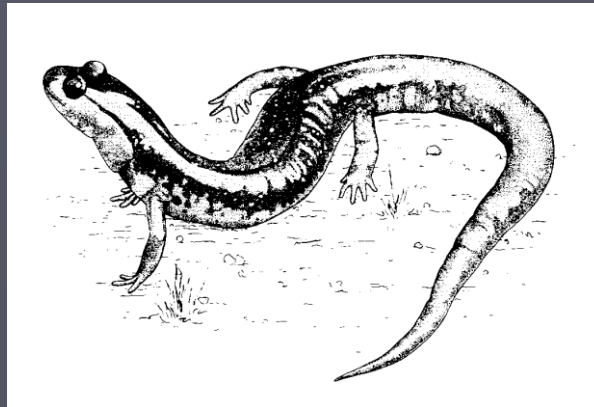
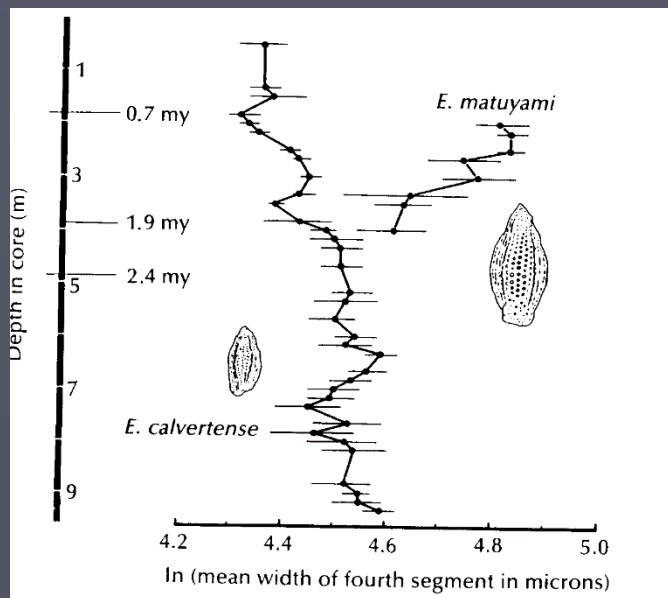


Ekologický koncept speciace



Evoluční změny ve společenstvech

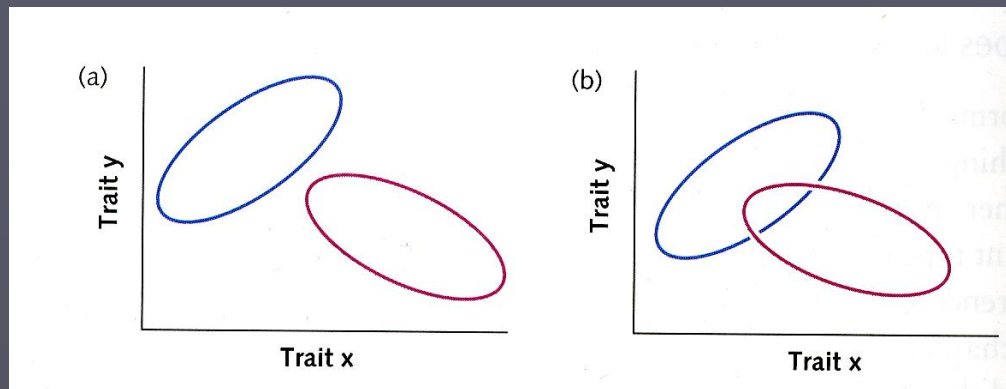
- ▶ Změny v ekologických společenstvech v průběhu historie
- ▶ Evoluční procesy tvarující změny
 - **anageneze** – změny uvnitř linie nebo druhu
 - **kladogeneza** – větvení linií ve fylogenetickém stromu
 - **extinkce** – eliminace linie
- ▶ Diverzita linie určena rovnováhou mezi kladogenezi a extinkcí



Morfologická divergence v Plio-Pleistocenu u Radiolaria (rod *Eucyrtidium*)

Co je druh?

- ▶ Důležitý bod pro diskusi speciace
- ▶ **Taxonomové: jméno pro určitého jedince**
- ▶ morfologické, behaviorální a genetické rozdíly



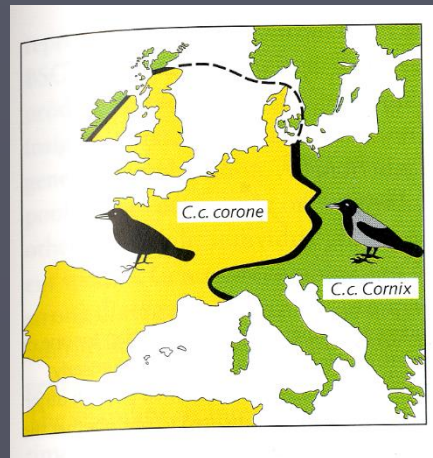
Problémy vymezení druhu

1. „sibling species“ = **kryptické druhy** – rozdíly v evoluční historii, ale bez morfologické diverzifikace

Př. *Drosophila melanogaster* a *D. simulans*

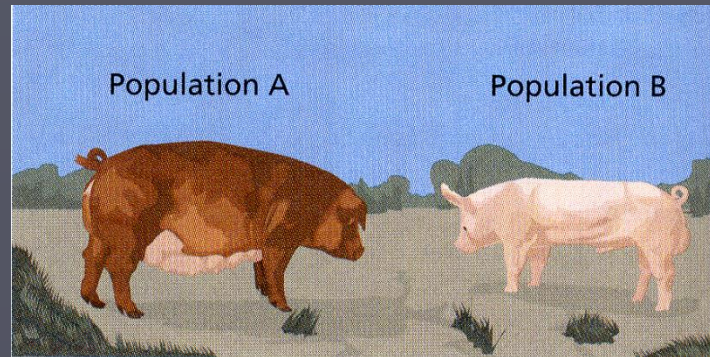
2. zástupci druhu jsou **polymorfičtí**

3. populace stejného druhu se mohou lišit – **mozaiky poddruhů, hybridizace**



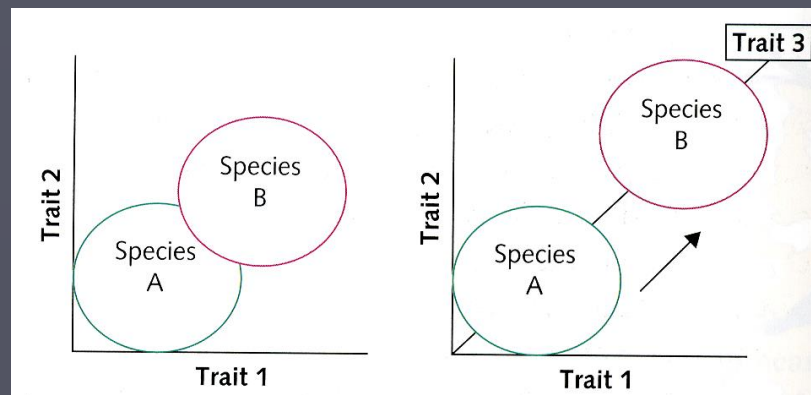
Biologický koncept druhu

- ▶ Theodosius Dobzhansky (1937), Ernst Mayer (1963)
- ▶ **reprodukční izolace** – klíčový faktor pro separaci populací → speciace
- ▶ Druh = skupina vzájemně nebo potenciálně se reprodukcujících populací, které se nemůžou reprodukovat s jinými populacemi
- ▶ Irelevantní asexuální reprodukci



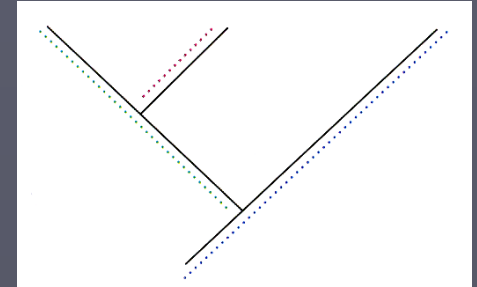
Druhové kritéria

- ▶ **Separace** – morfologická, behaviorální, genetická, mechanismy separace – geografické, behaviorální
- ▶ **Koheze** – geneticky (kříží se) a ekologicky (stejný habitat ve stejném čase)
- ▶ **Monofylie** – sdílejí společného předka
- ▶ **Odlíšitelnost** – tři kritéria
 - ▶ 1. diagnostikovatelný
 - ▶ 2. fenetické klastry
 - ▶ 3. genetické klastry

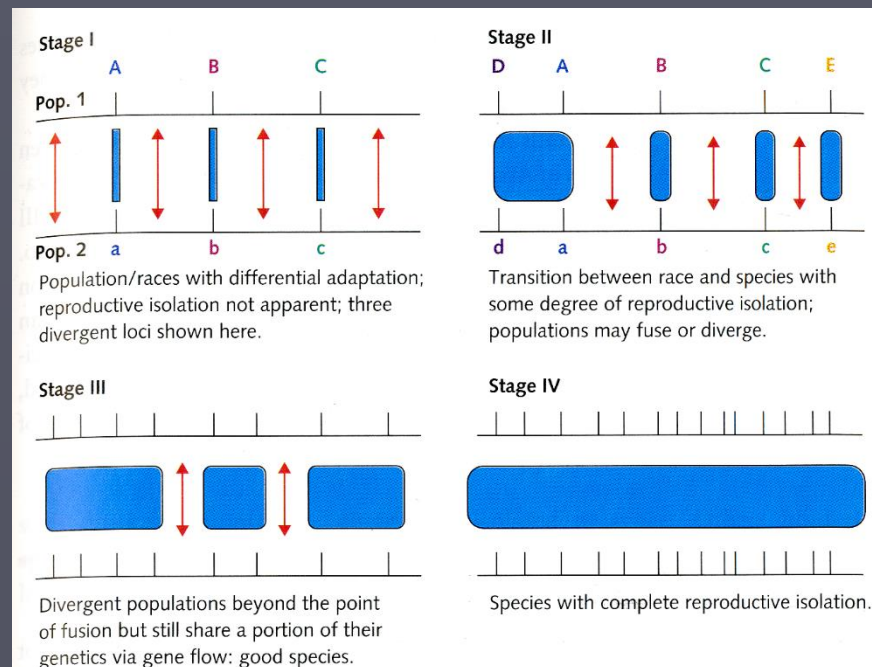


Koncepty druhů usměrněné druhovými kritérii

- ▶ Druh = diskretní evoluční linie = segment ve fylogenetickém stromě
- ▶ Procházejí sérii stádií, získávají rozdílné kritéria v krocích



