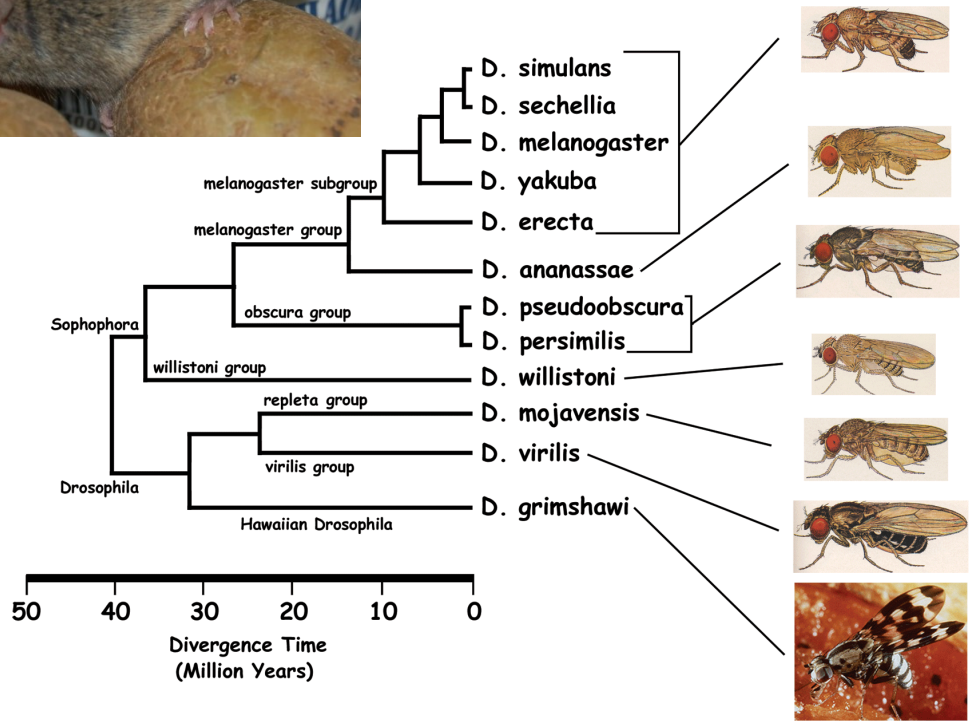
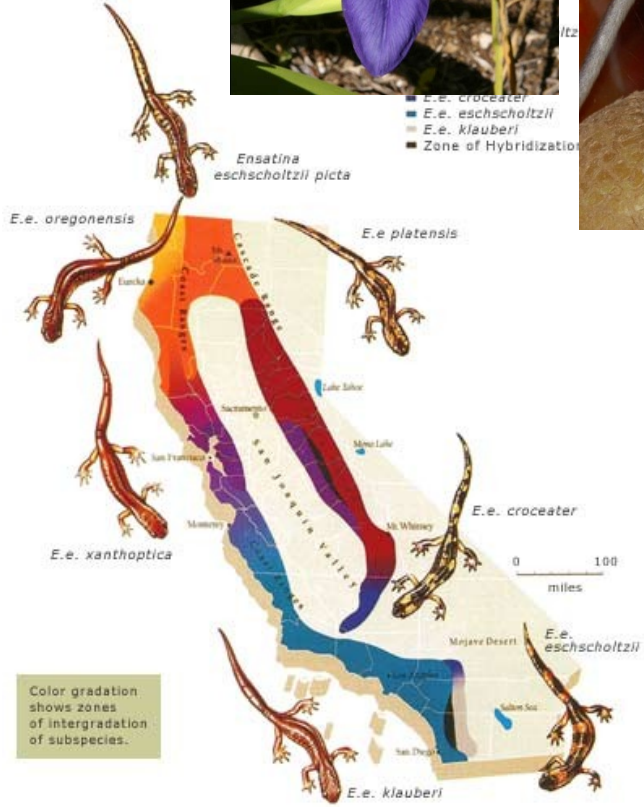
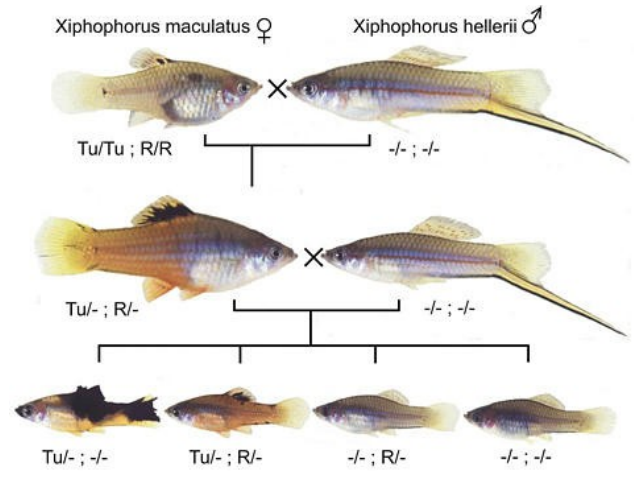


SPECIACE



- *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

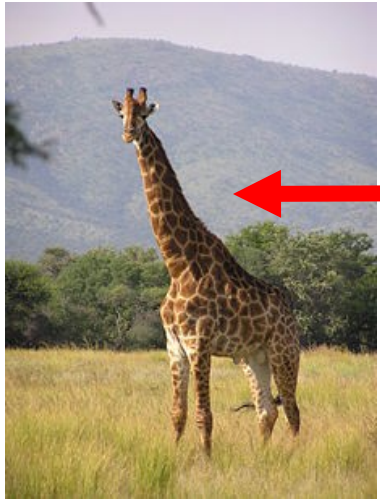
× lidský mozek stejně uzpůsobený u domorodců i profesionálních taxonomů
volné křížení v rámci druhu × řídké mezi druhy
existence fylogeneze, hierarchie

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 verzí typologického druhu je **fenetický** druh:

měření co největšího počtu znaků

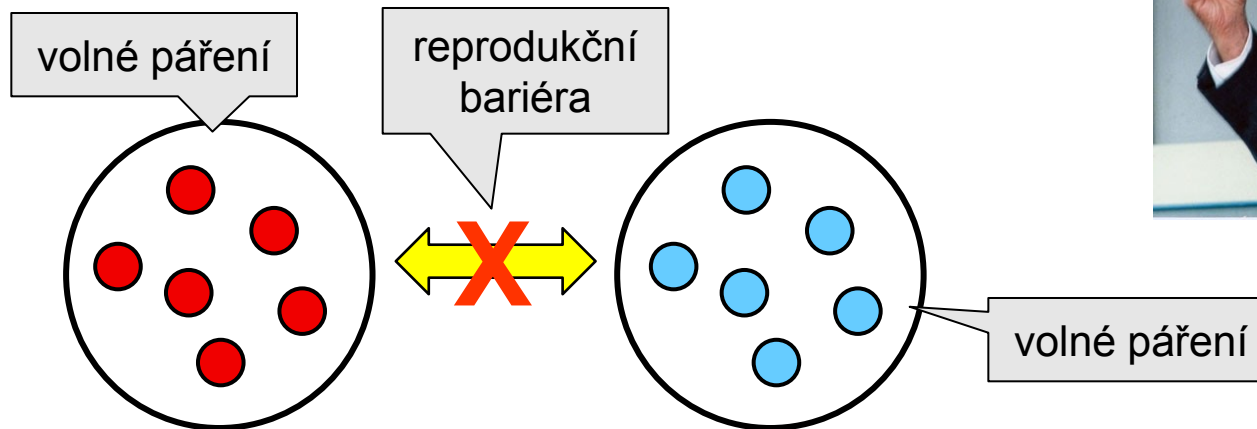
druh jako shluk jedinců se společnými znaky

