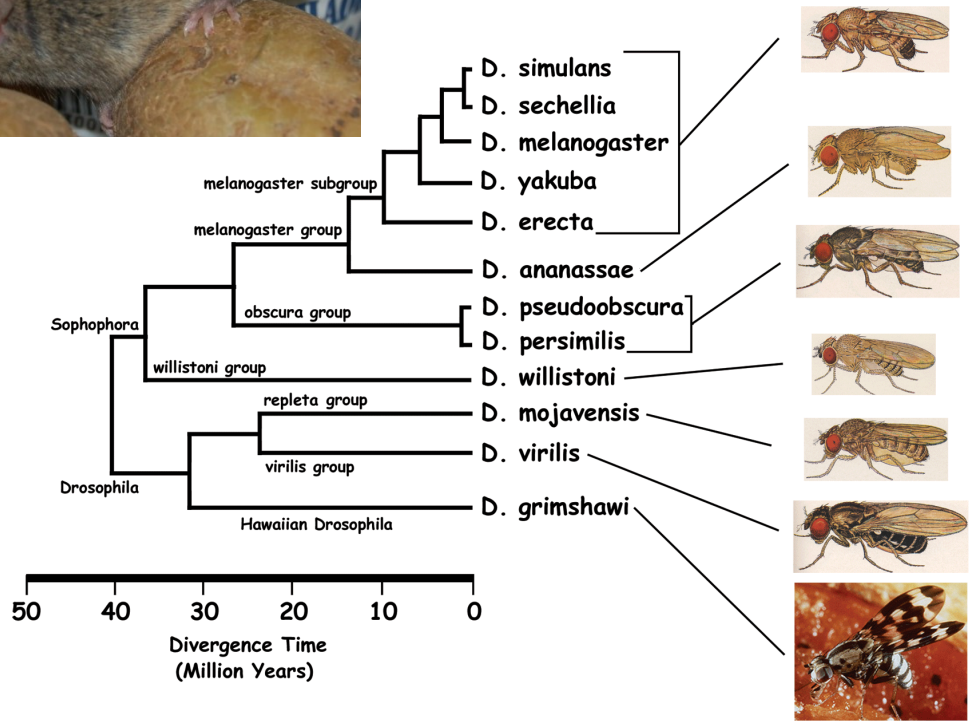
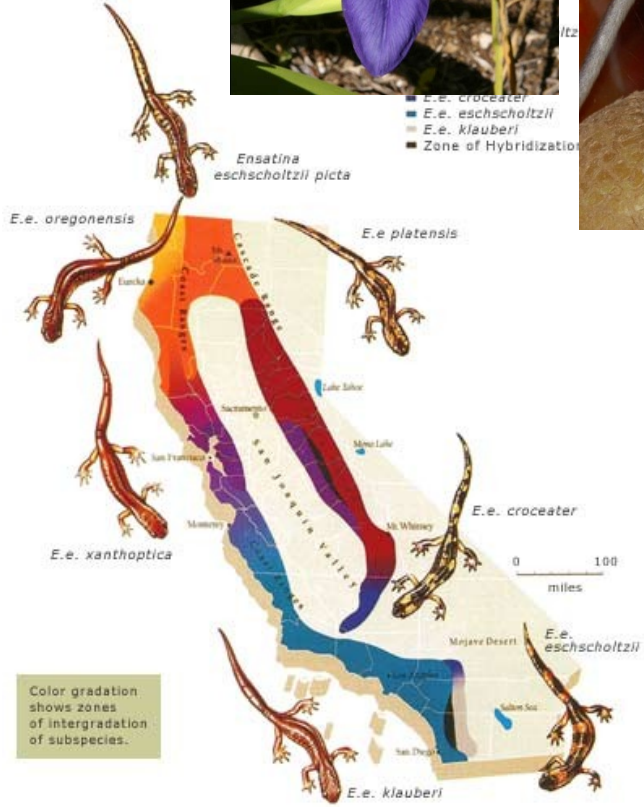
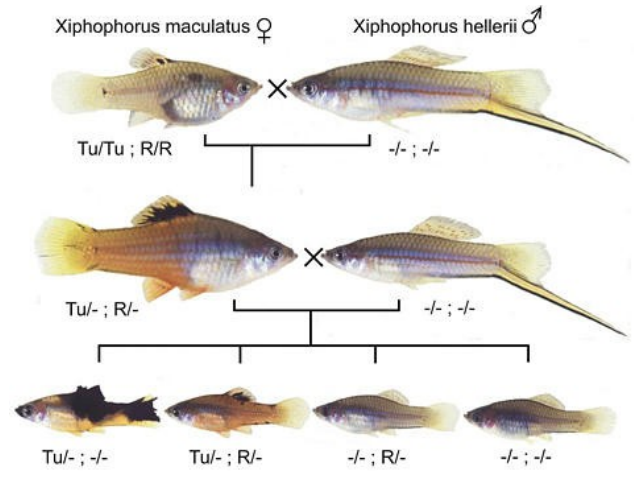


# SPECIACE



- *E.e. croceator*
- *E.e. escholtzii*
- *E.e. klauberi*
- Zone of Hybridization



- **Co je druh?**

- **Jak druhy vznikají?**







brhlík lesní (*Sitta europea*)

X



šoupálek dlouhoprstý  
(*Certhia familiaris*)



Mechanismy udržující integritu druhů



# Jsou druhy reálně existující jednotky?

## 2 pojetí:

### 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](#)

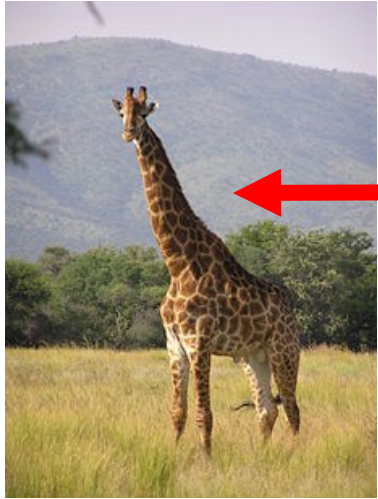
### realisté:

- druhy v přírodě reálně existují
- domorodci na Nové Guineji: Karamové - téměř stejné rozlišení druhů ptáků jako západní taxonomové (ale netopýři považováni za ptáky); Rufaifové – jen dva pojmy pro savce (malí = Hunembe, velcí = Hefa); kasuár považován za savce
- × lidský mozek stejně uzpůsobený u domorodců i
- 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, podvojně druhy (sibling species), kryptické druhy)
  - dnes v nomenklatorické praxi (typový exemplář = holotyp, typová série, typová lokalita)
- 
- moderní verze 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



E. Mayr

- Ernst Mayr (1942):  
*„Druhy jsou skutečně, nebo potenciálně se křížících populací, které jsou reprodukčně izolovány od jiných takových skupin.“*



# Omezení a problémy biologického druhu:

- sexuální organismy
- problémy při alopatrii („potenciální“ křížení)  $\Rightarrow$  pomocná morfologická a genetická kritéria (stupeň rozrůznění  $\sim$  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



