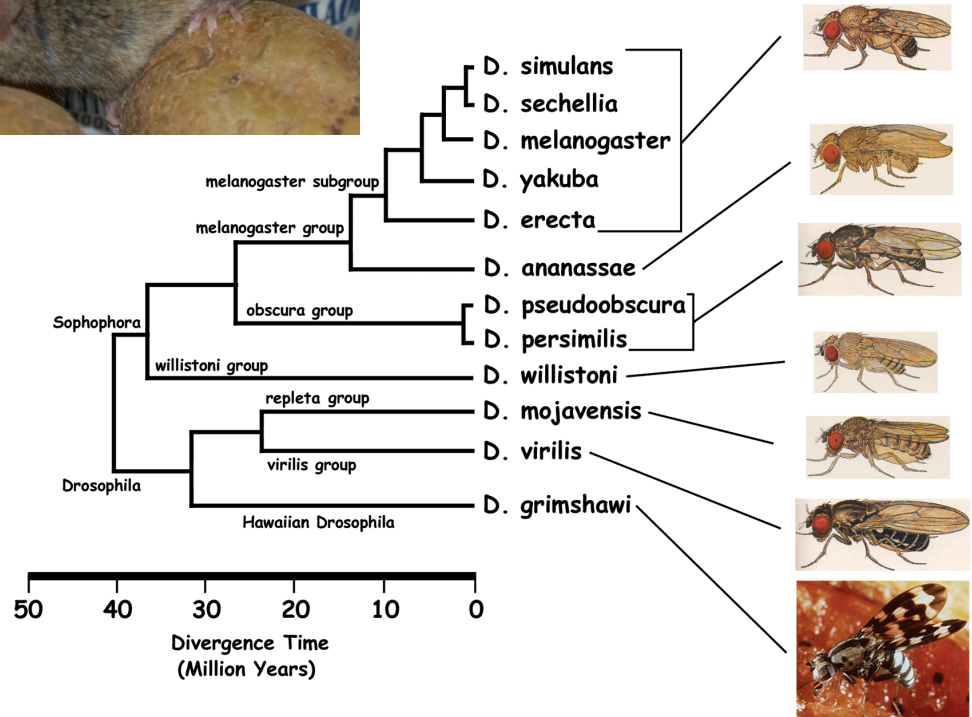
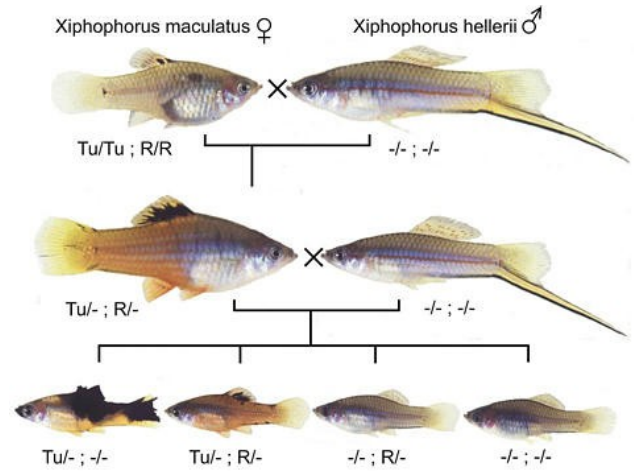
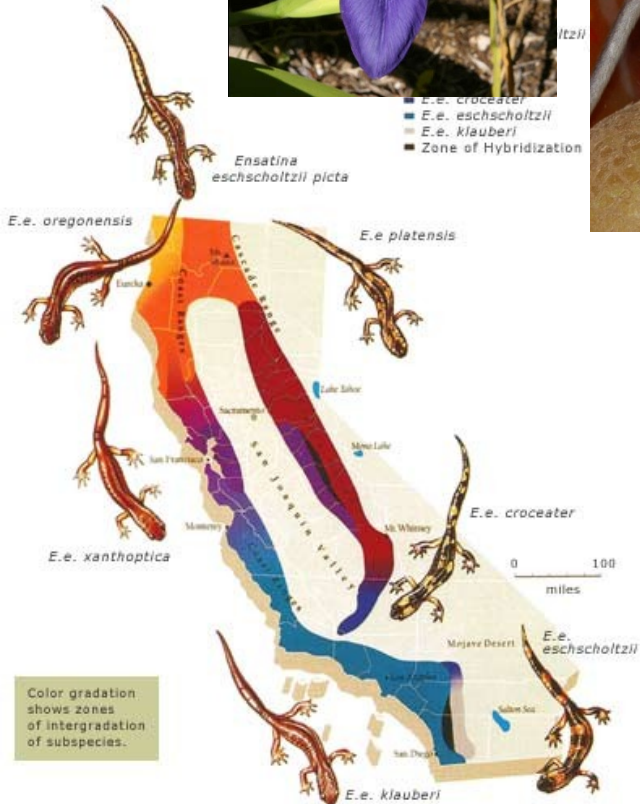


# SPECIACE



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



**Co je druh?**

**Jak druhy vznikají?**





brhlík lesní (*Sitta europaea*)

X



šoupálek dlouhoprstý  
(*Certhia familiaris*)



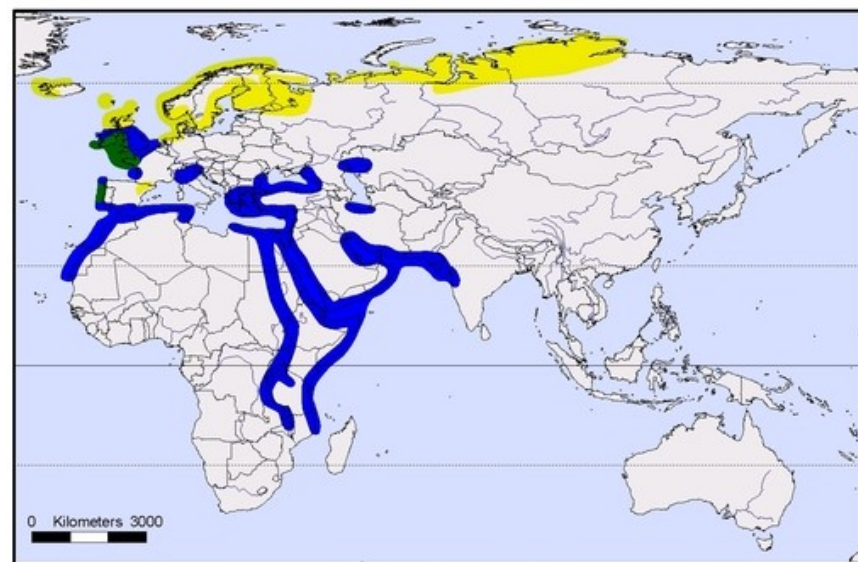
Mechanismy udržující integritu druhů



racek stříbřitý  
(*Larus argentatus*)

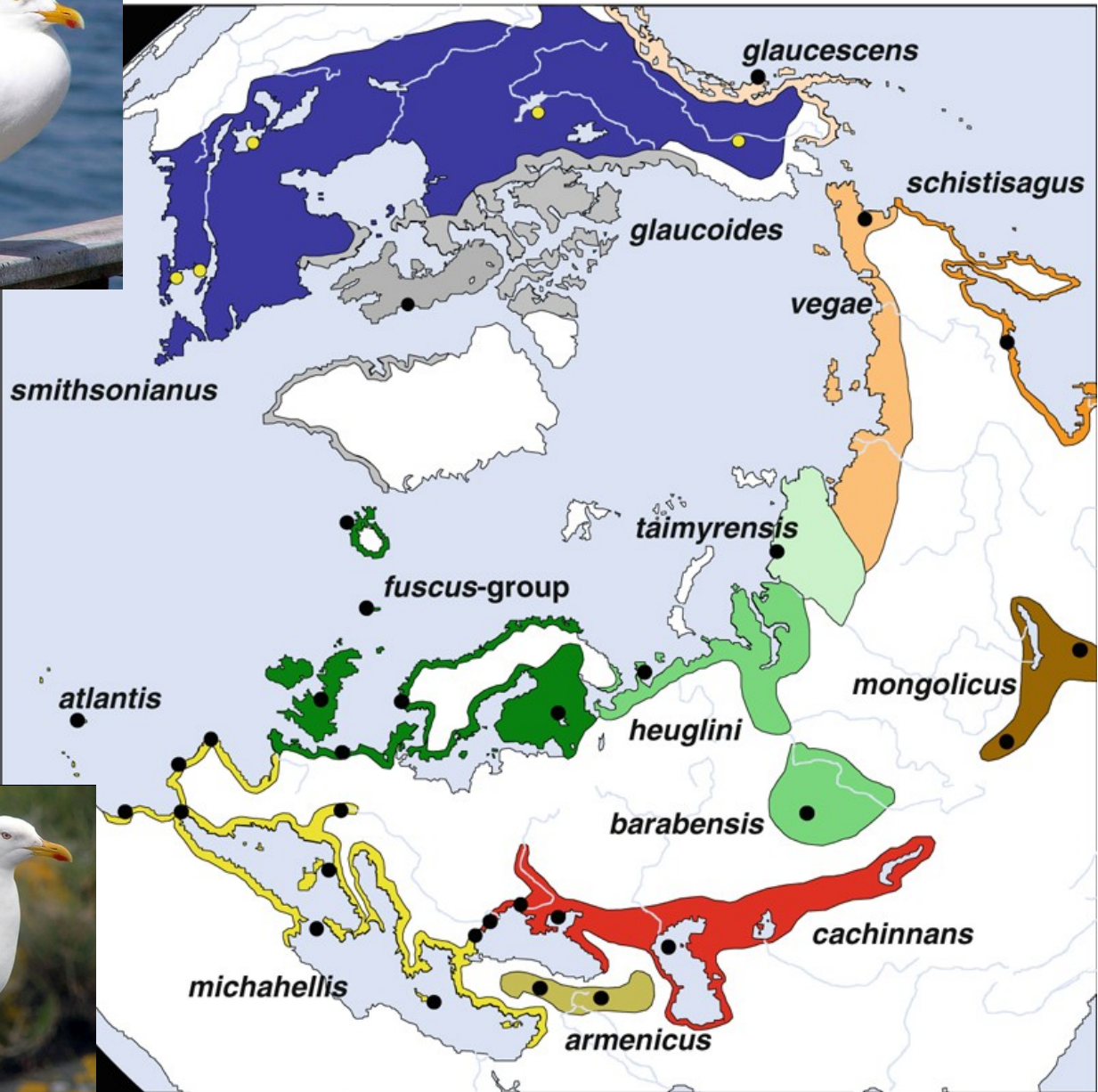


racek žlutohý  
(*L. fuscus*)