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



E. Mayr

Ernst Mayr (1942):

„Druhy jsou skupiny 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 bariéry (dříve Reprodukčně izolační mechanismy = RIM)

1. Prezygotické (před- a pokopulační):

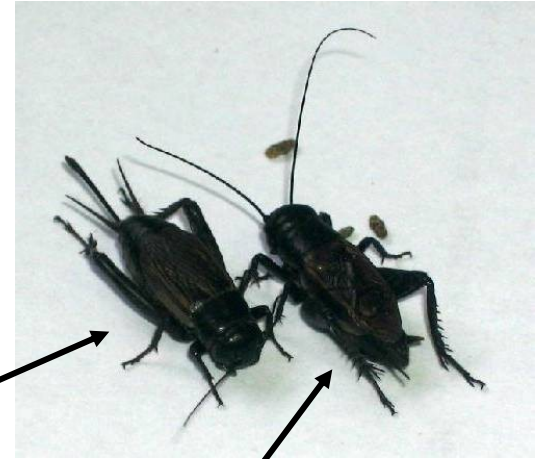
partněři se nesetkají:

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:

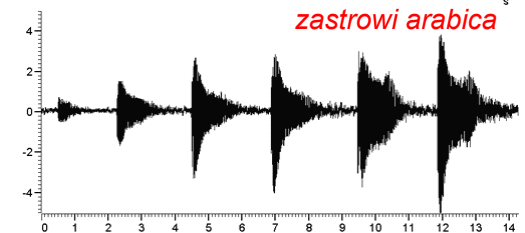
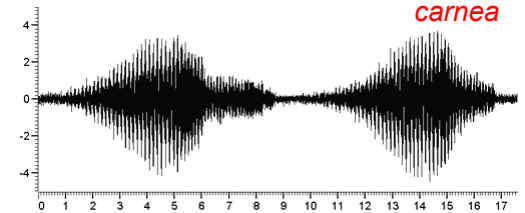
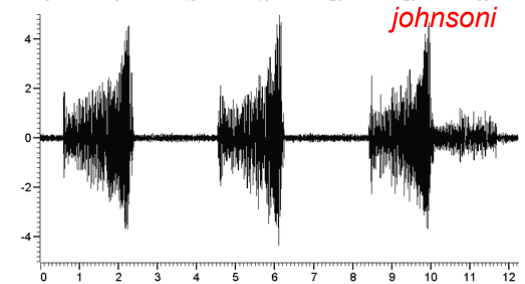
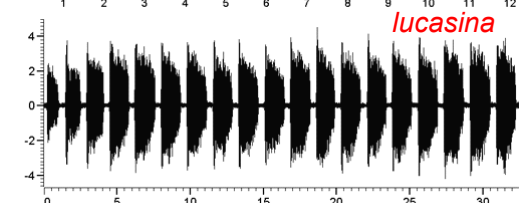
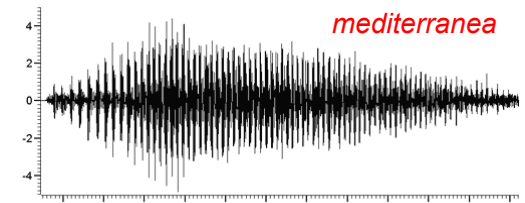
partněři se setkají, ale nedochází ke křížení:
etologické, behaviorální, sexuální

signály:

- zvukové



zlatoočka (*Chrysoperla*)



1. Prezygotické – předkopulační:

partněři se setkají, ale nedochází ke křížení:
etologické, behaviorální, sexuální

signály:

- zvukové
- chemické
- světelné



dráha světlušky

1. Prezygotické – předkopulační:

partněři 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:

partněři se setkají, ale nedochází ke křížení:
etologické, behaviorální, sexuální

signály:

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

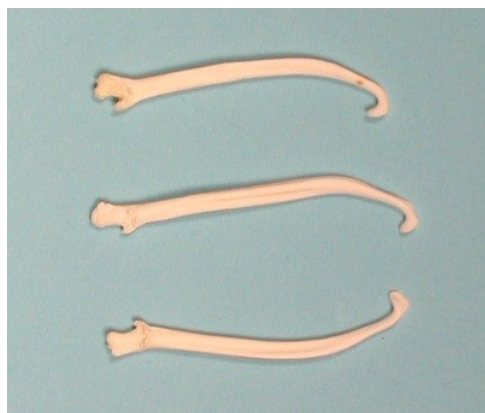


1. Prezygotické - pokopulační:

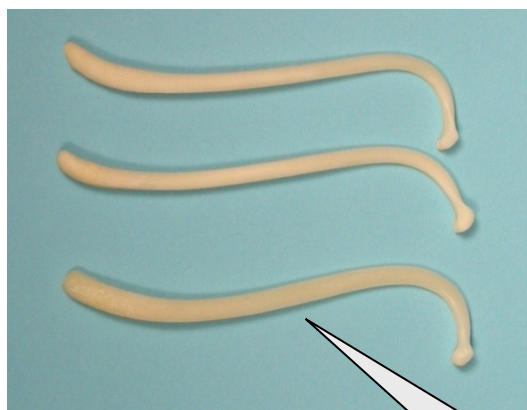
ke křížení dochází, ale nedochází k přenosu gamet:

mechanické:

- především rostliny, u živočichů tvar genitálií



norek



mýval



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



os penis



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 snížena fertilita nebo viabilita, jde většinou o *heterogametické pohlaví*

Drosophila – samci (XY)

Abraxas – samice (WZ)