- ▶ Proces speciace (vznik druhů) z pohledu genetického



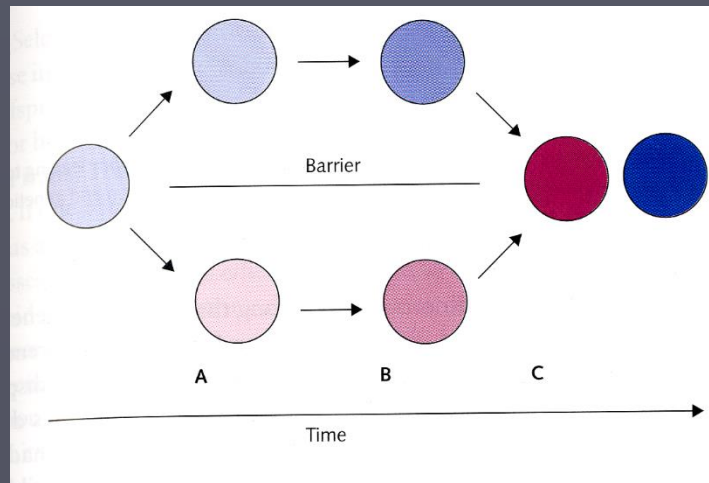
Druhy vznikají jako vedlejší produkt vnitrodruhové evoluce

► Speciace

- základní událost makroevoluce
- vedlejší produkt mikroevoluce – produkt selekce a driftu

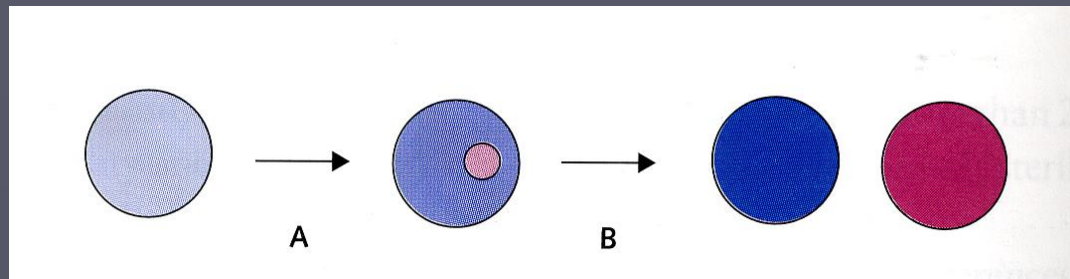
► 3 základní scénáře speciace

► **Alopatrická speciace** – geografická divergence populací



Druhy vznikají jako vedlejší produkt vnitrodruhové evoluce

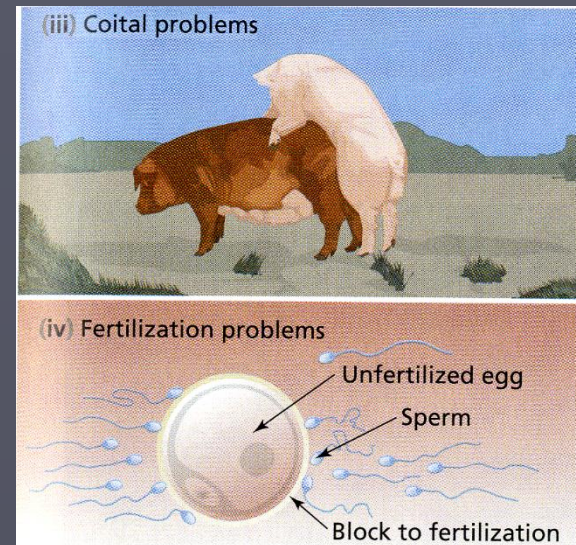
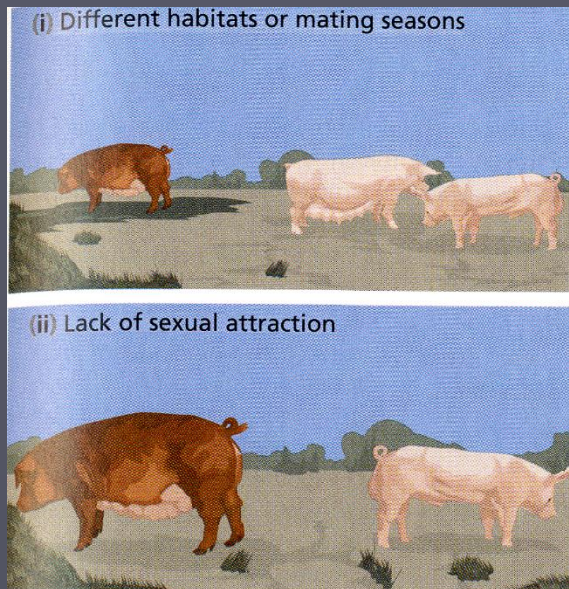
- ▶ **Sympatrická speciace** – divergence ve stejné geografické oblasti (stejně lokalitě) tj. speciace uvnitř populace



- ▶ **Parapatrická speciace** – divergence geograficky sousedících populací tj. sdílejí společnou hranici

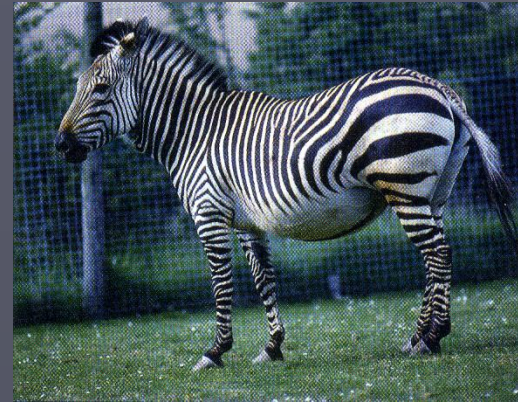
Prezygotické izolační mechanismy

- ▶ **Mechanismy zabraňující mezidruhovému páření**
 - izolace: geografická, temporální, etologická, mechanická
- ▶ **Mechanismy zabraňující fertilizaci**
 - gametická mortalita, genetická inkompatibilita



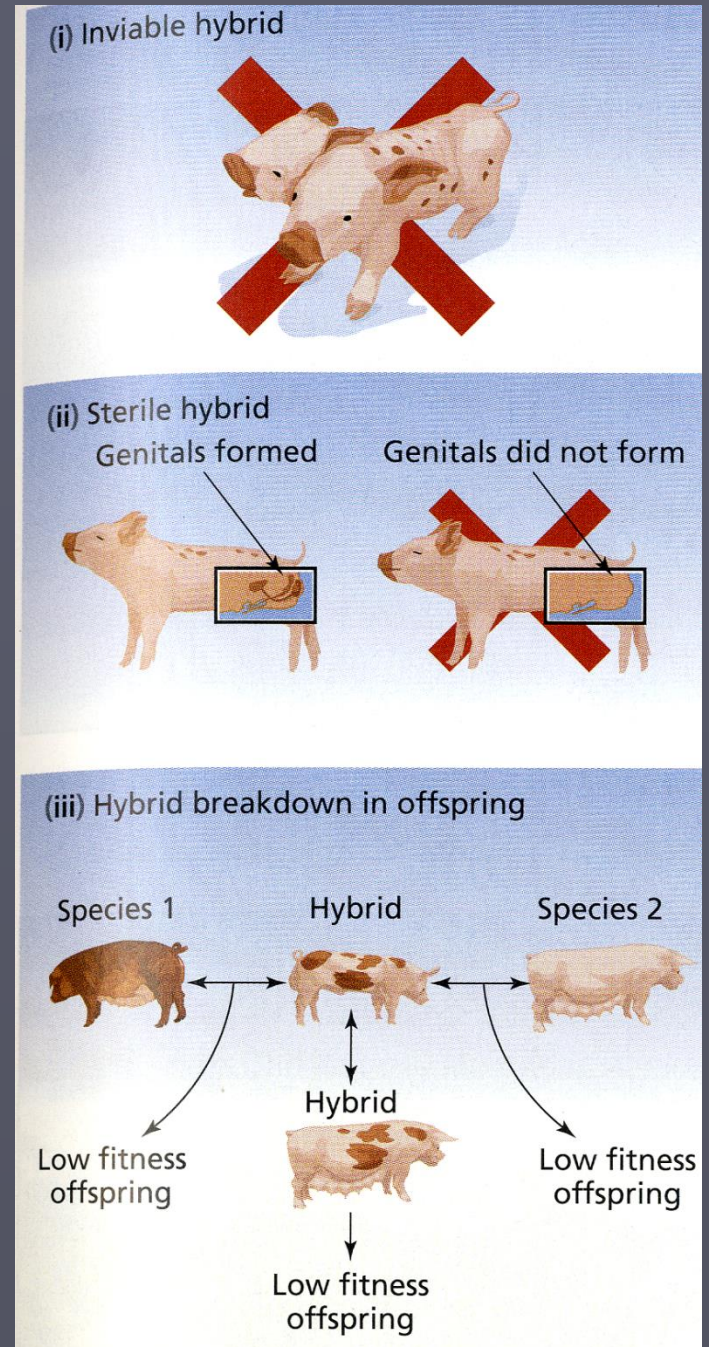
Postzygotické izolační mechanismy

- ▶ Mechanizmy působící proti vývoji mezidruhových hybridů tj. působící po fertilizaci
- ▶ Zygotická mortalita, neživotaschopnost hybridů, sterilita hybridů



Defekty hybridů

- ▶ Absence fertility potomků hybridů, kteří nejsou úplně sterilní
- ▶ Defekty hybridů = **selhání genetického systému** → nemožnost produkovat úspěšné gamety