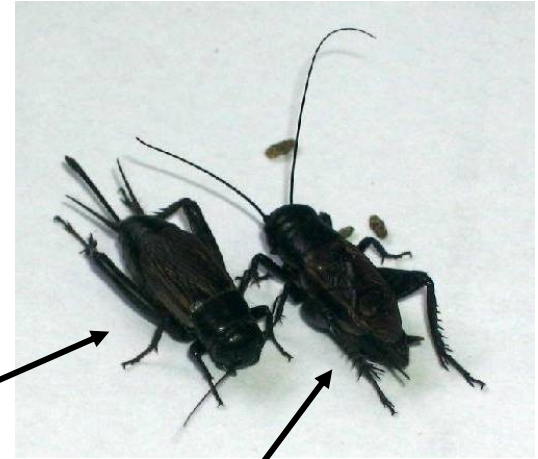
# Reprodukční izolační mechanismy (RIM) = reprodukční bariéry

## 1. Prezygotické (před- a pokopulační):

- partněři se neseťkají:
  - **sezónní** (časové)
  - **ekologické** (rozdílné habitaty)

### časové a sezónní:

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



### ekologické:

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



# 1. Prezygotické – předkopulační:

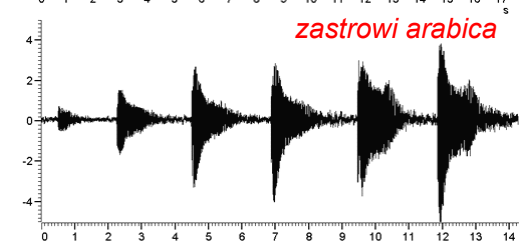
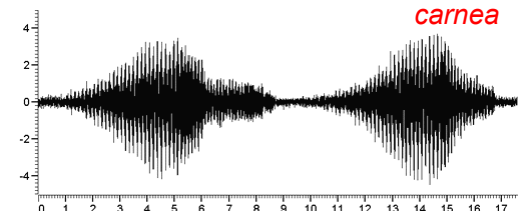
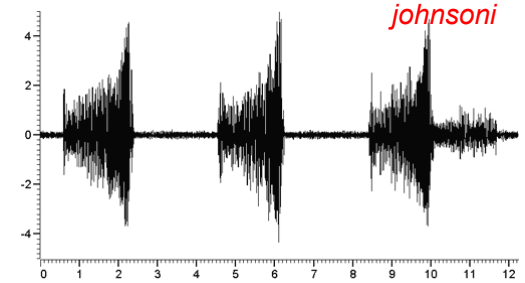
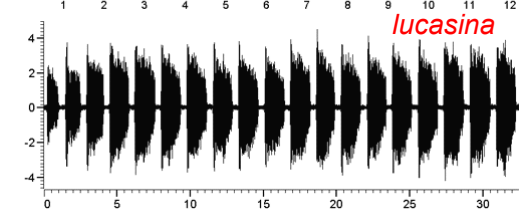
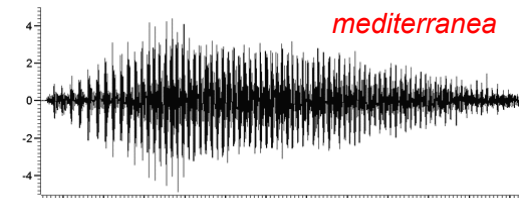
- partnři se setkají, ale nedochází ke křížení:
  - etologické, behaviorální, sexuální

signály:

- zvukové



zlatoočka (*Chrysoperla*)





# 1. Prezygotické – předkopulační:

- partnəri se setkají, ale nedochází ke křížení:
  - etologické, behaviorální, sexuální

## signály:

- zvukové
- chemické
- světelné



dráha světlušky

# 1. Prezygotické – předkopulační:

- partnəri se setkají, ale nedochází ke křížení:
  - etologické, behaviorální, sexuální

## signály:

- zvukové
- chemické
- světelné
- behaviorální (např. svatební tance)



jeřáb královský (*Balearica regulorum*)

pisila karibská (*Himantopus mexicanus*)



drop velký (*Otis tarda*)



jeřáb mandžuský (*Grus japonensis*)



potápka západní  
(*Aechmophorus occidentalis*)

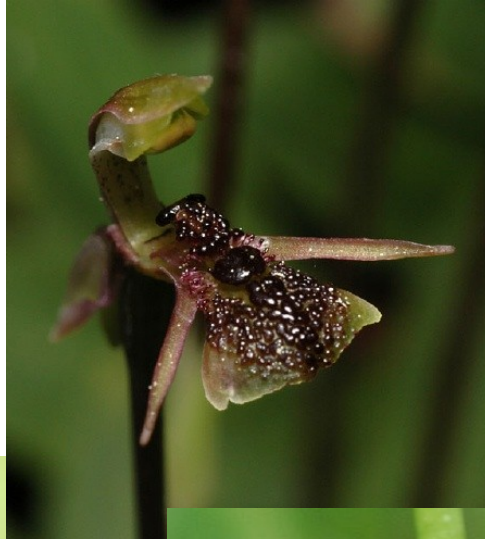


# 1. Prezygotické - předkopulační:

- partnəri se setkají, ale nedochází ke křížení:
  - etologické, behaviorální, sexuální

## signály:

- zvukové
- chemické
- světelné
- behaviorální
- různí opylovači u rostlin



# 1. Prezygotické - pokopulační:

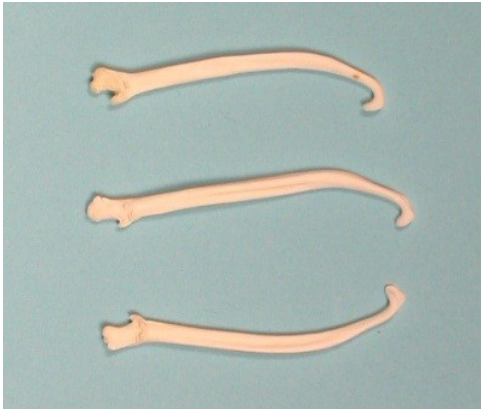
- ke křížení dochází, ale nedochází k přenosu gamet:

- **mechanické:**

- především rostliny, u živočichů tvar genitálií



**mrož (fossilní: 1,2 m a recentní: 56 cm)**



**norek**



**mýval**



**liška**



**kočka**

## 1. Prezygotické – pokopulační:

- 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

## 2. Postzygotické:

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



## Haldaneovo pravidlo:

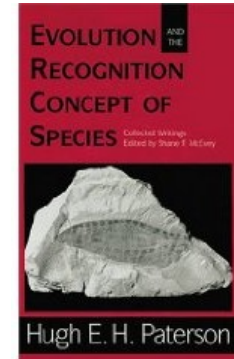
- Jestliže je u hybridů snižená fertilita nebo viabilita, jde většinou o *heterogametické pohlaví*
- *Drosophila* – samci (XY)  
*Abraxas* – samice (WZ)
- „large X effect“: geny mající velký účinek na postzygotickou reprodukční izolaci se zpravidla nacházejí na chromozomu X
- **teorie dominance**  
(Muller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