„Velký efekt chr. X“: 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

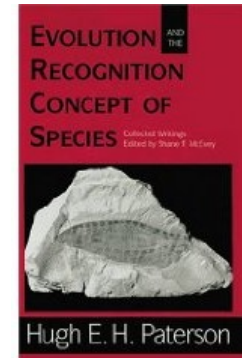
samice – **pouze dominantní** alely



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

asexuální organismy

časové hledisko

BSC jeho součástí

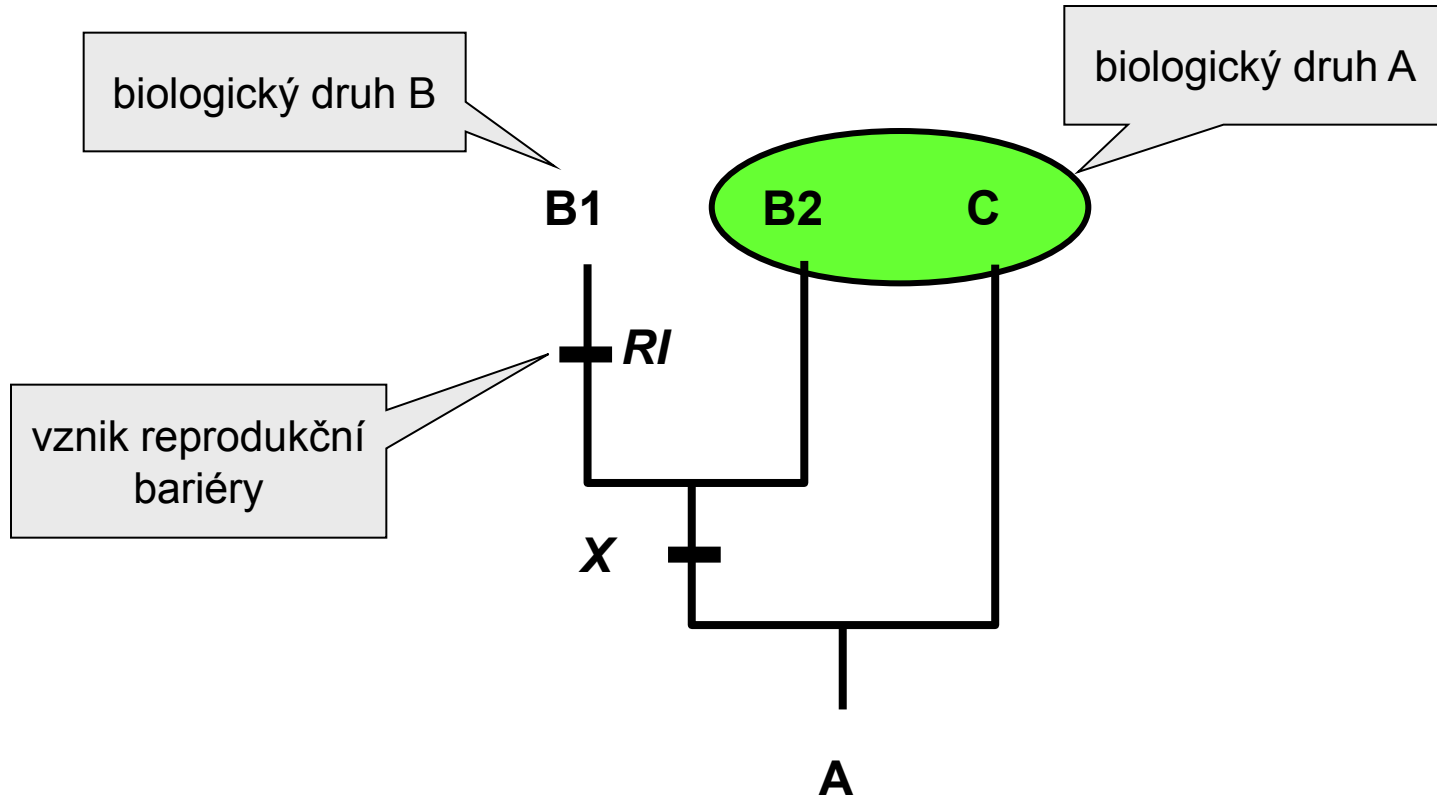


na rozdíl od Simpsonova pojetí u Wileyho pouze kladogeneze,
tj. štěpná speciace

Další pojetí:

ekologický druh (Van Valen 1976): ekologická nika

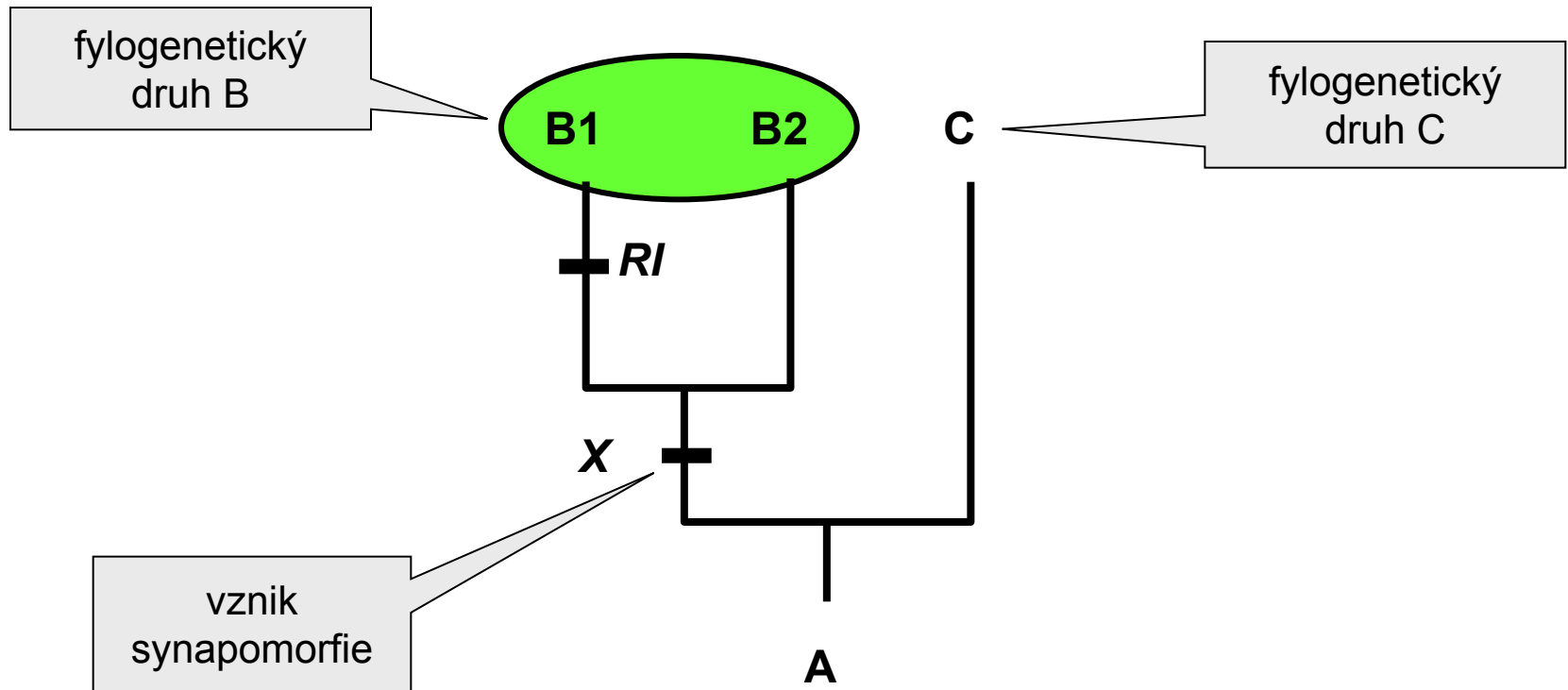
fylogenetický druh: důraz na diagnostická kritéria (synapomorfie),
historické pojetí (rekonstrukce fylogeneze, systematika)