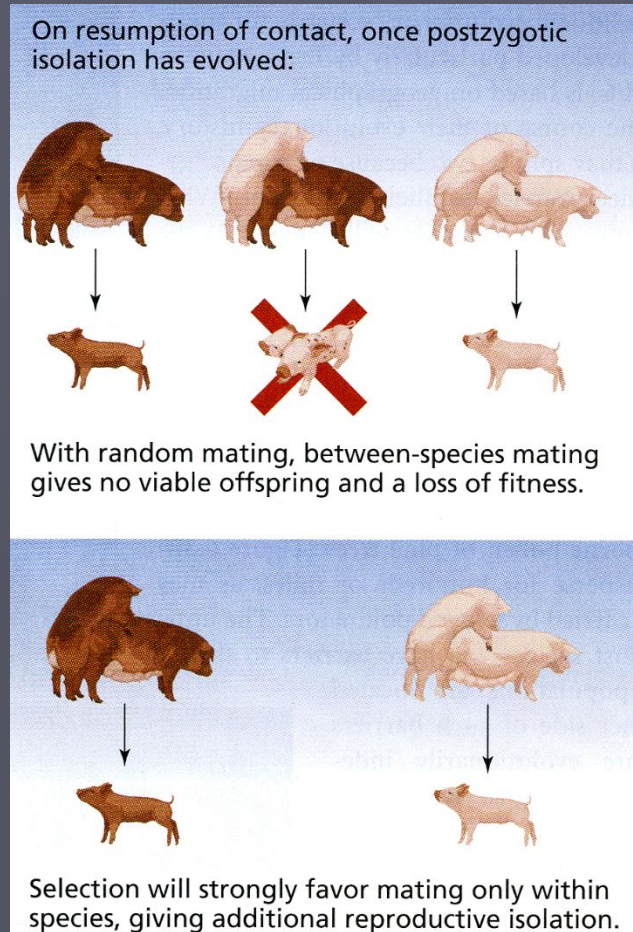


Postzygotická izolace je spojená se ztrátami fitness

- ▶ Samci – plýtvají spermiemi pro neproduktivní páření
- ▶ Samice – plýtvají energii pro hybridní potomstvo, které nebude produkovat další potomky

=> **silná selekce k nahrazení postzygotických izolačních mechanismů za prezygotické mechanismy**

=> **posílení reprodukční prezygotické izolace po již vytvořené postzygotické izolaci**



Izolační mechanismy u alopatrických a sympatrických populací

- ▶ *Drosophila* – 119 párů, genetické vzdálenosti, diskriminace partnera, míra hybridní sterility a nežitostnosti, geografický rozsah
- ▶ Prezygotická izolace = $1 - \frac{\text{frekvence heterospecifických kontaktů}}{\text{frekvence homospecifických kontaktů}}$

	Allopatric pairs	Sympatric pairs
Pre-zygotická izolace	0.21	0.63
Post-zygotická izolace	0.35	0.34

Reprodukční izolace jako kritérium speciace

- ▶ Co se stane pokud alopatrické populace mají pouze částečnou reprodukční izolaci a dostanou se zpět do kontaktu v sekundární sympatrii?
- ▶ Co se stane, pokud sympatrické populace vyvinuly pouze částečnou reprodukční izolaci?
- ▶ Kolik toku genů zastaví proces speciace?
- ▶ Za jakých podmínek bude reprodukční izolace úplná a kdy se zhroutí?

Divergentní selekce může produkovat reprodukční izolaci i přes určitý tok genů

- ▶ Experimenty s drozofilami
- ▶ Geny pod vlivem divergentní selekce ovlivňují reprodukční izolaci
- ▶ Divergentní selekce musí být silnější než tok genů
- ▶ V alopatrických populacích divergentní selekce produkuje prezygotickou a postzygotickou izolaci jako vedlejší produkt
- ▶ V sympatrii zejména když více znaků pod vlivem divergentní selekce a pokud viabilita hybridů je 0

Sekundární posílení reprodukčních barier

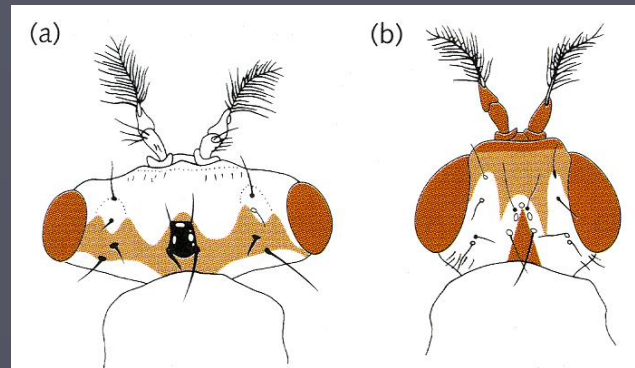
- ▶ v hybridních zónách je problematické

Postzygotická izolace je nákladní = sterilita nebo nízká viabilita hybridních potomků → **konverze pro prezygotickou izolaci** = sekundární posílení reprodukčních barier (redukce hybridů s nízkým fitness)

- ▶ **Přemístění (posun) charakteru reprodukce** – po kompletní speciaci, divergence prezygotických izolačních mechanismů s cílem redukce času kontaktu partnerů již reprodukčně izolovaných. Tok genů v průběhu evoluce prezygotické izolace.

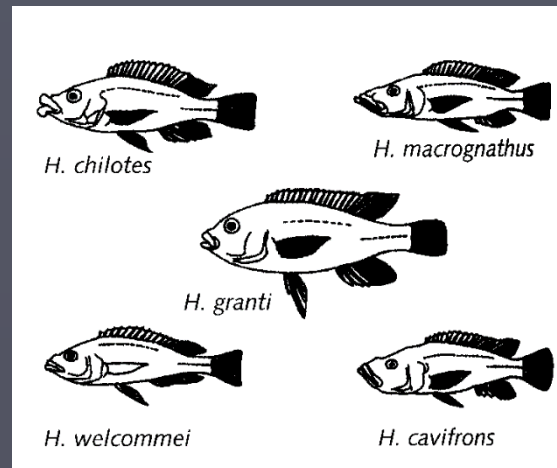
Role sexuální selekce pro prezygotickou reprodukční izolaci

- ▶ *Drosophila* na Hawajských ostrovech
 - 800 endemických druhů
 - alopatrická speciace se sekundární sympatrií
 - morfologické odlišnosti samců vedlejší produkt pro kontrolu sexuálního chování (námluvy) = prezygotická izolace – alopatrické změny chování



Role sexuální selekce pro prezygotickou reprodukční izolaci

- ▶ Cichlidy rodu *Haplochromis* jezera Viktoria
 - 500 -1000 druhů, 13 tis. let
 - samci výrazně zbarvení, samičí výběr = reprodukční izolace mezi sympatrickými druhy
- ▶ první krok speciace = sexuální selekce určité barvy
- ▶ druhý krok speciace = diverzifikující selekce potravních habitatů a specializace



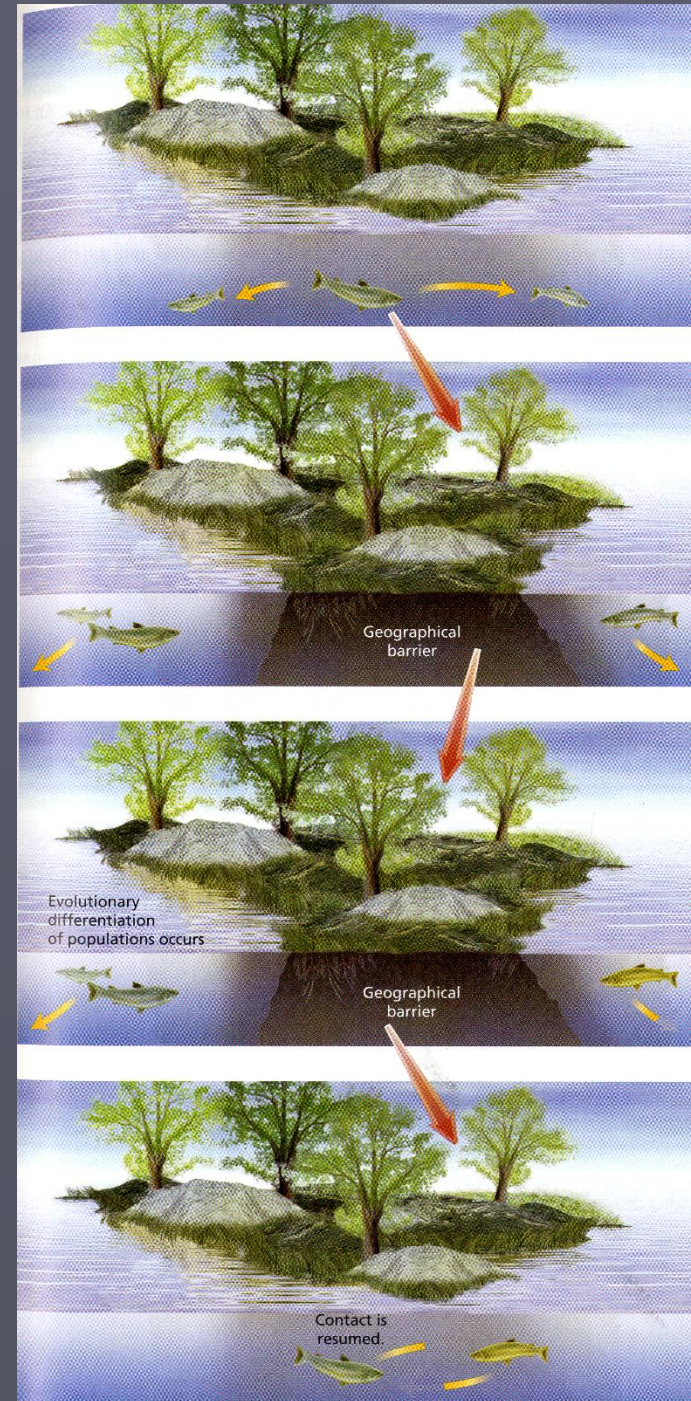
Gamety si vybírají partnera a iniciují sympatrickou speciaci