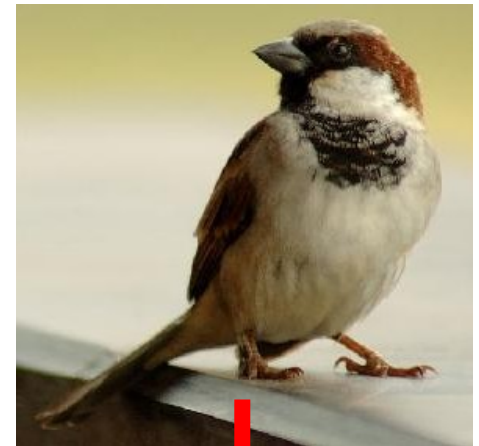
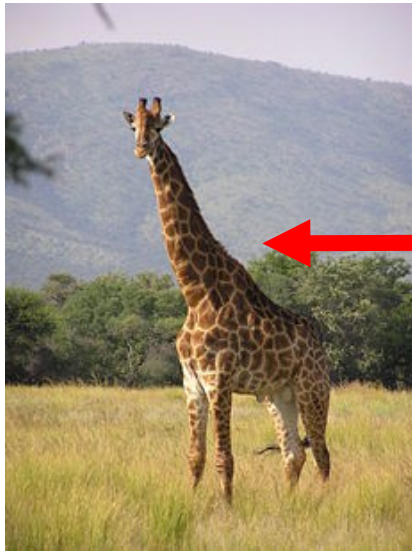
breeding
  feeding, wintering
  resident

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



# Antika:

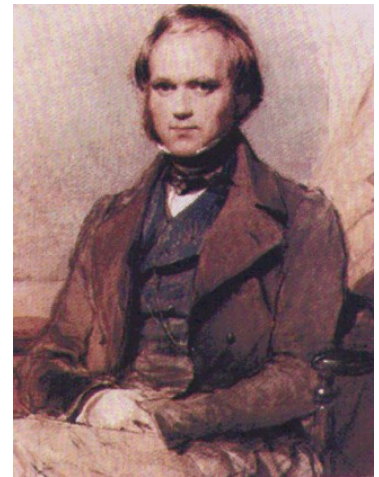
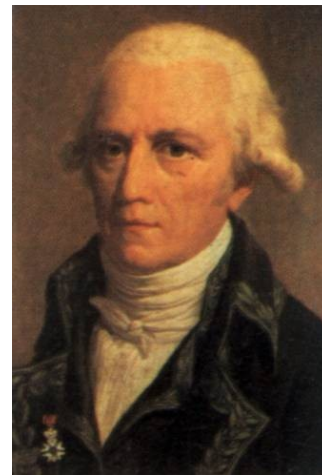
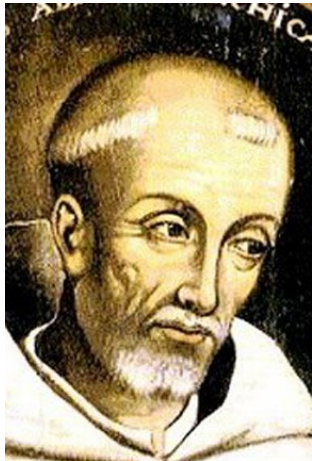
široké možnosti hybridizace mezi zcela nepříbuznými druhy



# Jsou druhy reálně existující jednotky?

## nominalisté:

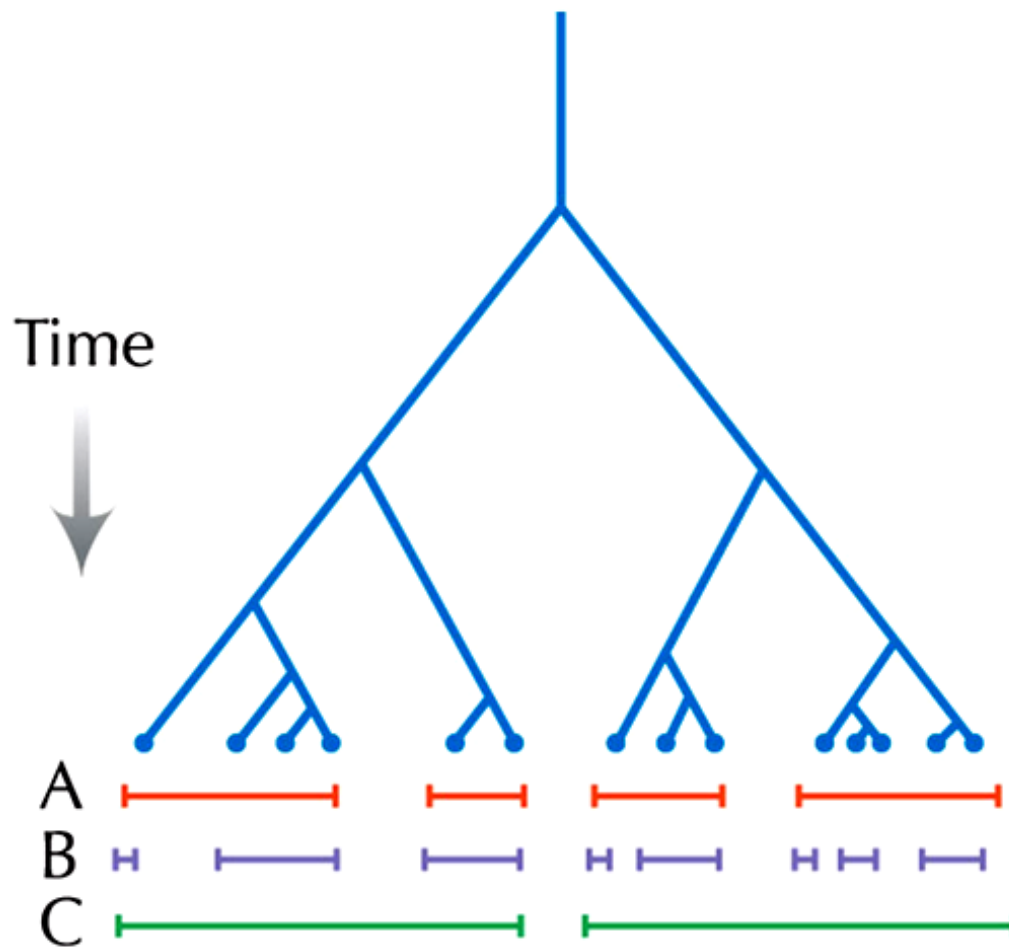
existuje jen jednotlivé, obecniny až dodatečně, jsou to pouze slova  
např. [William Ockham](#), populární ve Francii 18. stol (mladý [Buffon](#)  
a [Lamarck](#)), [Darwin](#)



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

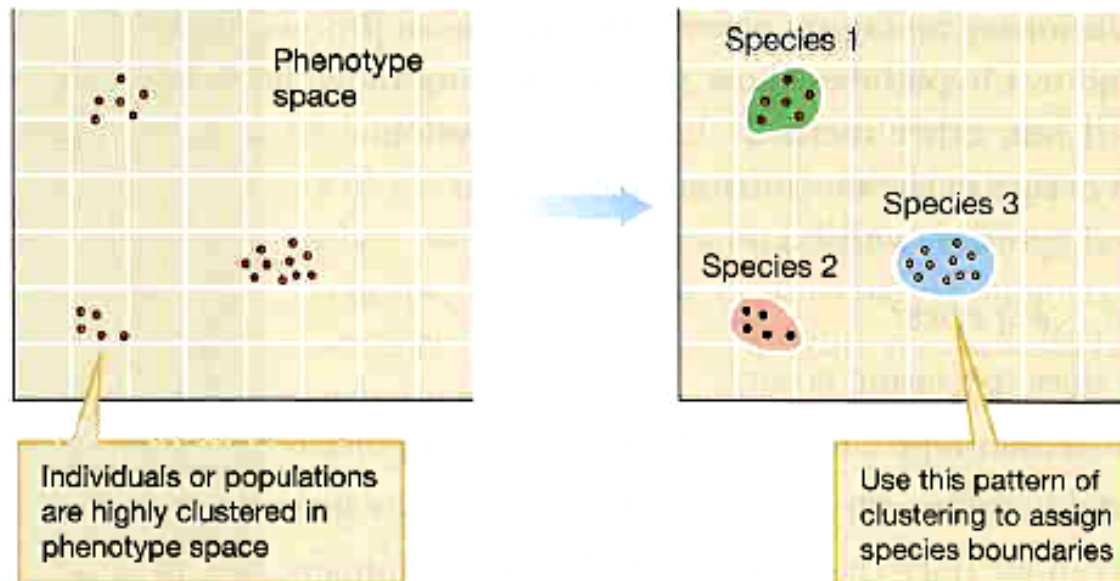
Platónův svět idejí: předpoklad existence omezeného počtu typů (univerzálií)

druh složen z jedinců majících stejnou podstatu (esenci)

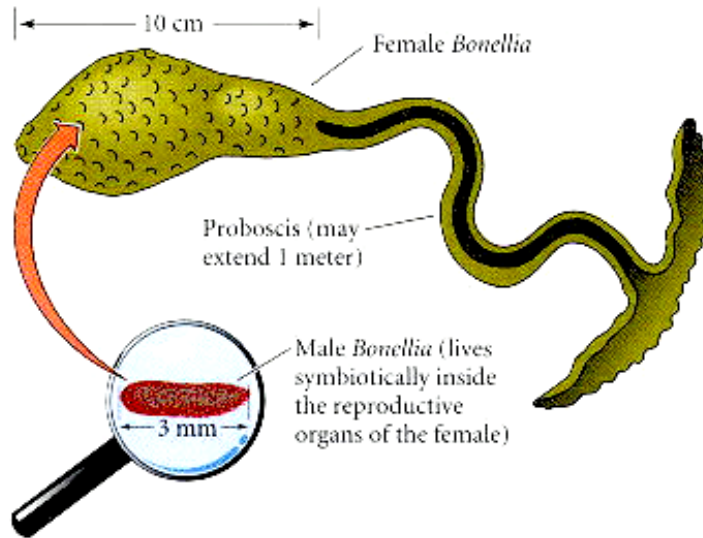
proměnlivost silně omezená, výsledkem nedokonalého vyjádření ideje