*Drosophila pseudoobscura* × *D. persimilis*

# Rozpoznávací druh (RSC = recognition species concept)

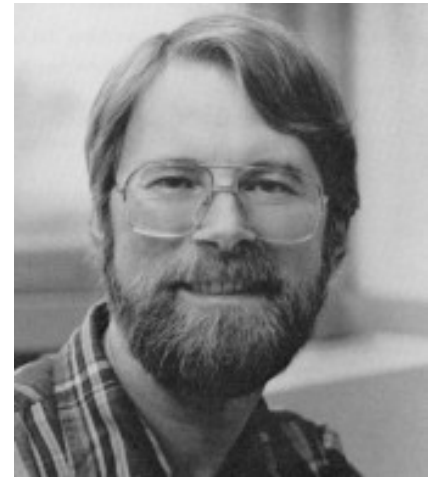
- Hugh E.H. Paterson (1985)



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

## Kohezní druh (CSC = cohesion species concept)

- Alan R. 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 mezidruhové hybridizace





# Evoluční druh



- Edward O. 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 **George Gaylord Simpson** (1961): fyletická speciace, chronospecies

- i asexuální organismy

- časové hledisko

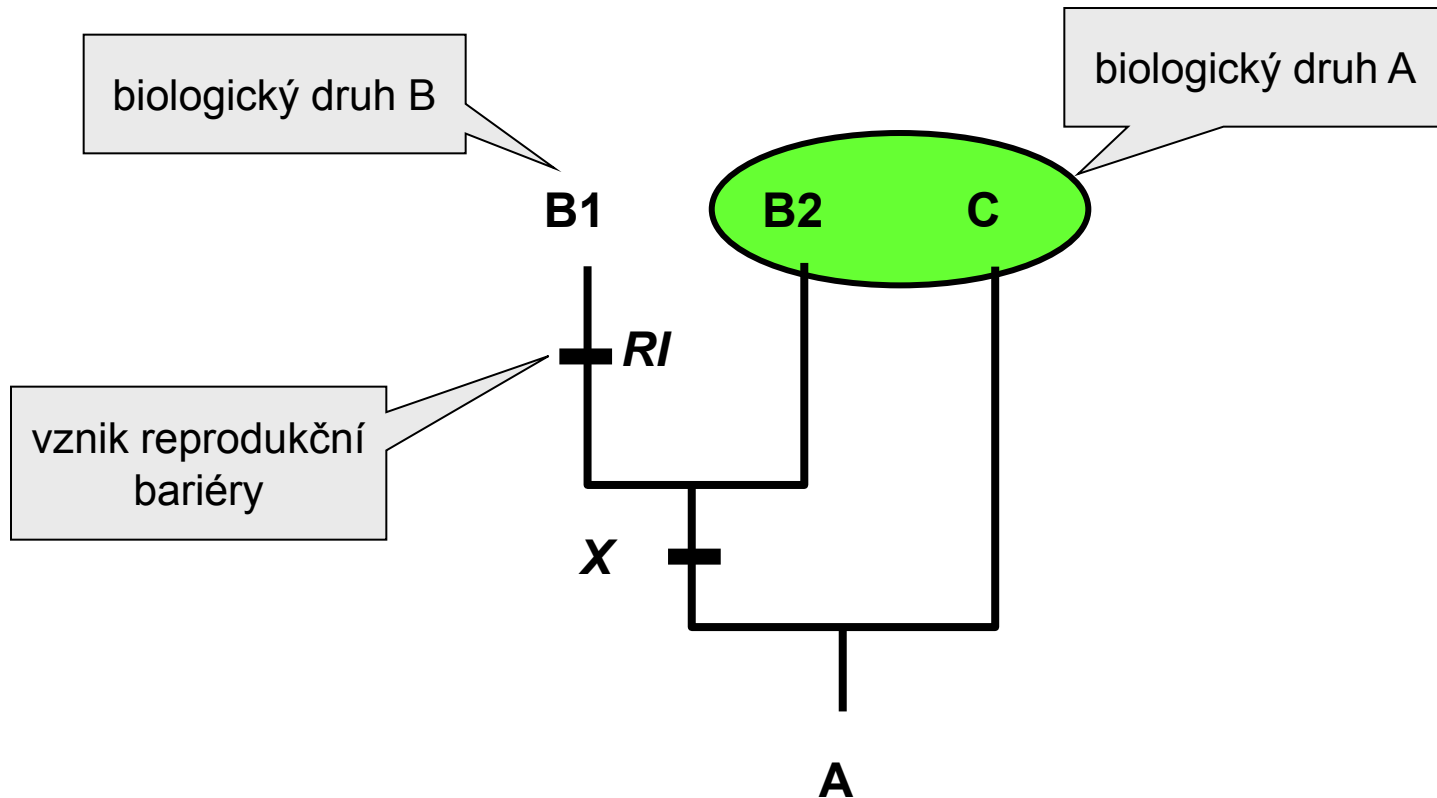
- BSC jeho součástí



- na rozdíl od Simpsonova pojetí pouze kladogeneze, tj. štěpná speciace

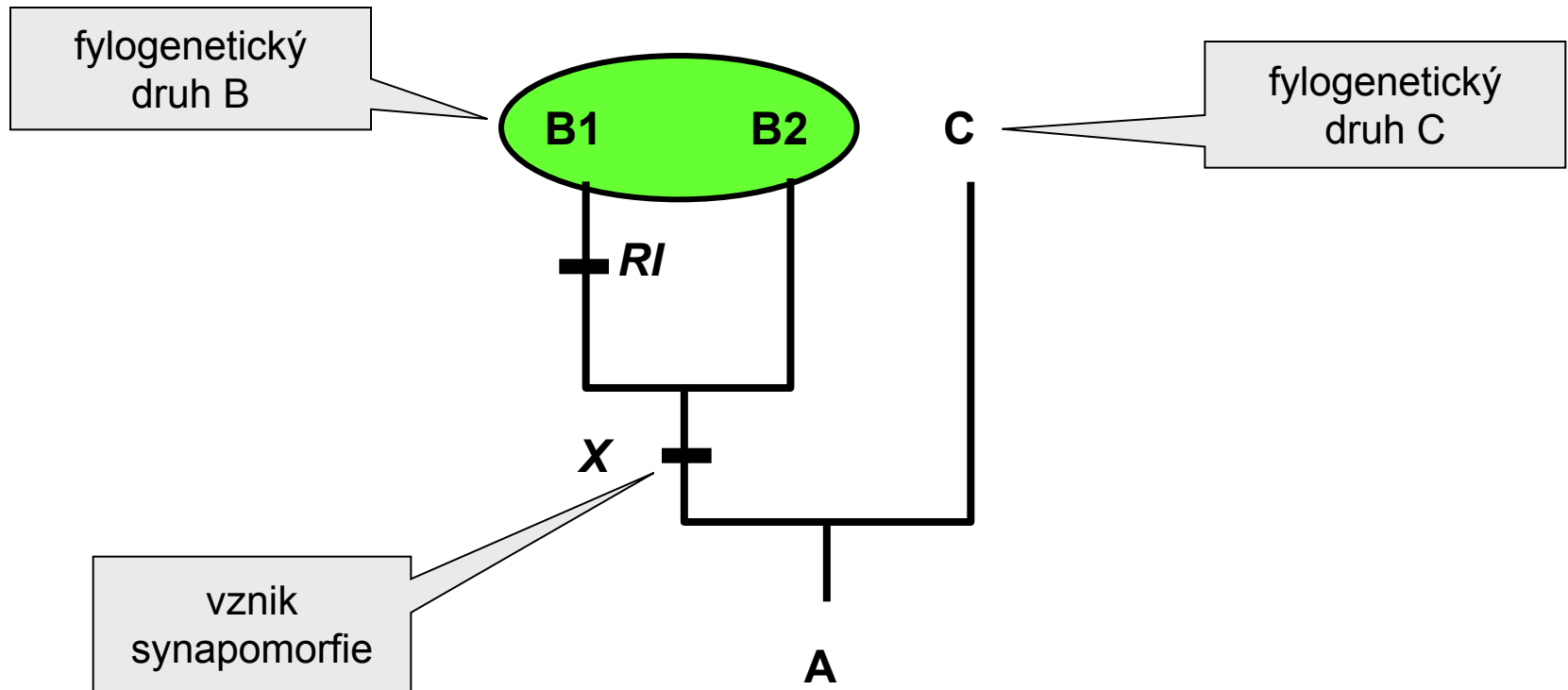
## Další pojetí:

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



## Další pojetí:

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





# SPECIACE

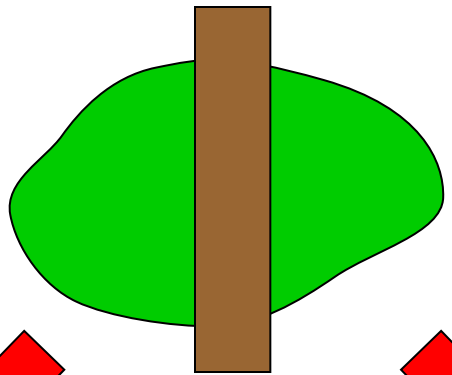
**geografie:** alopatická  
peripatická  
alo-parapatická (reinforcement)  
parapatická  
sympatická

**mechanismus:** drift  
selekce  
pohlavní výběr  
hybridizace  
polyploidizace

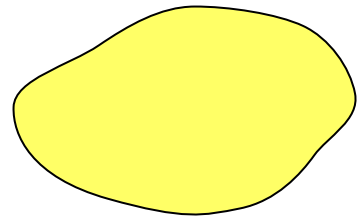
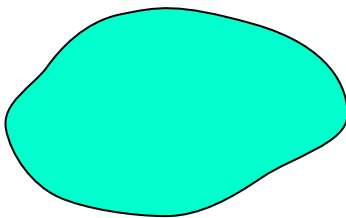
**genetické elementy:** geny vs. chromozomy (stazipatická speciace)

## Alopatrická speciace

- geografická izolace
- postupná divergence: mutace, drift, selekce, pohlavní výběr
- reprodukční bariéry jako vedlejší produkt

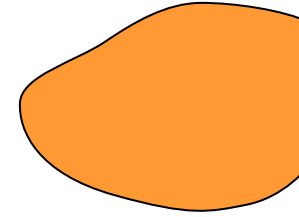
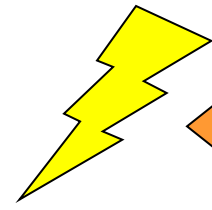
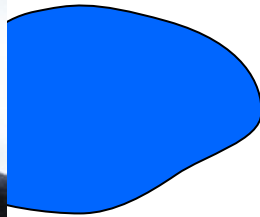
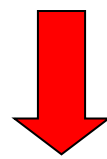
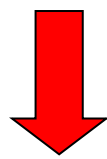


původní populace



geografická bariéra

mutace  
drift  
selekcce  
⇒ divergence



inkompatibilita



## Dobzhanského-Mullerův model:



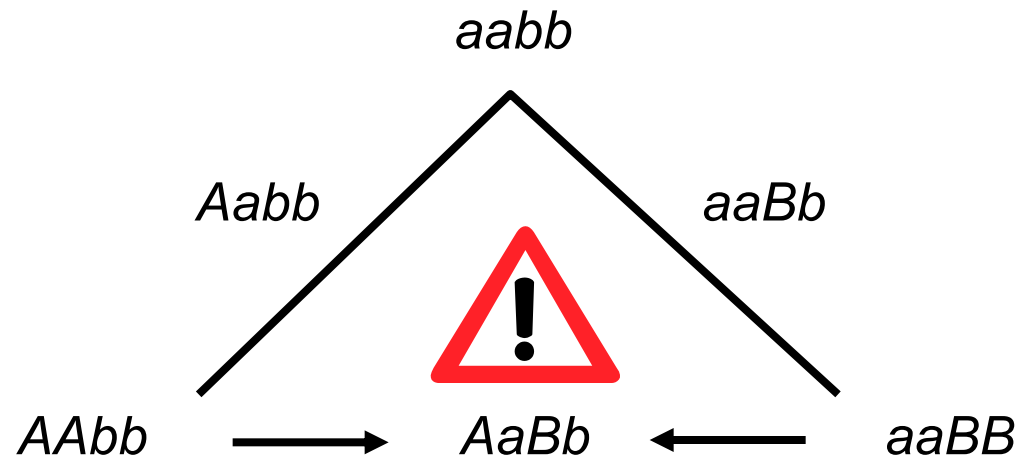
W. Bateson



T. Dobzhansky



H. Muller



# Alopatrická speciace

- geografická izolace
- postupná divergence: mutace, drift, selekce, pohlavní výběr
- reprodukční bariéry jako vedlejší produkt
- velké populace
- zpravidla pomalá (výjimky: pohlavní výběr, genetický konflikt)
- rychlé speciace a adaptivní radiace (Darwinovy pěnkavy, octomilky na Havaji, cichlidy v Afrických jezerech)
- kospeciace (parazit-hostitel)



