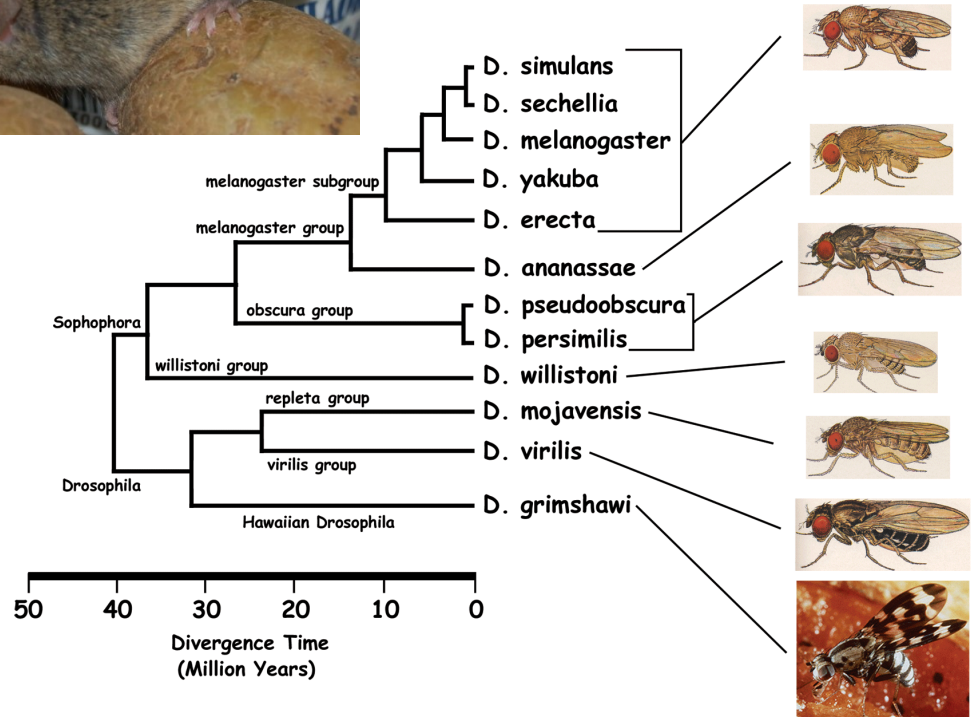
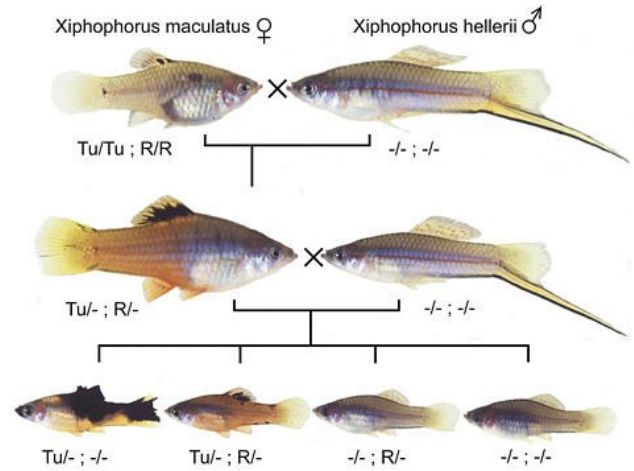
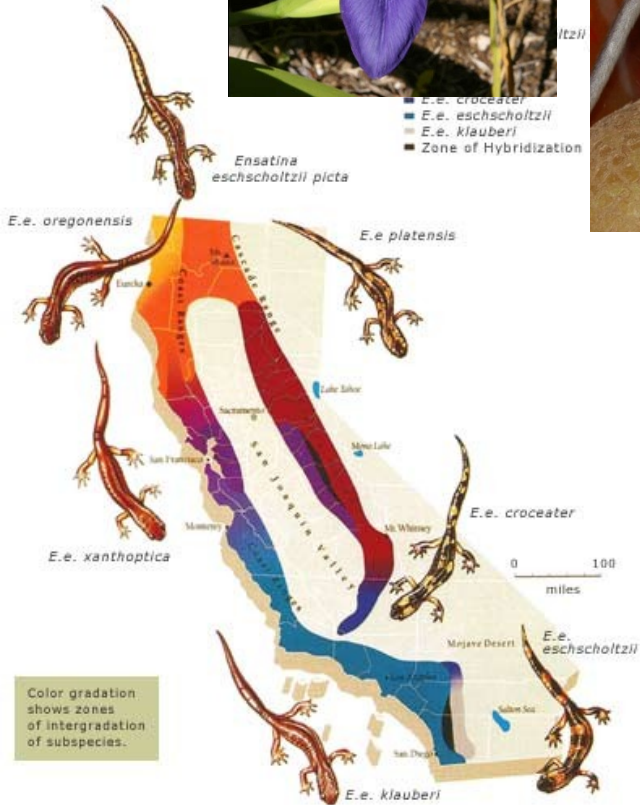


SPECIACE



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



Co je druh?

Jak druhy vznikají?





brhlík lesní (*Sitta europea*)

X



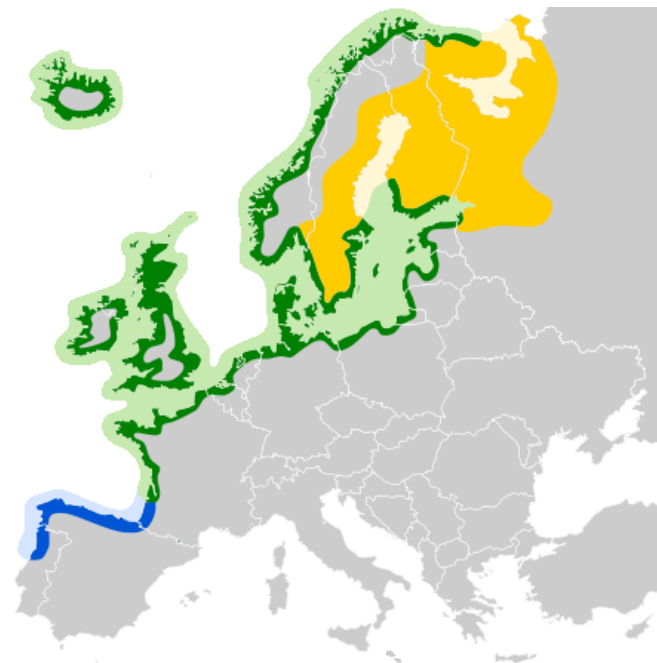
šoupálek dlouhoprstý
(*Certhia familiaris*)



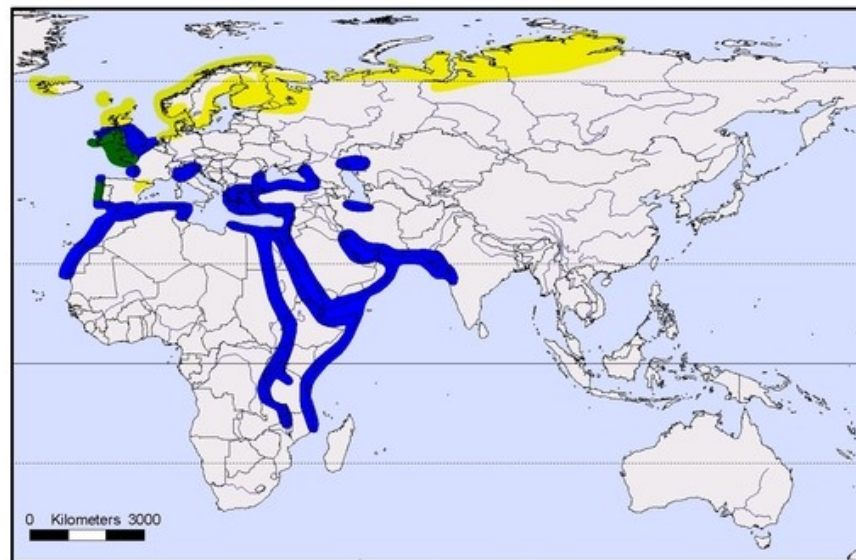
Mechanismy udržující integritu druhů



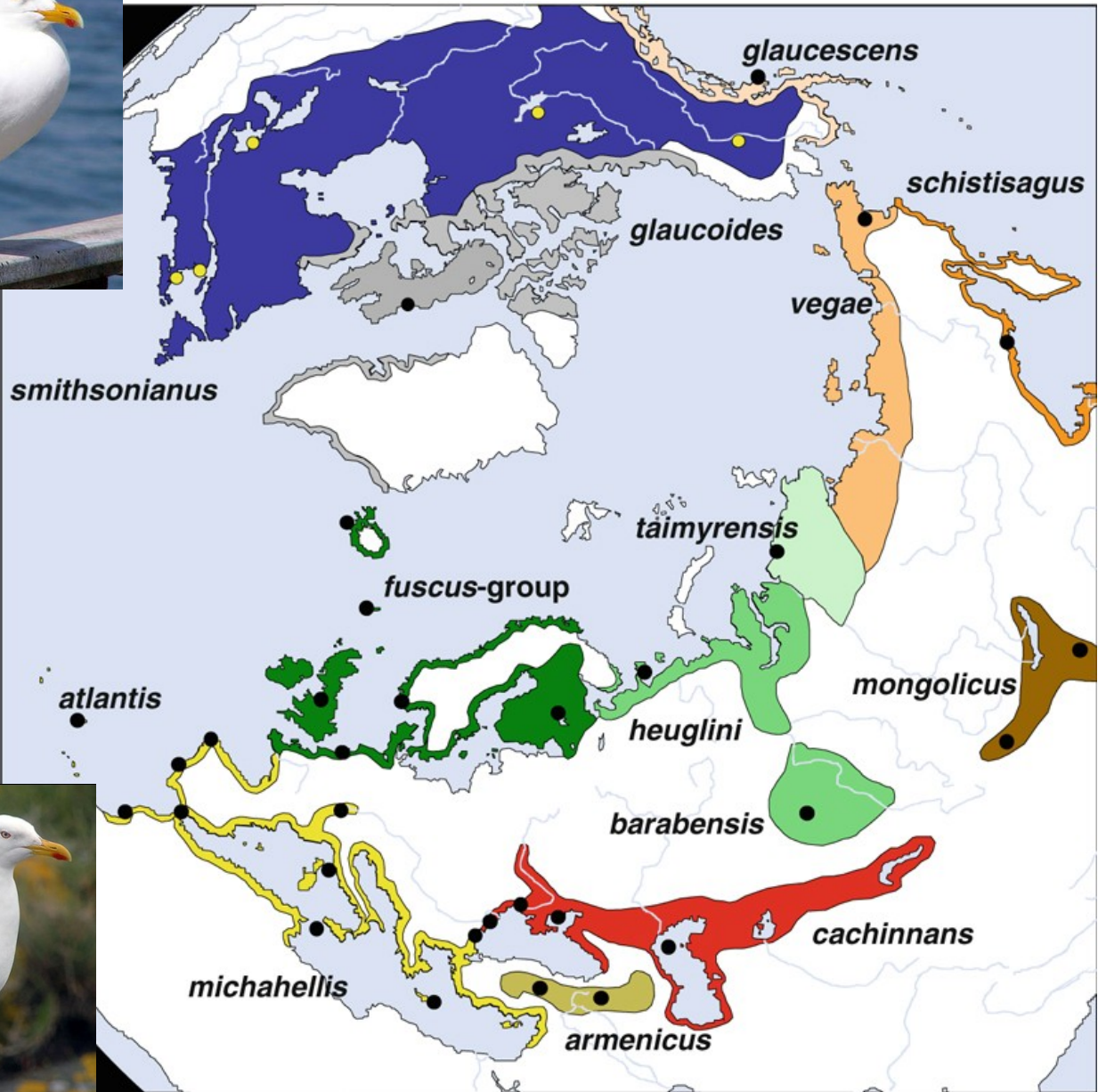
racek stříbřitý
(*Larus argentatus*)



racek žlutohý
(*L. fuscus*)

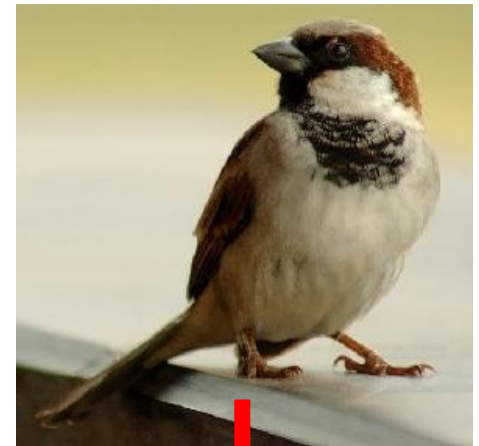
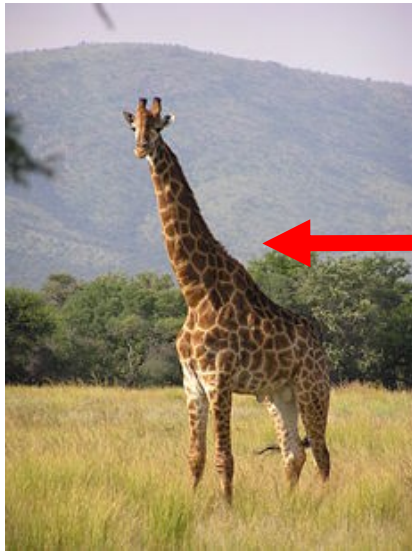


Larus fuscus
digitised by GROMS, after
del Hoyo et al. 1991-1999,
www.hbw.com
Copyright: GROMS/BFN - www.groms.de



Antika:

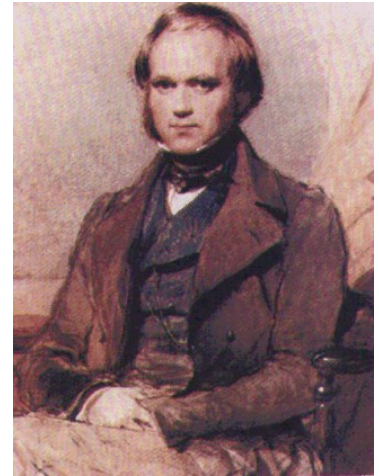
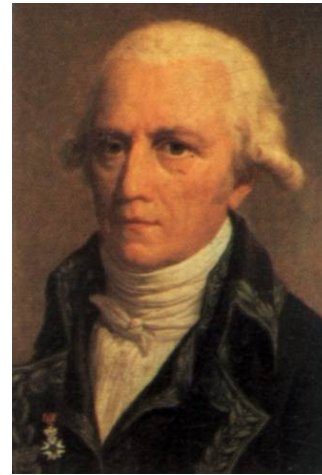
široké možnosti hybridizace mezi zcela nepříbuznými druhy



Jsou druhy reálně existující jednotky?