každý druh oddělen ostrou hranicí od ostatních

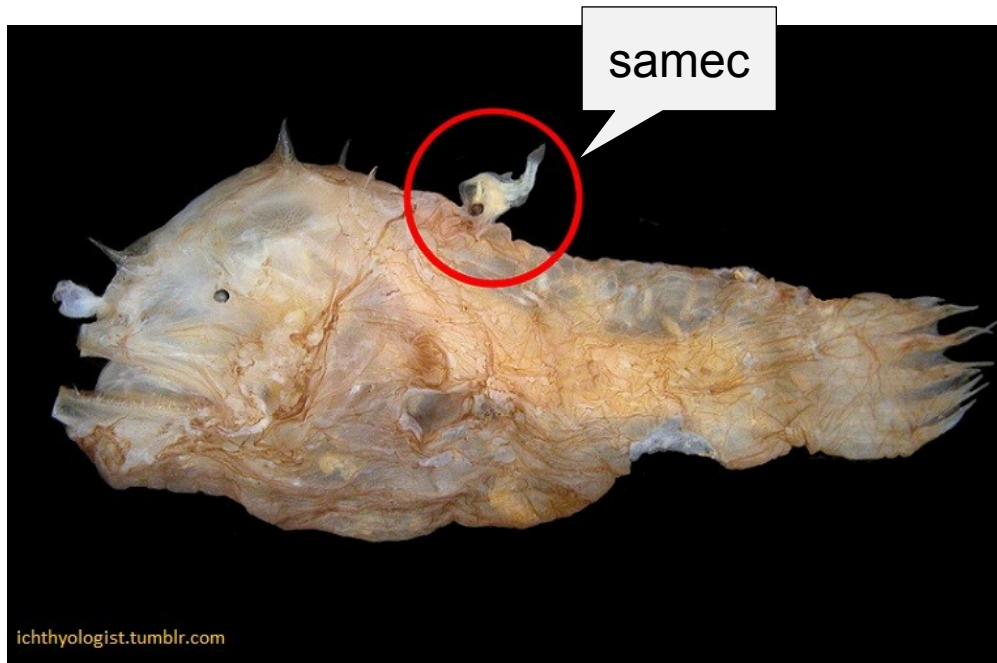
je neměnný v čase



# × pohlavní dimorfismus

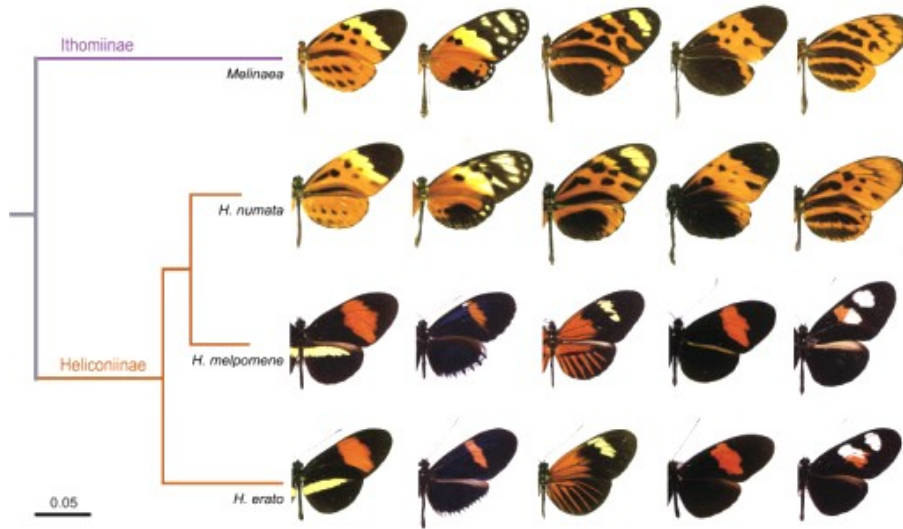


*Bonellia viridis*



d'as mořský  
(*Lophius piscatorius*)

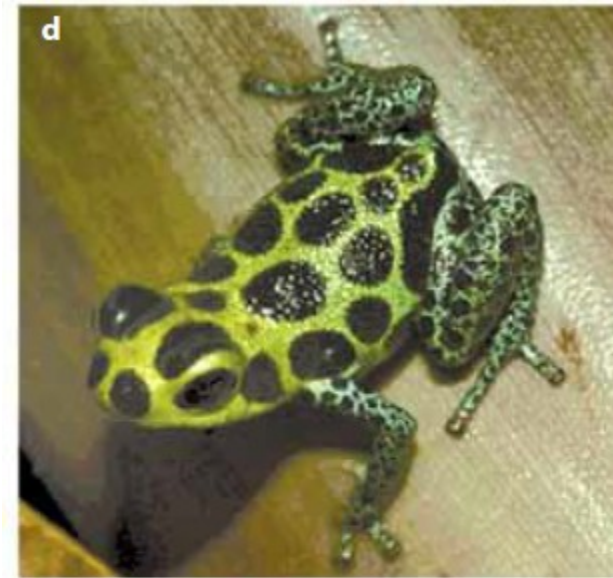
× polymorfismus, různá ontogenetická stadia



*Heliconius* spp.



*Papilio polyxenes*



*Ranitomeya imitator*

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



*Drosophila persimilis*/  
*D. pseudoobscura*



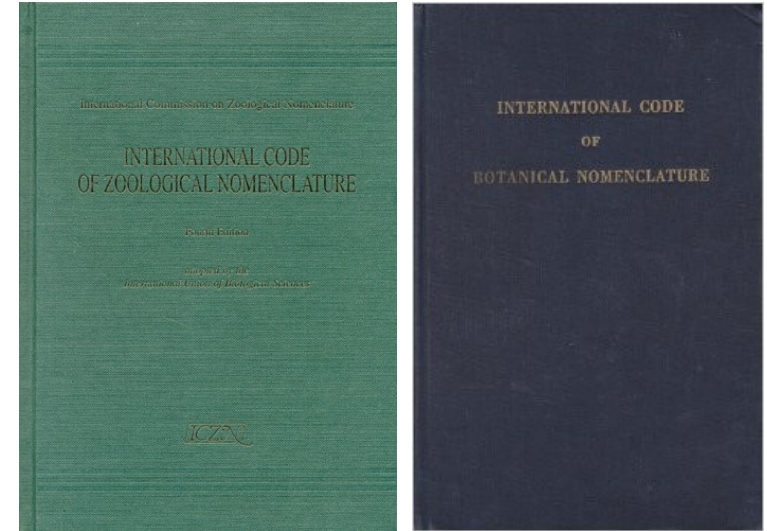
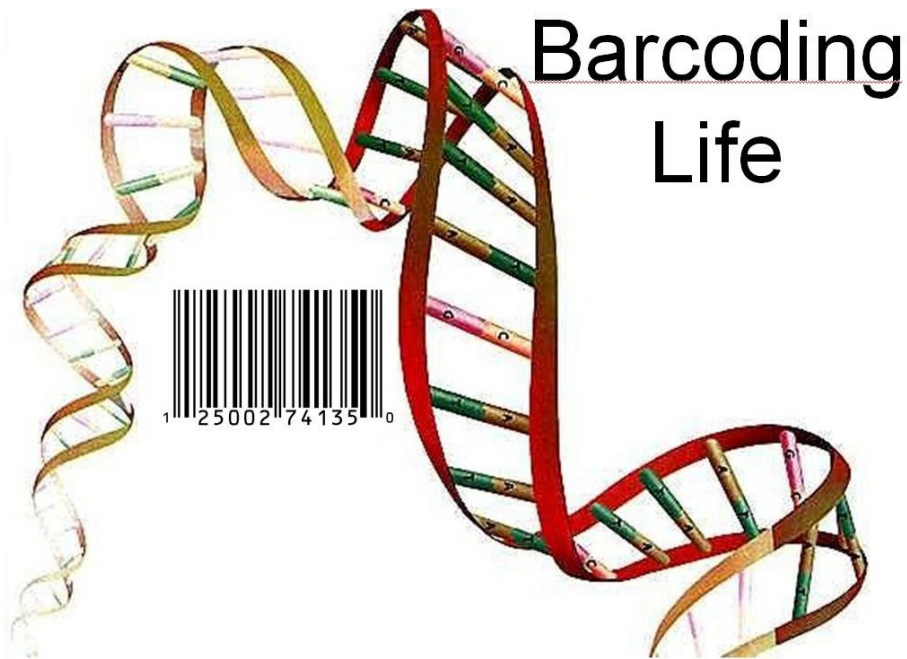
*Pipistrellus pipistrellus*/*P. pygmaeus*



*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

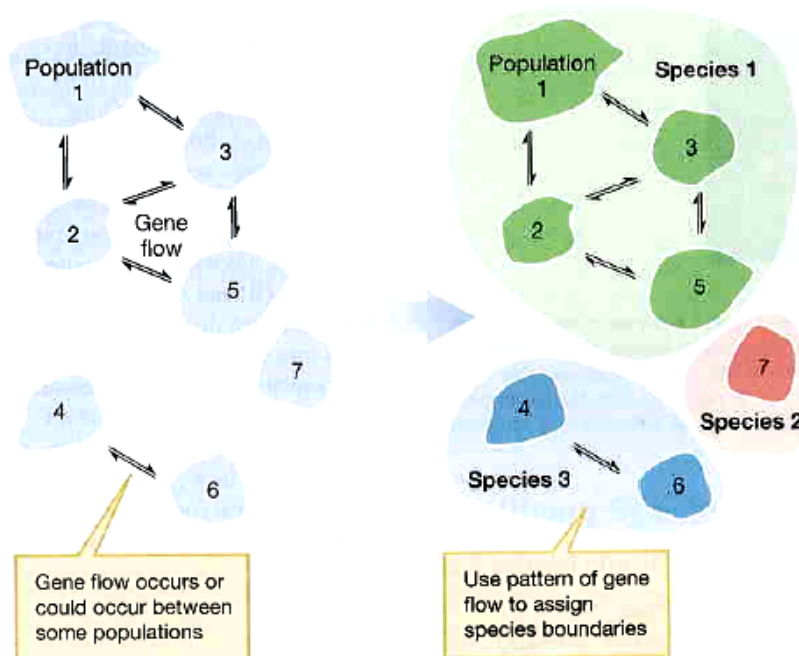


# Biologický druh (*Biological species concept* = BSC)

T. Dobzhansky, H. Muller, J. Huxley, E. Mayr

druhy jako společný genofond (gene pool), reprodukční společenství  
reprodukčně oddělené od ostatních

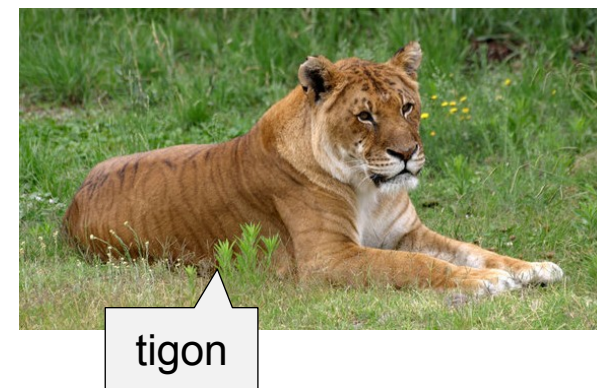
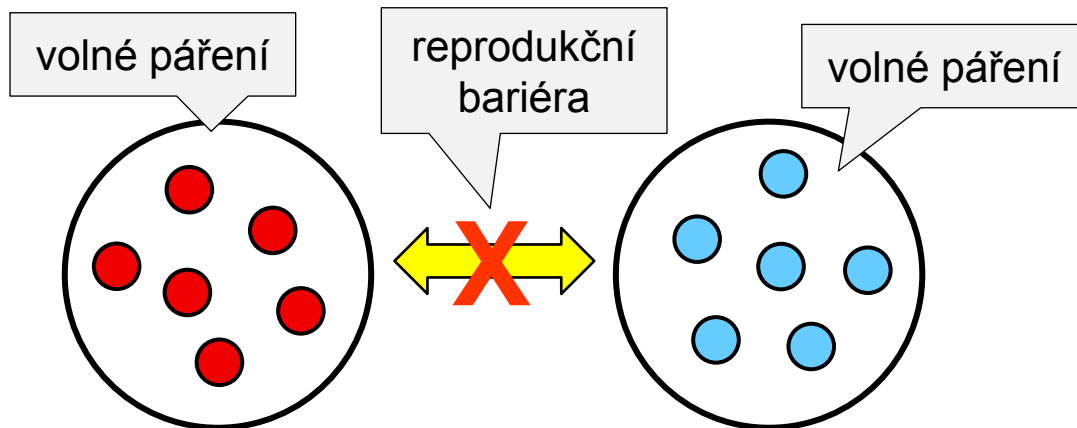
neexistují neměnné, „esenciální“ vlastnosti