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

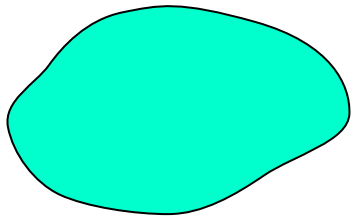
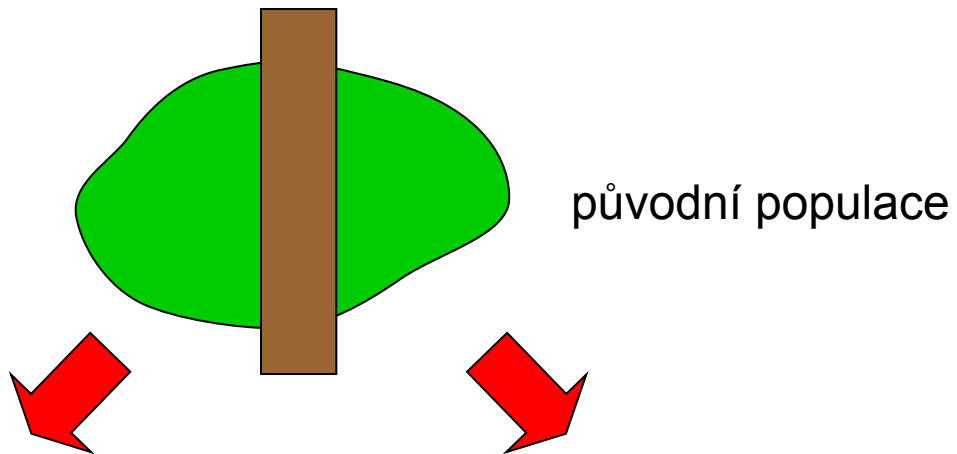
genetické elementy: geny vs. chromozomy (stazipatická speciace)

Alopatrická speciace

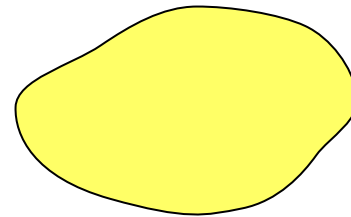
geografická izolace

postupná divergence: mutace, drift, selekce, pohlavní výběr

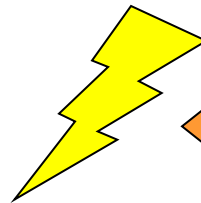
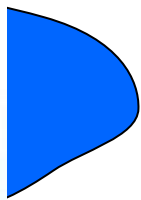
reprodukční bariéry jako vedlejší produkt



geografická
bariéra



mutace
drift
selekce
⇒ divergence



inkompatibilita



Dobzhanského-Mullerův model:



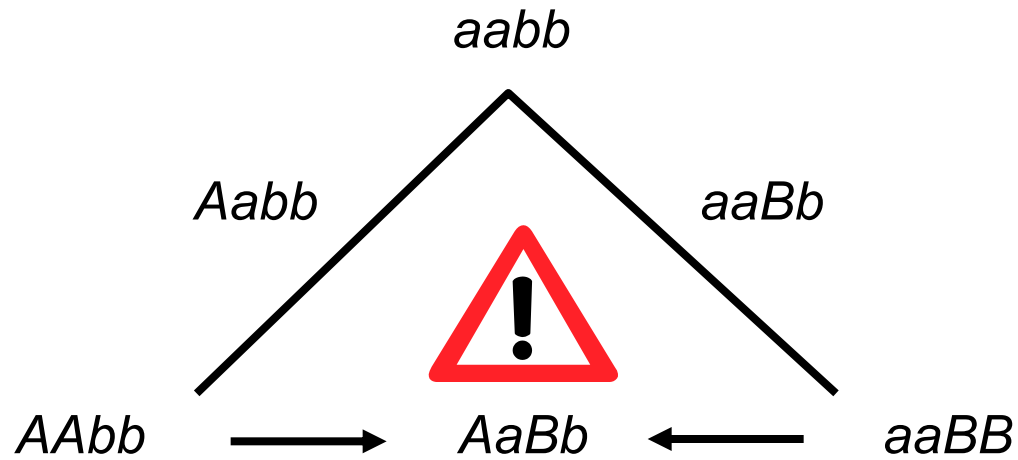
W. Bateson



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)

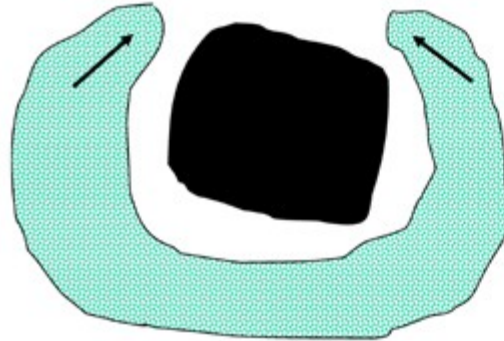
kospeciace (parazit-hostitel)

kruhové druhy

Speciation by 'circular overlap'

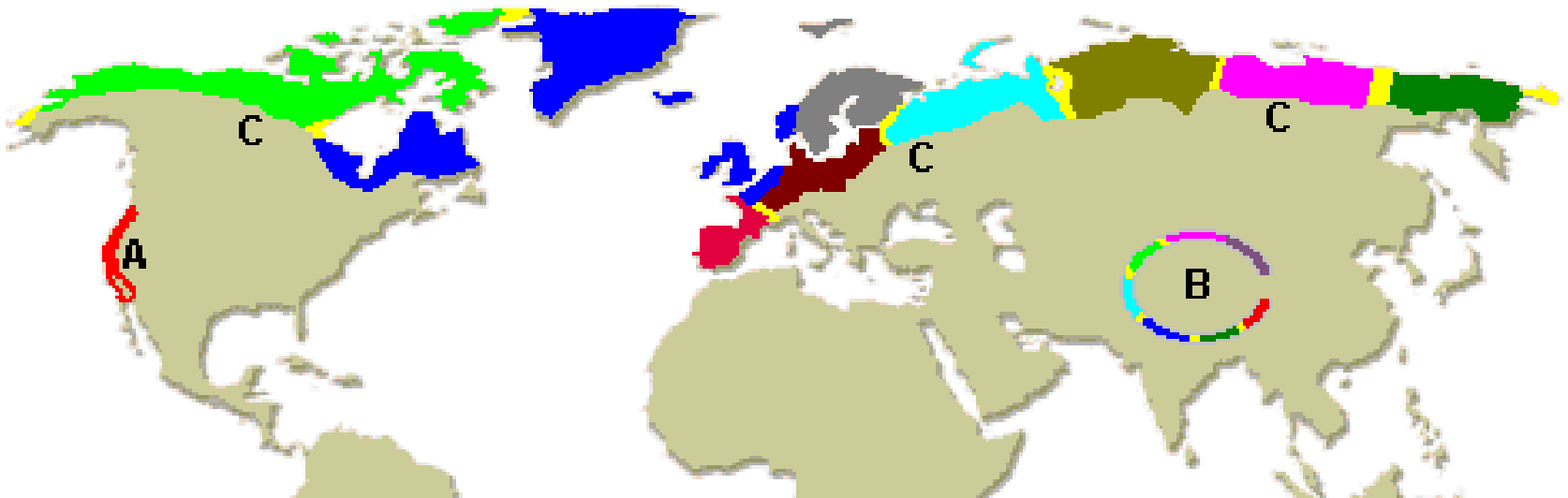
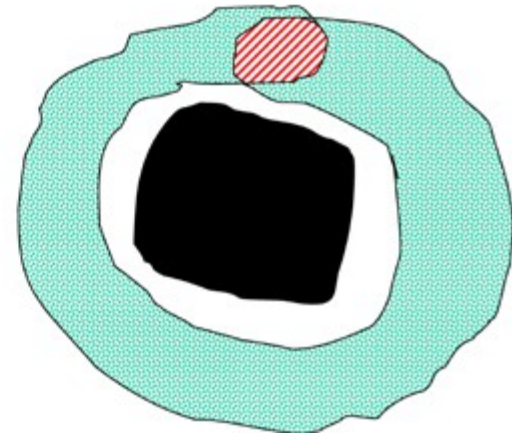
a