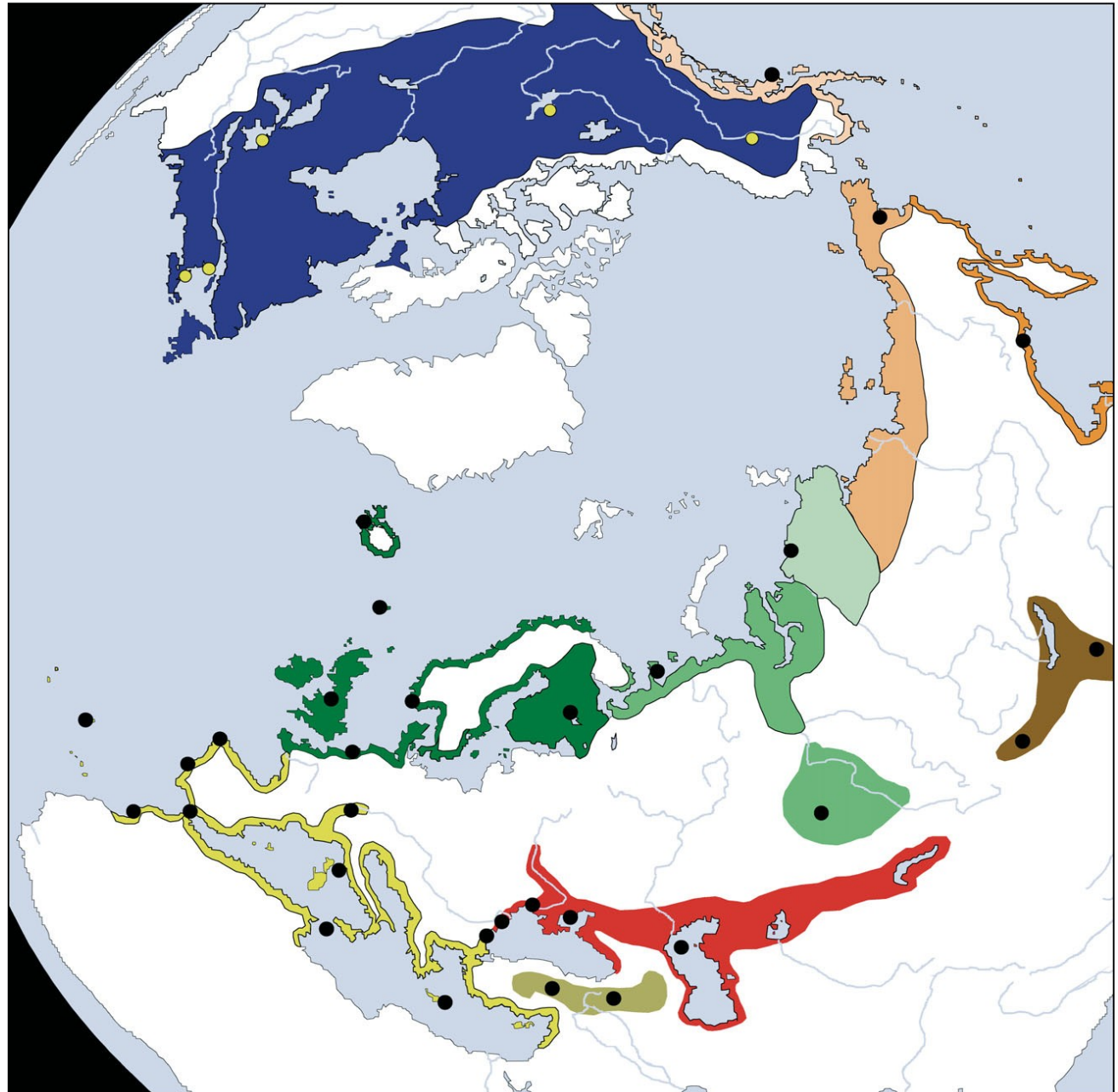


## kruhové druhy



racek stříbřitý  
(*Larus argentatus*)

-  
racek žlutonohý  
(*Larus fuscus*)



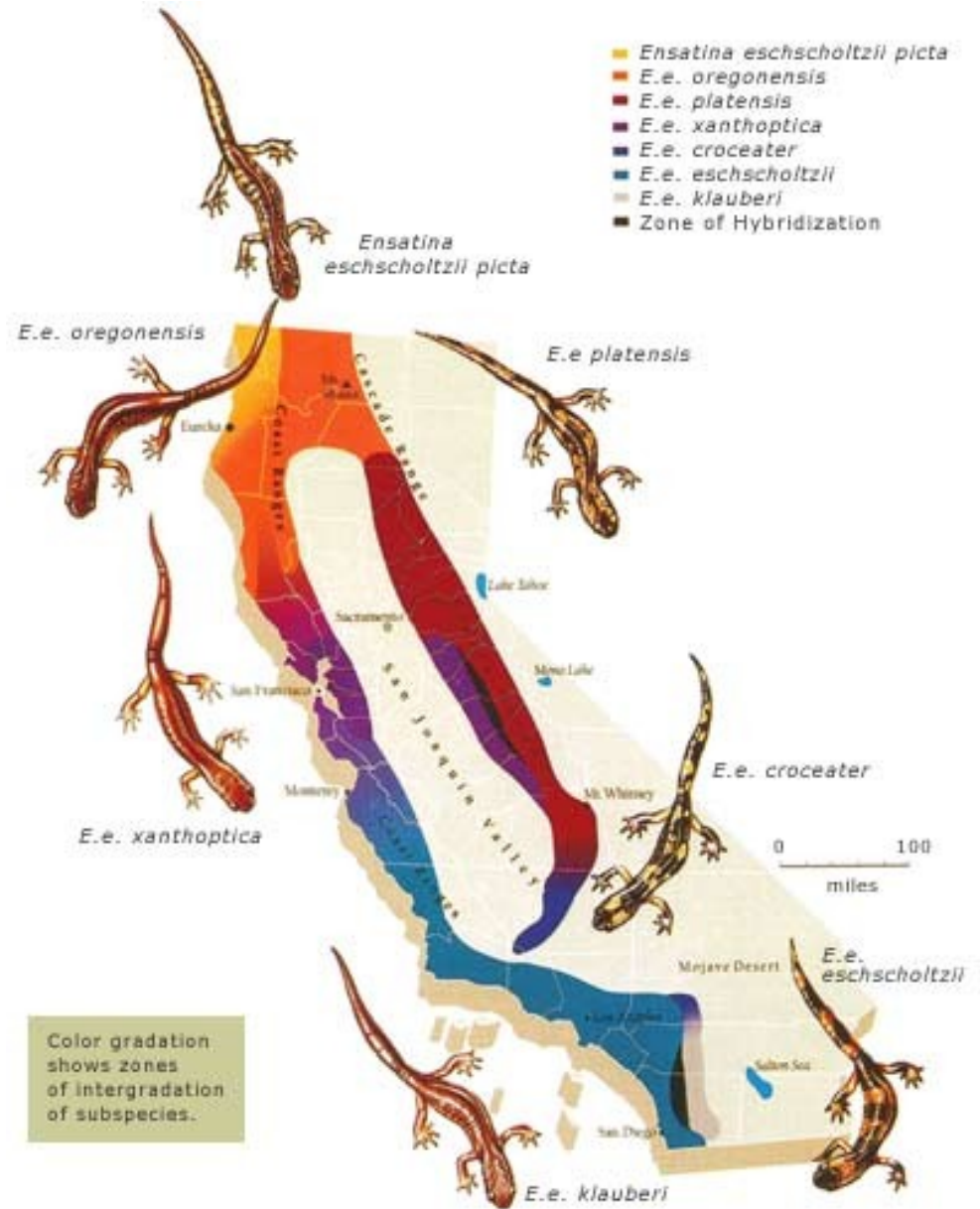
## kruhové druhy



*Ensatina e. xanthoptica*



*Ensatina e. klauberi*



*Ensatina eschscholtzii - klauberi*



# kruhové druhy



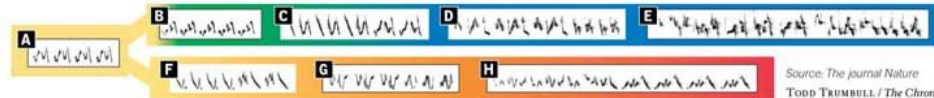
## Tracing the Evolution of Species

Biologists have discovered two populations of Eurasian songbirds in Siberia that show the strongest evidence yet of having evolved from a single ancestral species into two distinct ones. The map below shows the present ranges of the birds around the Tibetan Plateau, with gradations of color indicating where gradual changes have evolved between one subspecies and another.