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

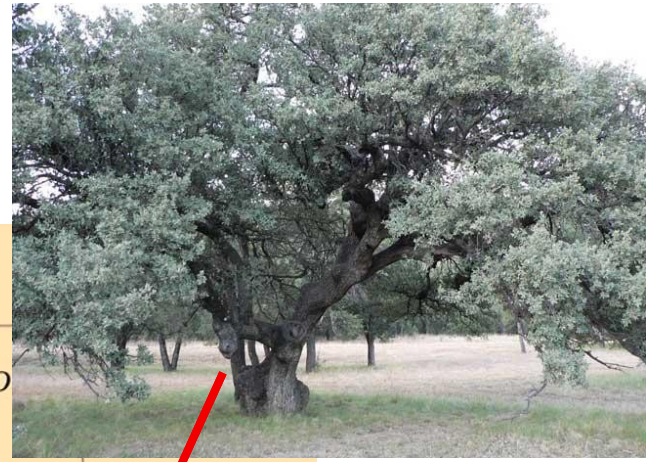
problémy z hlediska hybridizace mezi „dobrymi“ druhy  
(*Bombina bombina*  $\times$  *B. variegata*)

pomocná kritéria (sekvence DNA)



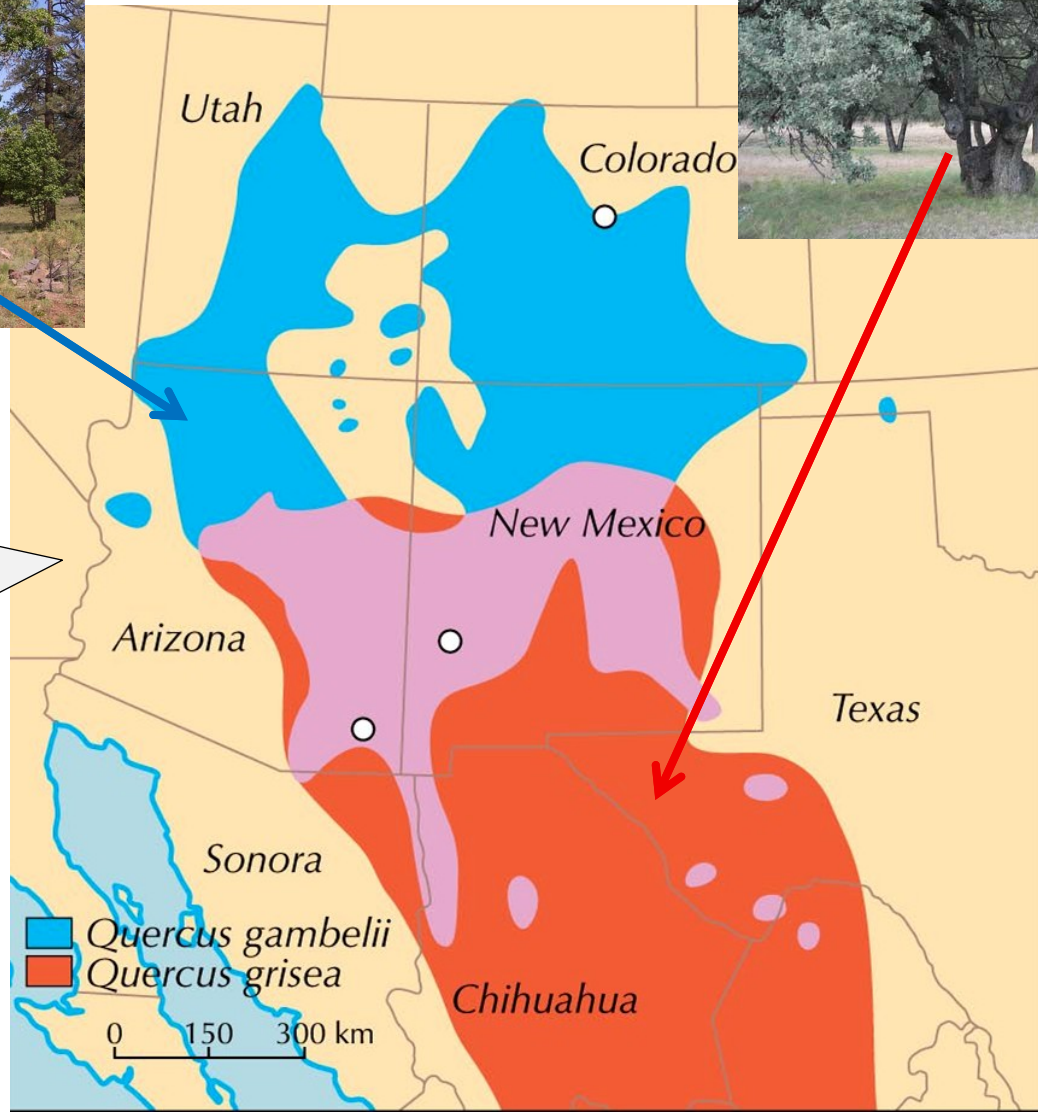


*Quercus gambelii*



*Q. grisea*

*grisea + gambelii = syngameon*



# Reprodukční bariéry

dříve reprodukčně izolační mechanismy = RIM ... dnes nepoužíváme

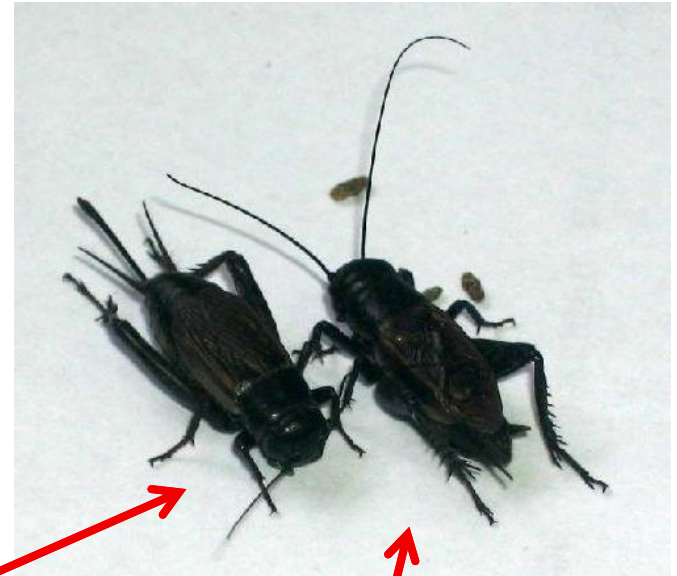
## 1. Prezygotické

### 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:

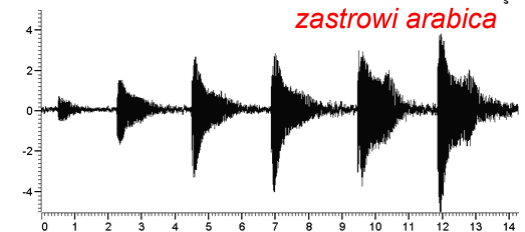
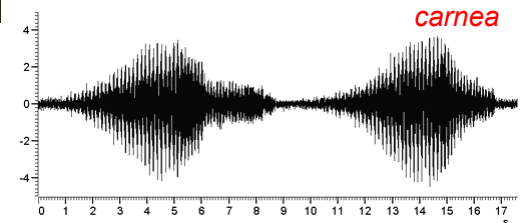
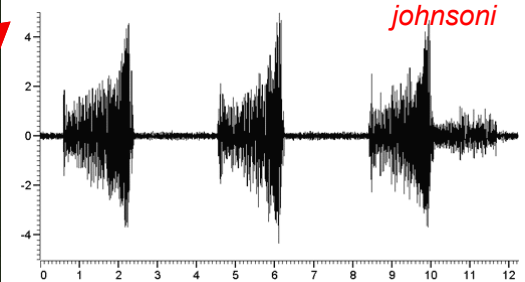
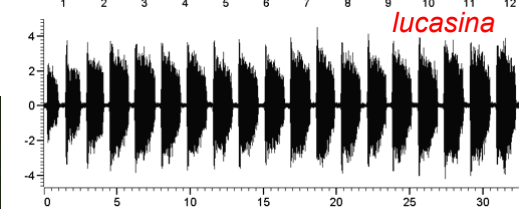
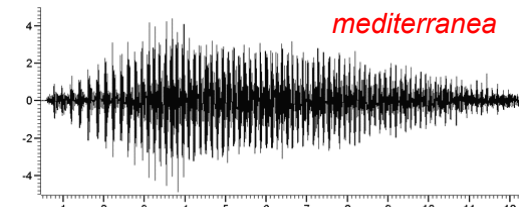
- zvukové



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



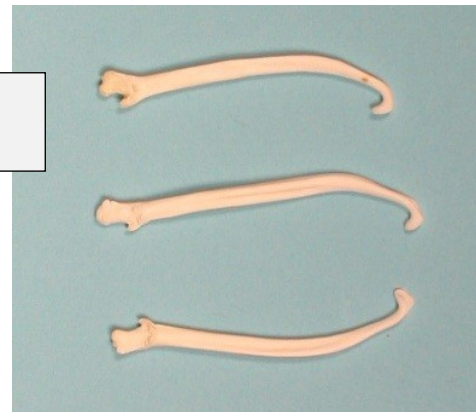
os penis



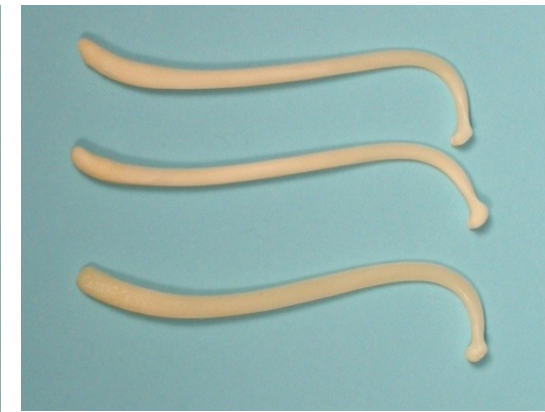
mrož (fossilní: 1,2 m a recentní: 56 cm)



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

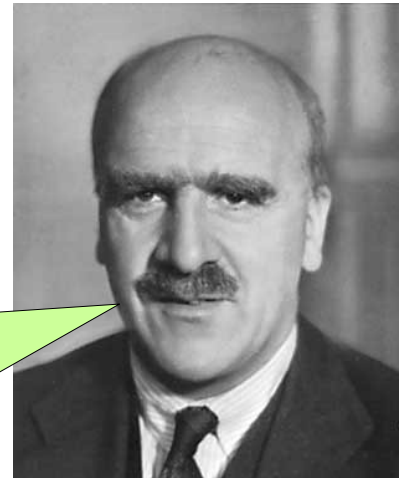
neživotaschopnost (inviabilita) F1 hybridů