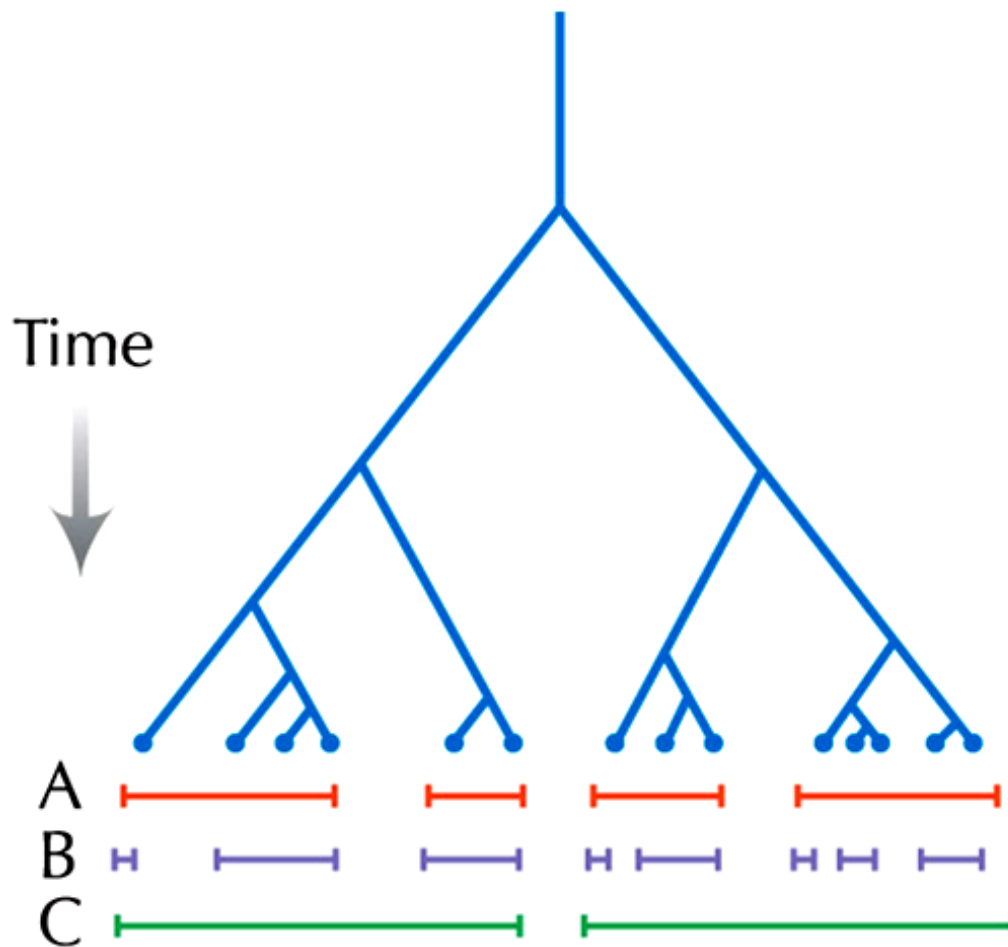
nominalisté:

existuje jen jednotlivé, obecniny až dodatečně, jsou to pouze slova
např. [William Ockham](#), populární ve Francii 18. stol (mladý [Buffon](#)
a [Lamarck](#)), [Darwin](#)



druhy jsou lidské abstrakce, uměle rozdělující přírodní
kontinuum

třídění organismů je podle Darwina do značné míry arbitrární:



realisté:

skutečné jsou jen obecniny (univerzálie), jednotlivé je odvozené,
nahodilé, proměnlivé a pomíjivé

např. Platón



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

Problém: definice by měla být současně univerzální a operační

Typologické (esencialistické) pojetí

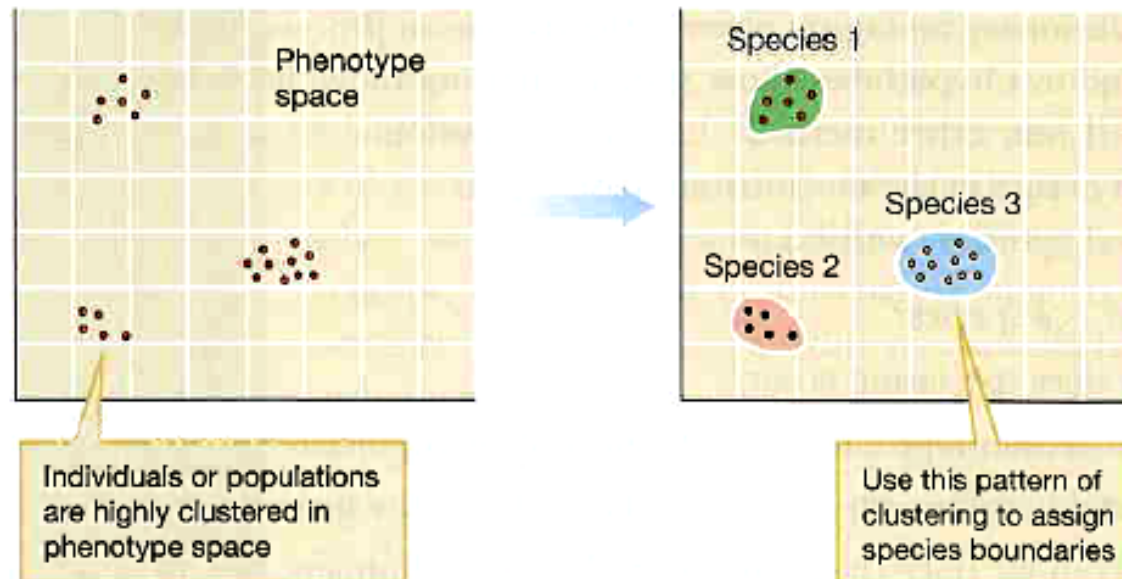
Platónův svět idejí: předpoklad existence omezeného počtu typů (univerzálií)

druh složen z jedinců majících stejnou podstatu (esenci)

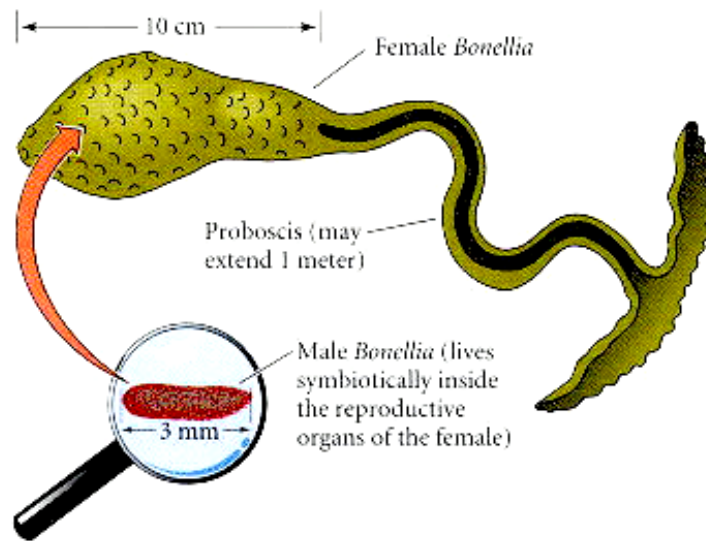
proměnlivost silně omezená, výsledkem nedokonalého vyjádření ideje

každý druh oddělen ostrou hranicí od ostatních

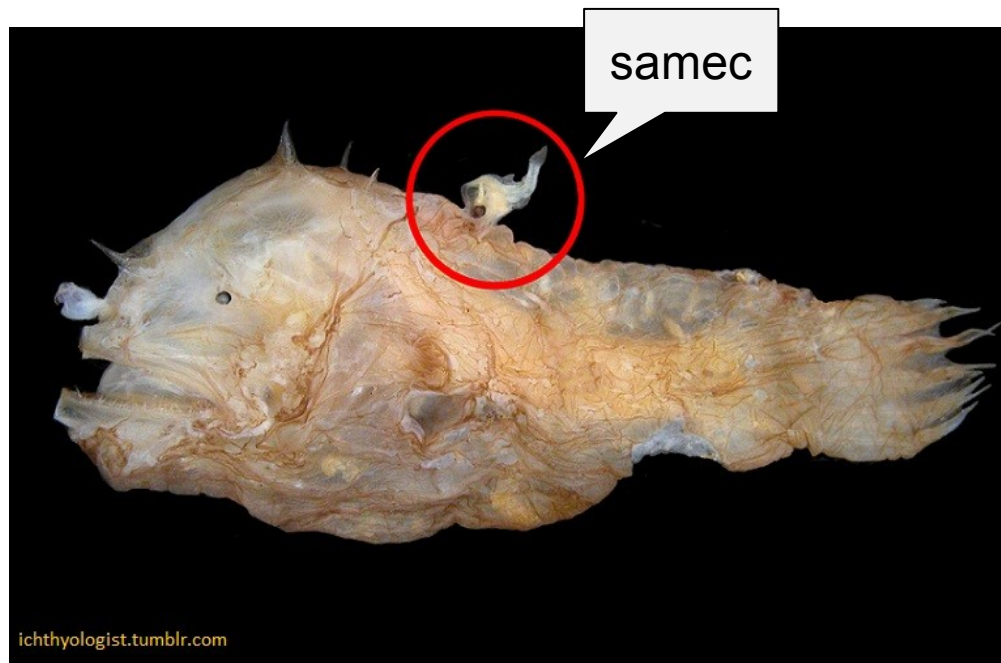
je neměnný v čase



× pohlavní dimorfismus

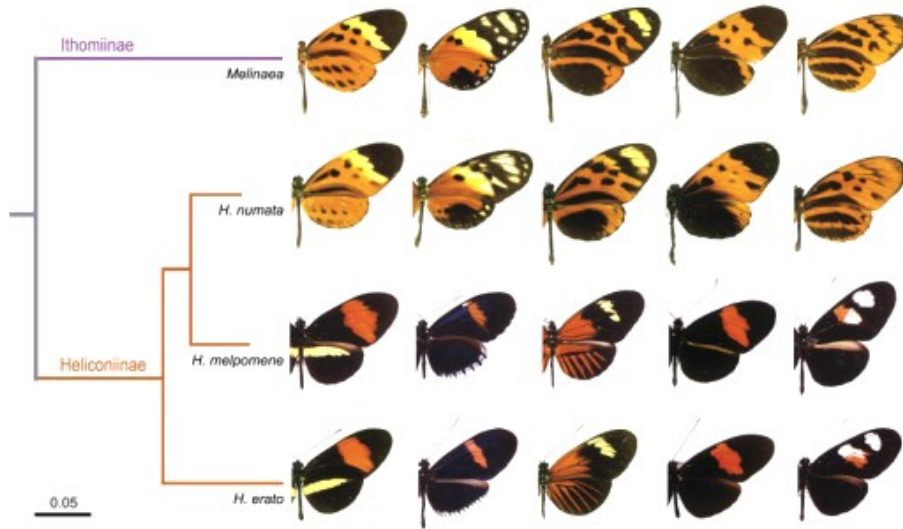


Bonellia viridis



dřas mořský
(*Lophius piscatorius*)

× polymorfismus, různá ontogenetická stadia



Heliconius spp.



Papilio polyxenes



Ranitomeya imitator

× podvojnÉ druhy (*sibling species*), kryptické druhy (*cryptic species*)



Drosophila persimilis/
D. pseudoobscura



Pipistrellus pipistrellus/*P. pygmaeus*

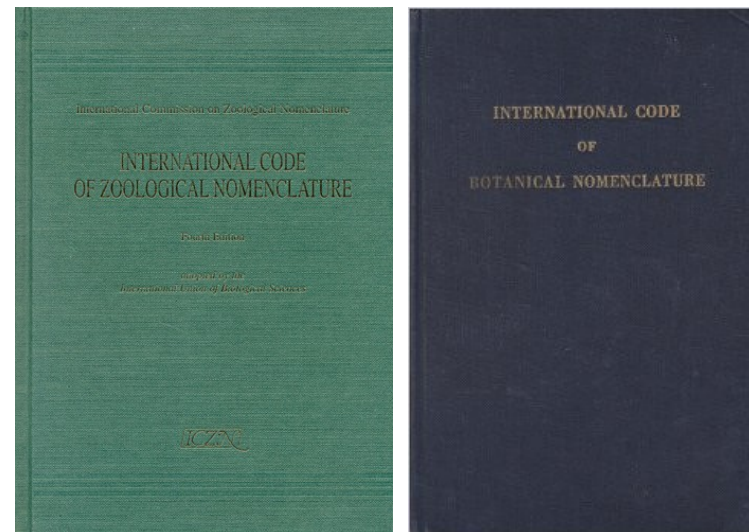
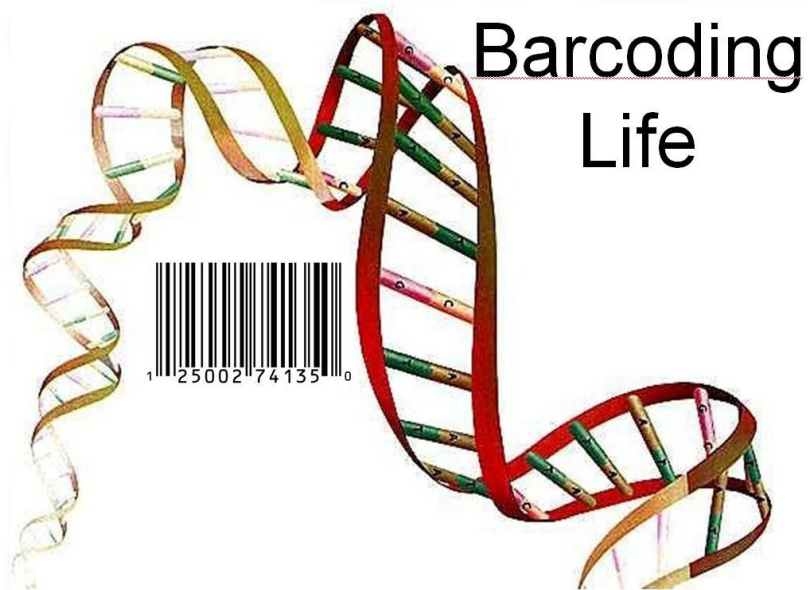


Certhia brachydactyla/*C. familiaris*

Typologický druh dodnes v nomenklatorické praxi:

typový exemplář = holotyp, typová série, typová lokalita

barcoding



DNA-based Identification System

Universal Product Code



- Ten unique states
- Twelve distinct positions

DNA Barcode



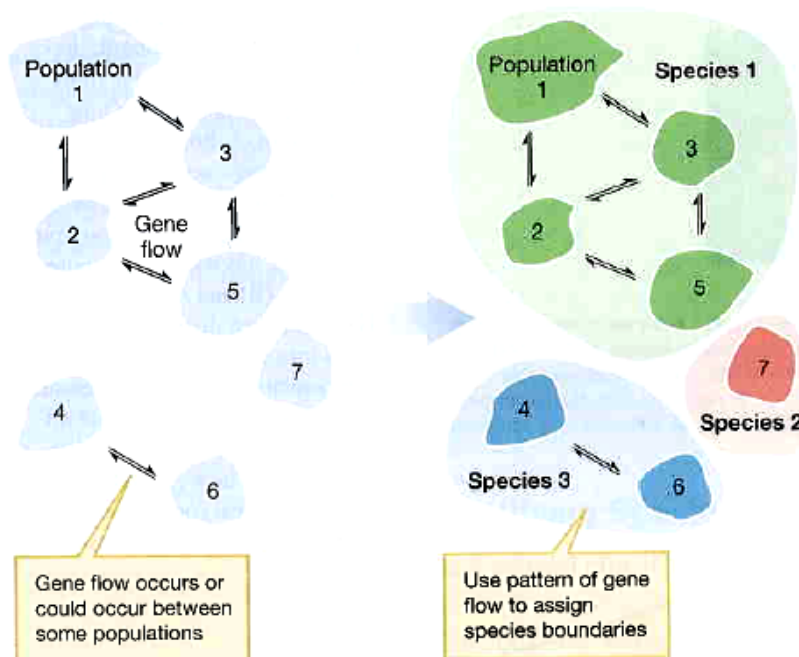
- Four unique states
- Over 600 positions