- ▶ Posílení reprodukčních bariér přes evoluci gamety rozlišující proteiny
- ▶ Geny, které se podílejí na rozeznání gamet, se vyvíjejí rychle

Gene	Function	Organism
Phb.3.2 and others	Mating-type pheromone	Basidiomycete fungi
SCR	Sporophytic self-incompatibility	Brassicaceae
Lysin	Dissolves egg envelope	<i>Tegula</i> and abalone (gastropod mollusks)
Bindin	Adheres sperm to egg	Sea urchins
Ph-20, β -fertilin	Sperm-surface recognition	Mammals
ZP2	Egg envelope, sperm binding	Mammals
ZP3	Egg inducer of sperm acrosome reaction	Mammals
Zonadhesin	Sperm surface	Mammals

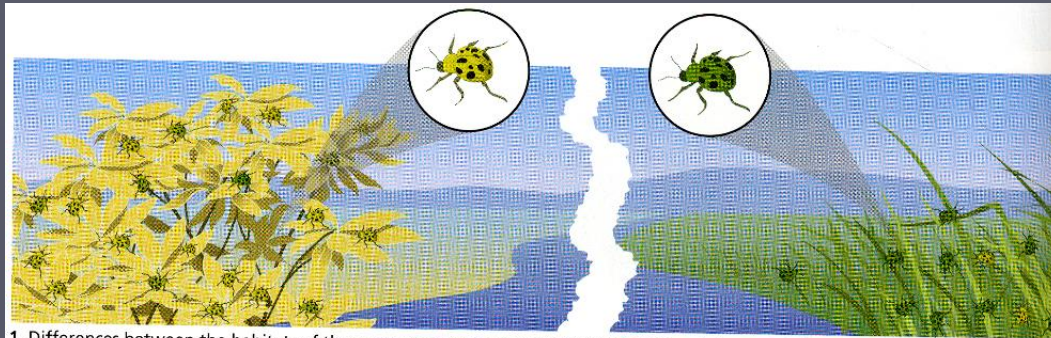
Alopatrická speciace

- ▶ Přerušování toku genů – geografická (nebo ekologická) bariera → separace populací a jejich divergence v důsledku divergentní selekce, evoluce nezávislá → **alopatrické populace**
 - akumulace genetických rozdílů a reprodukční izolace

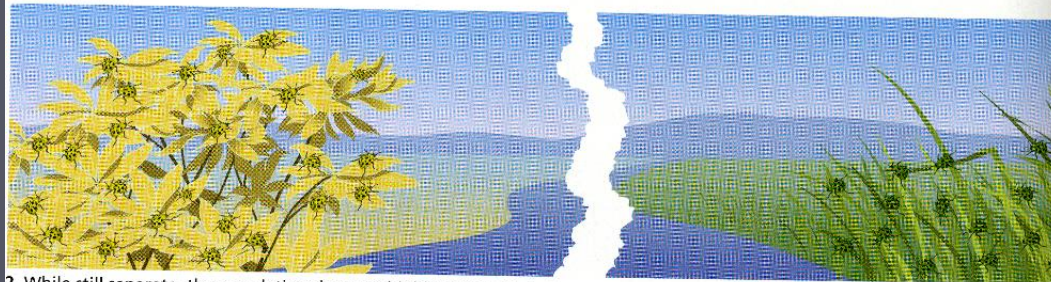


Mechanizmy alopatrické speciace

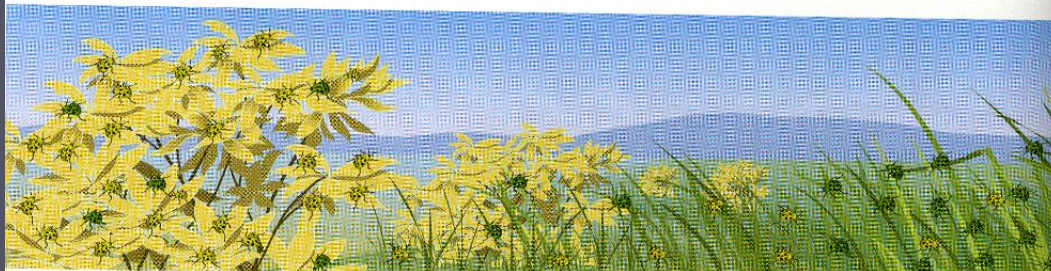
- **Adaptivní diferenciaci v alopatrii** = tradiční evoluční scénář speciace



1. Differences between the habitats of the separate areas causes selection for different characteristics.

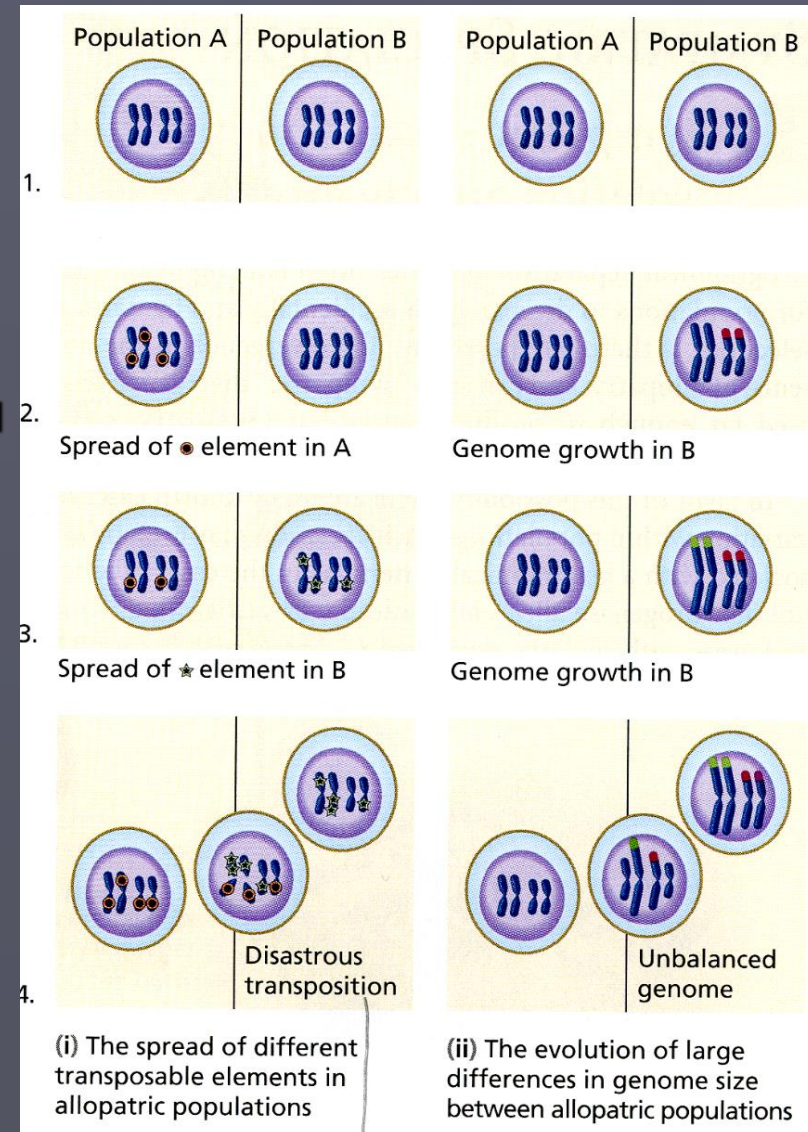


2. While still separate, the populations become highly differentiated.



Mechanismy alopatrické speciace

- ▶ **Genomická neadaptivní speciace**
- ▶ Rozšiřování transpozonů u alopatrických populací
- ▶ Strukturální evoluce genomu – evoluce rozdílů ve velikosti genomu mezi alopatrickými populacemi



Reorganizace genomu v průběhu speciace

- ▶ Př. Muntžak – hybridy – selhání genetických mechanismů – transmise a exprese genů

