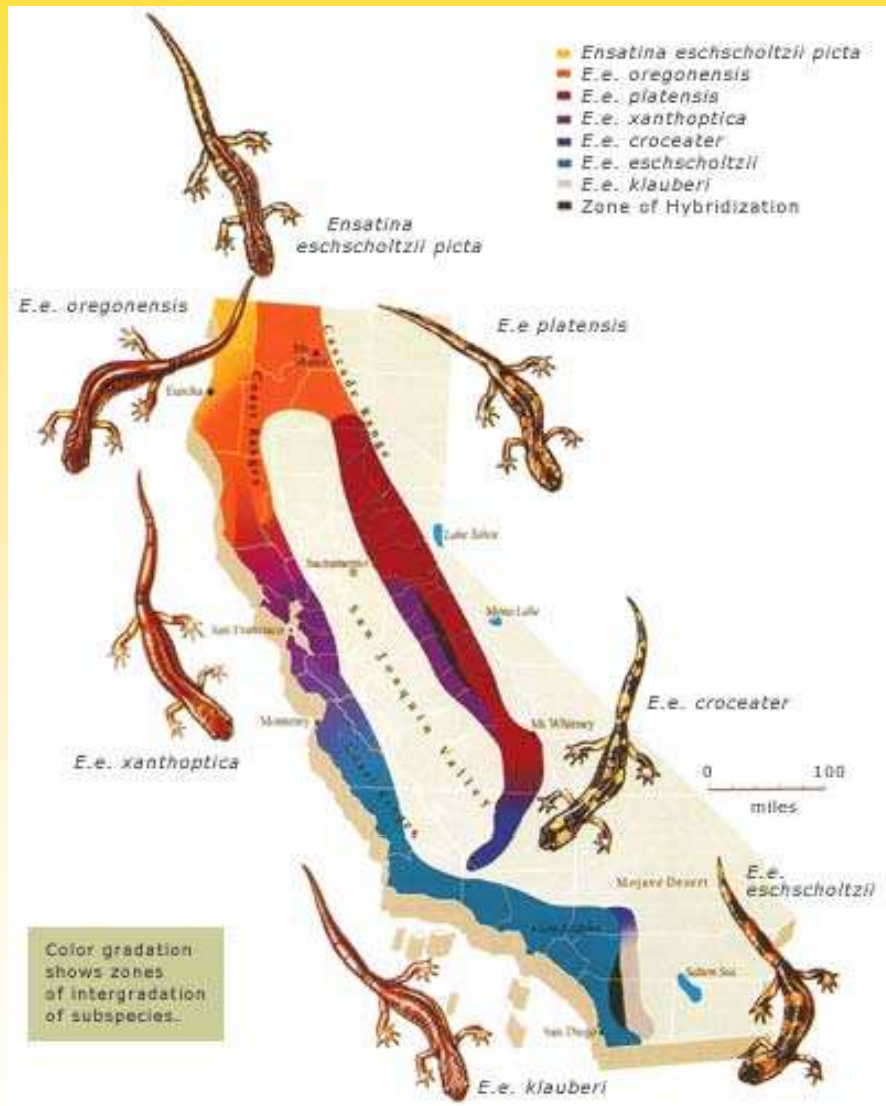
**racek stříbřitý
(*Larus argentatus*)**

-

**racek žlutoonohý
(*Larus fuscus*)**



kruhové druhy

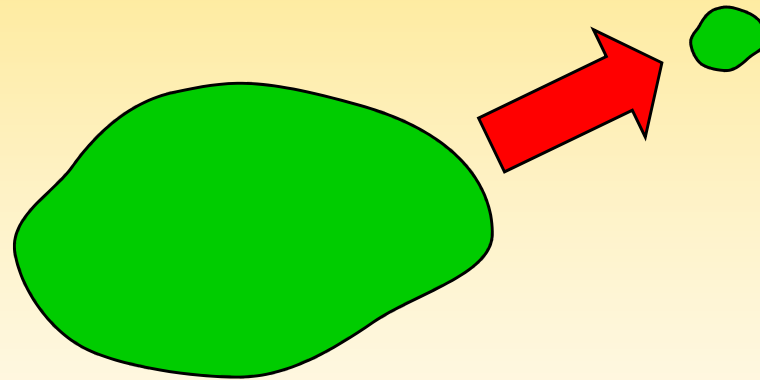


budníček zelený (*Phylloscopus trochiloides*)