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

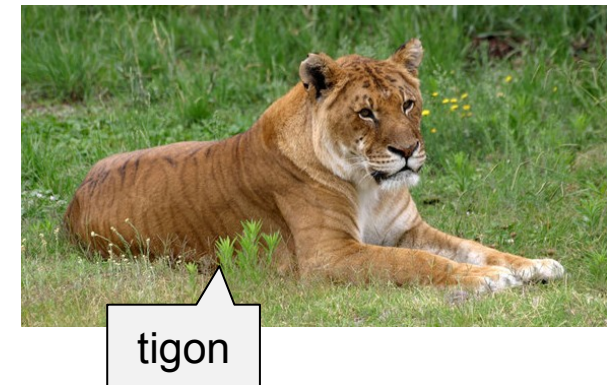
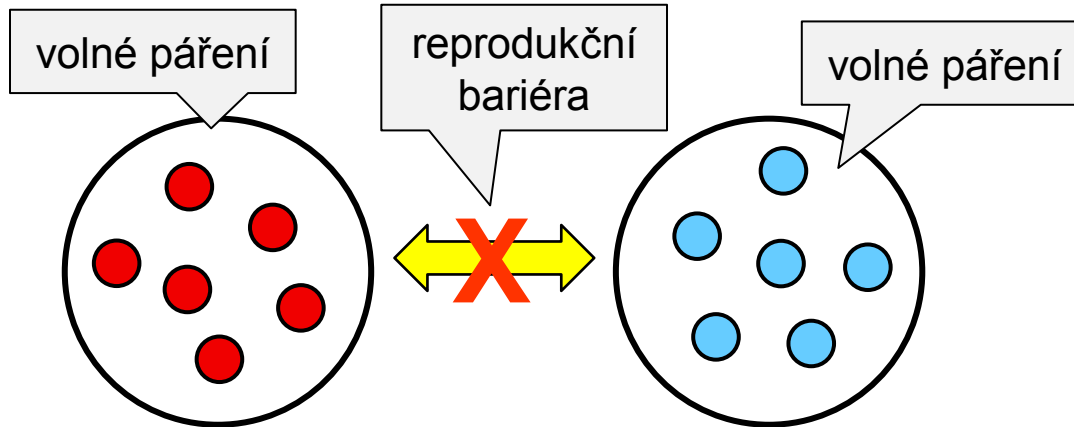
neexistují neměnné, „esenciální“ vlastnosti



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*)

pomocná kritéria (sekvence DNA)





Quercus gambelii



Q. grisea

grisea +
gambelii =
syngameon



Reprodukční bariéry

dříve reprodukčně izolační mechanismy = RIM ... dnes nepoužíváme (implikuje „aby“)!

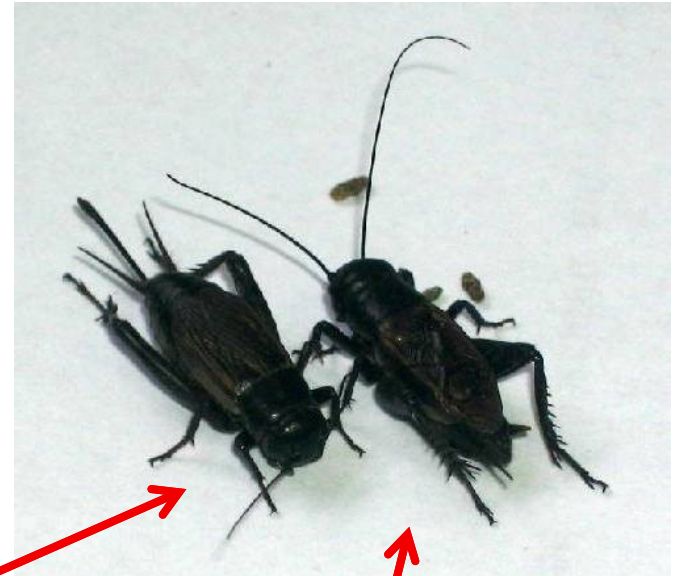
1. Prezygotické

A) předkopulační:

partněři se neseťkají:

sezónní (časové)

např. 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

A) předkopulační:

partněři se setkají, ale nedochází ke křížení:

etologické, behaviorální, sexuální

signály:

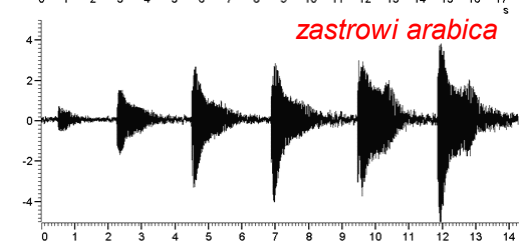
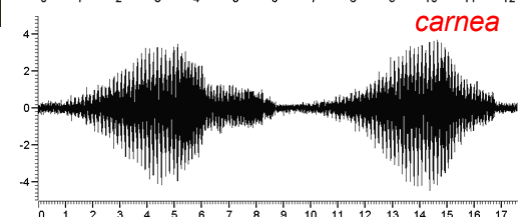
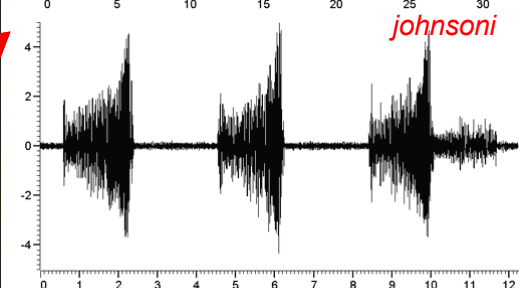
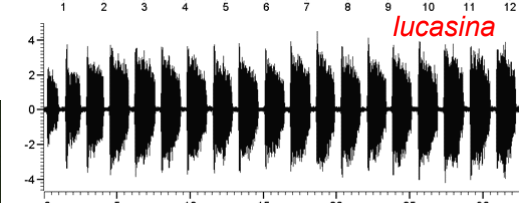
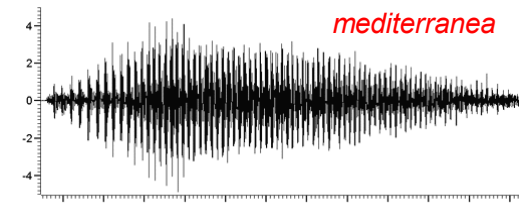
- zvukové



zlatoočka (*Chrysoperla*)



Reprodukční bariéry



1. Prezygotické

A) předkopulační:

partněři se setkají, ale nedochází ke křížení:

etologické, behaviorální, sexuální

signály:

- zvukové
- chemické
- světelné



dráha světlušky

1. Prezygotické

A) 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*)

signály:

- zvukové
- chemické
- světelné
- behaviorální (např. svatební tance)
- různí opylovači u rostlin



1. Prezygotické

B) pokopulační:

ke křížení dochází, ale nedochází k přenosu gamet:

mechanické:

- především rostliny, u živočichů tvar genitálií



kočka



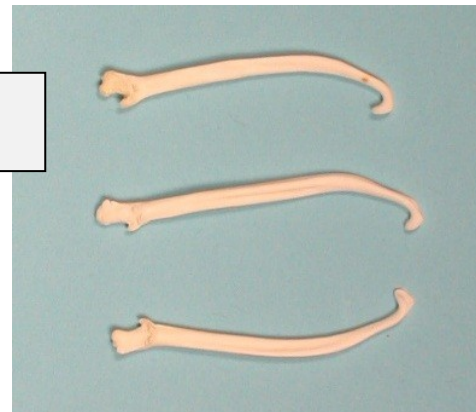
os penis



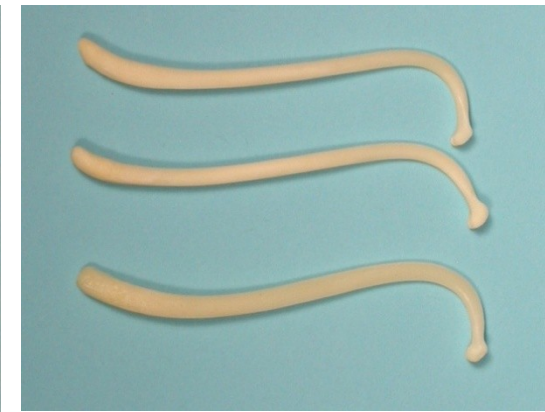
mrož (fossilní: 1,2 m a recentní: 56 cm)



liška



norek



mýval

1. Prezygotické

B) 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
ve spermatéce samic jiných druhů

rostliny: prorůstání pylové láčky čnělkou

2. Postzygotické

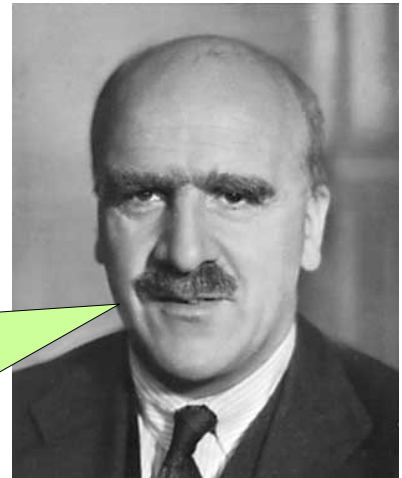
neživotaschopnost (inviabilita) F1 hybridů

sterilita F1 hybridů

snížená viabilita nebo fertilita F2 nebo zpětných kříženců
= hybridní dysgeneze

Haldaneovo pravidlo:

Jestliže je u hybridů snížená
fertilita nebo viabilita, jde
většinou o heterogametické
pohlaví^{*}



^{*}) *Drosophila* – samci (XY); *Abraxas* – samice (WZ)

Haldaneovo pravidlo vysvětluje **Velký efekt chromozomu X** (*Large X Effect*): geny mající velký účinek na postzygotickou reprodukční izolaci se zpravidla nacházejí na chromozomu X

teorie dominance

(Muller 1940, 1942; Orr 1997):

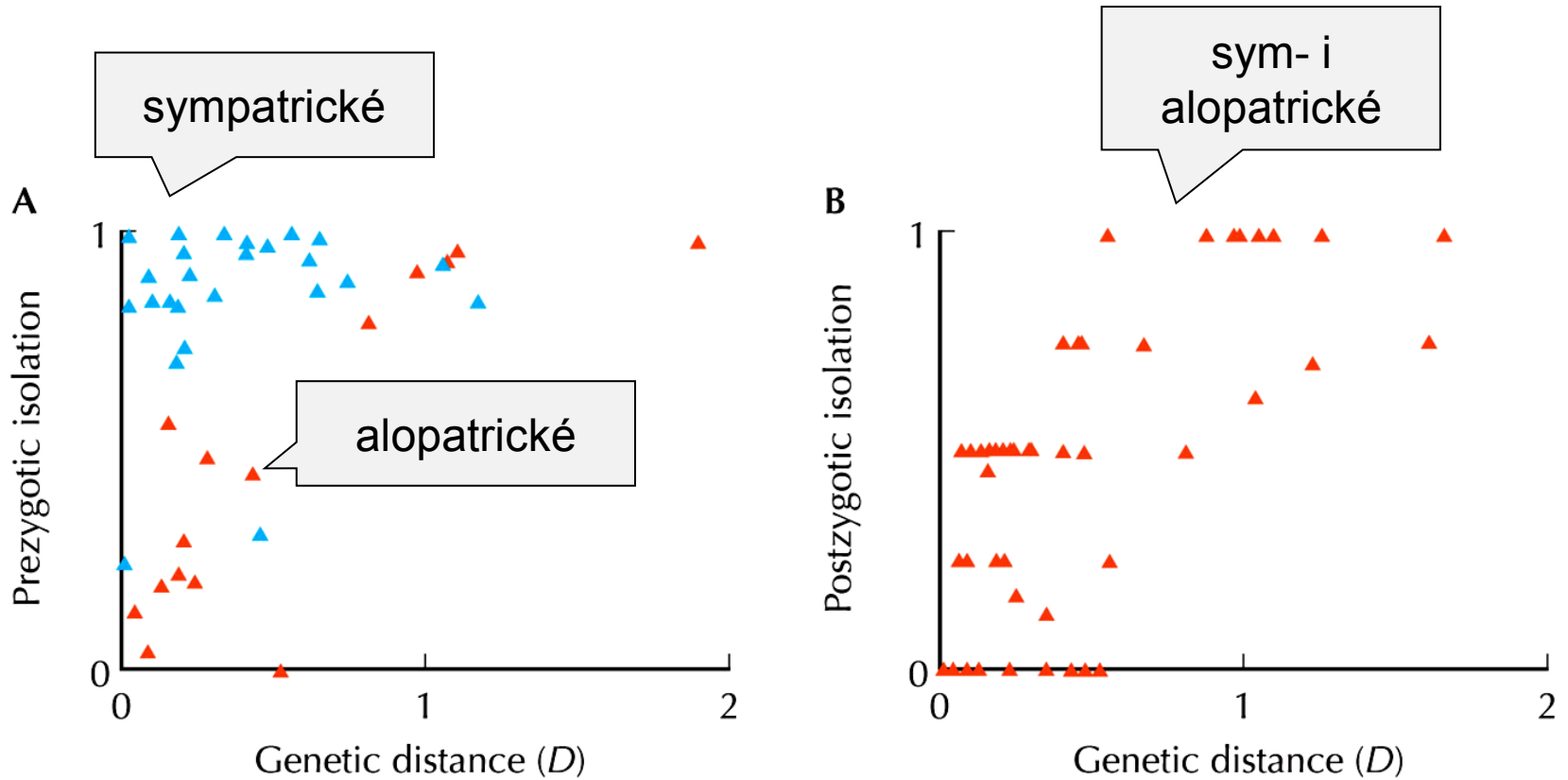
samci – dominantní i recesivní alely genů na X

samice – pouze dominantní alely



Drosophila pseudoobscura × *D. persimilis*

Mezi alopatickými druhy vzniká pre- i postzygotická izolace podobným tempem ...