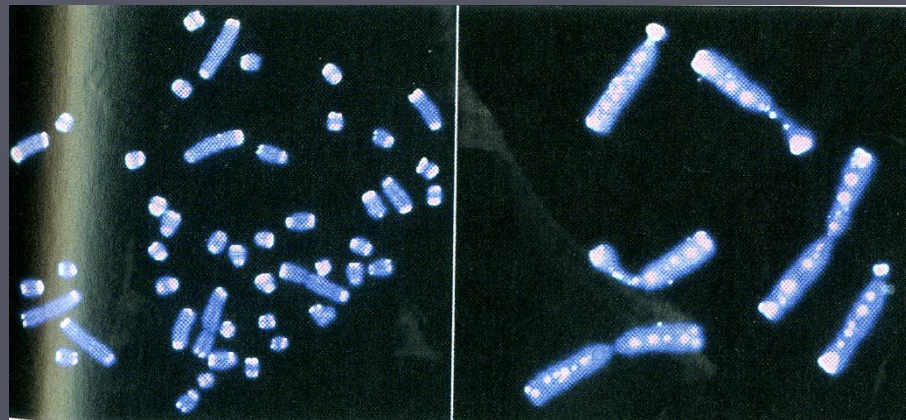


Muntžak malý

Muntiacus reevesi

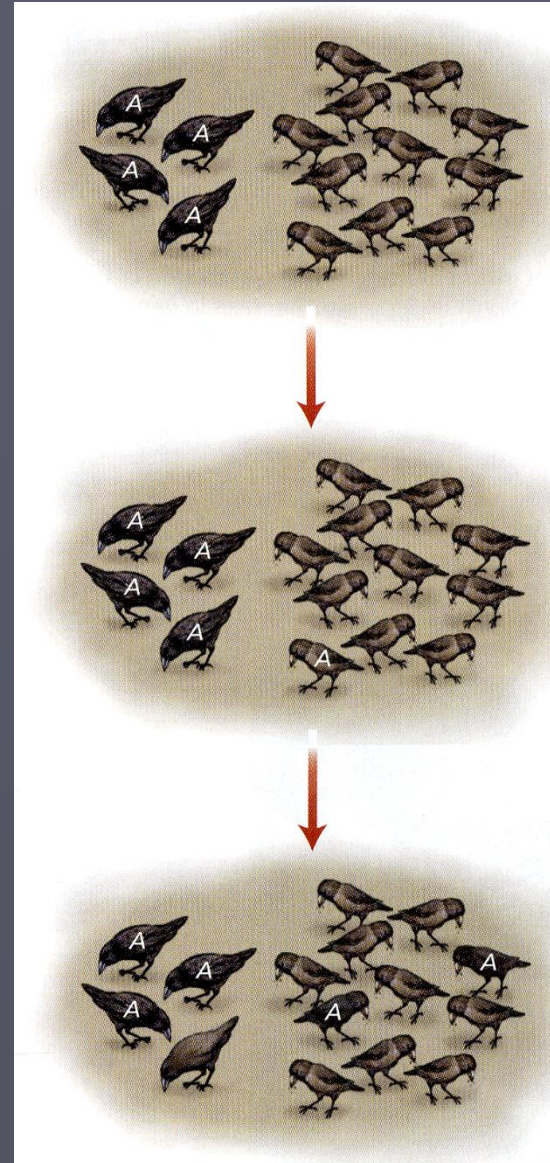
Muntžak červený

Muntiacus muntjak

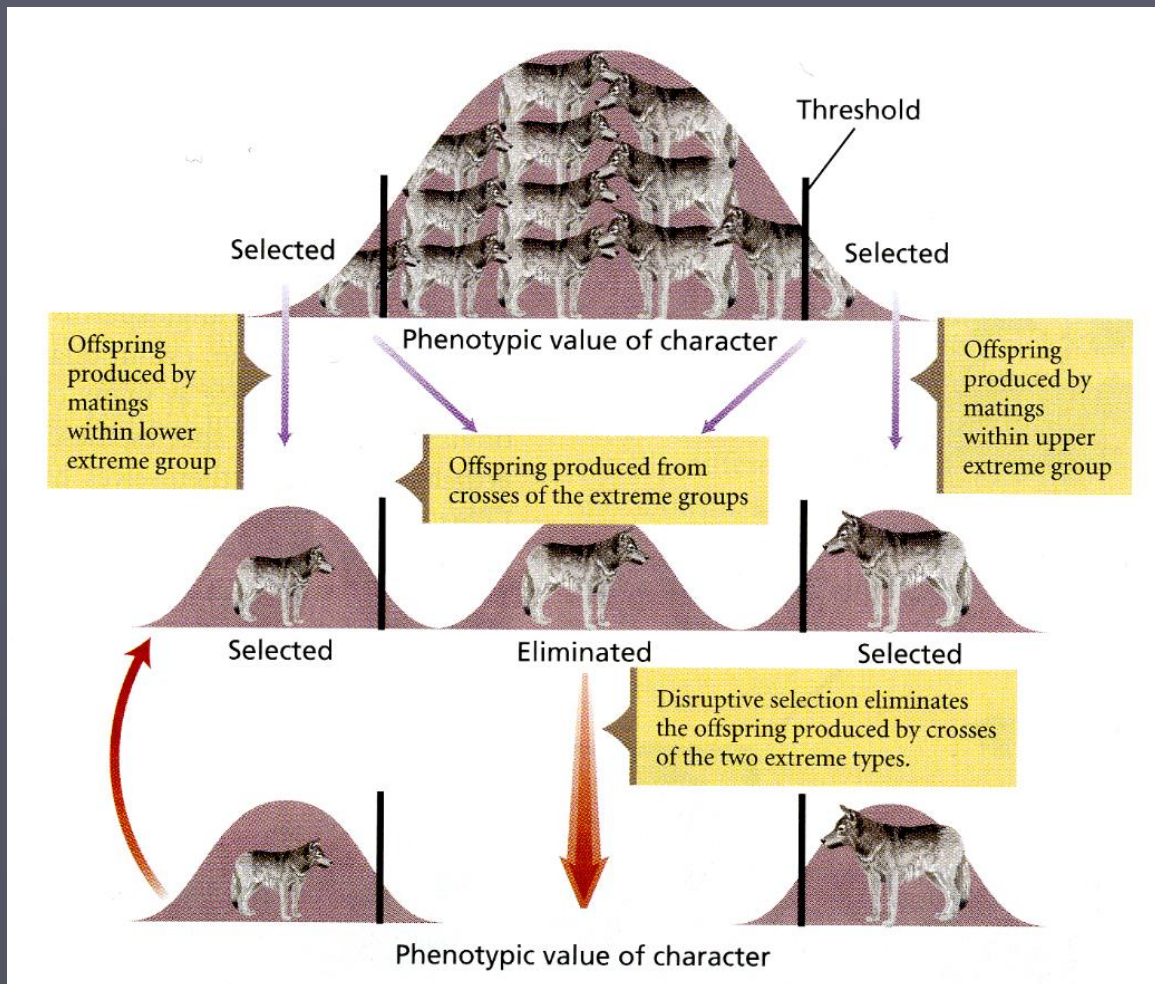


Sympatrická speciace

- ▶ Geny umožňují částečnou izolaci
- ▶ Není vnější faktor umožňující evoluční separaci
- ▶ Tok genů narušuje izolaci

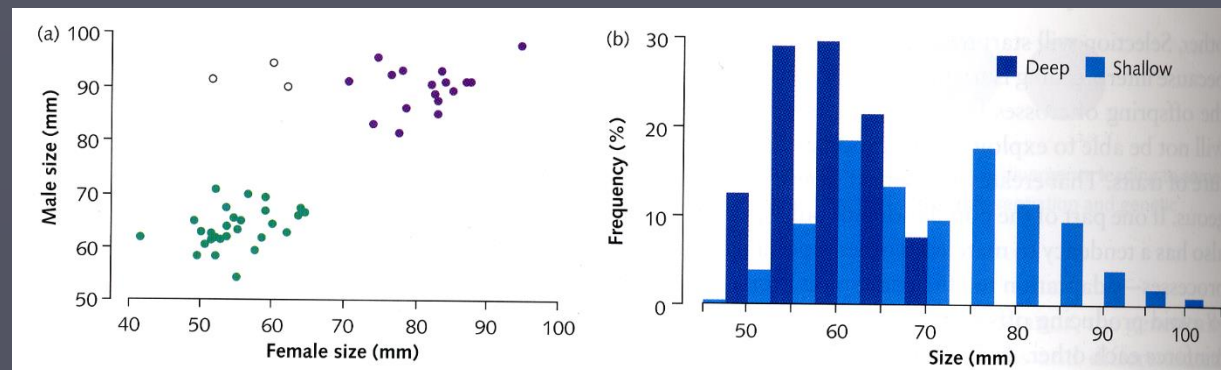


Sympatrická speciace je usnadněná disruptivní selekcí



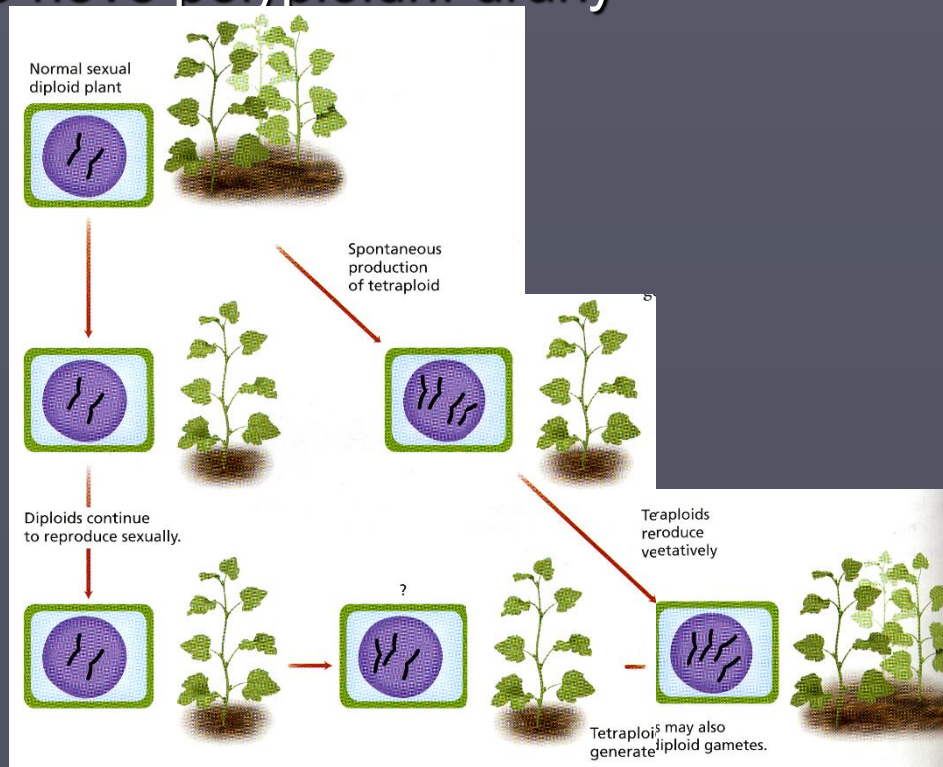
Kompetitivní speciace

- ▶ Schluter (2000)
- ▶ Zvyšování asortativního páření – rychlejší divergence ekologických znaků – separace populace do dvou koexistujících populací, reprodukční izolace
- ▶ Ryby žijící v jezerech – specializované formy pro břeh nebo pelagický habitat, plytký nebo hluboký habitat
- ▶ Příklad *Tilapia* z malých jezer Kamerunu



Náhlá sympatrická speciace jako produkt polyploidizace

- ▶ Polyploidizace jako výsledek hybridizace příbuzných druhů
- ▶ Reprodukční izolace od rodičovských druhů
- ▶ Asexuální reprodukce
- ▶ Příklad: Rod *Brassica* – 3 rodičovské druhy se vzájemně kříží, vznikají 3 nové polyploidní druhy



Hybridizace produkuje polyploidizaci a okamžitou speciaci u obratlovců

- ▶ Partenogenetičtí obratlovci
- ▶ Rod *Poecilia* (živorodka) – *Poecilia formosa* – asexuální hybrid sexuálních rodičů – *P. mexicana* a *P. latippinna*



- ▶ Rod *Ambystoma* (axolotl) – sexuální druhy *A. jeffersonianum* a *A. laterale*, 2 asexuální formy = druhy s opačnou chromozomální imbalance



Hybridizace

- ▶ Koncept druhu a reprodukční izolace nepředpokládají hybridizaci
- ▶ Lokální podmínky usnadňují hybridizaci – hybridní zóny
- ▶ Scénáře evoluce v případě hybridní zóny



Scenario One: Hybrids die off or are infertile.