species spreading around
uninhabitable area



b

'circular overlap' shows
reproductive isolation

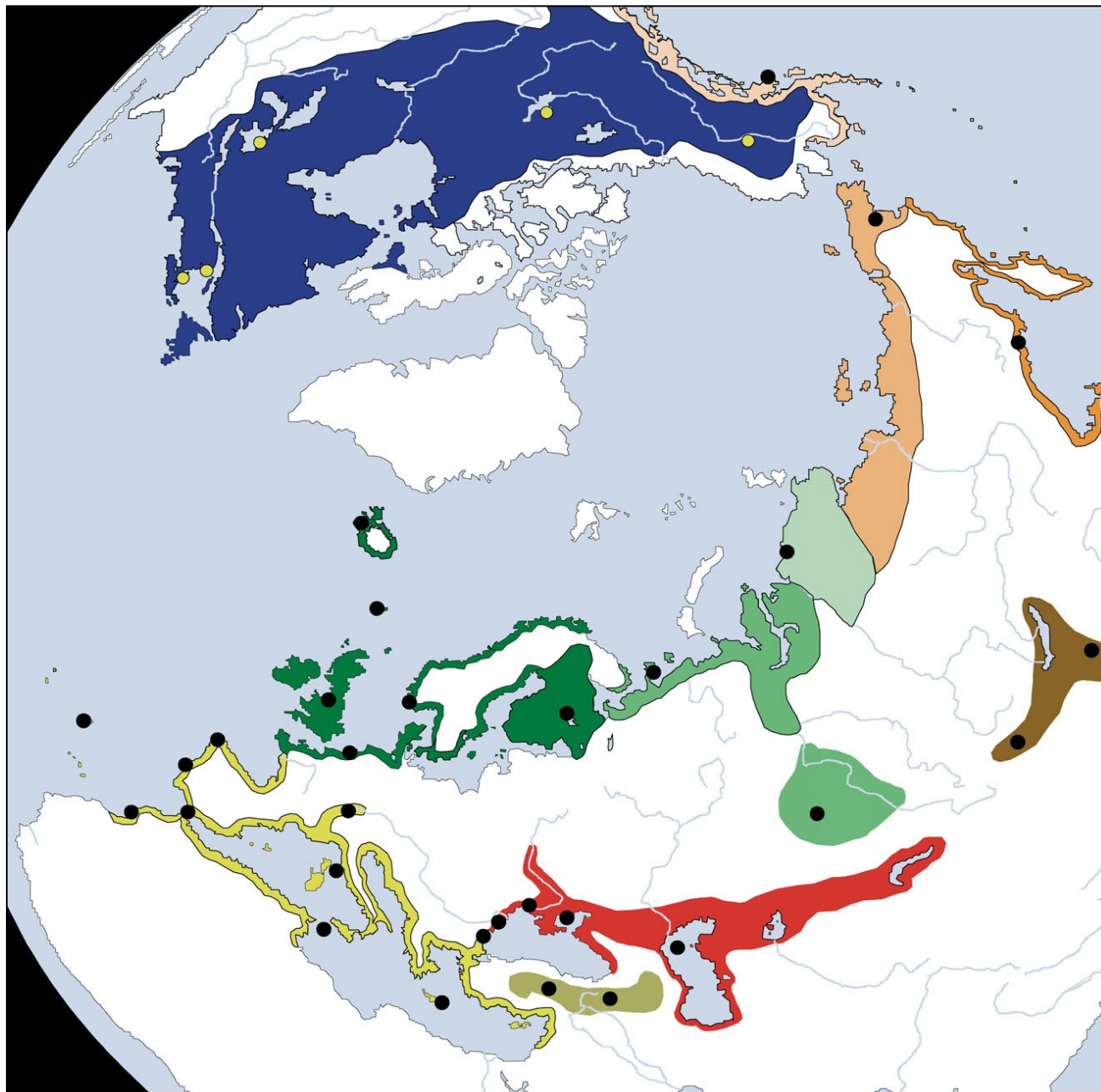


kruhové druhy



racek stříbřitý
(*Larus argentatus*)

-
racek žlutohý
(*Larus fuscus*)