Ensatina eschscholtzii - klauberi

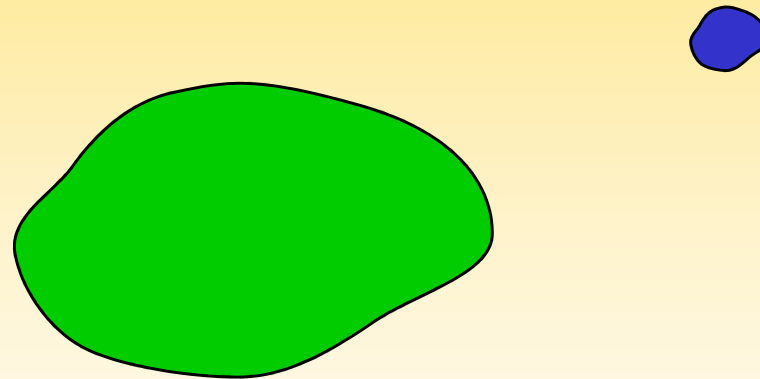
Peripatrická speciace

- Mayr: efekt zakladatele
- ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)



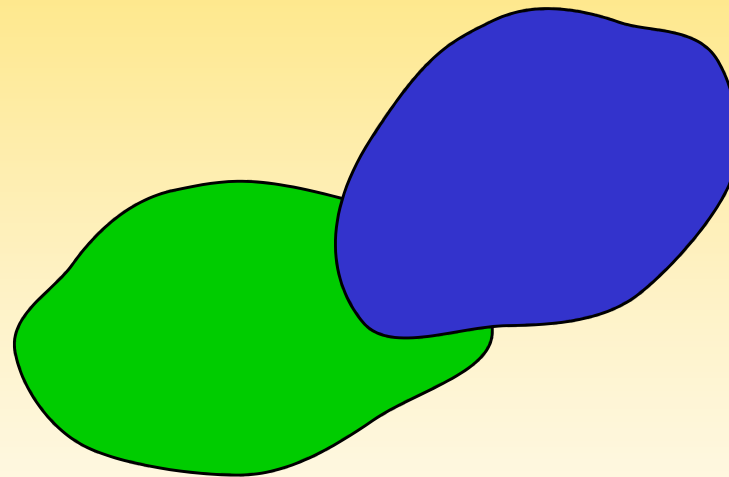
Peripatrická speciace

- Mayr: efekt zakladatele
- ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)
- genetická revoluce \Rightarrow rychlá evoluce