Scenario Two: Hybrids have sex with parental species, causing an exchange of genes between species.



Scenario Three: The hybrids are superior to their parental species, and outcompete them.

Hybridní speciace

- ▶ rod *Heliconius* (př. *H. cydno* and *H. melpomene*, hybridizace a vznik *H. heurippa*)
- ▶ Asortativní výběr = reprodukční izolace mezi hybridním druhem a rodičovskými druhy
- ▶ homoploidní hybridní speciace = hybridizace bez změny počtu chromozómu
- ▶ Přispívá k vytváření různých forem mimiker (aposematizmus)

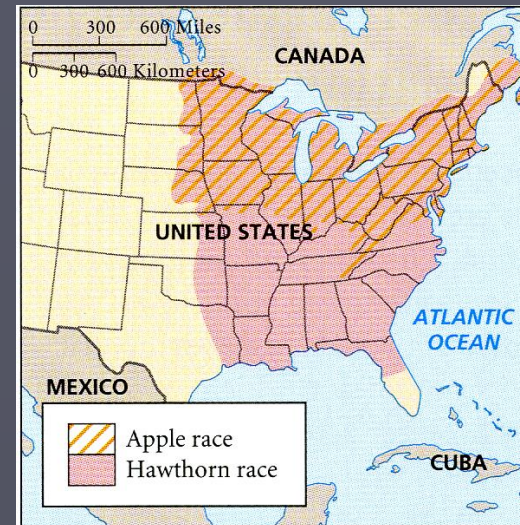


Diferenciace hostitele může zapříčinit sympatrickou speciaci

- ▶ Mikrogeografická izolace
- ▶ Získává potravu a reprodukuje se na různých hostitelích: hloh, jabloň, třešeň
- ▶ Genetické studie dokladují dvě linie
- ▶ Probíhající divergence a speciace (v laboratoři bez evidence postzygotické izolace)

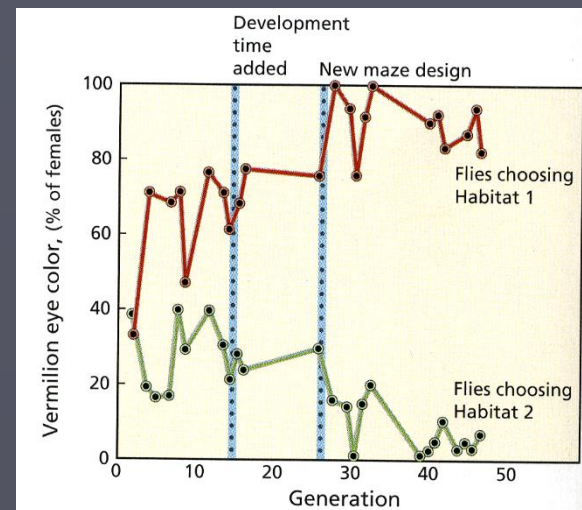
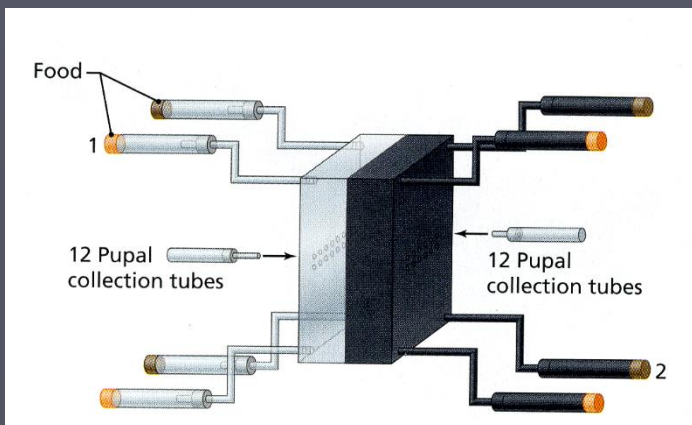


Rhagoletis pomonella



Hostitelem daná sympatrická speciace v experimentu

- ▶ William Rice - experimentální studie *Drosophila* – dvě barevné mutace očí – vermilion, raspberry – můžou se vyvinout linie, které budou preferovat určitý habitat, na který budou vázaní taky reprodukčně? = **specializace a reprodukční izolace**
- ▶ Výsledek: preference habitatů – první krok k reprodukční izolaci a sympatrické speciaci

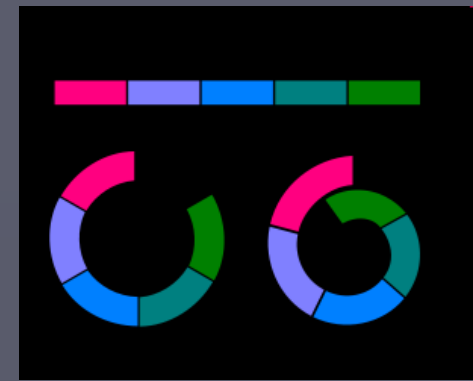


Parapatrická speciace

- ▶ Dvě populace žijí vedle sebe, sdílejí společnou hranici
- ▶ 1. scénář – založení dceřiné populace blízko geograficky izolované rodičovské populace, expanze a kontakt s rodičovskou populací
- ▶ *Peromyscus mexicanus* v Mexiku, *Mus musculus* v Evropě
- ▶ Australští Morabinae (Orthoptera)

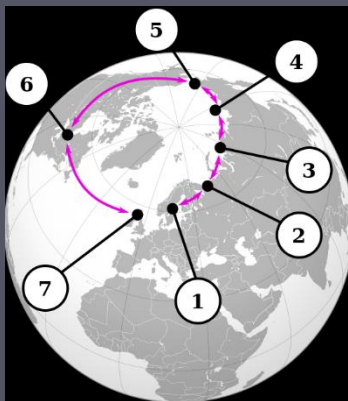


Parapatrická speciace



- ▶ 2. scénář – speciace začíná expanzi (zvětšování rozšíření)
- ▶ Tok genů pouze mezi sousedními populacemi
- ▶ Vytváření prstencových druhů (ring species)
- ▶ Rod *Larus* – vzájemné křížení kolem polárního kruhu

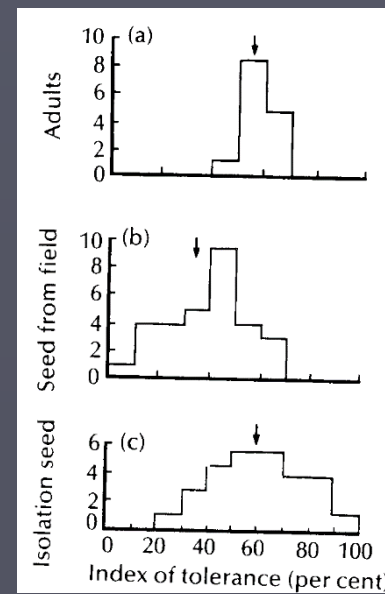
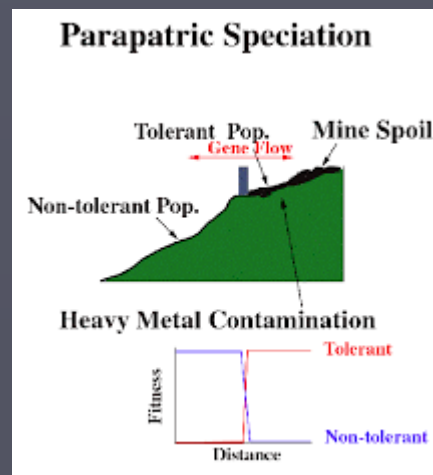
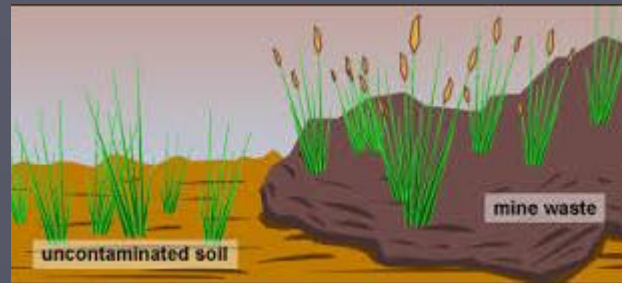
1: *L. fuscus*, 2: sibiřská populace *L. fuscus*, 3: *L. heuglini*, 4: *L. vegae birulai*,
5: *L. vegae*, 6: *L. smithsonianus*, 7: *L. argentatus*.