kruhové druhy

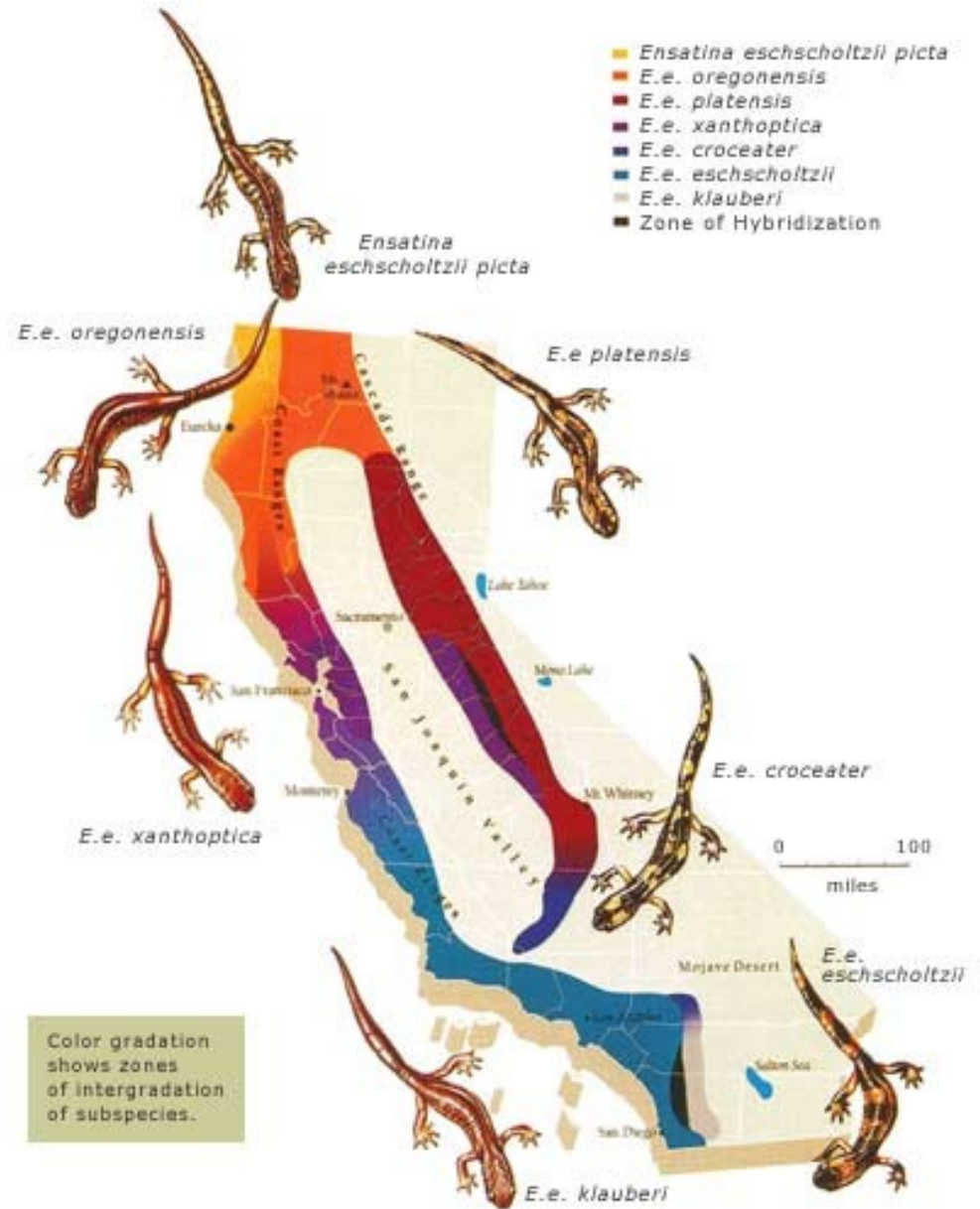
mločik Eschscholtzův



Ensatina e. xanthoptica



Ensatina e. klauberi



Ensatina eschscholtzii - klauberi

kruhové druhy



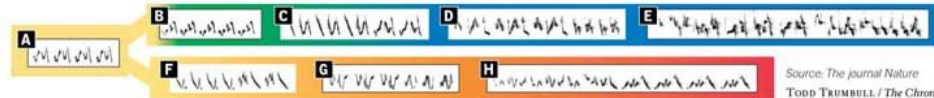
Tracing the Evolution of Species

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.

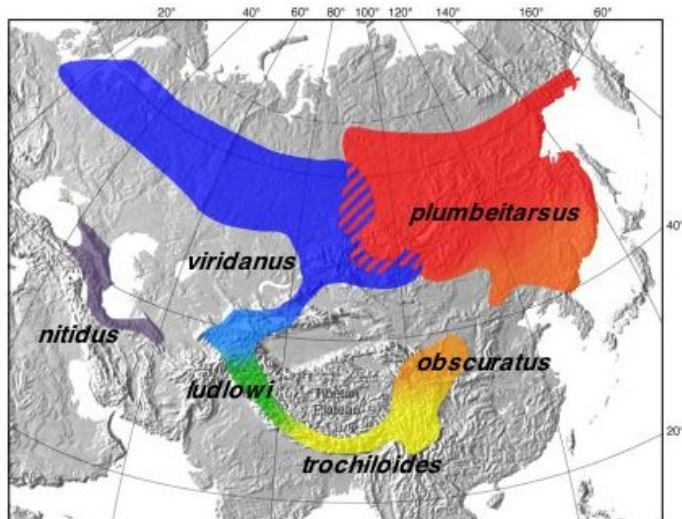


Singing a new song

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.



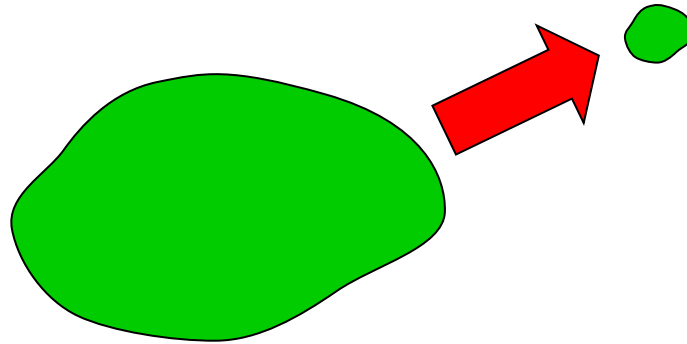
budníček zelený (*Phylloscopus trochiloides*)



Peripatrická speciace

Mayr: efekt zakladatele

ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)

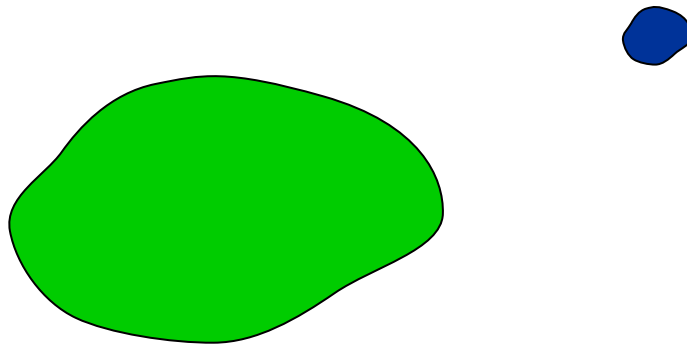


Peripatrická speciace

Mayr: efekt zakladatele

ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)

genetická revoluce \Rightarrow rychlá speciace

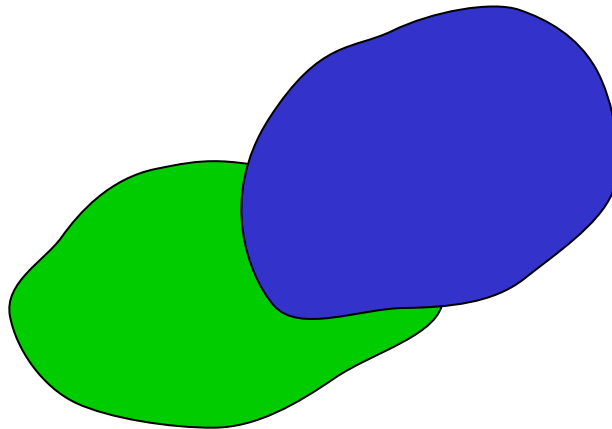


Peripatrická speciace

Mayr: efekt zakladatele

ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)

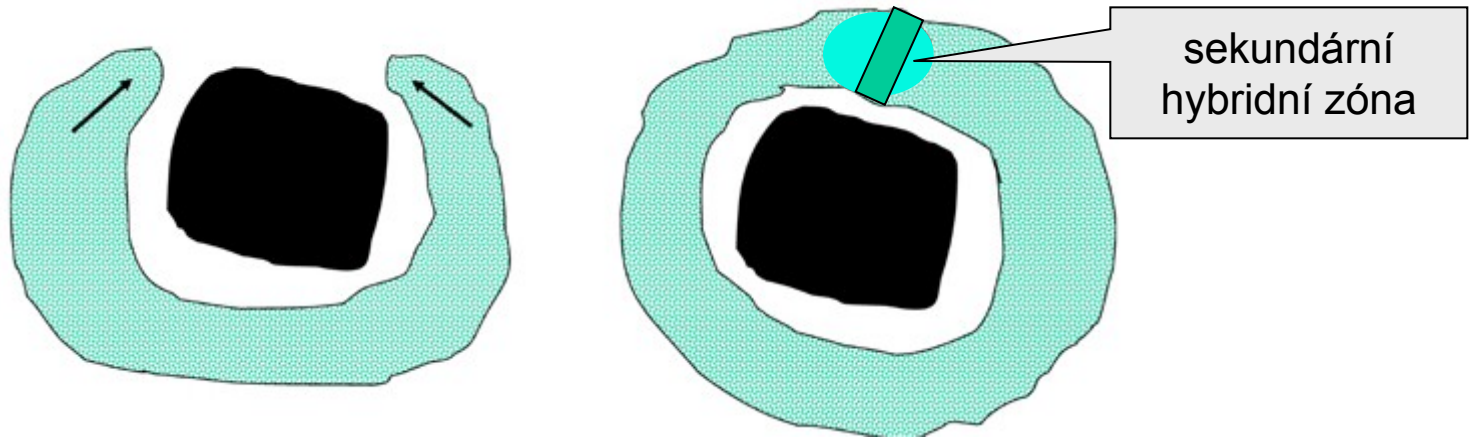
genetická revoluce \Rightarrow rychlá speciace