... mezi sympatickými/parapatickými druhy vzniká prezygotická izolace rychleji

Pojetí příbuzná biologickému druhu:

Rozpoznávací druh (*Recognition species concept*)

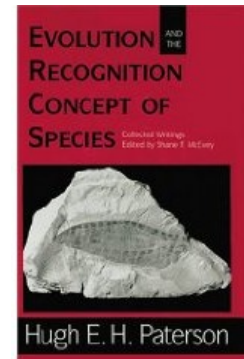
Hugh E.H. Paterson (1985)

důraz ne na izolaci, ale na společný fertilizační systém:

specifický systém rozpoznání partnera (SMRS = *specific mate recognition system*)

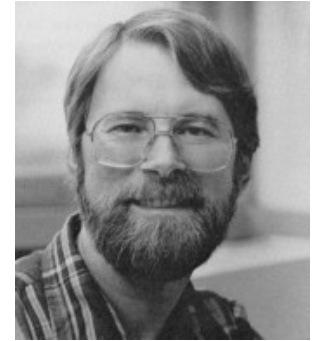
námluvy, načasování páření, výběr prostředí, zbarvení, endokrinní systém, tvar kopulačních orgánů, gametická kompatibilita, ...

reprodukční izolace jako vedlejší produkt



Pojetí příbuzná biologickému druhu:

Kohezní druh (*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

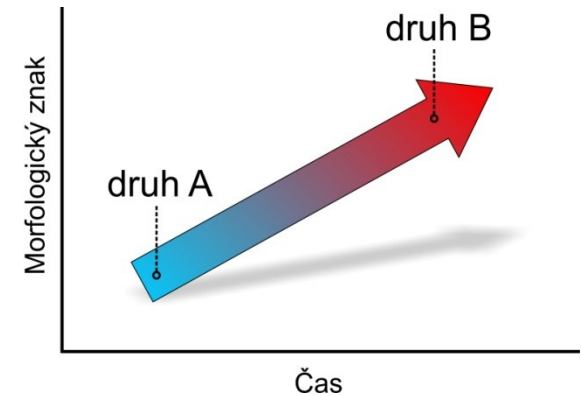
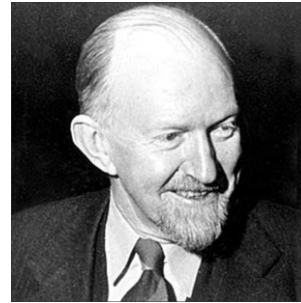
Evoluční druh (*Evolutionary species concept*)

snaha o vertikální chápání druhu

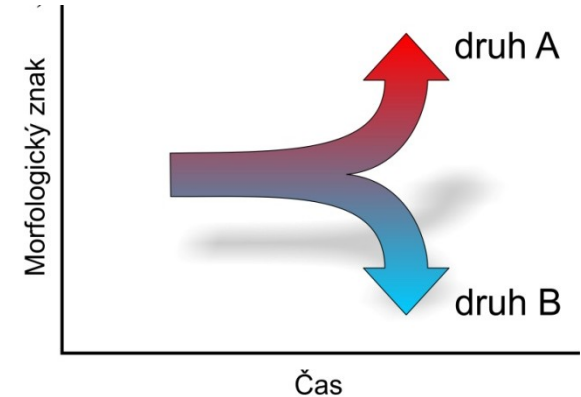
George Gaylord Simpson (1961):
fyletická speciace, chronospecies
asexuální organismy

časové hledisko

biologický druh jeho součástí



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.“

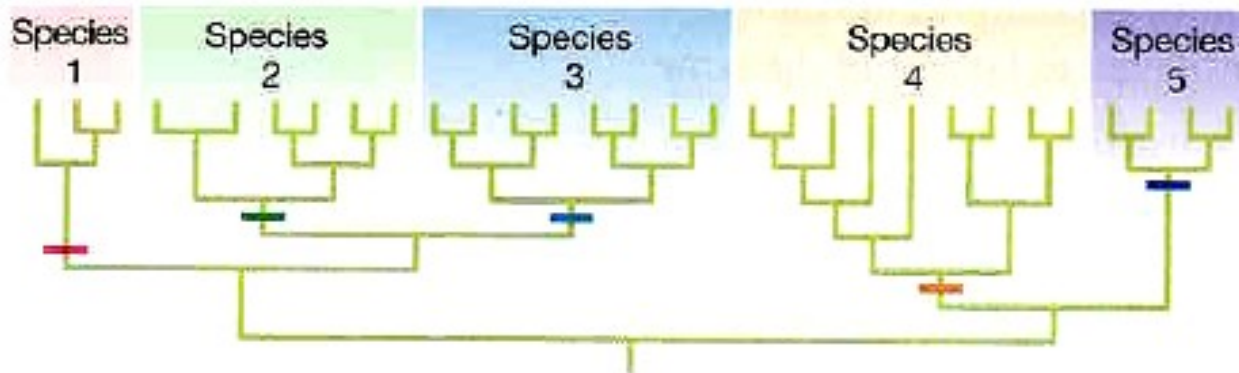
na rozdíl od Simpsonova pojetí u Wileyho pouze kladogeneze,
tj. štěpná speciace

Fylogenetický druh (*Phylogenetic species concept*)

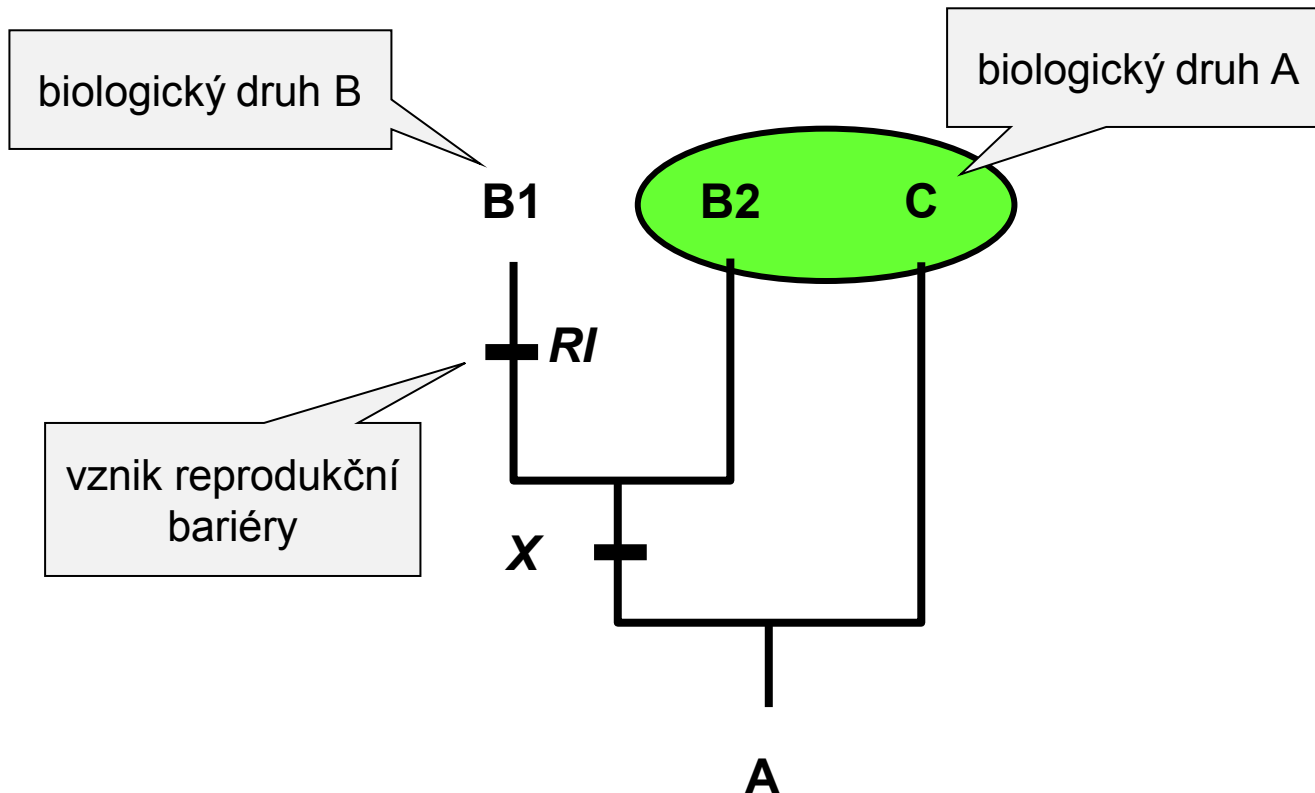
důraz na diagnostická kritéria → ale která to jsou?

⇒ primární rekonstrukce fylogeneze (synapomorfie)

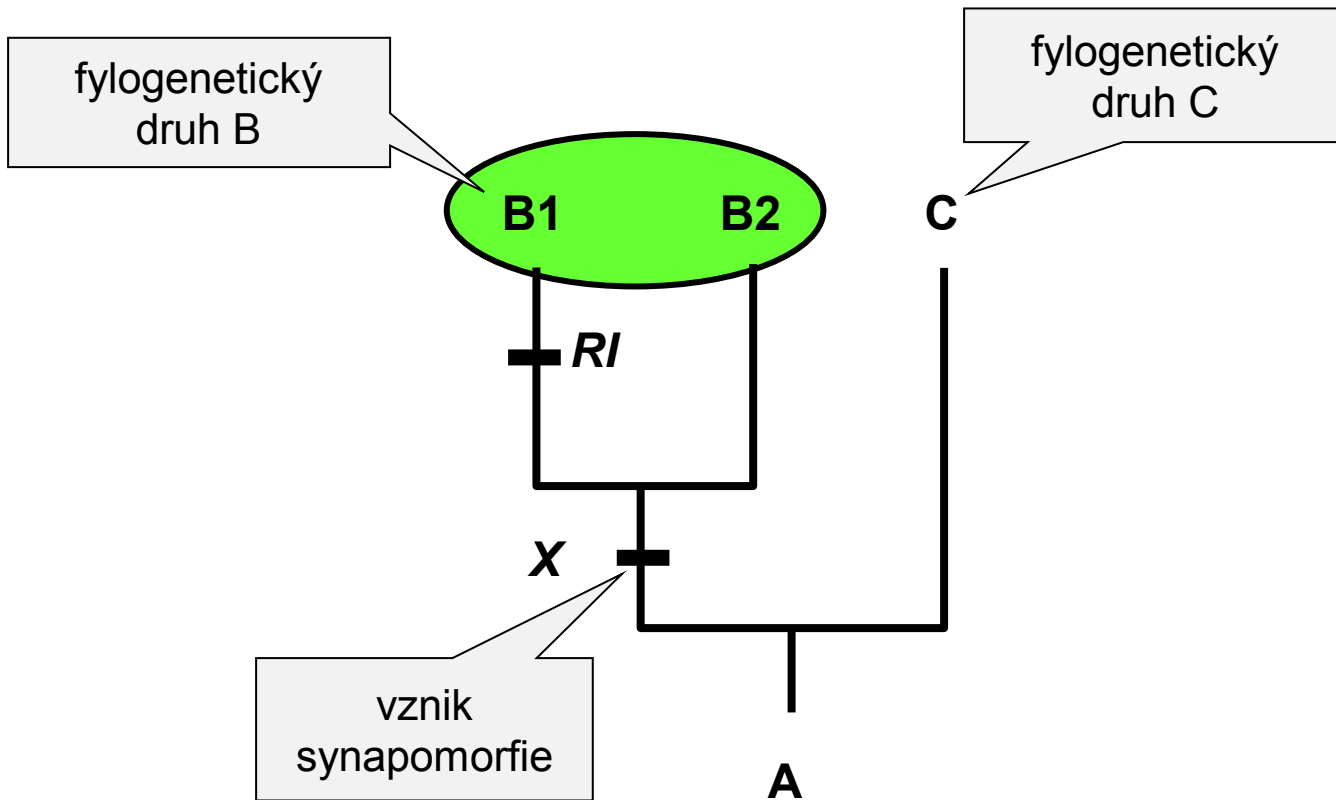
Fylogenetický druh = nejmenší monofyletická skupina odlišená sdíleným odvozeným znakem



Vztah biologického a fylogenetického druhu:



Vztah biologického a fylogenetického druhu:



SPECIACE

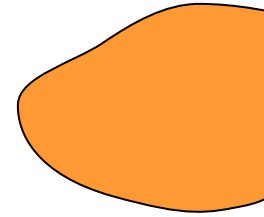
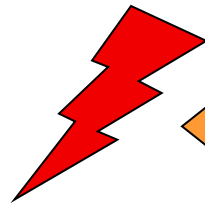
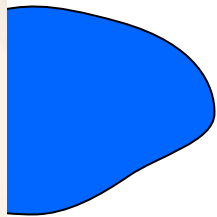
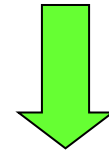
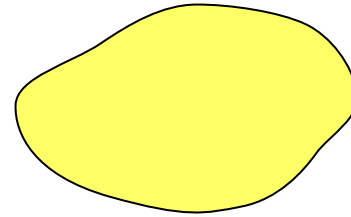
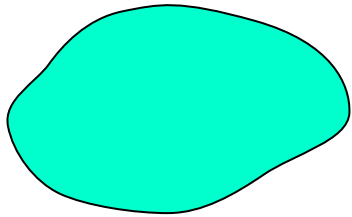
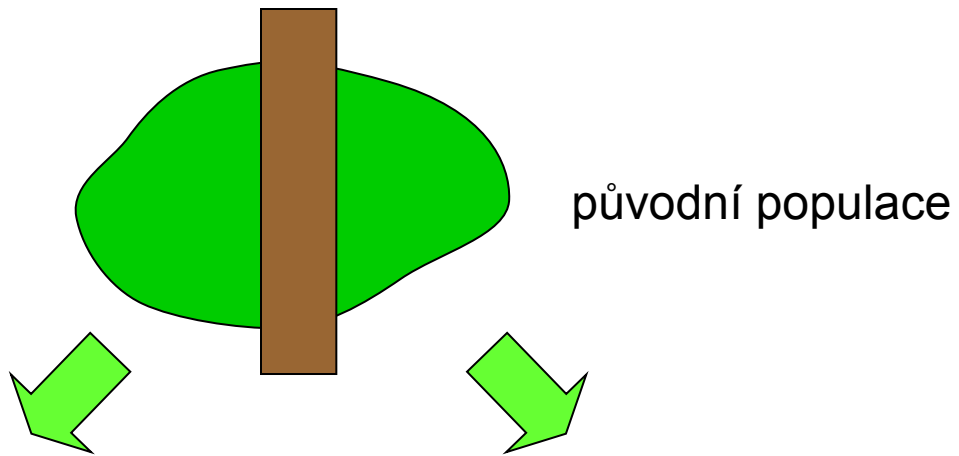
- geografie:**
- | | |
|------------------------------|--|
| alopatrická
(izolace) | alopatrická
peripatrická
alo-parapatrická (<i>reinforcement</i>) |
| sympatrická
(bez izolace) | parapatrická
sympatrická |
- mechanismus:**
- drift
 - selekce
 - pohlavní výběr
 - hybridizace
 - polyploidizace
- genetické elementy:** geny vs. chromozomy (stazipatrická speciace)

Alopatrická speciace

geografická izolace

postupná divergence: mutace, drift, selekce, pohlavní výběr

reprodukční bariéry jako vedlejší produkt



inkompatibilita

The diagram shows the divergence of the two populations. The left population (cyan) evolves into a blue shape, and the right population (yellow) evolves into an orange shape. This process is driven by 'mutace', 'drift', and 'selekce', leading to 'divergence'. At the bottom, a red lightning bolt symbol is flanked by a blue arrow pointing right and an orange arrow pointing left, representing 'inkompatibilita' (incompatibility).