Larus argentatus
Larus fuscus

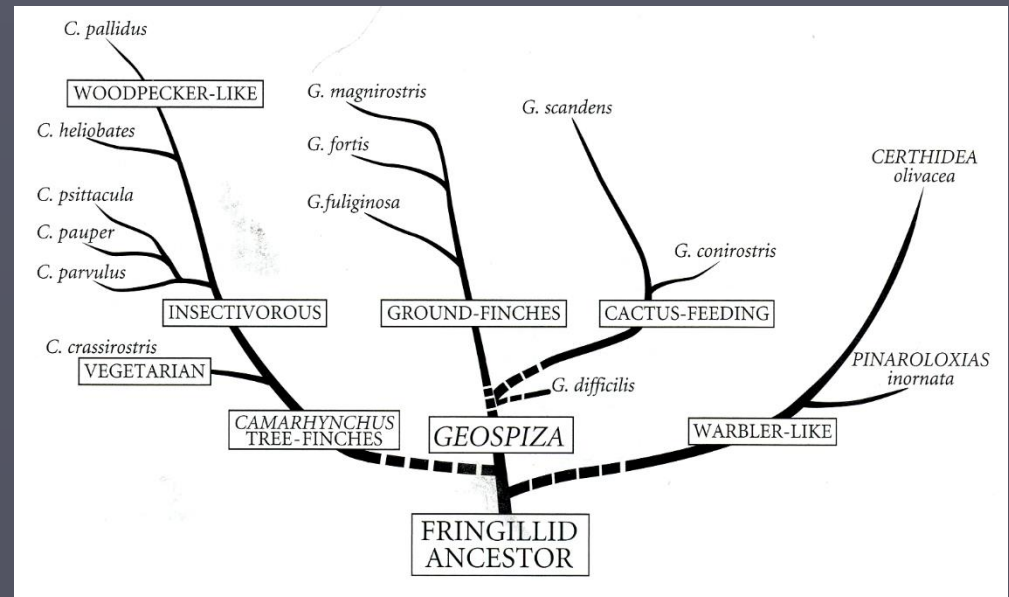
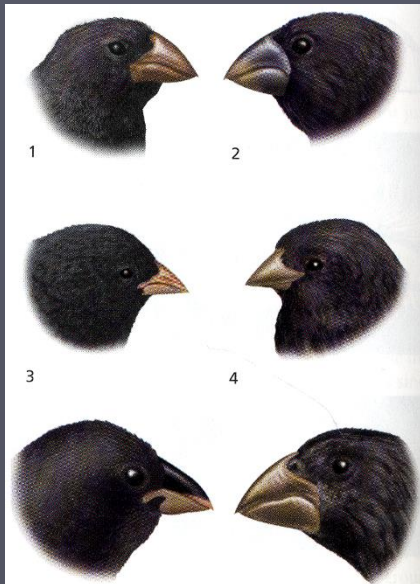
Parapatrická speciace

- ▶ Genetická diferenciacie – divergence podél klíny
- ▶ *Anthoxanthum odoratum*, *Agrostis tenuis* – znečištěné haldy kolem dolů



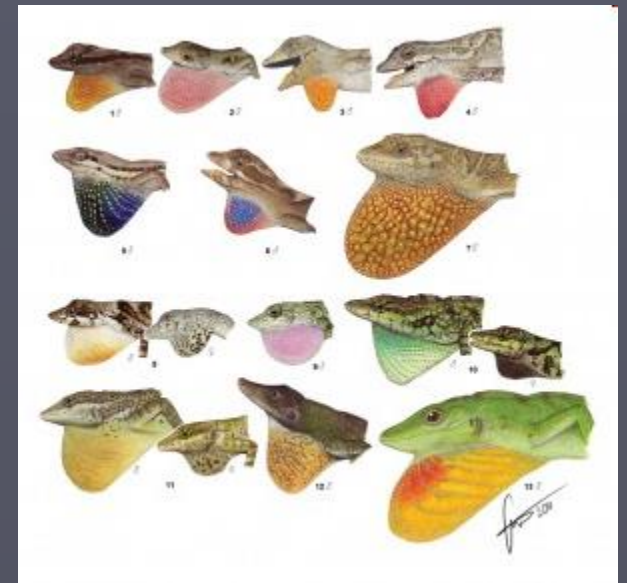
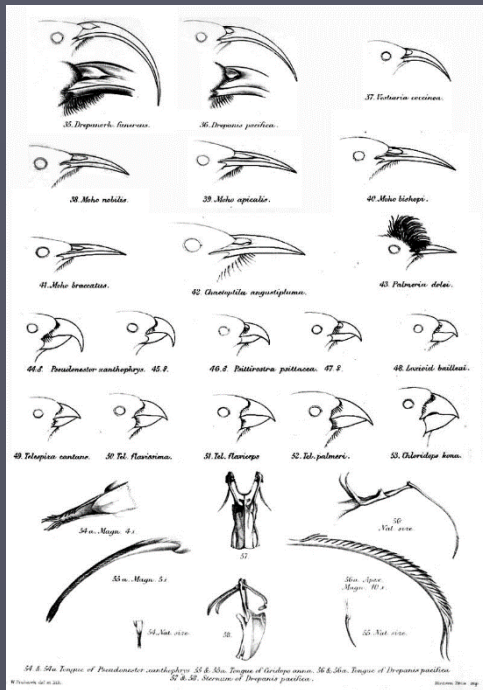
Druhová radiace

- ▶ **Druhová radiace = adaptivní radiace** – vysoký počet druhů v krátké periodě geologického času
- ▶ Př. Druhová exploze v Kambriu (před 510 - 543 mil. let) – kolonizace pevniny mnohobuněčnými organizmy
- ▶ Př. Kolonizace Galapážských ostrovů pěnkavami a drozdy



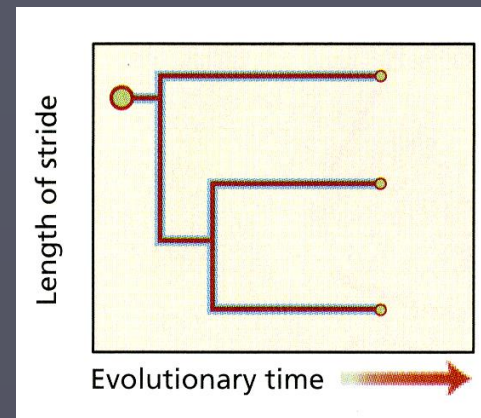
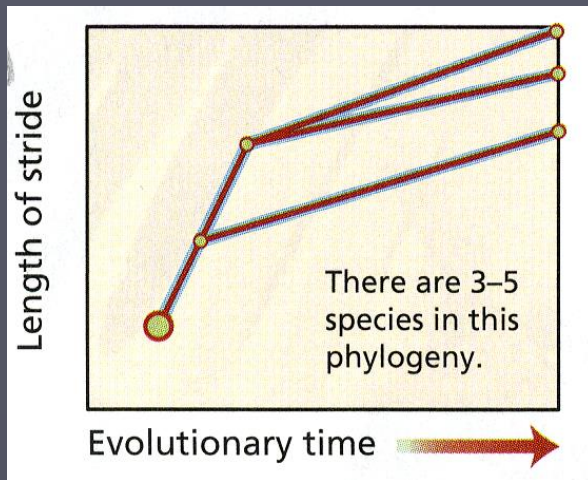
Druhová radiace

- ▶ Př. Cichlidy v afrických jezerech
- ▶ Př. *Anolis* – jižní a střední Amerika
- ▶ Př. Ptáci čeledi Fringillidae Havajské ostrovy



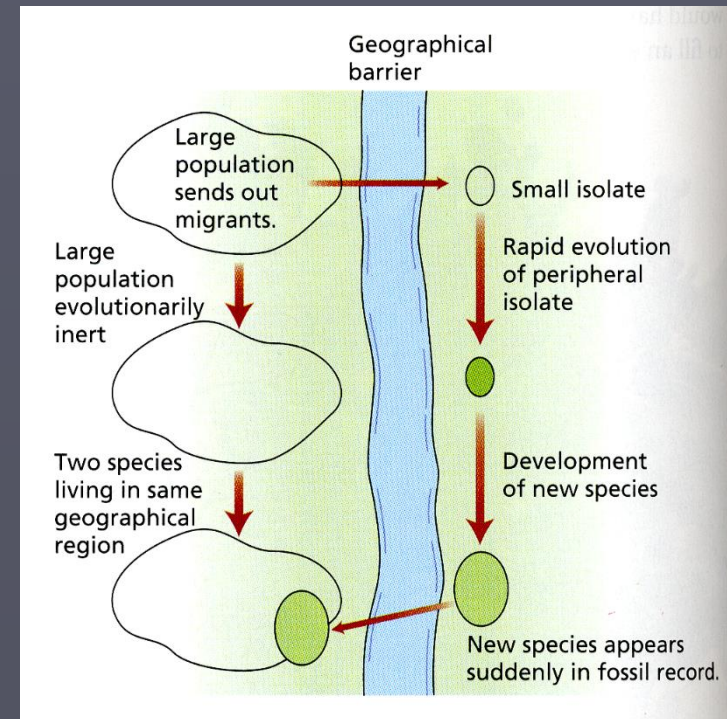
Makroevoluční pohledy na vznik druhů

- ▶ **Fyletický gradualizmus** – tradiční pohled na makroevoluci
- hledání „chybějícího článku“ – fosilních záznamů
- ▶ **Přerušovaná rovnováha** – druhy jsou v evoluční rovnováze s malou evoluční změnou, evoluční rovnováha podstupuje rychlé změny během speciace



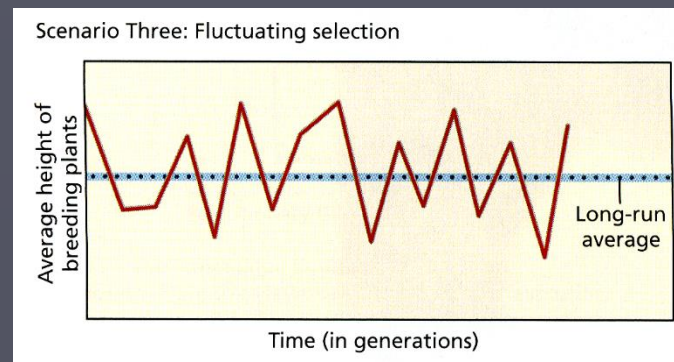
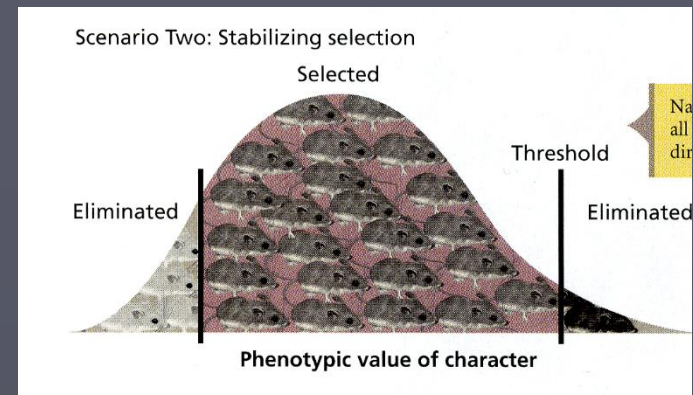
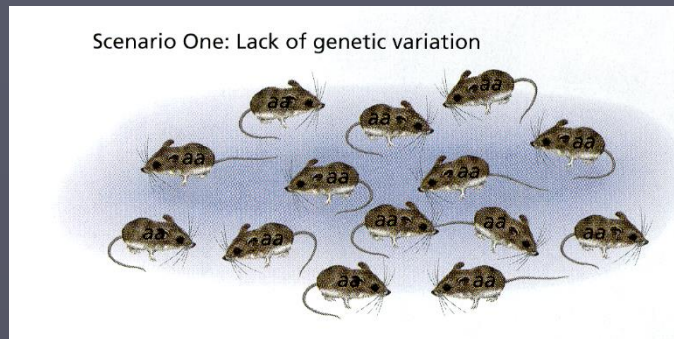
Jak vysvětlit přerušovanou rovnováhu?