founder-flush model: *Drosophila*

kolonizace nového prostředí – absence selekce \Rightarrow rychlá divergence

Alo-parapatrická speciace



geografická izolace

neúplná reprodukční izolace → sekundární hybridní zóna

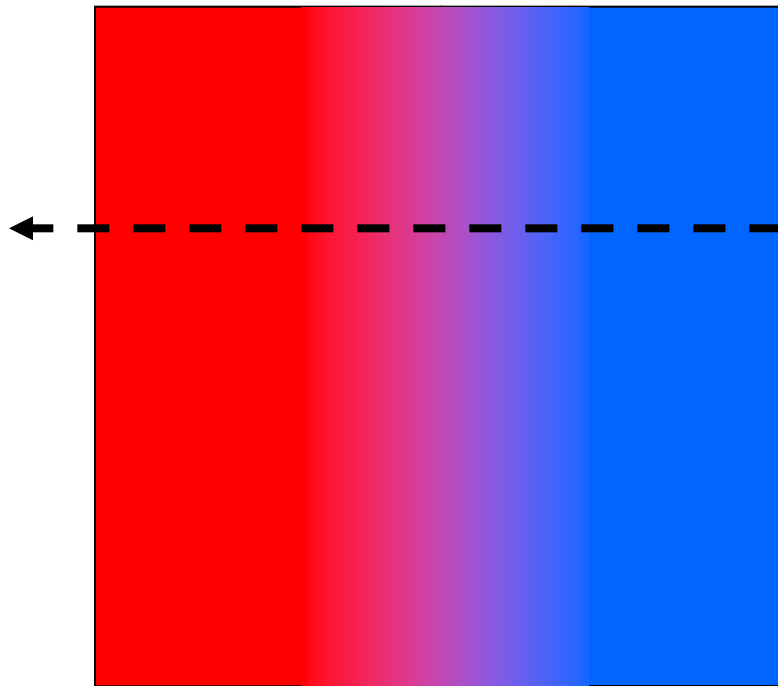
Hybridní zóny:

primární × sekundární

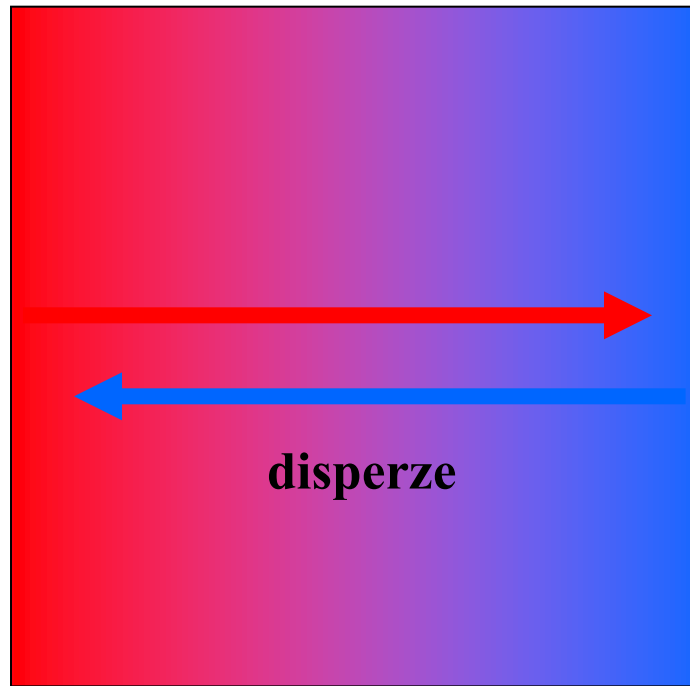
selekce vnější (extrinsic) × vnitřní (intrinsic)