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<sup>\*</sup>



<sup>\*</sup>) *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):

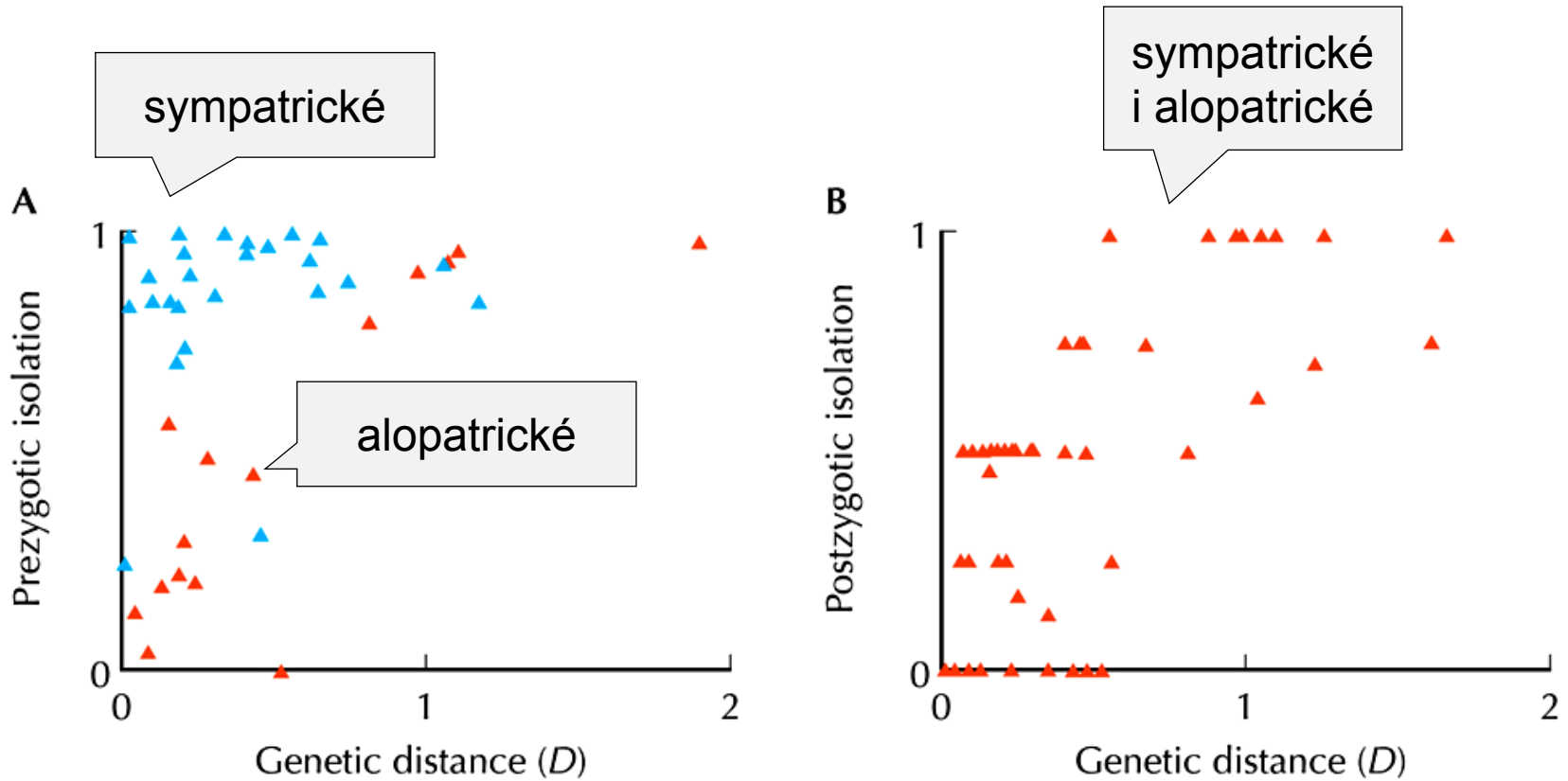
samci – dominantní i recesivní alely genů na X

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*)

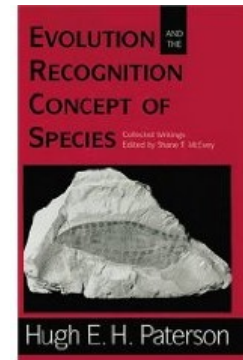
Hugh E.H. Paterson (1985)

důraz ne na izolaci, ale na společný fertilizační systém:

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

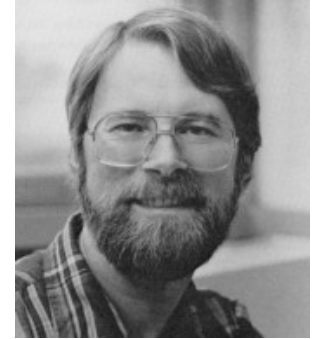
námluvy, načasování páření, výběr prostředí, zbarvení, endokrinní systém, tvar kopulačních orgánů, gametická kompatibilita, ...

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

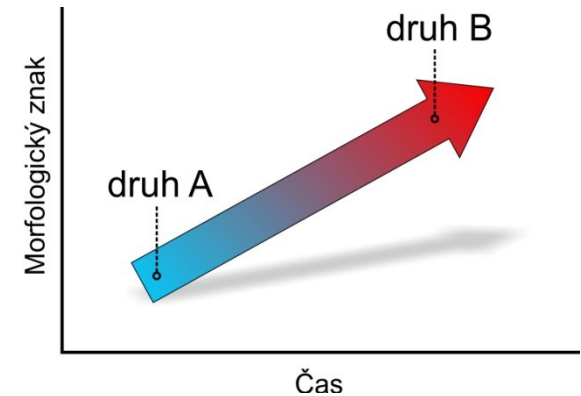
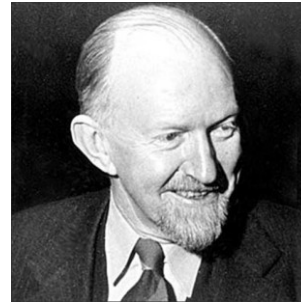
# Evoluční druh (*Evolutionary species concept*)

snaha o vertikální chápání druhu

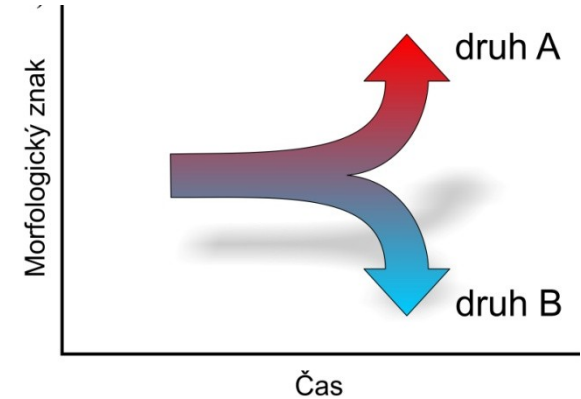
George Gaylord Simpson (1961):  
fyletická speciace, chronospecies  
asexuální organismy

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.“*

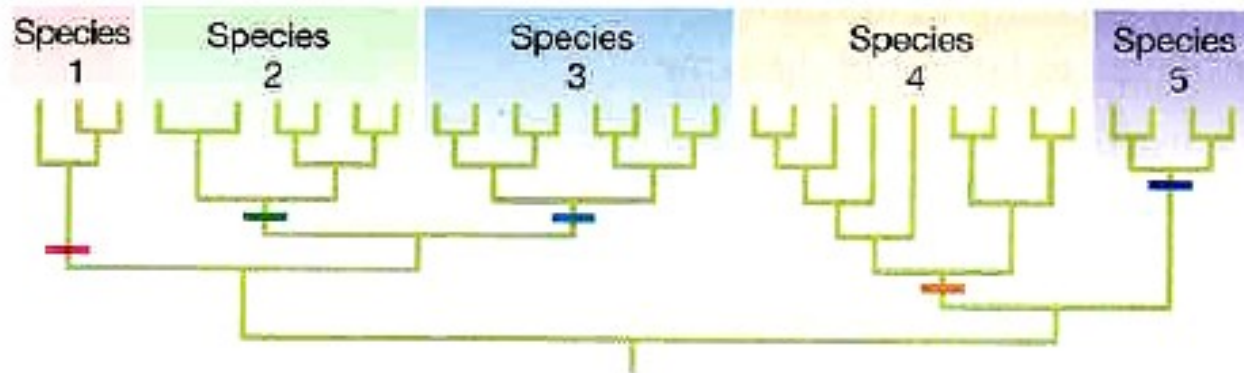
na rozdíl od Simpsonova pojetí u Wileyho pouze kladogeneze,  
tj. štěpná speciace

# Fylogenetický druh (*Phylogenetic species concept*)

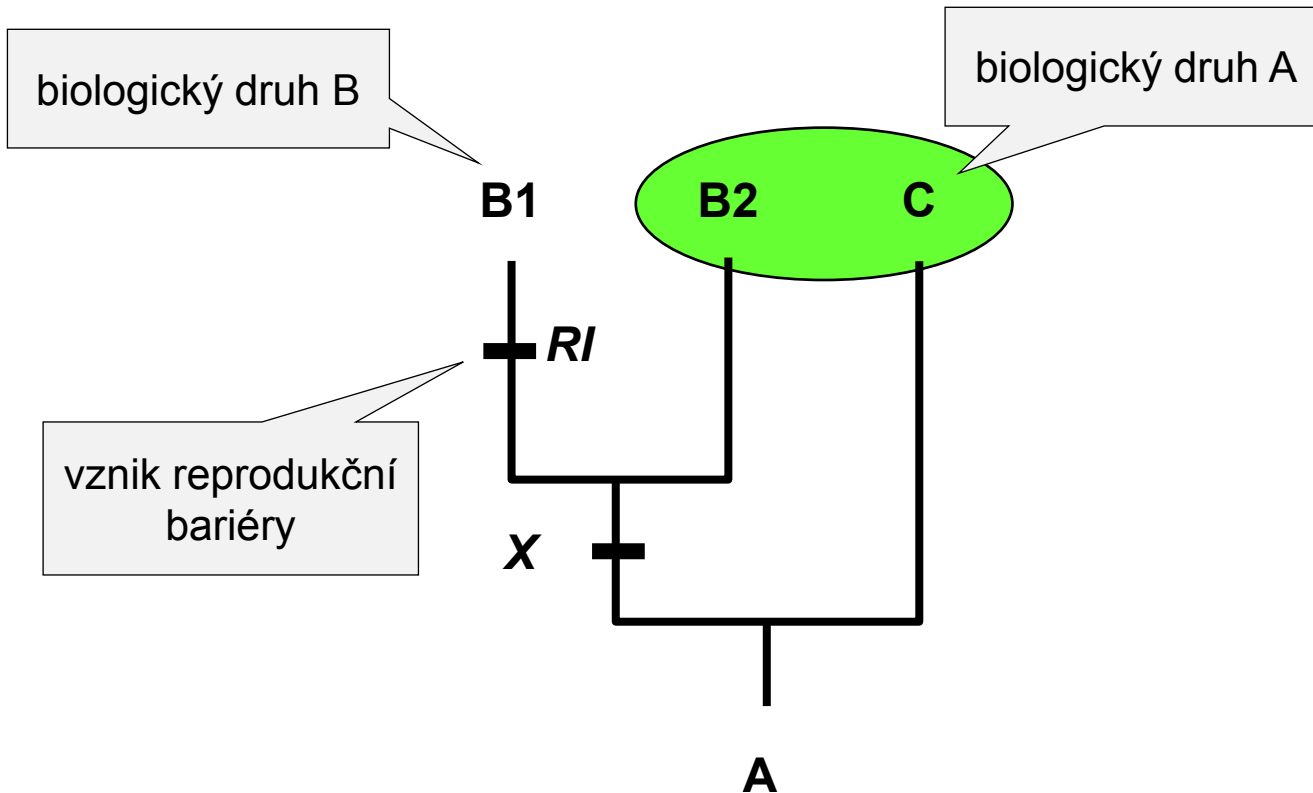
důraz na diagnostická kritéria → ale která to jsou?