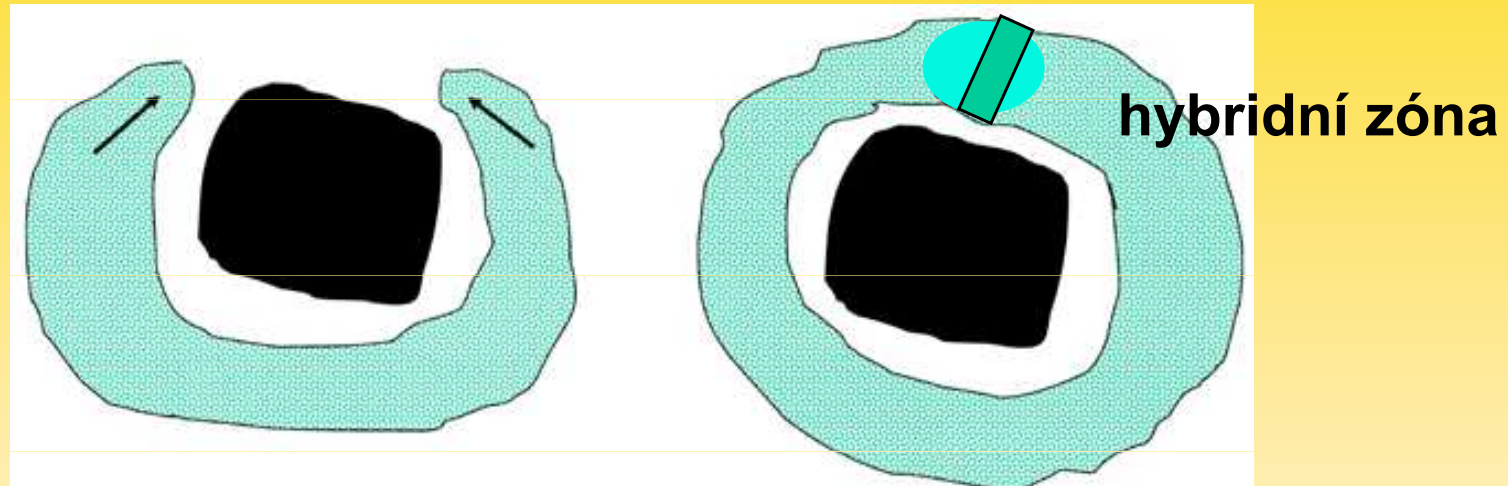
Peripatrická speciace

- Mayr: efekt zakladatele
- ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)
- genetická revoluce \Rightarrow rychlá evoluce



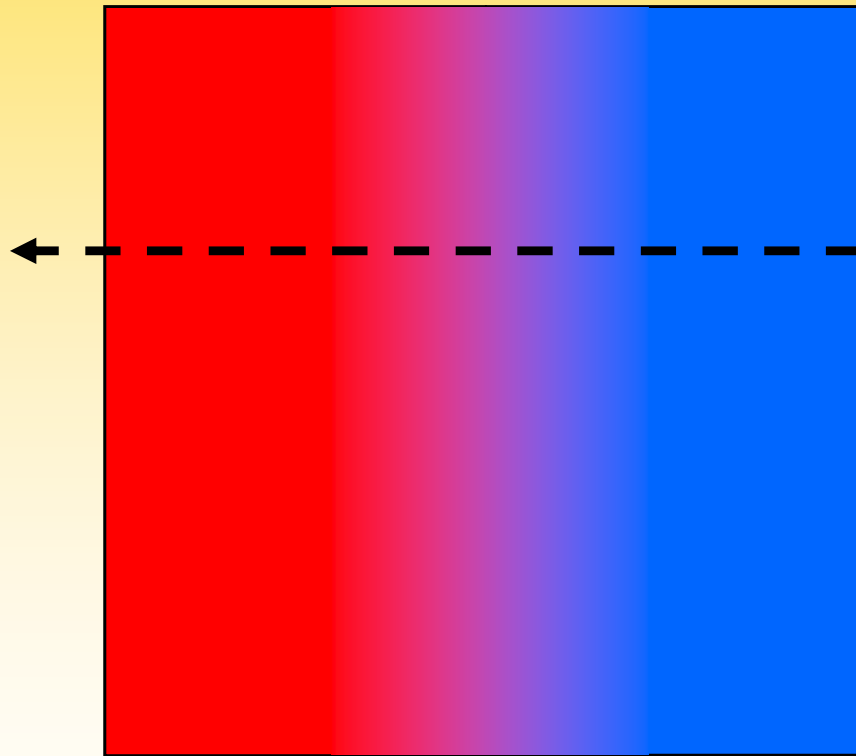
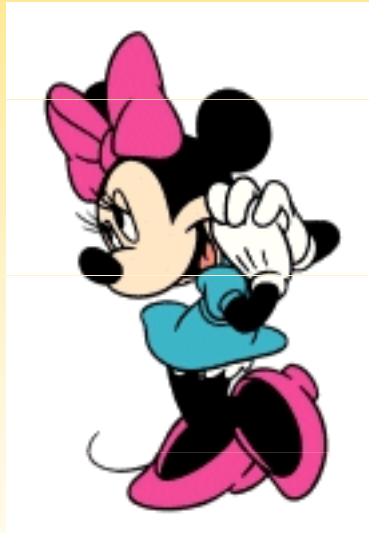
- founder-flush model: *Drosophila*
kolonizace nového prostředí – absence selekce \Rightarrow rychlá divergence