tenzní zóna

Tenzní zóna



Tenzní zóna

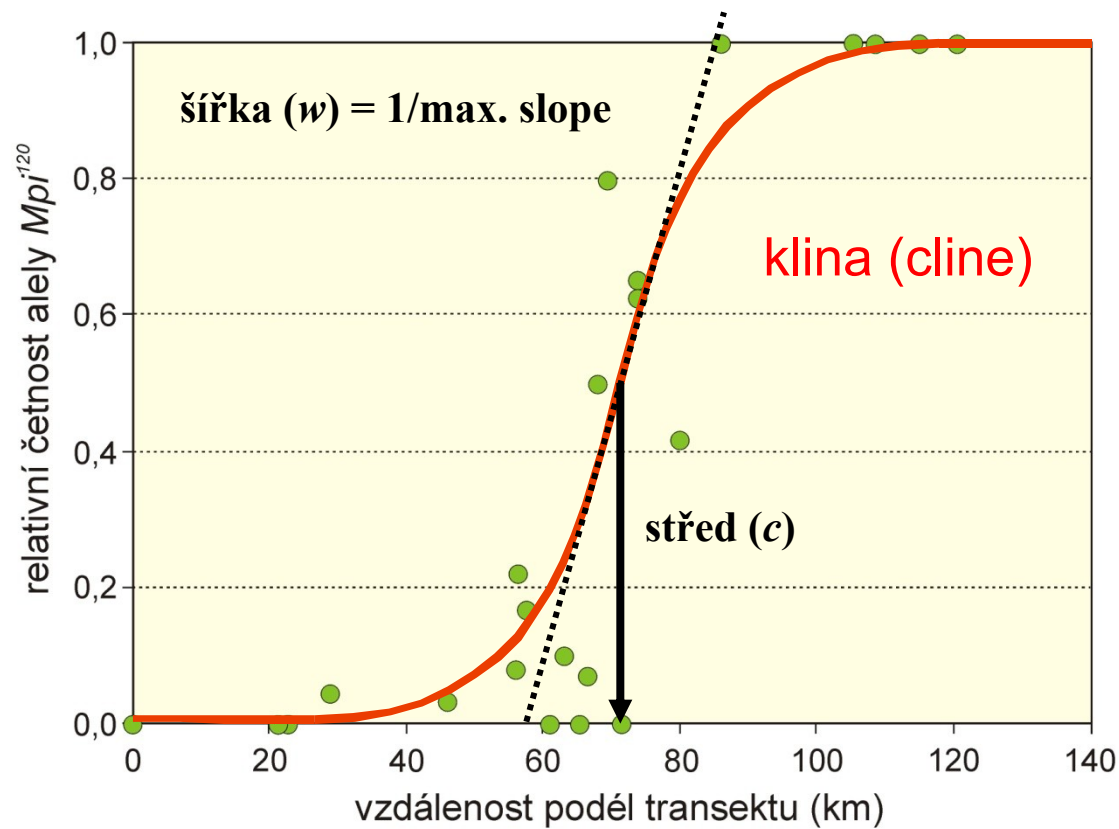


⇒ rozšiřování zóny

Tenzní zóna



⇒ zužování zóny

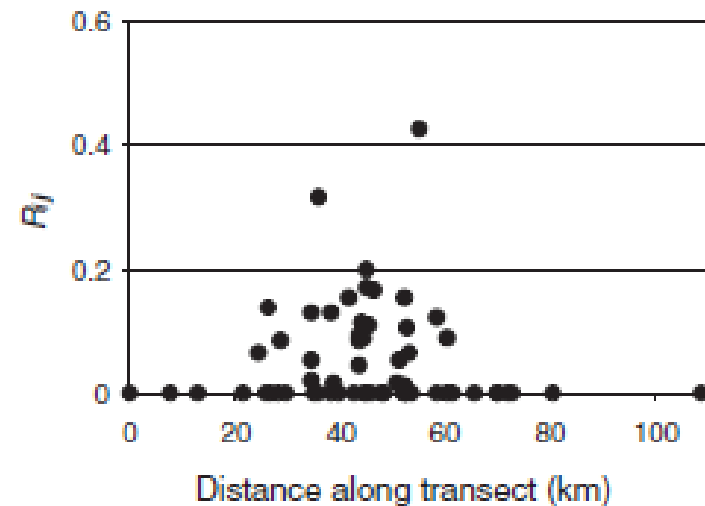


rovnováha disperze a selekce proti hybridům

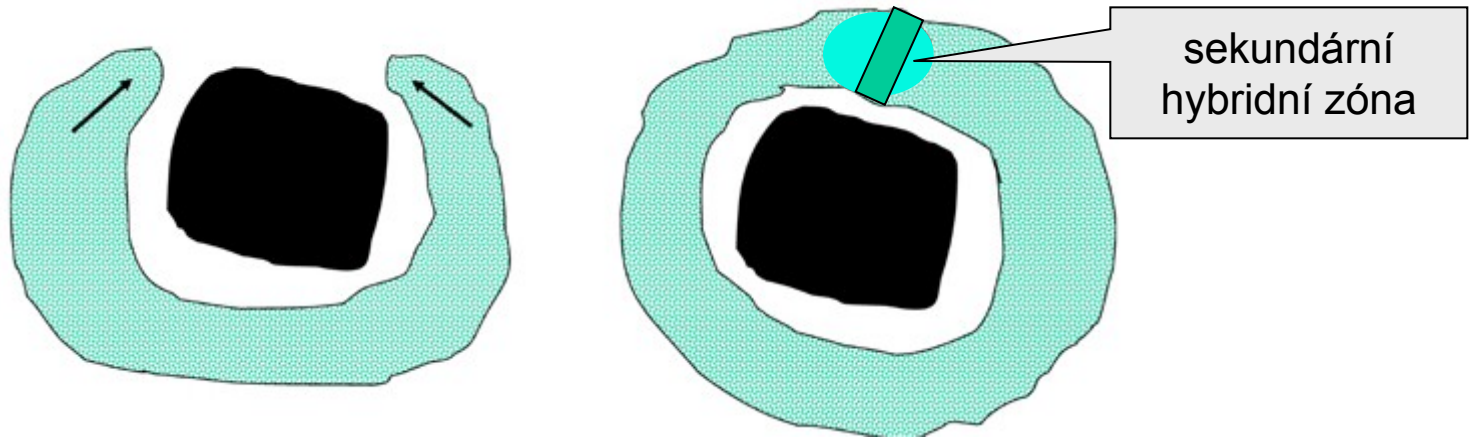
vazbová nerovnováha

koincidence klin = shoda polohy
(konkordance klin = shoda šířky)

pohyb zóny → „populační brázda“
(population trough)



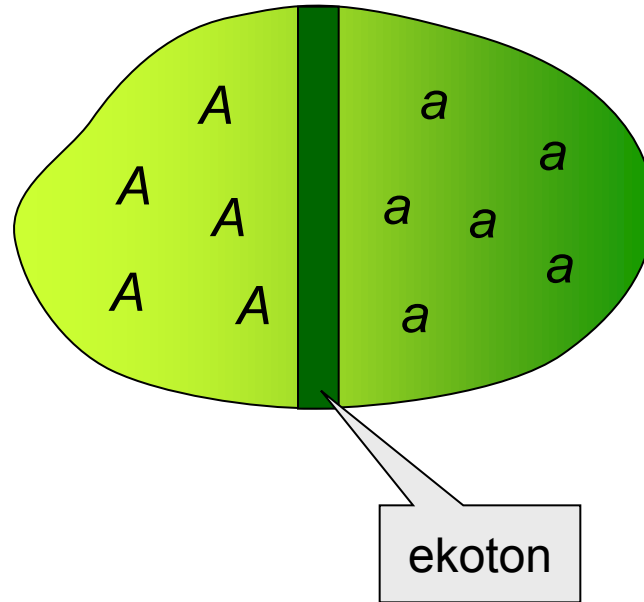
Alo-parapatrická speciace



selekce proti hybridům \Rightarrow vznik prezygotické bariéry
→ zesílení izolace (**reinforcement**) = Wallaceův efekt

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

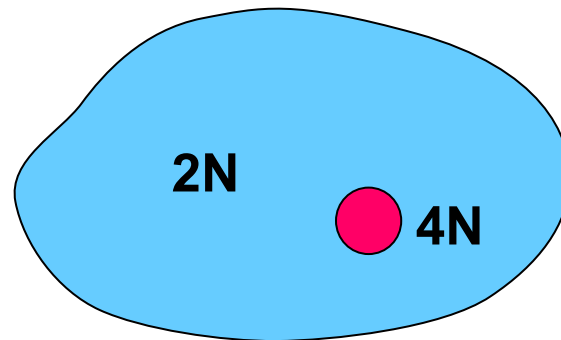
Sympatrická speciace

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

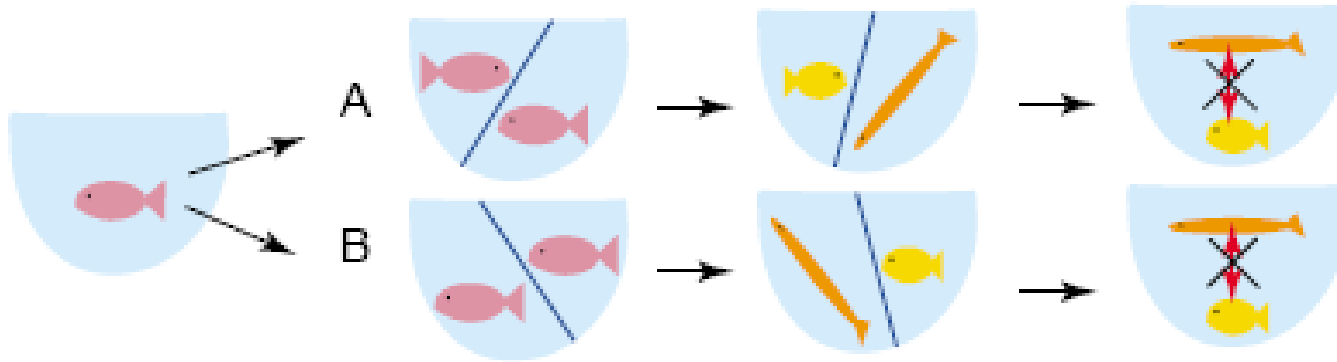
asortativní páření, genetické rozdíly,
různá inkubační doba (sezónní izolace)

absence postzygotických mechanismů



R. pomonella

Paralelní speciace



posun habitatu

role přírodního výběru

role pohlavního výběru (cichlidy)