Dobzhanského-Mullerův model:



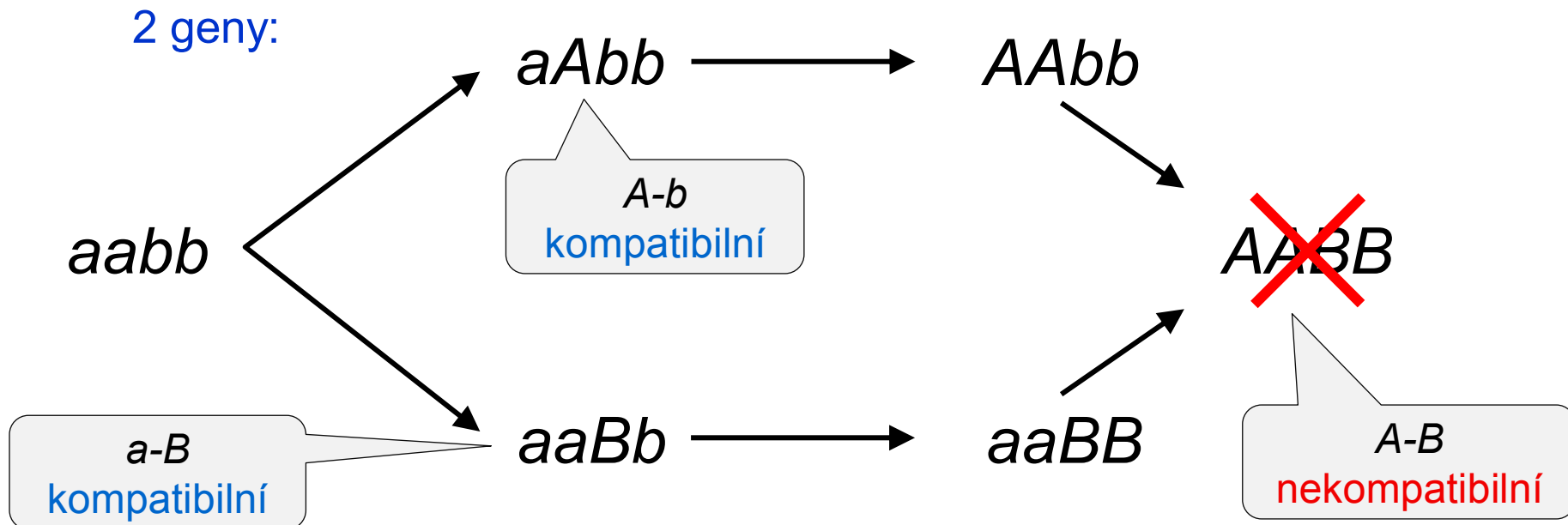
W. Bateson



T. Dobzhansky



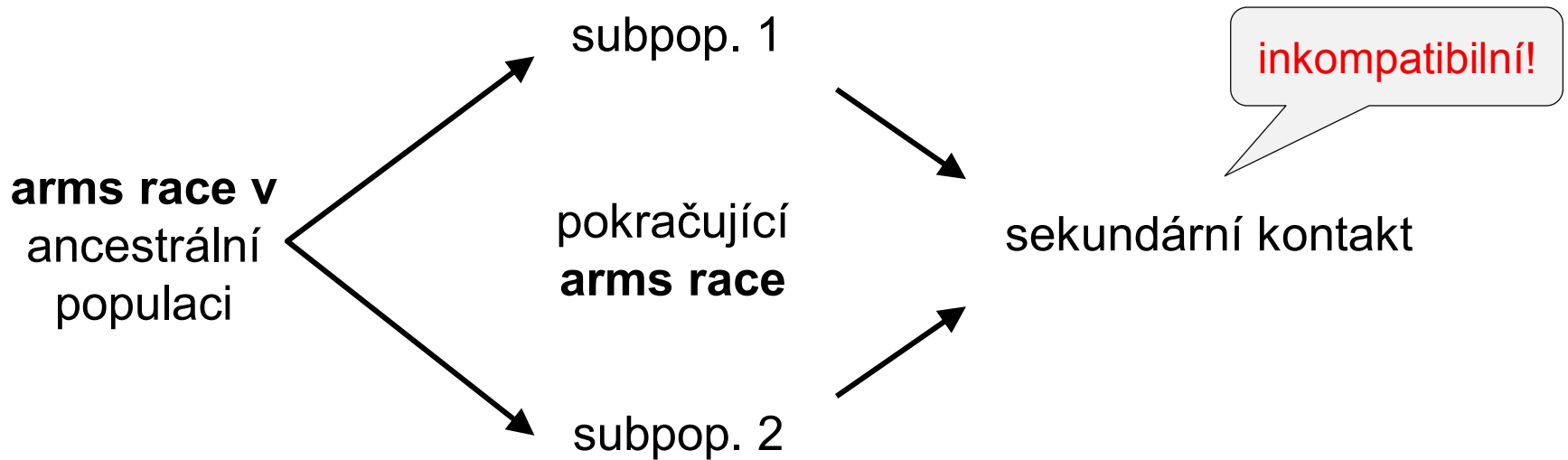
H. Muller

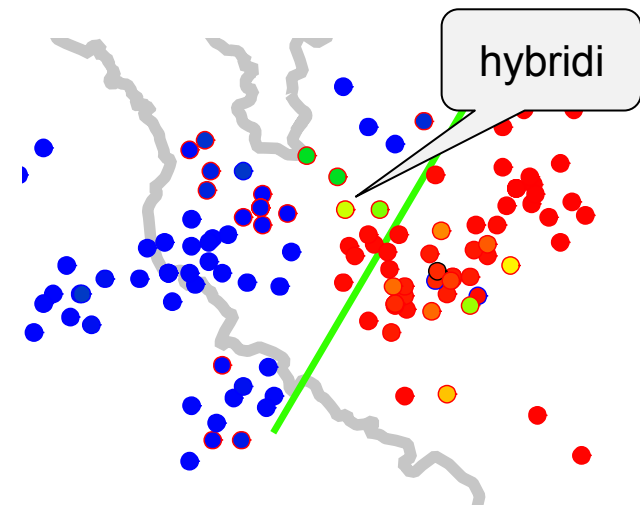
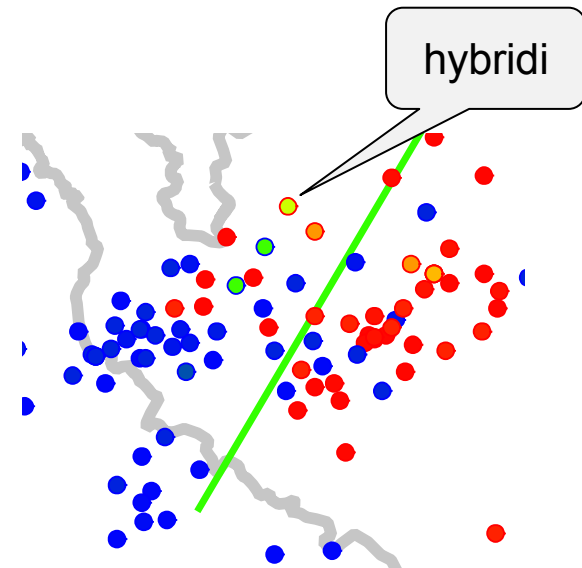
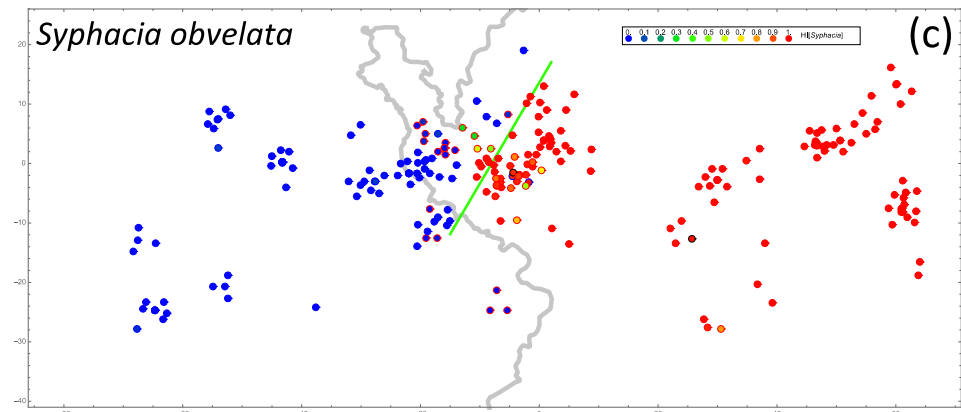
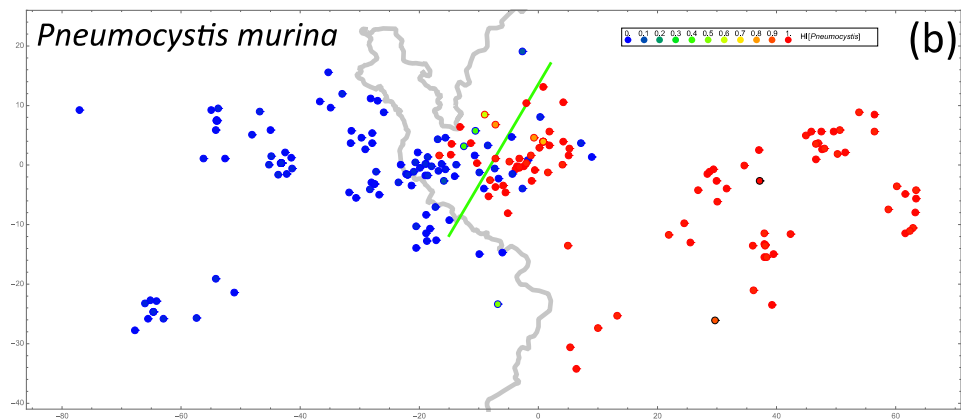
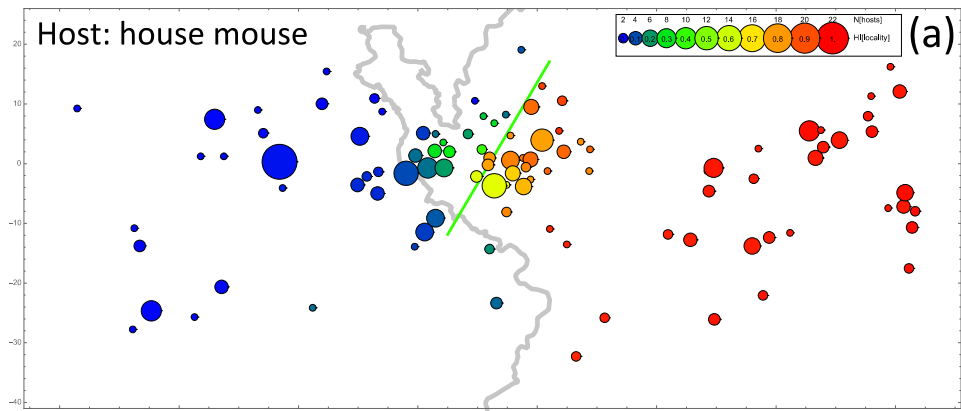


velké populace

alopatrická speciace zpravidla pomalá (výjimky: pohlavní výběr, genetický konflikt)

genetický konflikt:

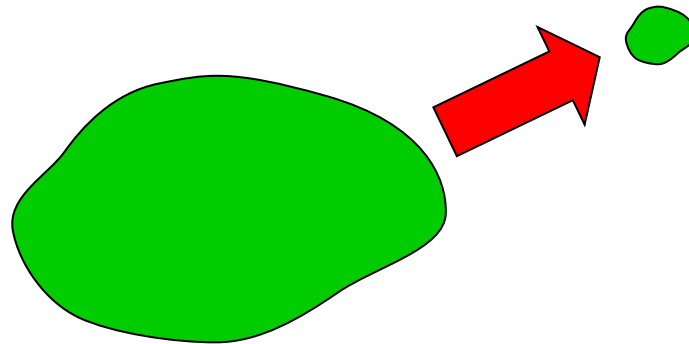




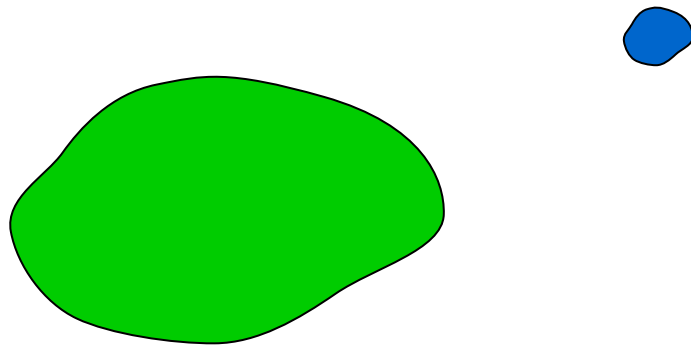
Peripatrická speciace (*founder-effect speciation*)

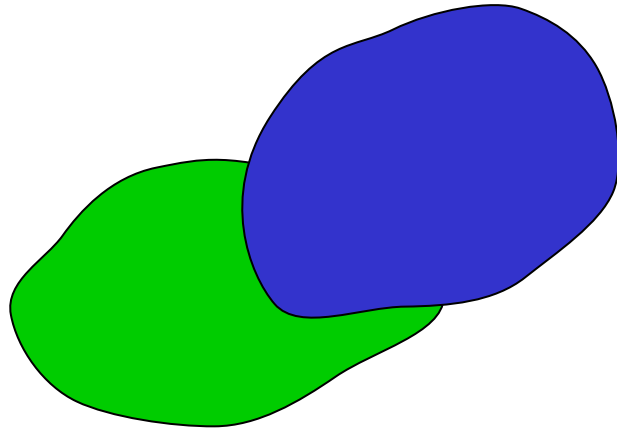
Mayr: efekt zakladatele

ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)



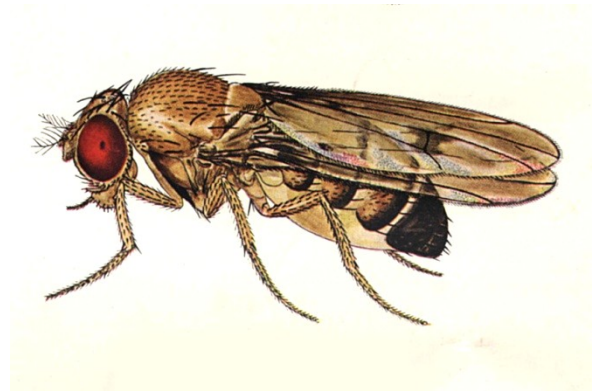
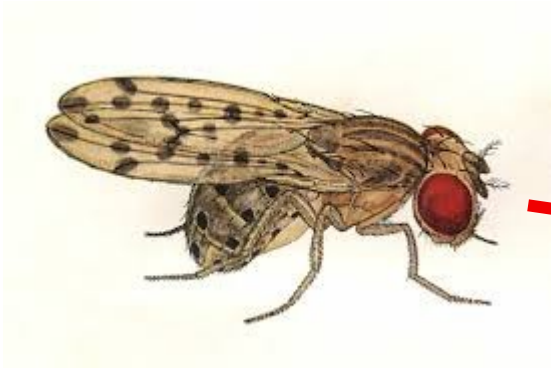
genetická revoluce \Rightarrow rychlá speciace