- ▶ Paleontologové Stephen J. Gould a Niles Eldredge – základ teorie přerušované rovnováhy
- ▶ Ernst Mayer – **model geografické speciace** implikuje přerušovanou rovnováhu
 - malé okrajová populace přecházejí s větší pravděpodobností evolučními změnami (větší rychlost genetického driftu) → vznik nových druhů



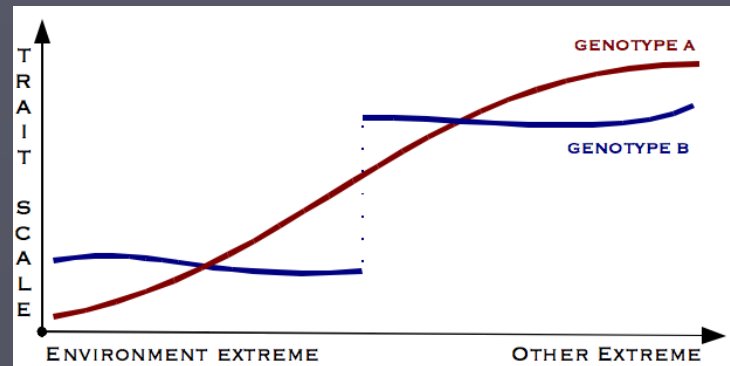
Evoluční stáze a náhlá speciace

- ▶ Druh je zamčen do evoluční stáze (stagnuje) s možností malých změn až do speciace
- ▶ různé scénáře vysvětlení evoluční stagnace druhu



Evoluční stáze a náhlá speciace

- ▶ Evoluce rezistence organismů ke změně = organismus přechází kanalizací
- ▶ Autopoetický systém kompenzuje environmentální a genetické změny a perzistuje minimálním vývojem

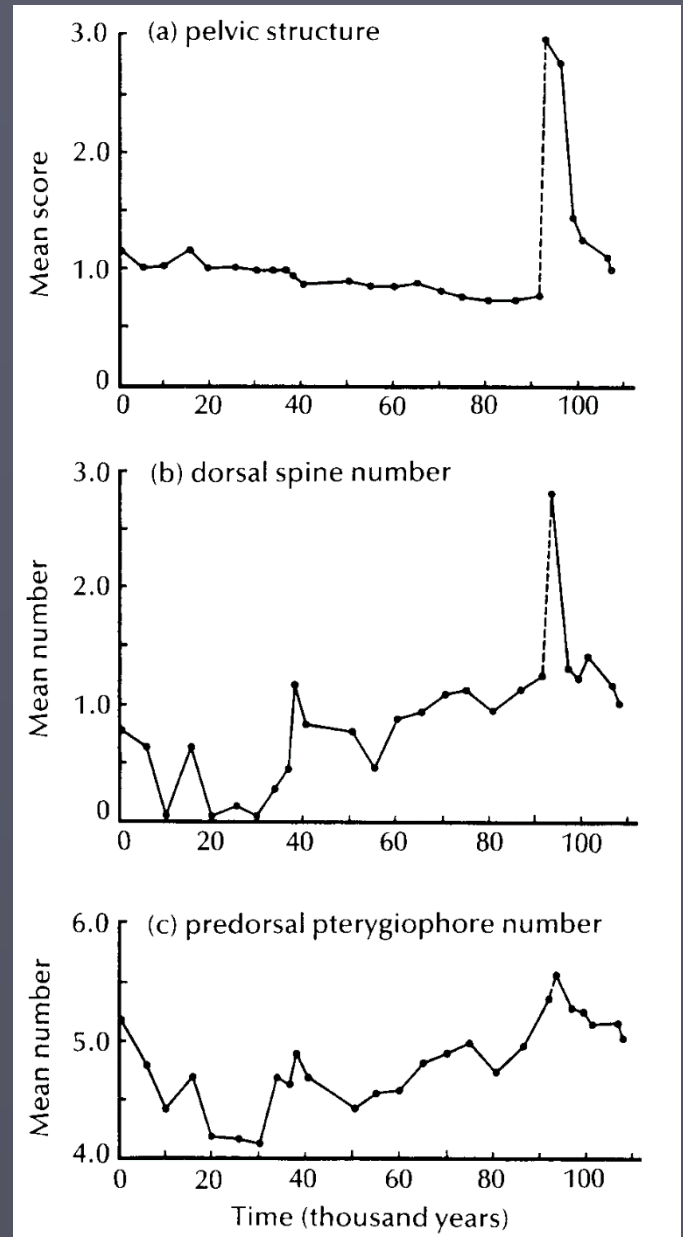


Morfologická evoluce a speciace

- Interpretace morfologických změn u *Gasterosteus doryssus* v Miocenu

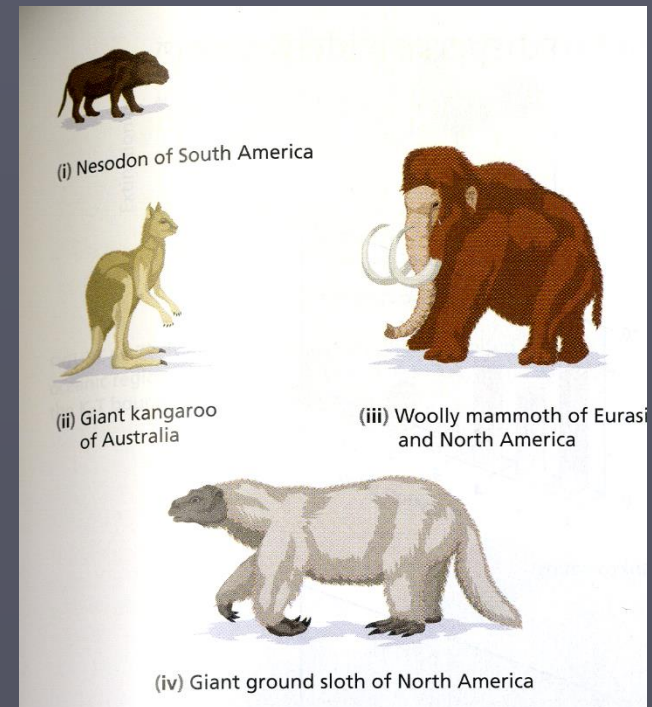
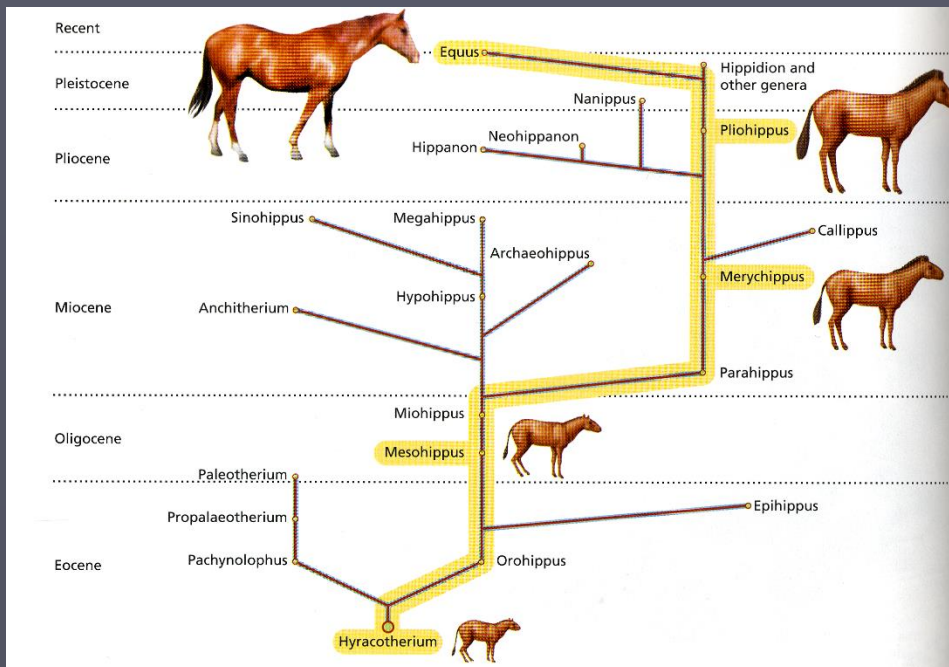
Bell a kol (1985) – anageneze morfo charakterů

Vysvětlení: Původní populace vyhynula, nahrazená novou populací



Rovnováha mezi procesy speciace a extinkce

- ▶ Dinosauři vyhynuli před 65 mil. let a začala evoluce savců
- ▶ Všechny taxonomické skupiny přecházejí opakovaným vymíráním a opakovanou speciací



Rovnováha mezi procesy speciace a extinkce

- ▶ Celkový počet druhů v jakémkoliv čase odráží rovnováhu mezi třmi typy druhů
- ▶ Rovnováha mezi vymíráním a speciací kontroluje diverzitu