⇒ primární rekonstrukce fylogeneze (synapomorfie)

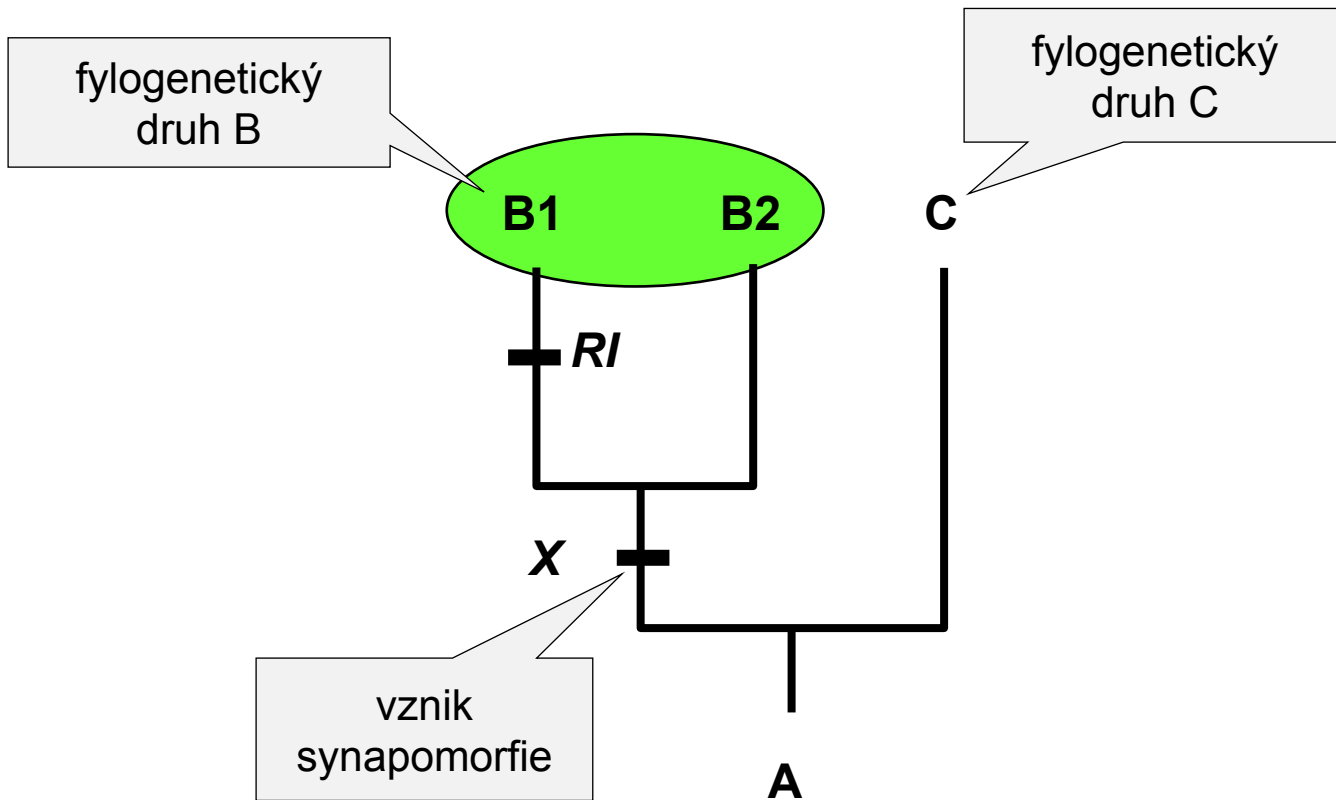
Fylogenetický druh = nejmenší monofyletická skupina odlišená sdíleným odvozeným znakem



# Vztah biologického a fylogenetického druhu:



# Vztah biologického a fylogenetického druhu:



# SPECIACE

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

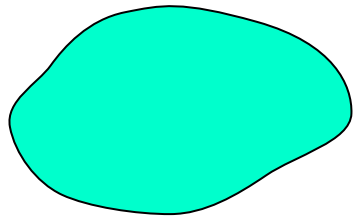
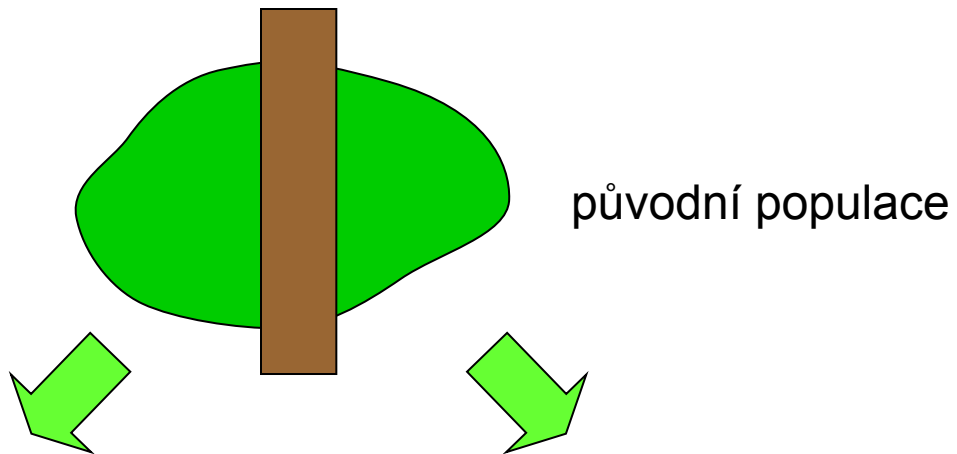
# Alopatrická speciace

geografická izolace

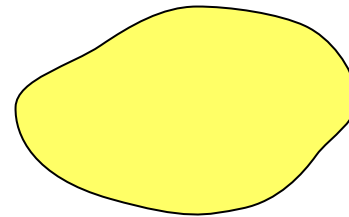
postupná divergence: mutace, drift, selekce, pohlavní výběr

reprodukční bariéry jako vedlejší produkt

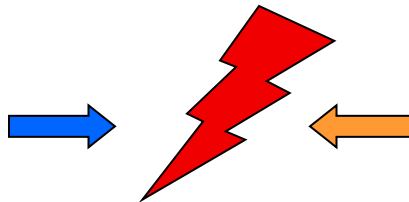
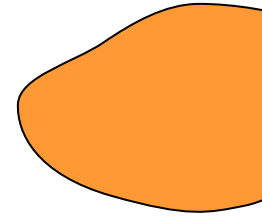
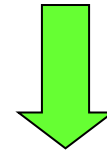
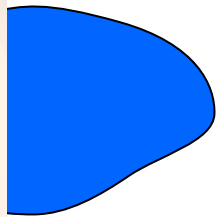