Alo-parapatrická speciace

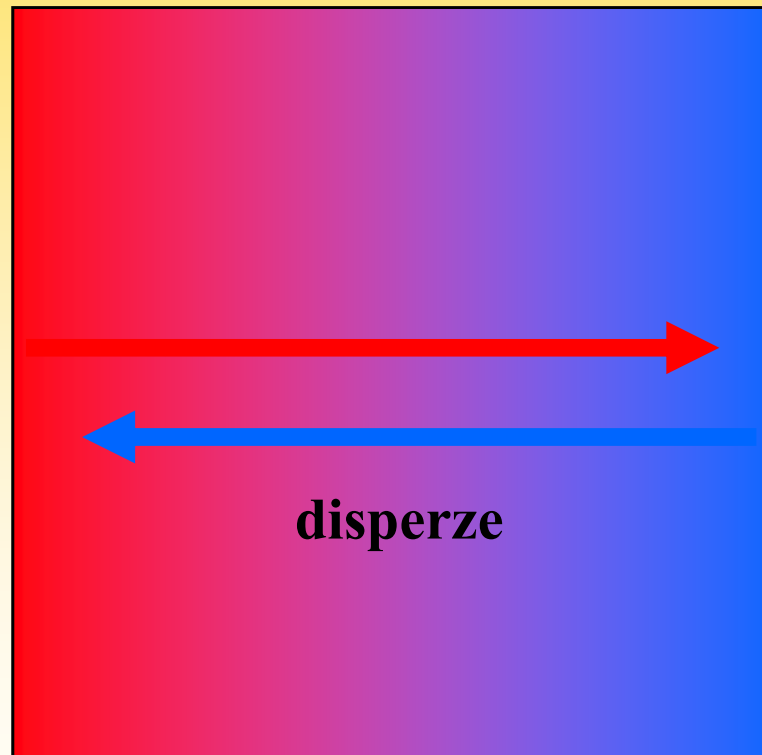
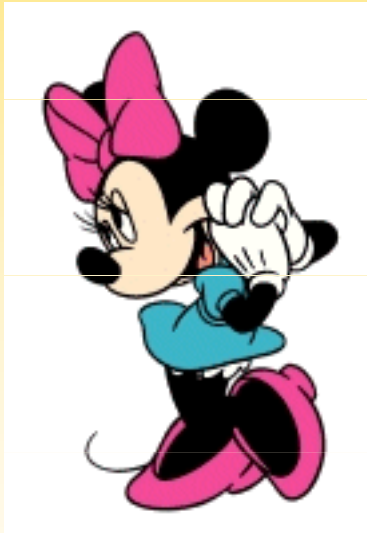


- geografická izolace
- neúplná reprodukční izolace → sekundární hybridní zóna
- **Hybridní zóny:**
 - primární × sekundární
 - selekce vnější (extrinsic) × vnitřní (intrinsic)
- **tenzní zóna**

Tenzní zóna

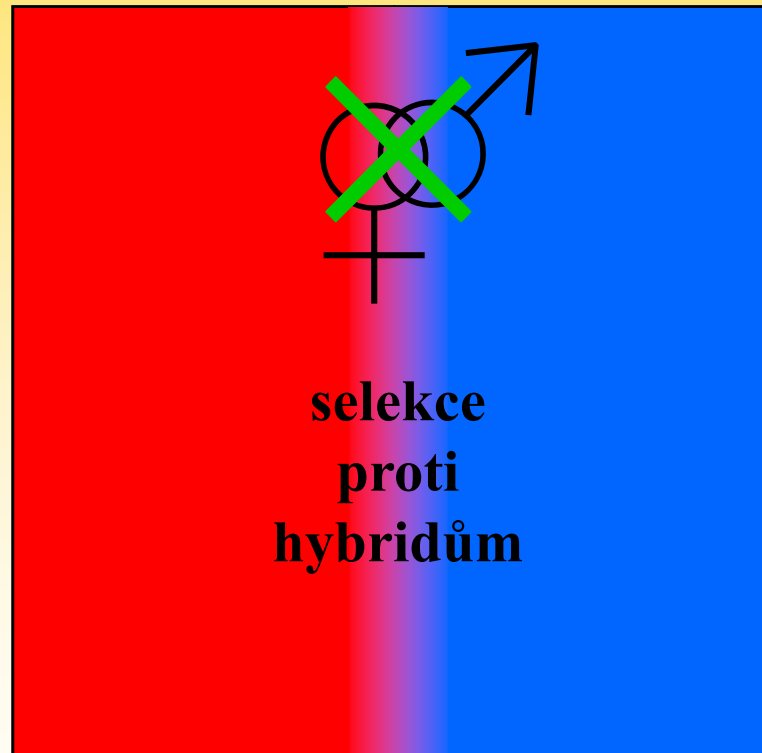
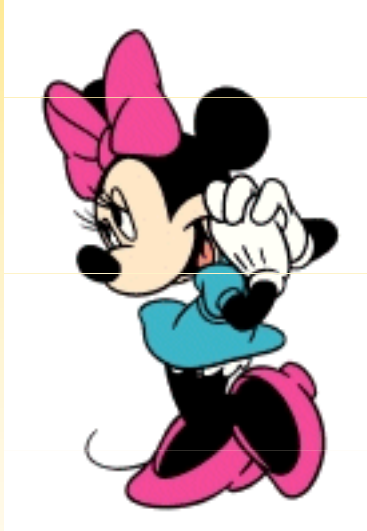