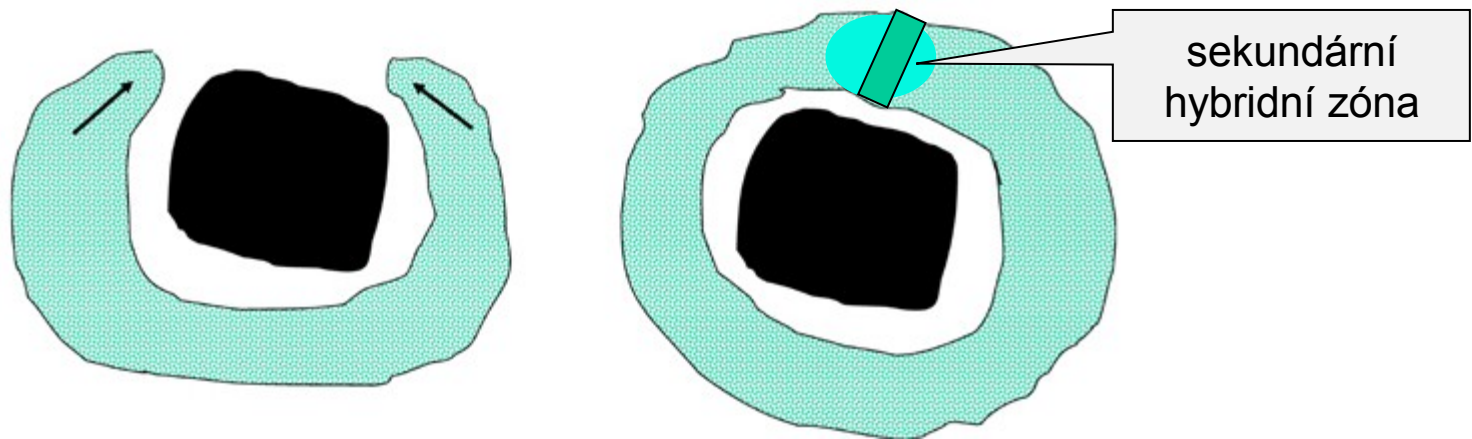
founder-flush model: *Drosophila*

kolonizace nového prostředí – absence selekce \Rightarrow rychlá divergence



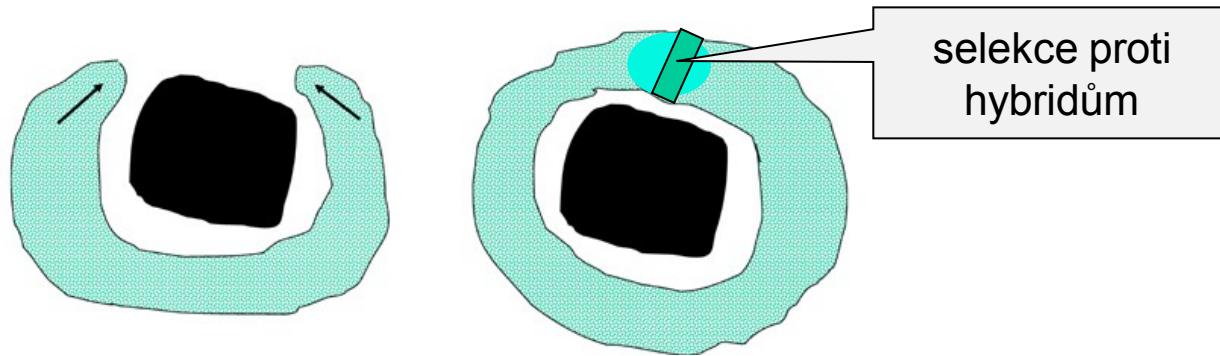
Alo-parapatrická speciace (*reinforcement speciation*)

A. R. Wallace, R. A. Fisher, T. Dobzhansky

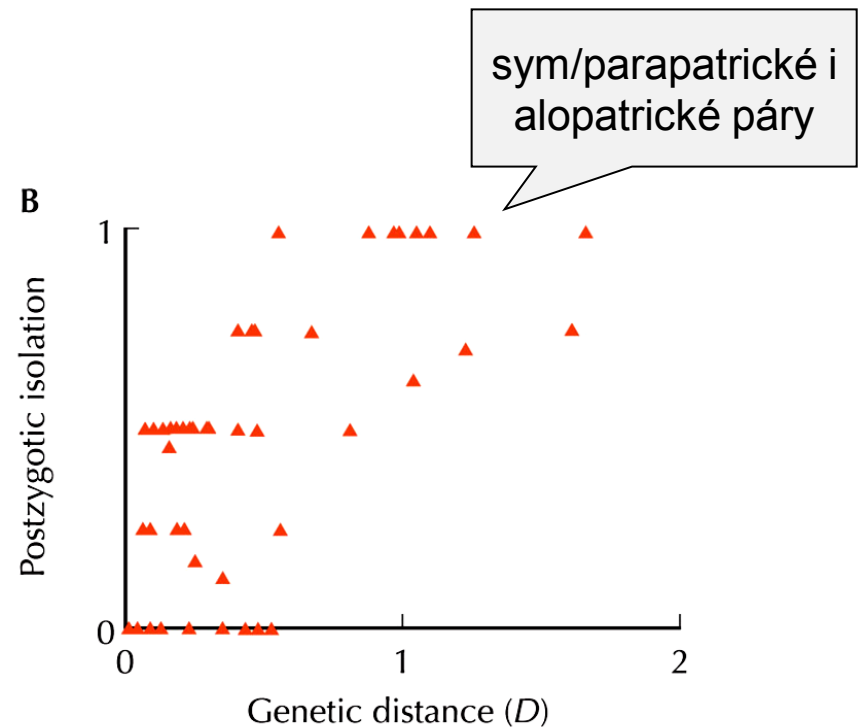
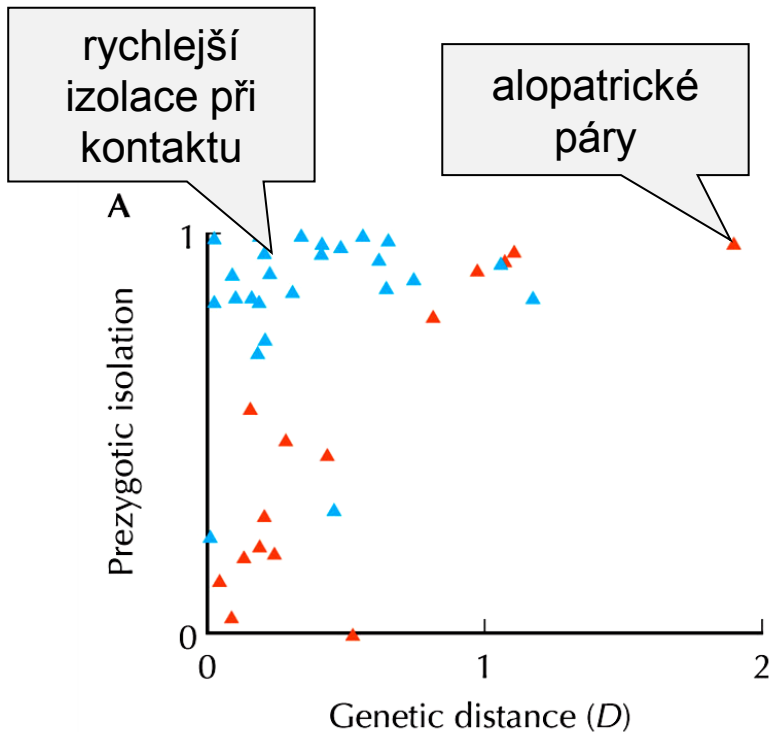


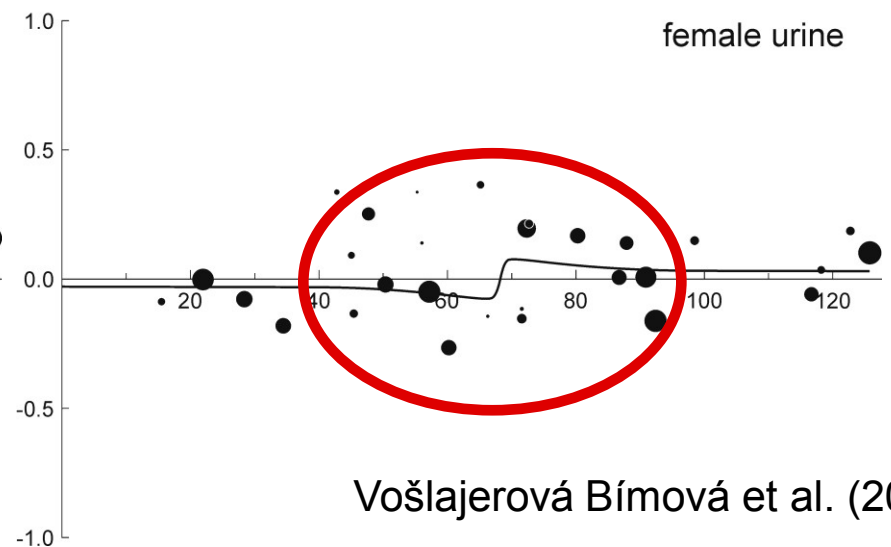
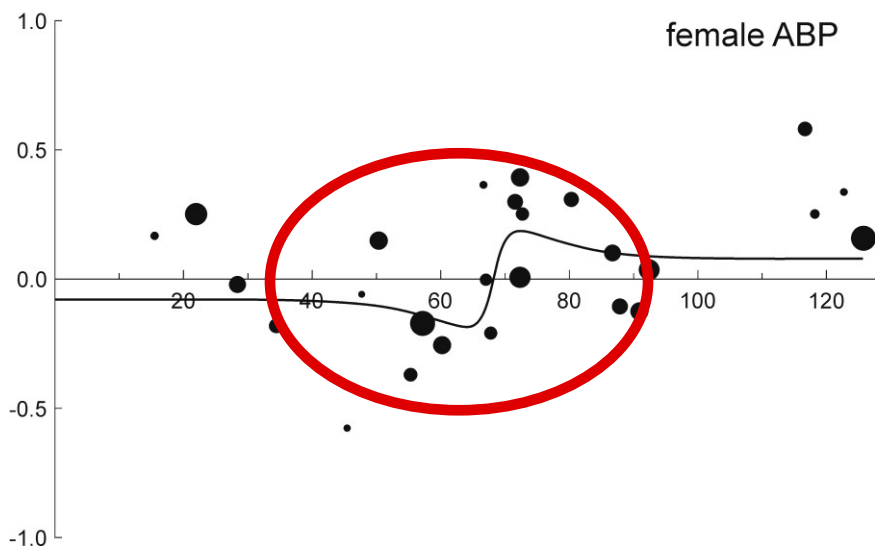
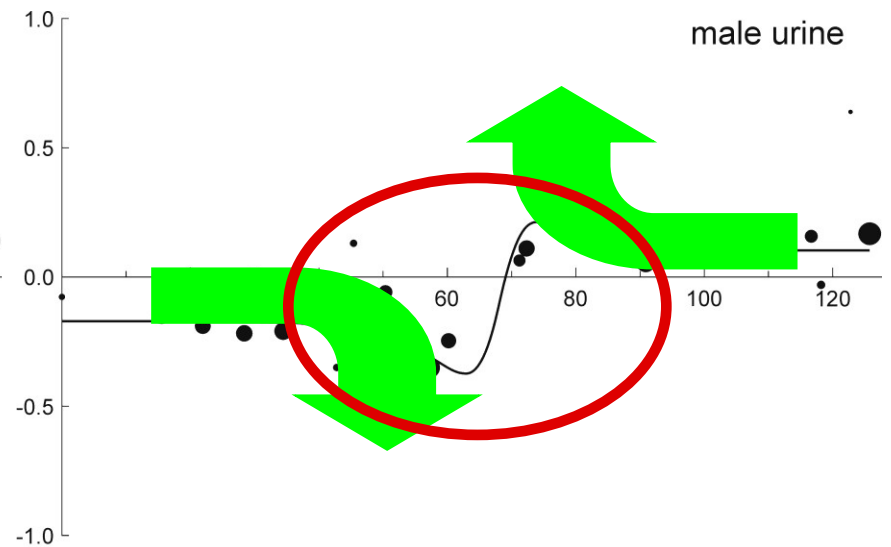
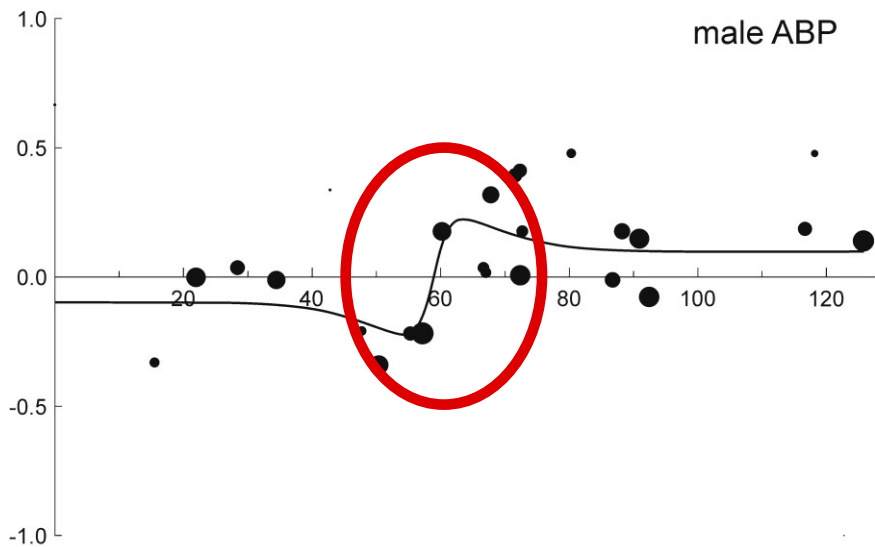
počáteční geografická izolace

reprodukční izolace neúplná → sekundární hybridní zóna



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

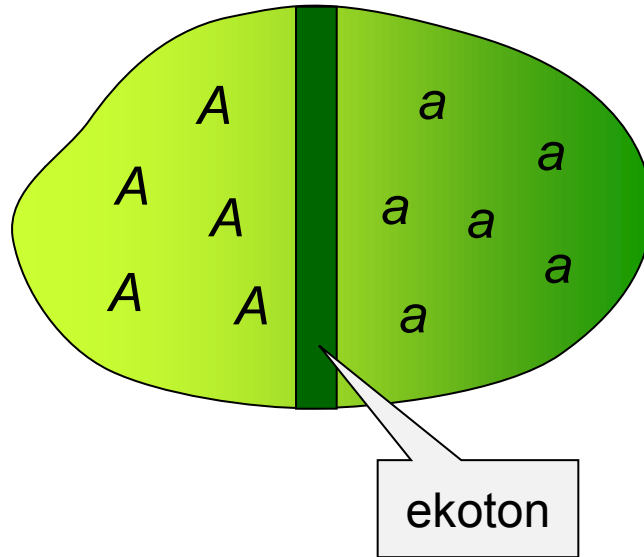




Vošlajerová Bímová et al. (2011)

Samičí i samčí preference vykazují zesílení v centru zóny ⇒
prezygotická bariéra se pravděpodobně podílí na reprodukční izolaci