geografická  
bariéra



mutace  
drift  
selekce  
⇒ divergence



inkompatibilita



## Dobzhanského-Mullerův model:



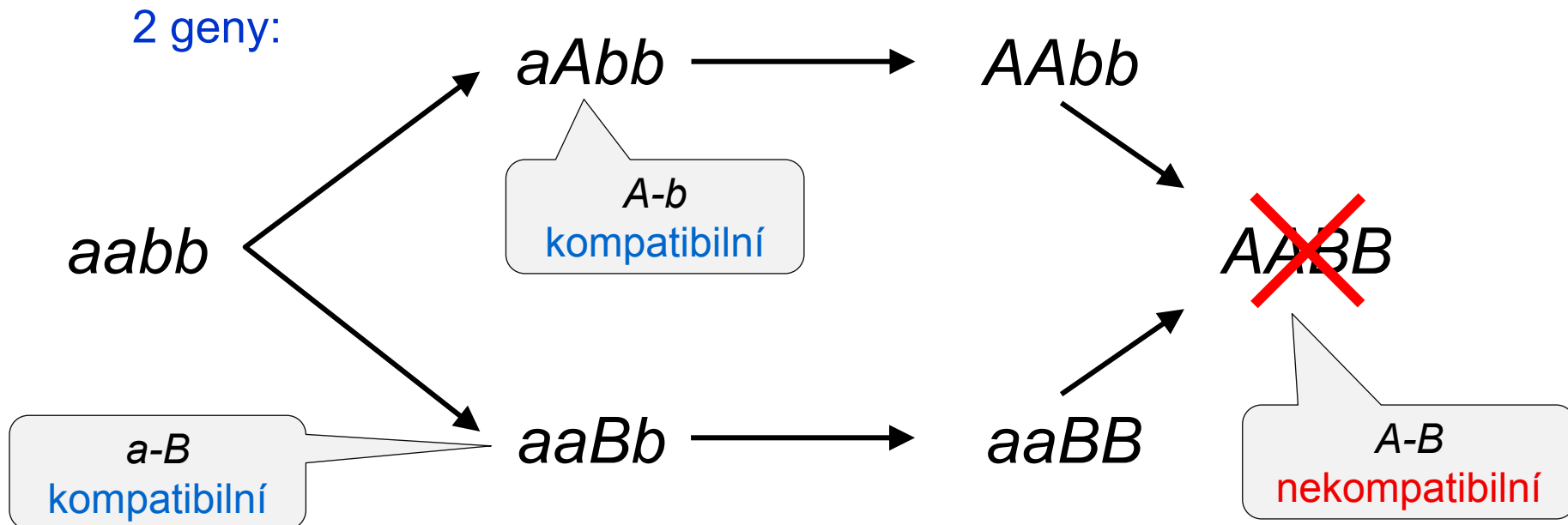
W. Bateson



T. Dobzhansky



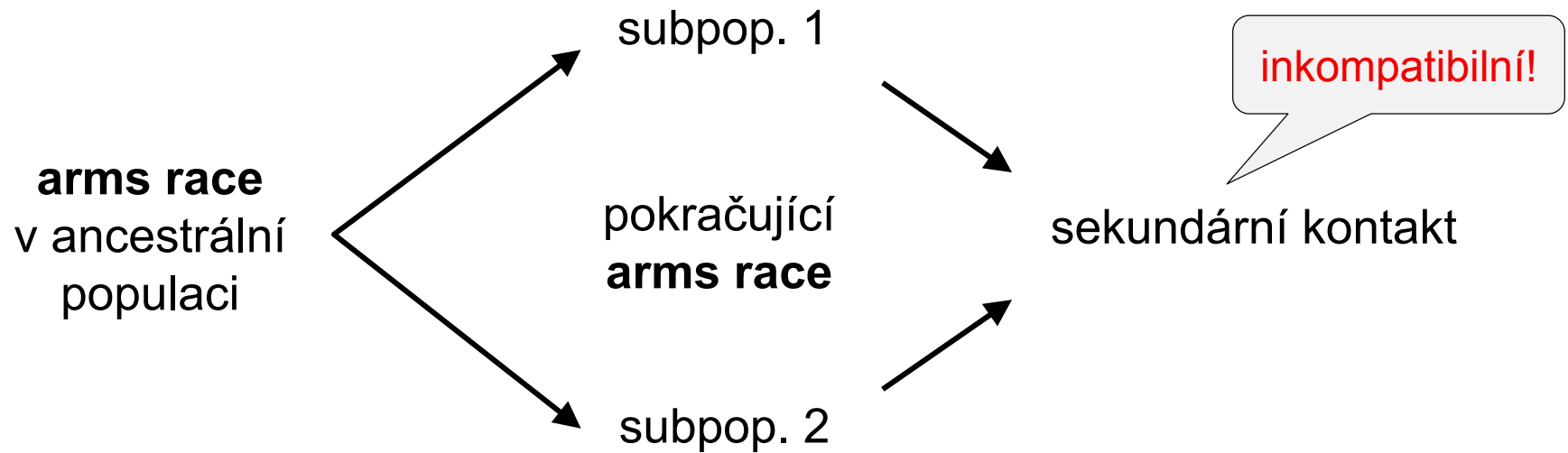
H. Muller

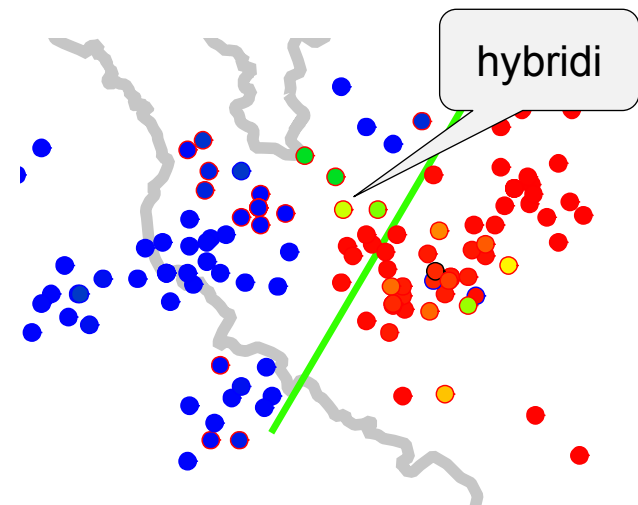
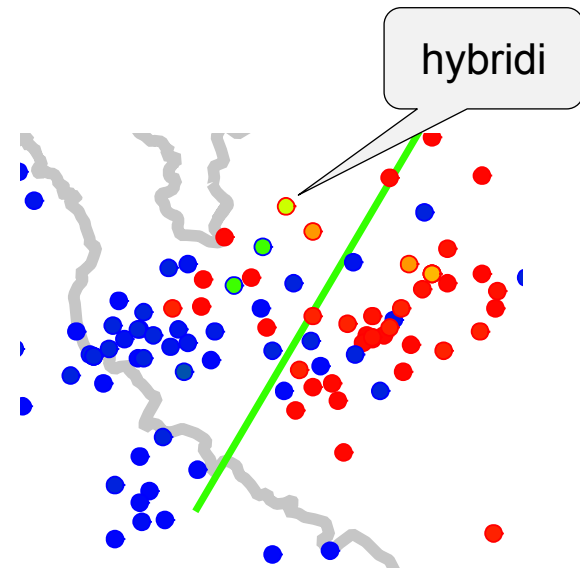
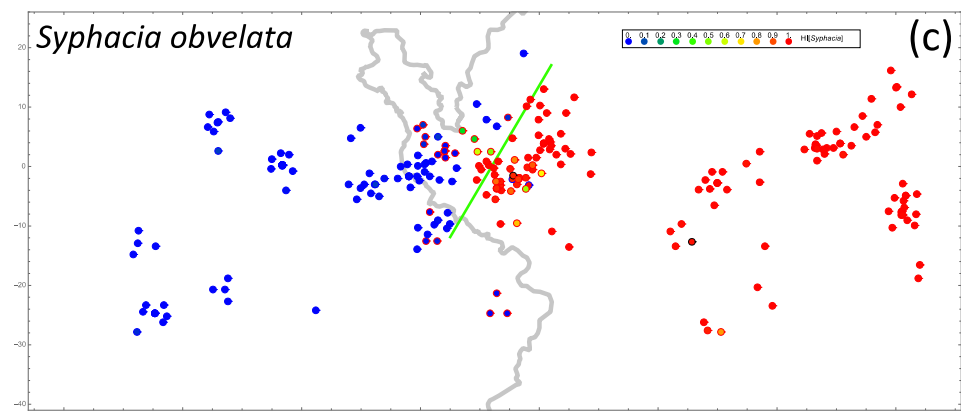
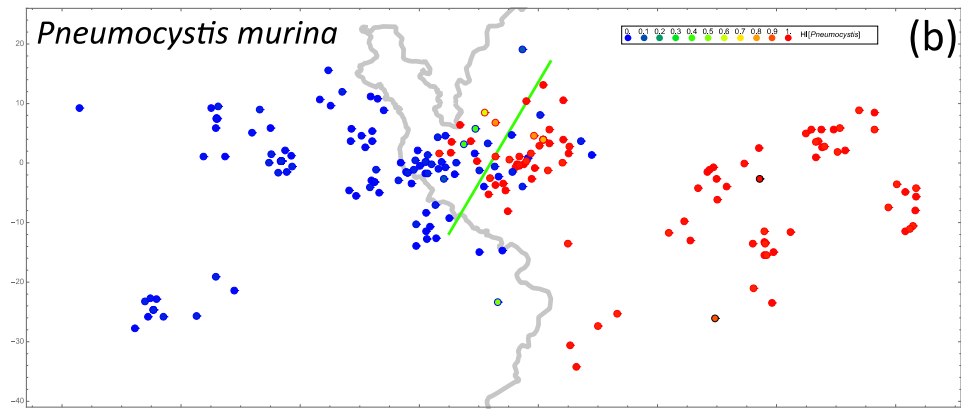
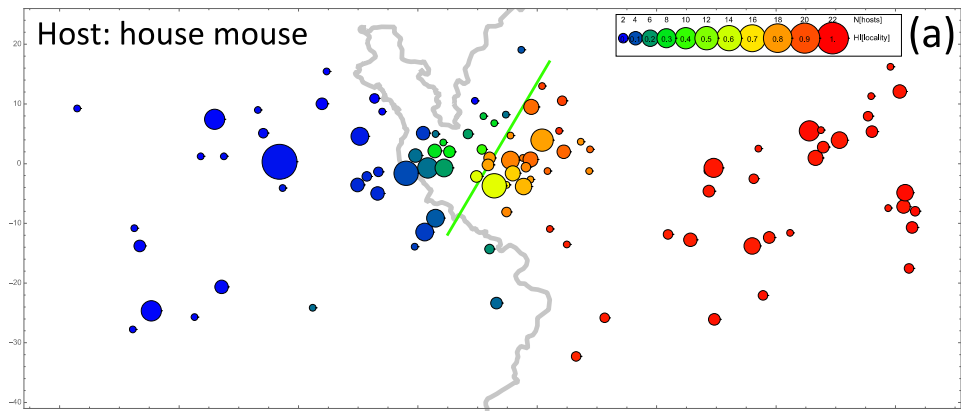


velké populace

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

genetický konflikt:

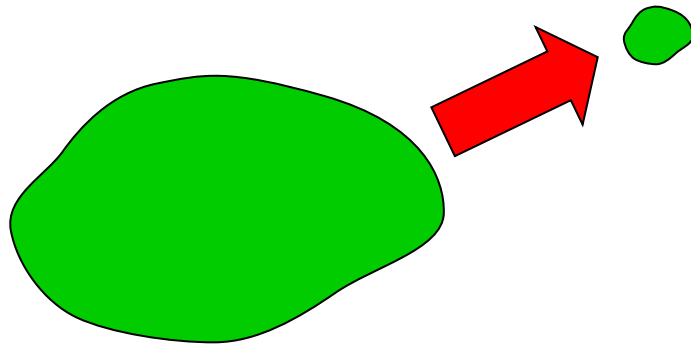




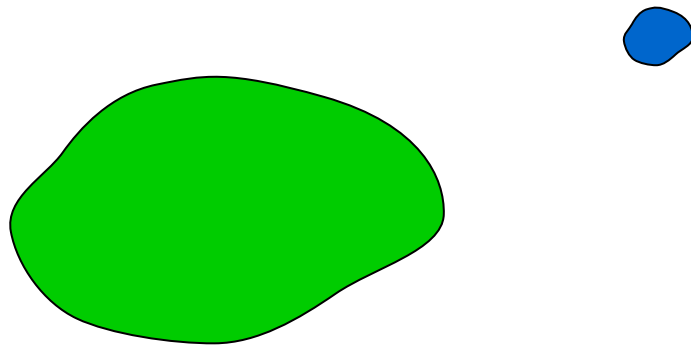
## Peripatrická speciace (*founder-effect speciation*)

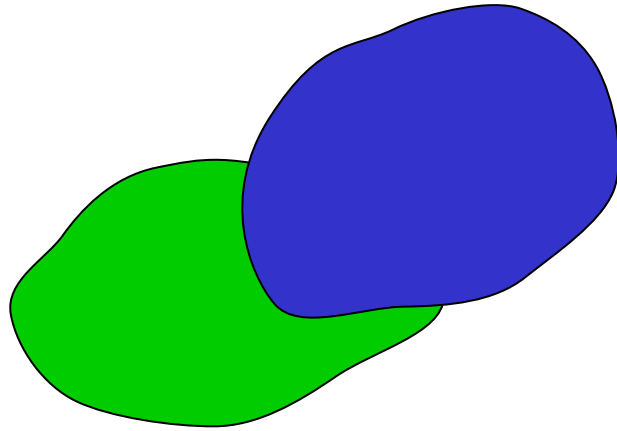
Mayr: efekt zakladatele

ostrovní organismy, periferní izoláty (extinkce-rekolonizace)