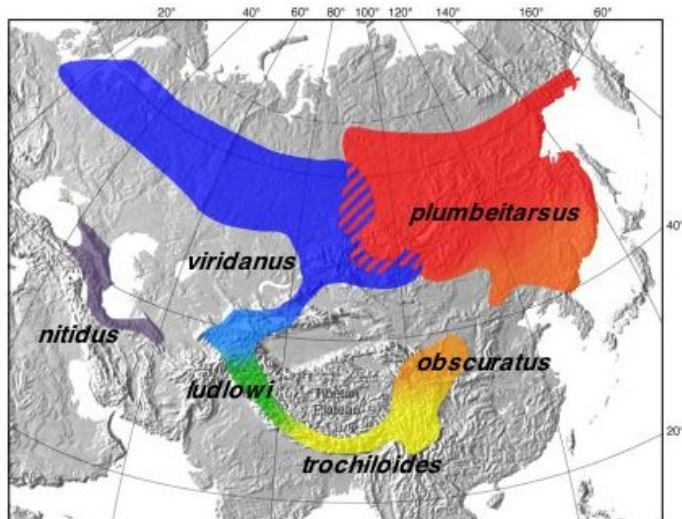


### Singing a new song

Sound spectrograms show how the warblers' songs at various locations on the map (A through H) become more complex until, where the two populations occupy the same range (at E and H), they can no longer recognize each others' songs.

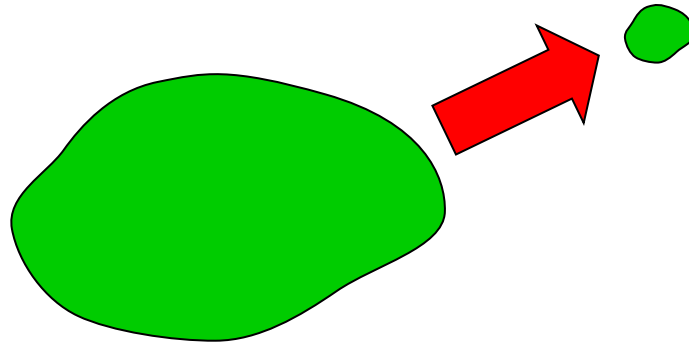


## budníček zelený (*Phylloscopus trochiloides*)



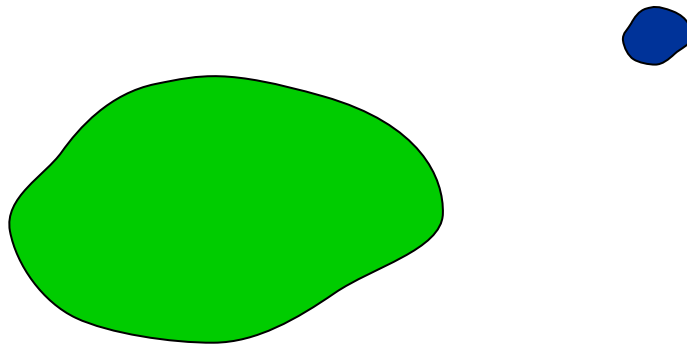
# Peripatrická speciace

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



# Peripatrická speciace

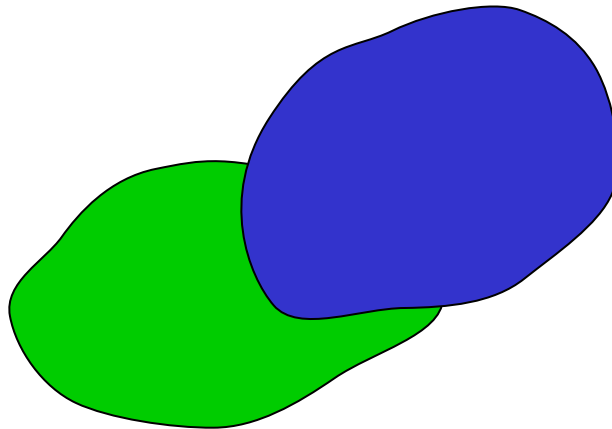
- **Mayr**: efekt zakladatele
- ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)
- genetická revoluce  $\Rightarrow$  rychlá speciace