Parapatrická speciace



gradient prostředí \Rightarrow genetický gradient

\Rightarrow primární hybridní zóna

různá selekce v obou částech \Rightarrow genetická divergence i při toku genů

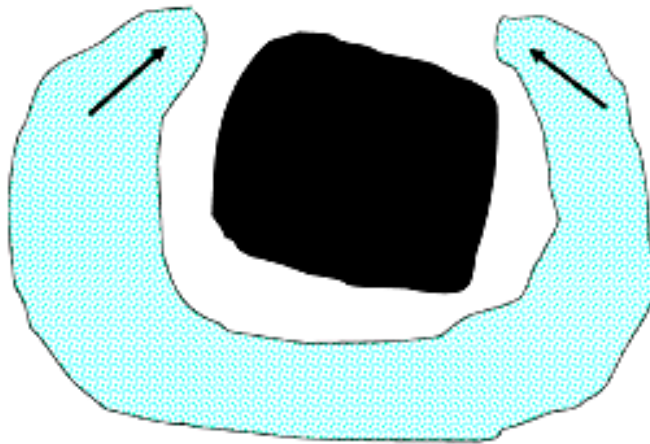
Někdy obtížné odlišit alopatickou a parapatickou speciaci:

kruhové druhy

Speciation by 'circular overlap'

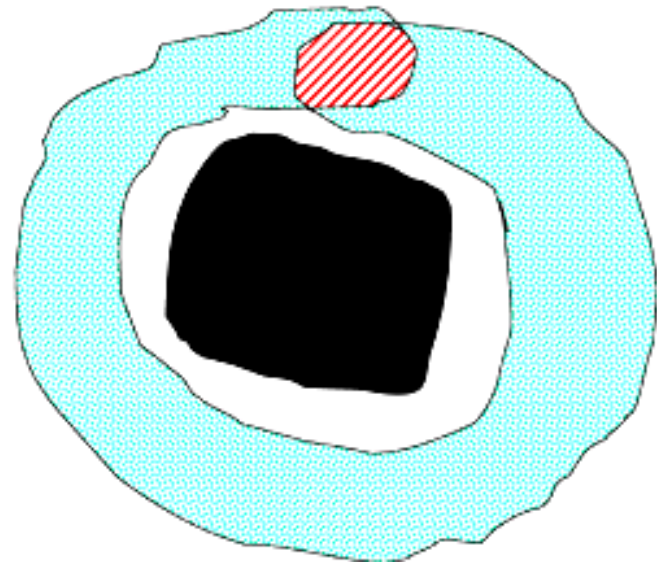
a

species spreading around
uninhabitable area

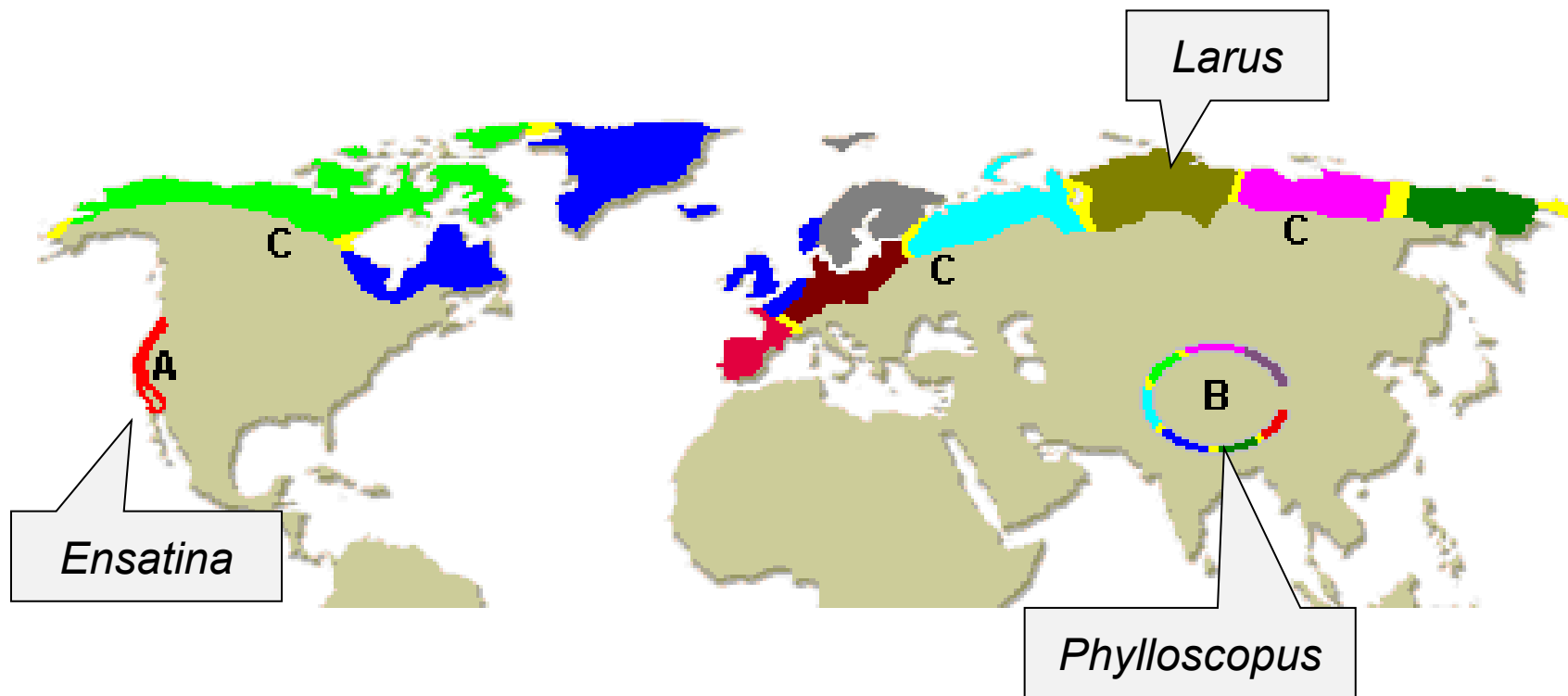


b

'circular overlap' shows
reproductive isolation

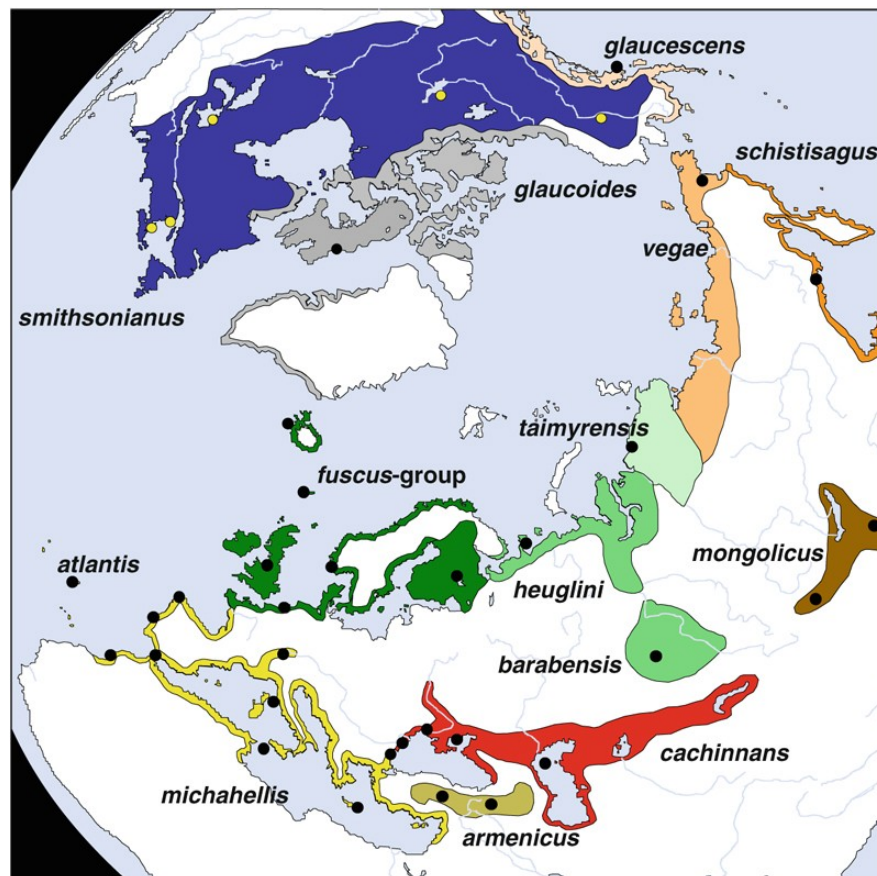
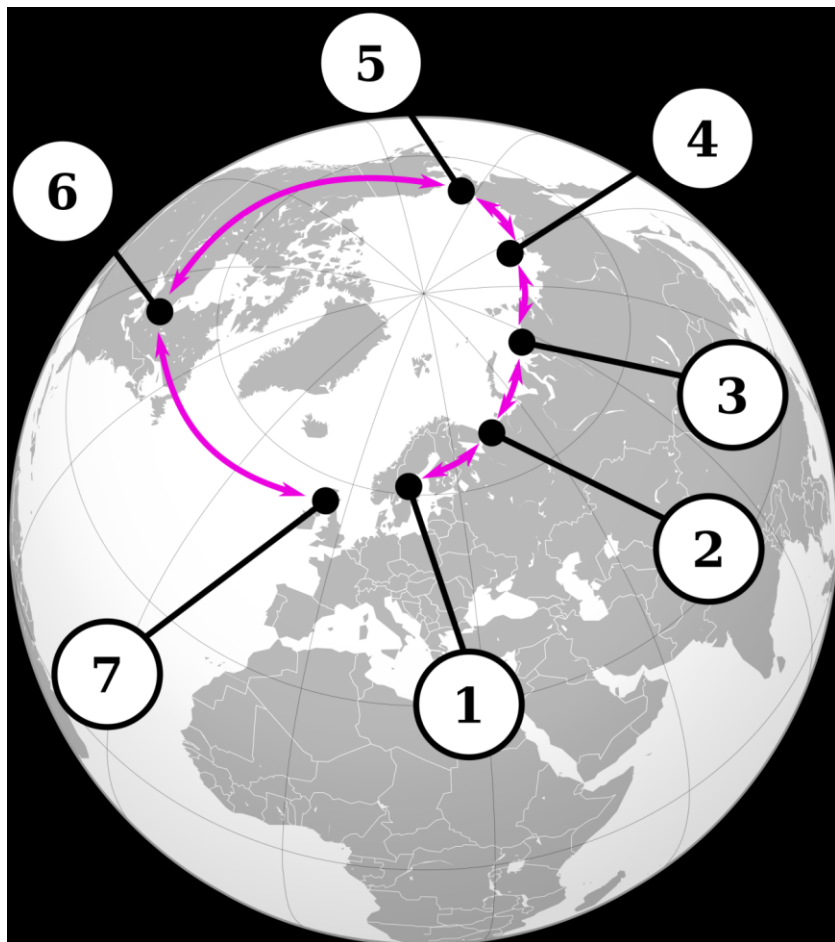


kruhové druhy:



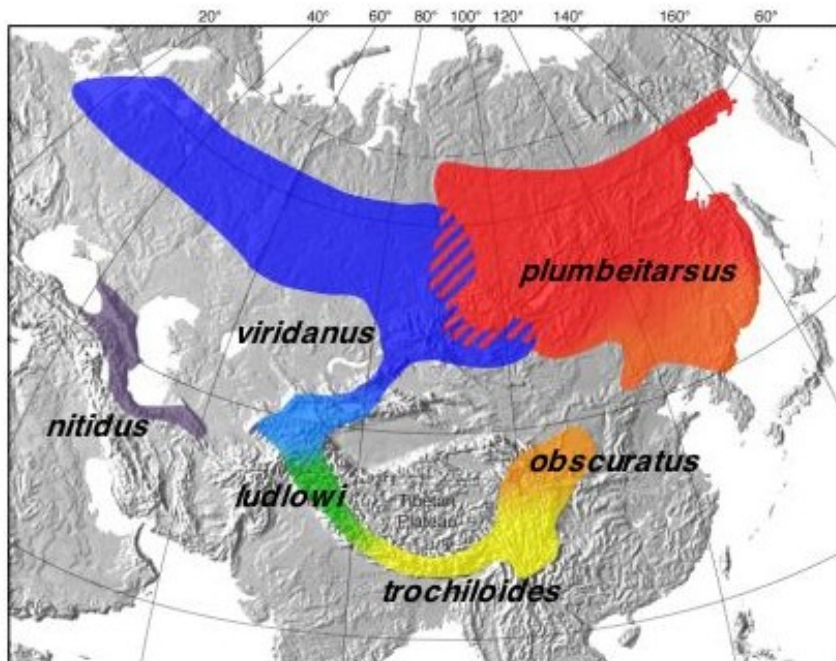
kruhové druhy:

racek stříbřitý (*Larus argentatus*) a r. žlutonohý (*L. fuscus*)



kruhové druhy:

budníček zelený (*Phylloscopus trochiloides*)



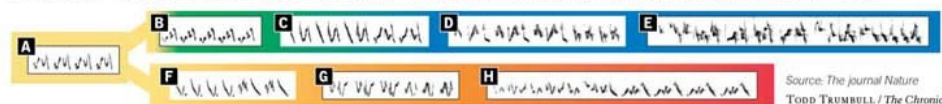
Tracing the Evolution of Species

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.



Source: The journal Nature
TODD TRUMBULL / The Chronicle

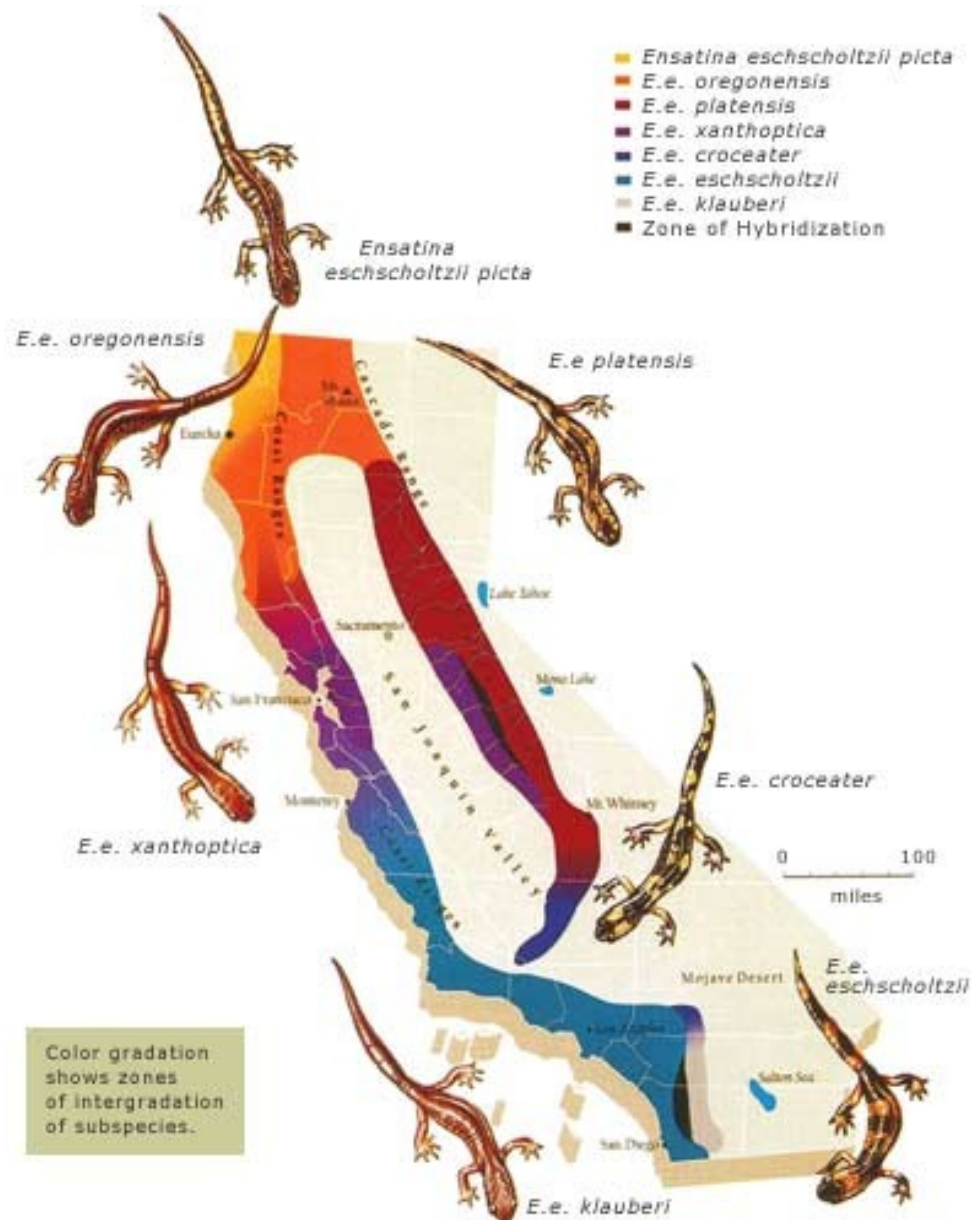
kruhové druhy: mločik Eschscholtzův (*Ensatina eschscholtzii*)