Tenzní zóna

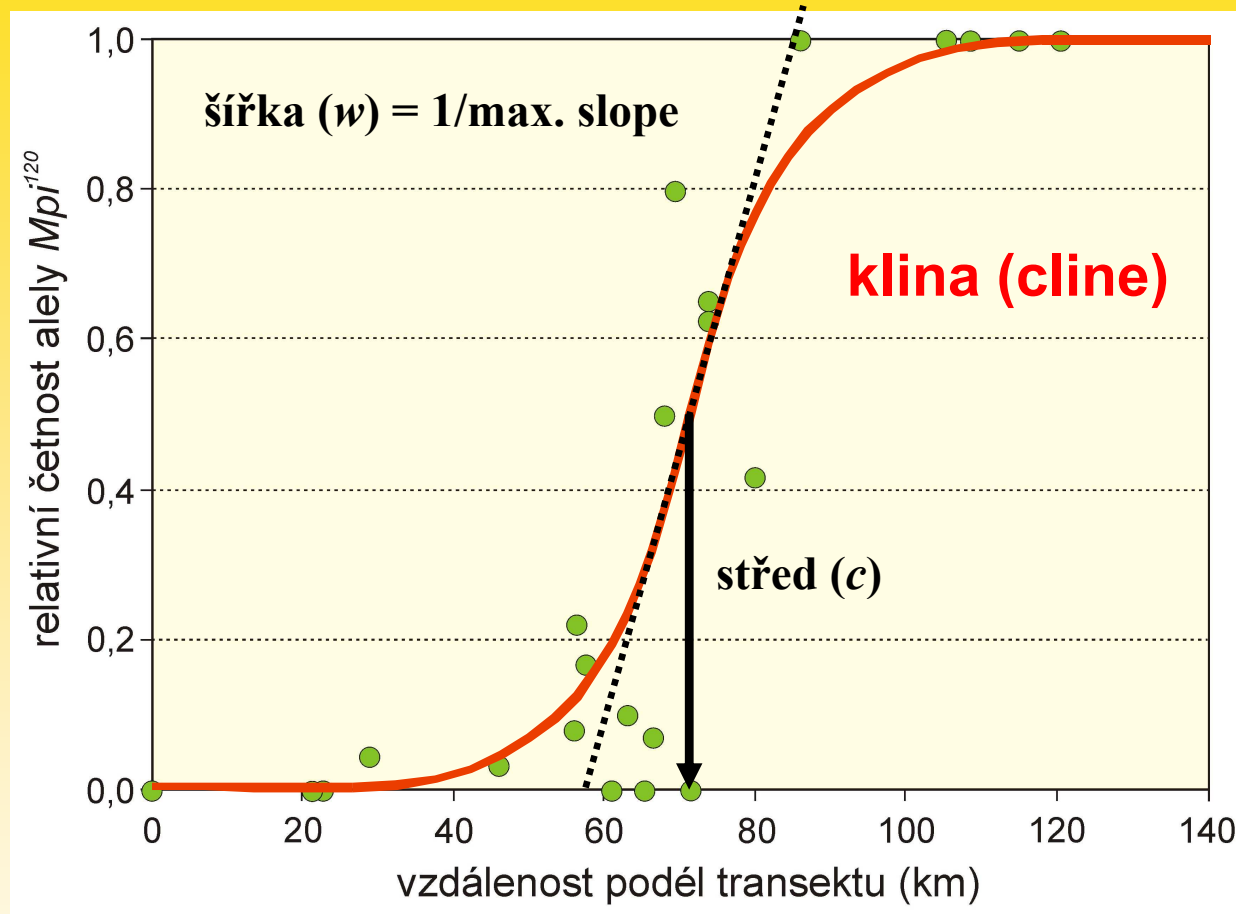


⇒ rozšiřování zóny

Tenzní zóna

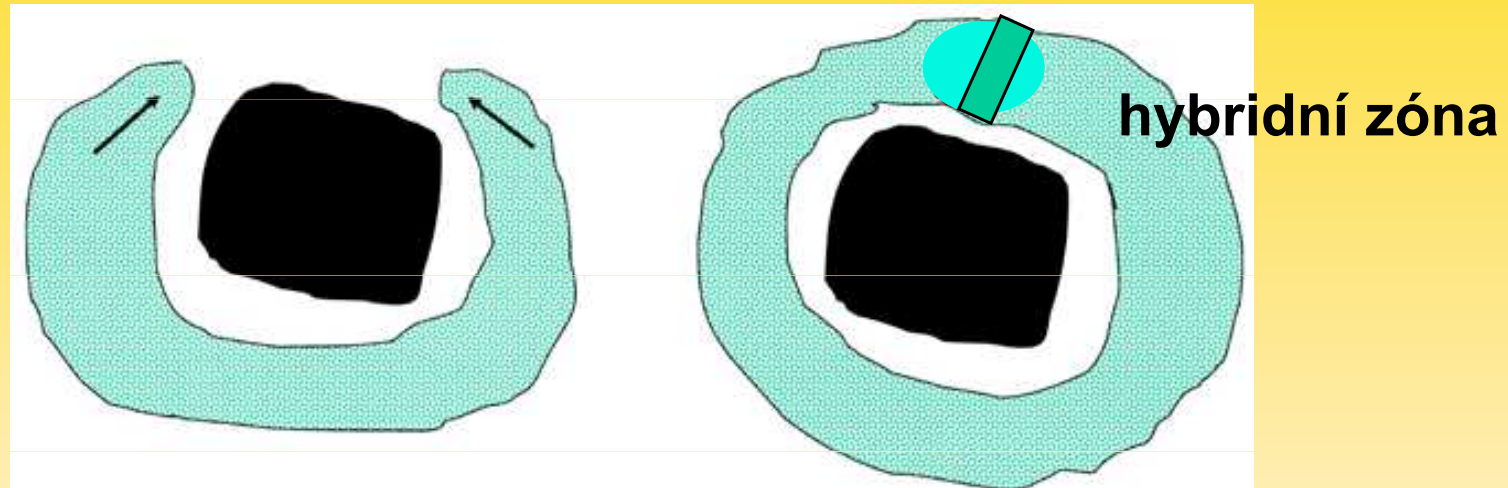


⇒ zužování zóny



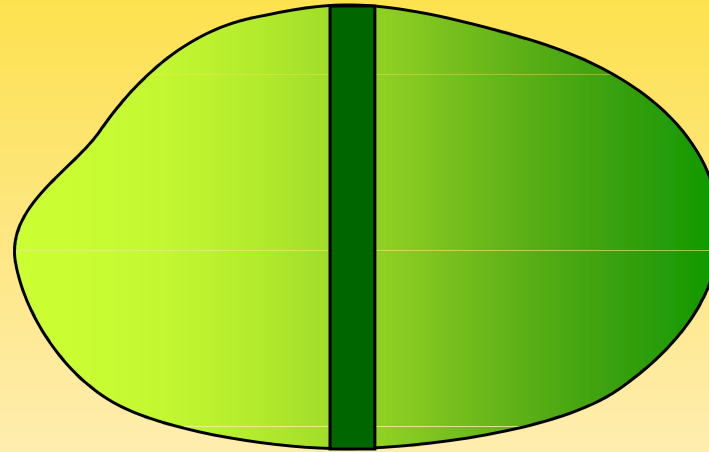
- rovnováha disperze a selekce proti hybridům
- vazbová nerovnováha
- koincidence klin, konkordance
- pohyb zóny