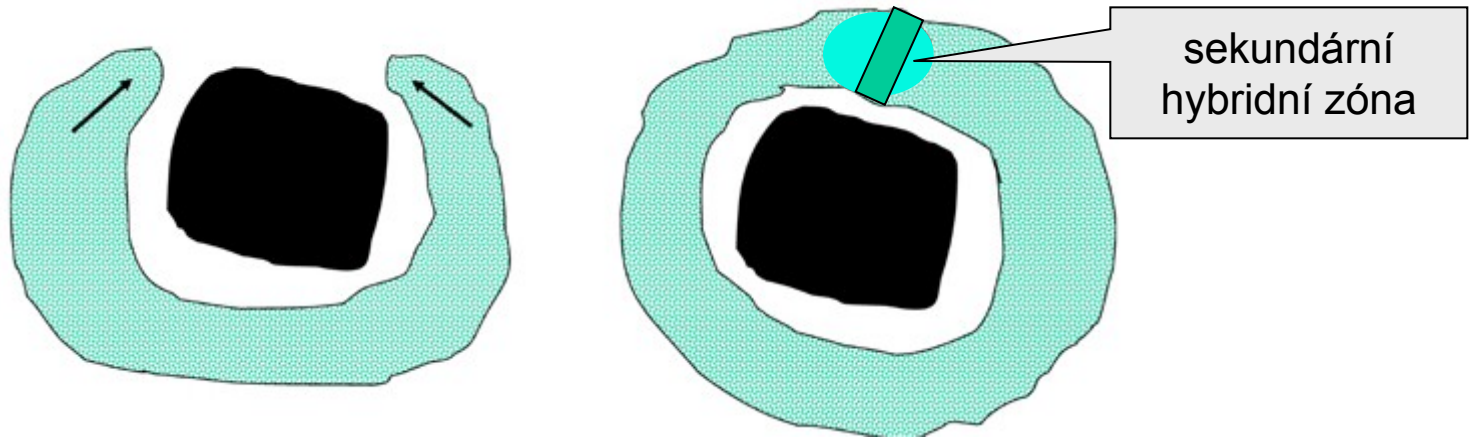
# Peripatrická speciace

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



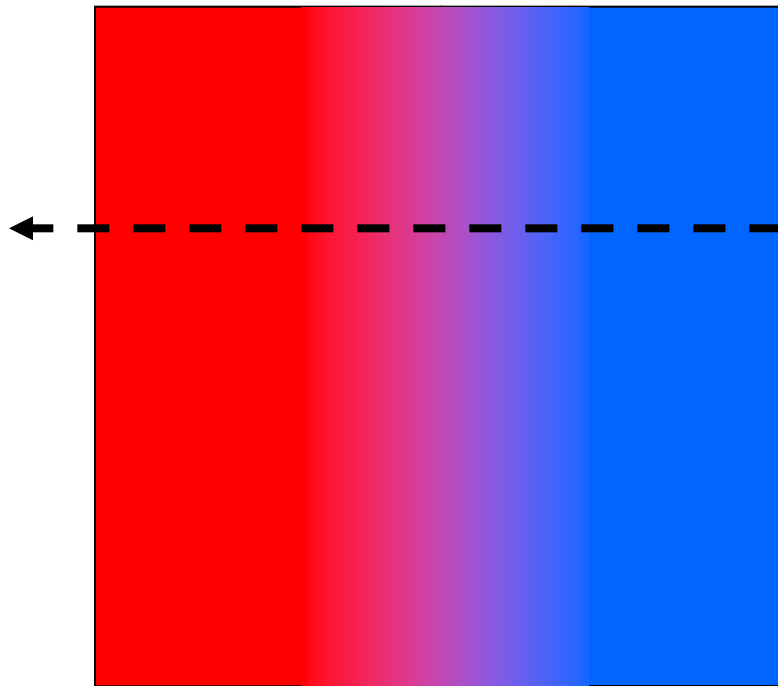
- founder-flush model: *Drosophila*  
kolonizace nového prostředí – absence selekce  $\Rightarrow$  rychlá divergence

## Alo-parapatrická speciace

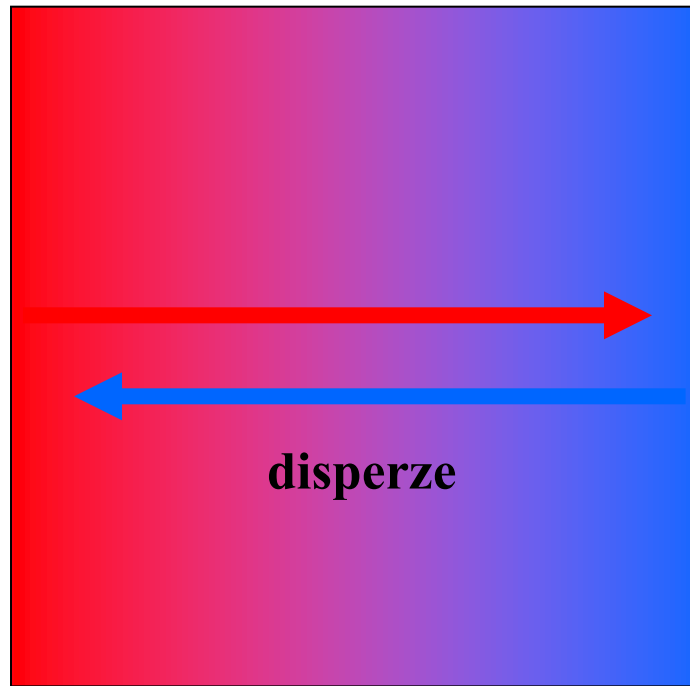


- geografická izolace
- neúplná reprodukční izolace → sekundární hybridní zóna
- **Hybridní zóny:**
- primární × sekundární
- selekce vnější (extrinsic) × vnitřní (intrinsic)
- **tenzní zóna**