Ensatina e. xanthoptica



Ensatina e. klauberi



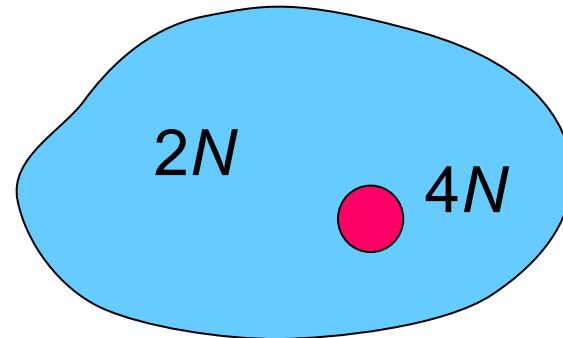
Sympatrická speciace

Polyploidizace

$$2N \rightarrow 4N$$

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

hybridi
aneuploidní



Arabidopsis thaliana × *A. arenosa* → *A. suecica*



Sympatrická speciace

Posun hostitele

vtule *Rhagoletis pomonella*:

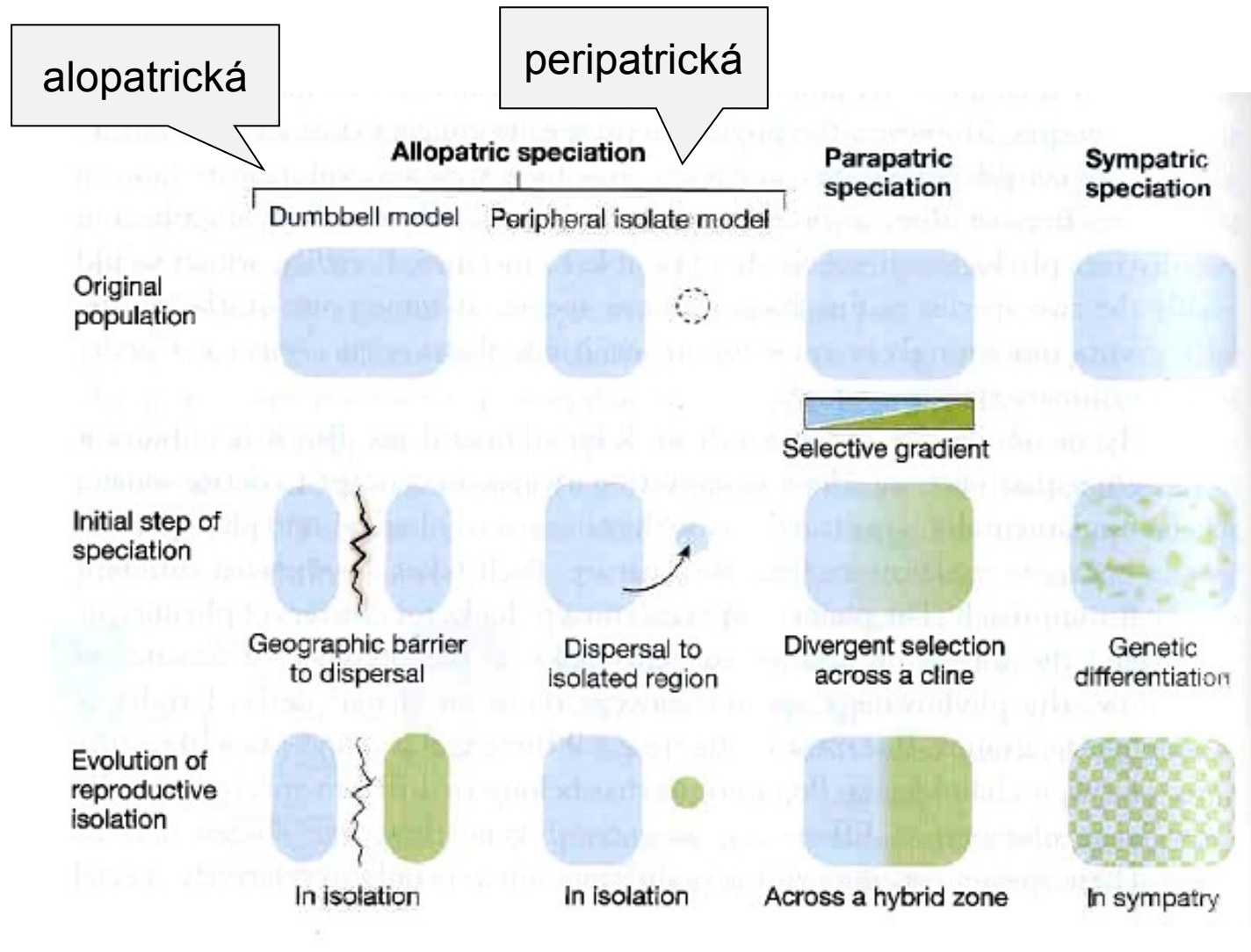
hloh → 1866 jabloň → ca. 1960 třešeň
hrušeň, růže, švestka atd.

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



R. pomonella

Závěrečný přehled:



Rychlost speciace:

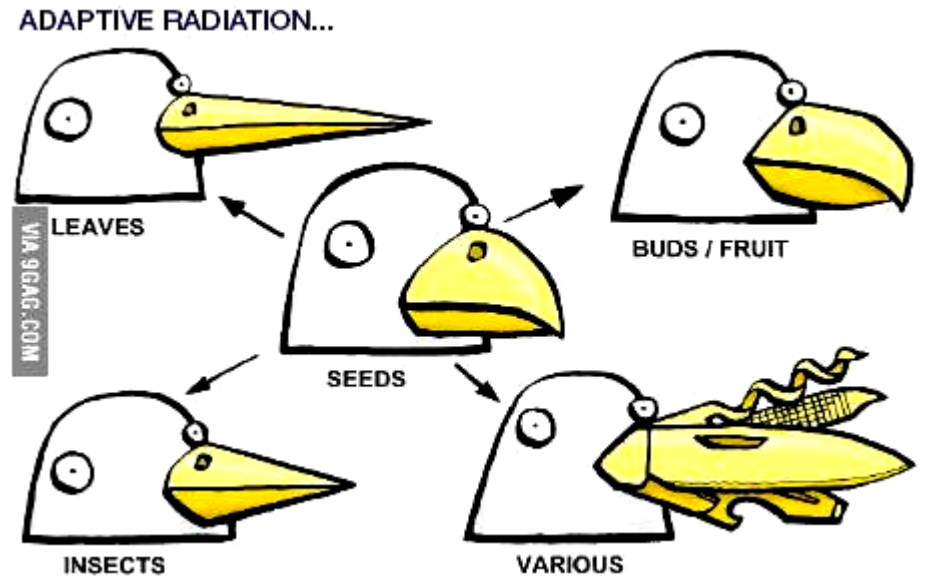
alopatrické speciace zpravidla pomalé

rychlé speciace a adaptivní radiace:

Darwinovy pěnkavy

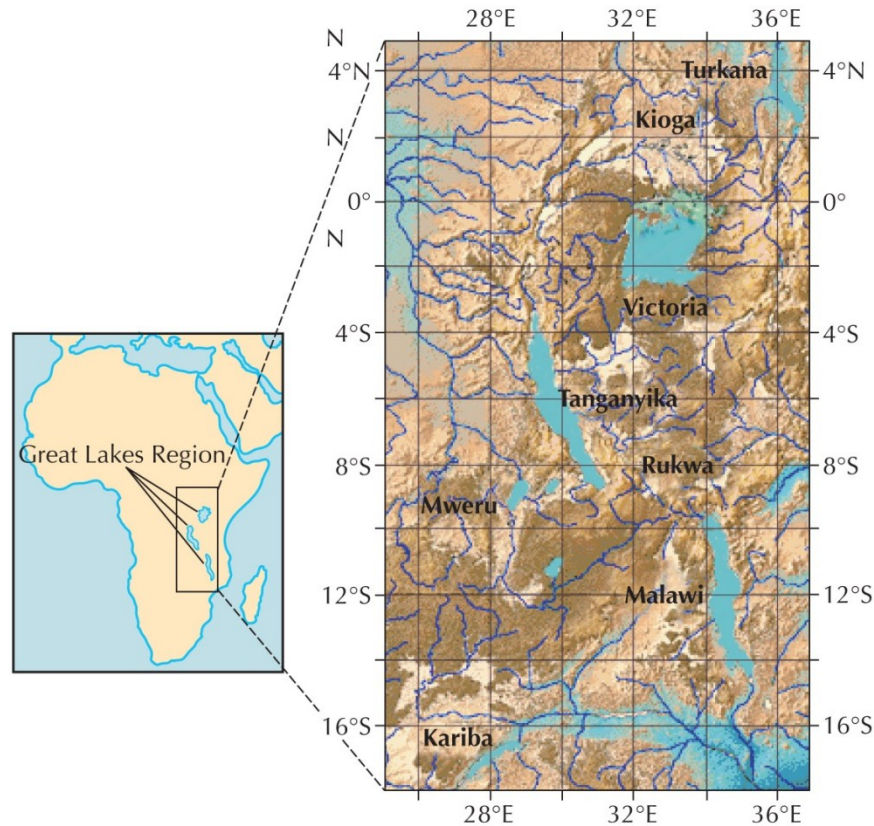
octomilky na Havaji

cichlidy v Afrických jezerech



Velká příkopová propadlina – Viktoriino j., Malawi, Tanganika;

Viktoriino j.: 400 000 let, 17 300 – vyschnutí, 14 700 opětovný vznik;
molekulární hodiny: předek cichlid – 100 000 let



j. Victoria: 5 kolonizujících linií, ale jen 1 → adaptivní radiace
úloha hybridizace



j. Mweru vs. j. Bangweulu: úloha hybridizace pro adaptivní radiaci

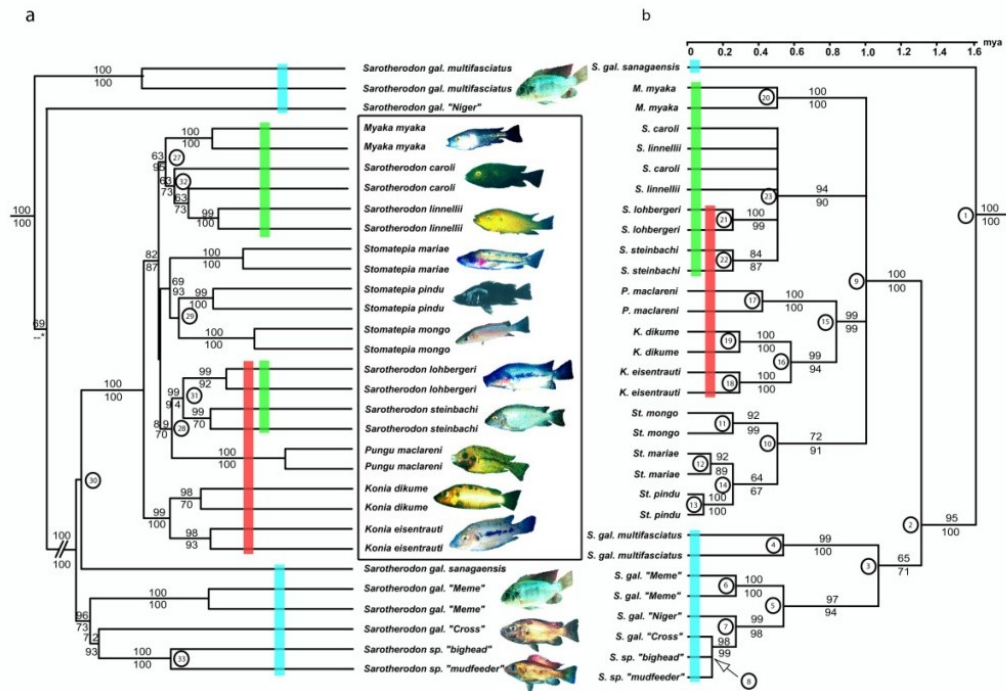
Kamerun: Barombi Mbo (4,2 km²) – 11 druhů, Bermin (0,6 km²) – 9 druhů cichlid, monofyletický původ, absolutní izolace, předek – 10 000 let



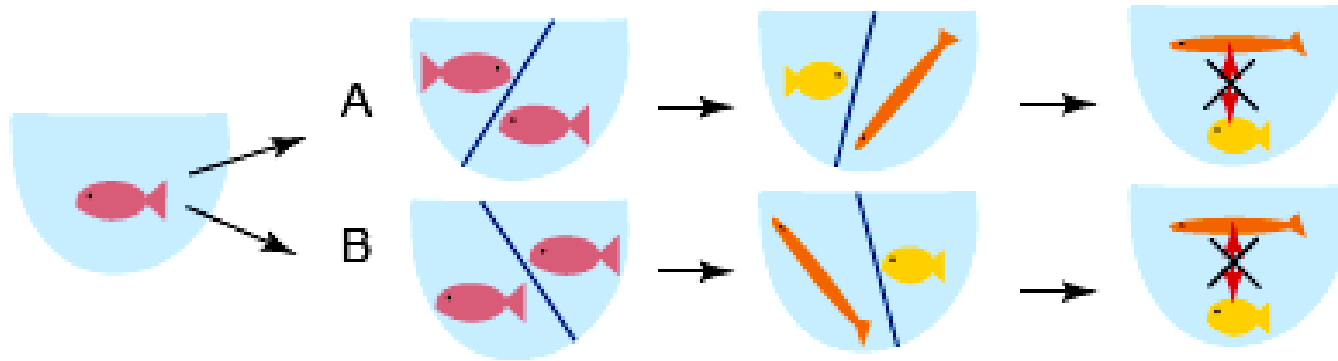
Barombi Mbo



Bermin



Paralelní speciace



posun habitatu

role přírodního výběru

role pohlavního výběru (cichlidy)