Alo-parapatrická speciace



- geografická izolace
- neúplná reprodukční izolace → sekundární hybridní zóna
- **Hybridní zóny:**
 - primární × sekundární
 - selekce vnější (extrinsic) × vnitřní (intrinsic)
- **tenzní zóna**
- selekce proti hybridům ⇒ vznik prezygotické bariéry
→ zesílení izolace (**reinforcement**)
- Wallace, Fisher, Dobzhansky

Parapatrická speciace



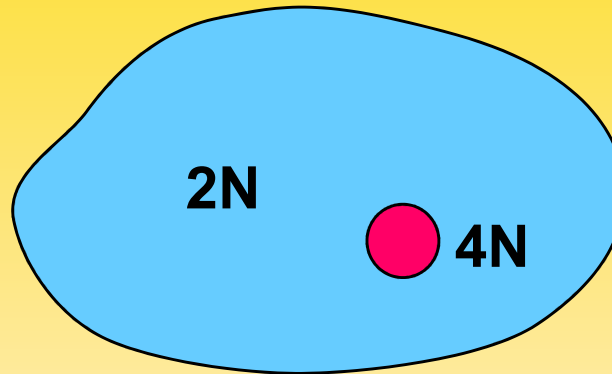
ekoton

- gradient prostředí
- \Rightarrow primární hybridní zóna
- různá selekce v obou částech \Rightarrow genetická divergence i při toku genů

Sympatrická speciace

Polyploidizace

- $2N \rightarrow 4N$
- $2N \times 4N = 3N$ ⚡

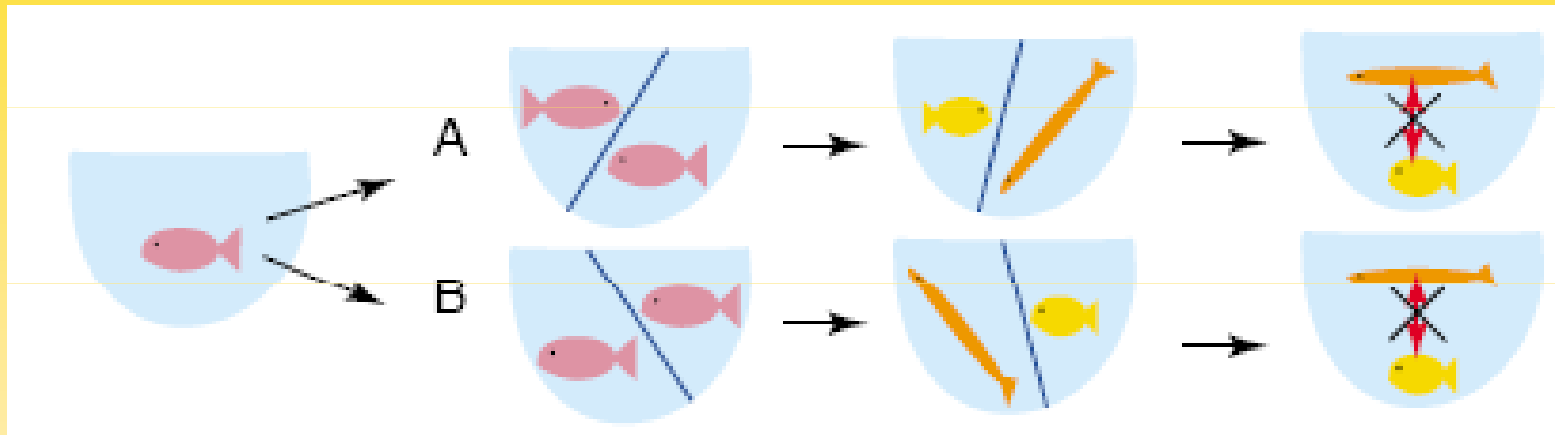


Posun hostitele

- vrtule *Rhagoletis pomonella*:
- hloh \rightarrow 1864 jabloň \rightarrow ca. 1960 třešeň
- hrušeň, růže
- preferenční páření (assortative mating), genetické rozdíly, různá inkubační doba (sezónní izolace)
- absence postzygotických mechanismů



Paralelní speciace



- posun habitatu
- role přírodního výběru
- role pohlavního výběru (cichlidy)