# Tenzní zóna



# Tenzní zóna



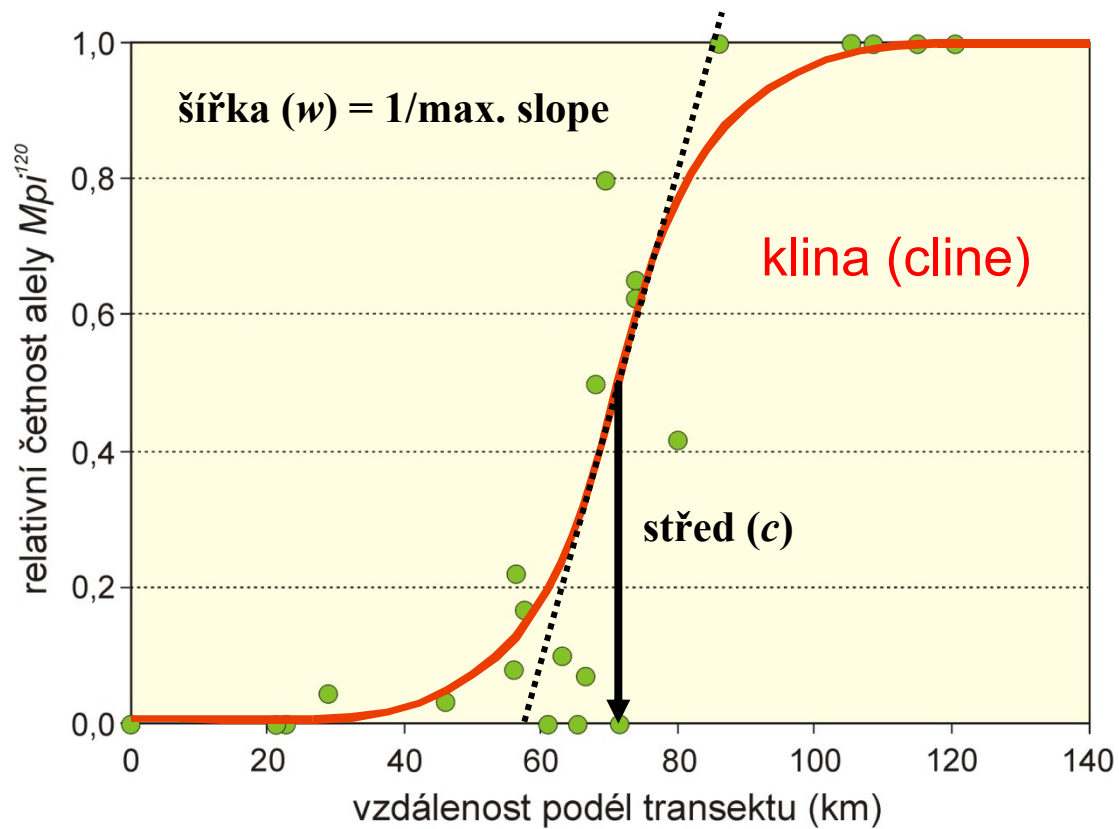
⇒ rozšiřování zóny

# Tenzní zóna

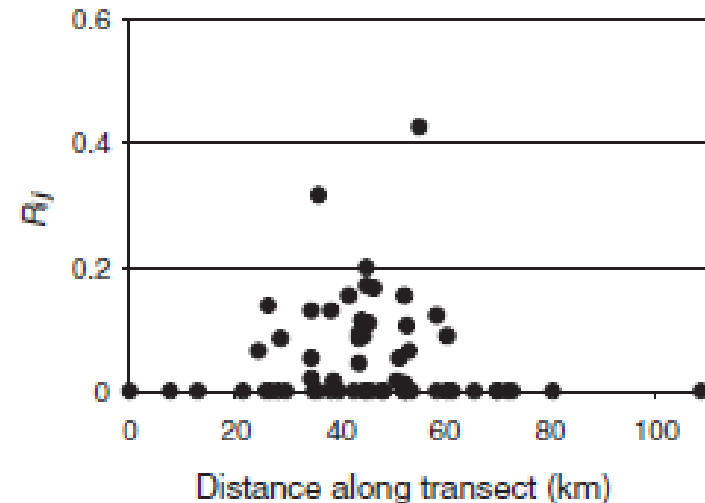


⇒ zužování zóny

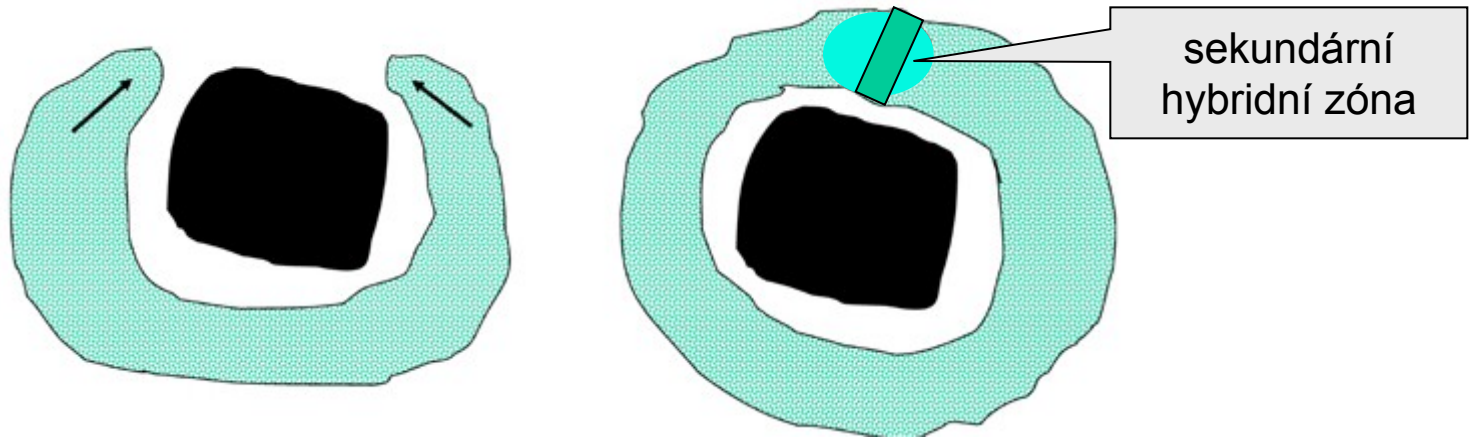




- rovnováha disperze a selekce proti hybridům
- vazbová nerovnováha
- koincidence klin = shoda polohy
- (konkordance klin = shoda šířky)
- pohyb zóny → „populační brázda“ (population trough)

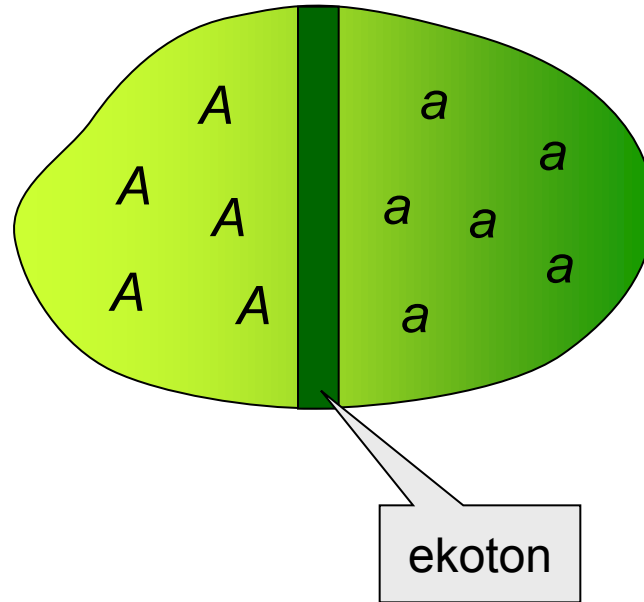


## Alo-parapatrická speciace



- selekce proti hybridům  $\Rightarrow$  vznik prezygotické bariéry  
→ zesílení izolace (**reinforcement**)
- A. R. Wallace, R. A. Fisher, T. Dobzhansky

## Parapatrická speciace



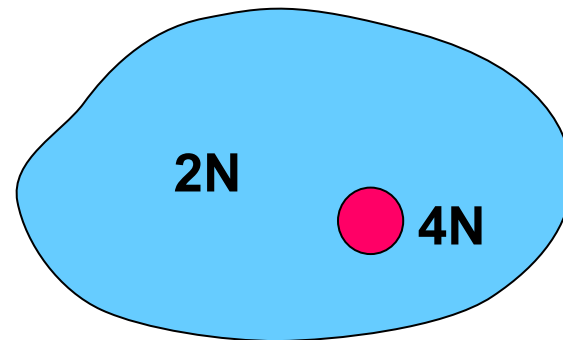
- gradient prostředí  $\Rightarrow$  genetický gradient
- $\Rightarrow$  **primární hybridní zóna**
- různá selekce v obou částech  $\Rightarrow$  genetická divergence i při toku genů

# Sympatrická speciace

## Polyploidizace

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

hybridi  
aneuploidní



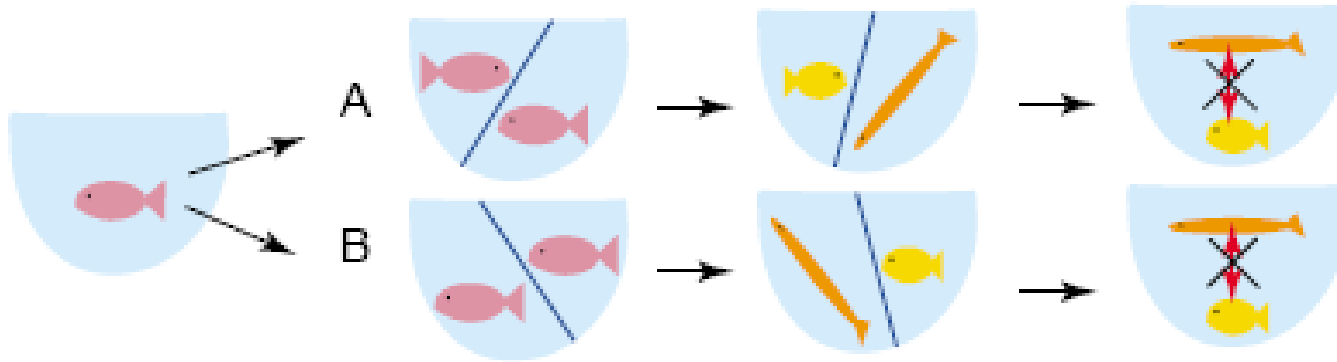
## Posun hostitele

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



*R. pomonella*

## Paralelní speciace



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