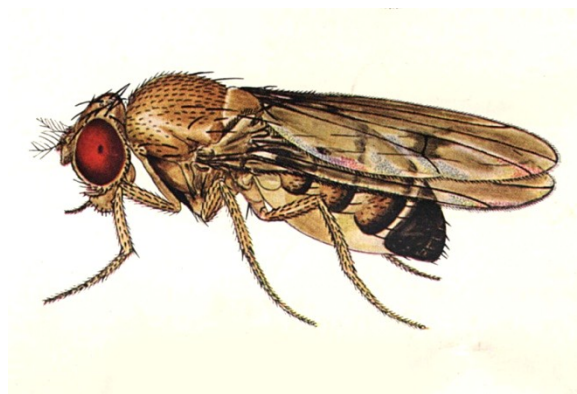
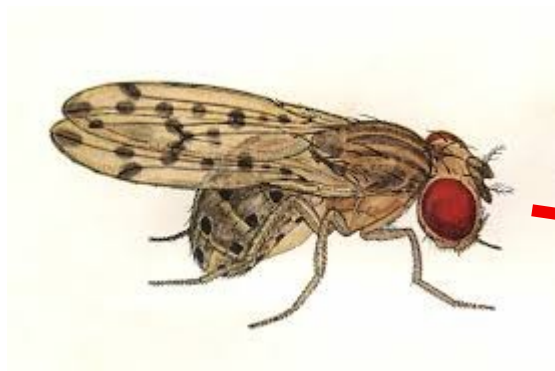
genetická revoluce  $\Rightarrow$  rychlá speciace





**founder-flush model:** *Drosophila*

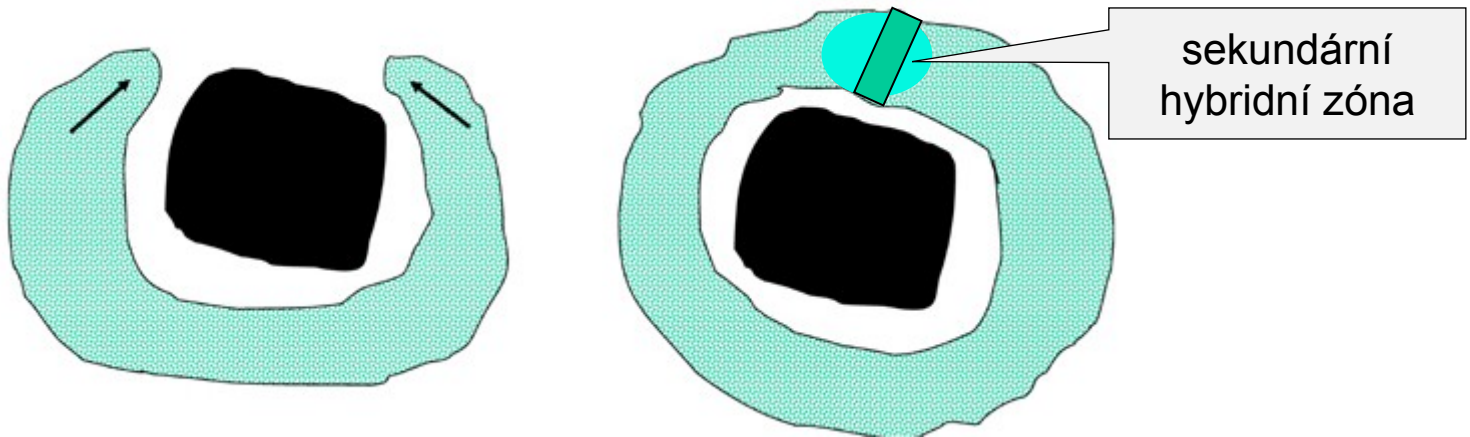
kolonizace nového prostředí – absence selekce  $\Rightarrow$  rychlá divergence





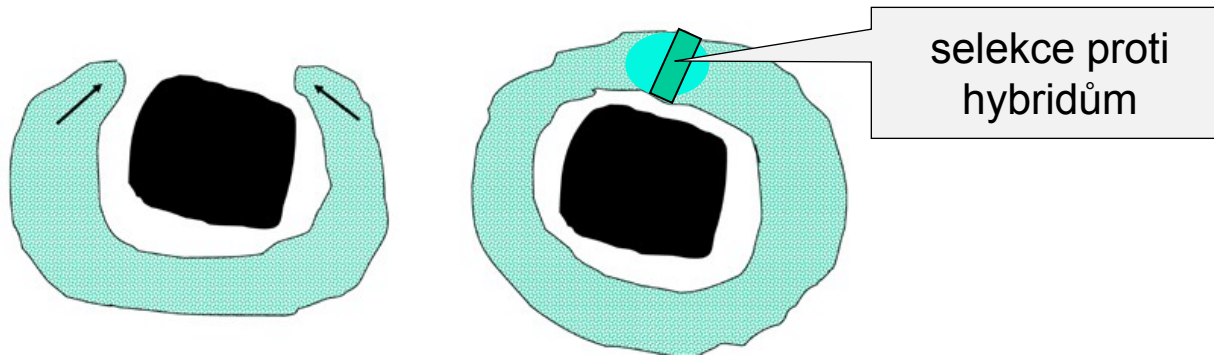
## Alo-parapatrická speciace (*reinforcement speciation*)

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

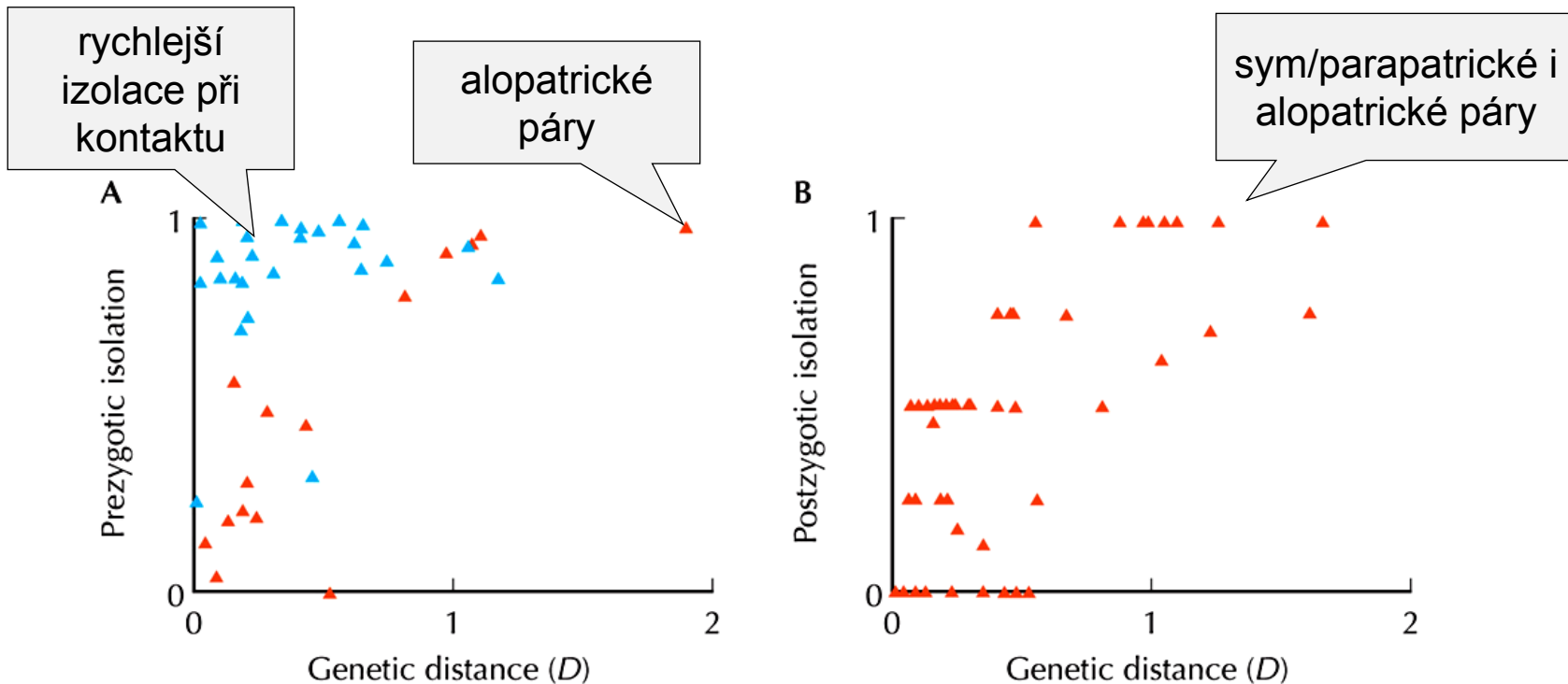


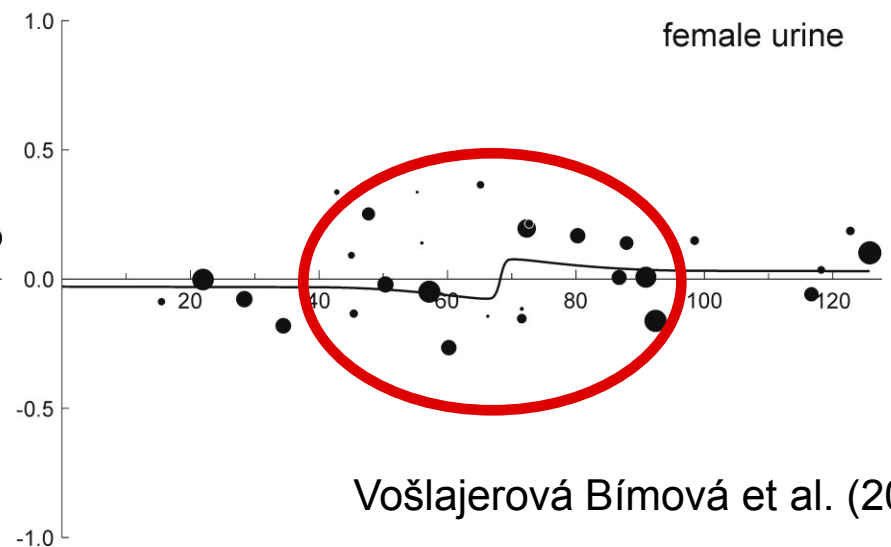
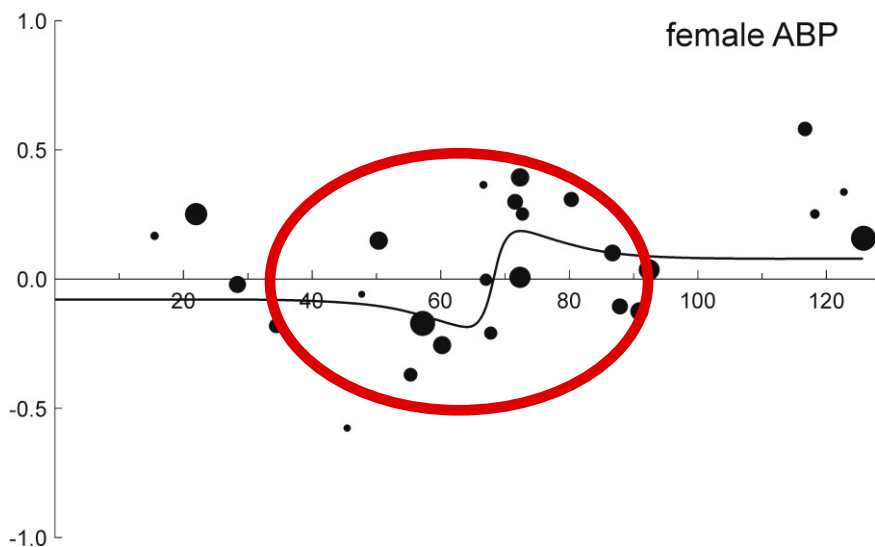
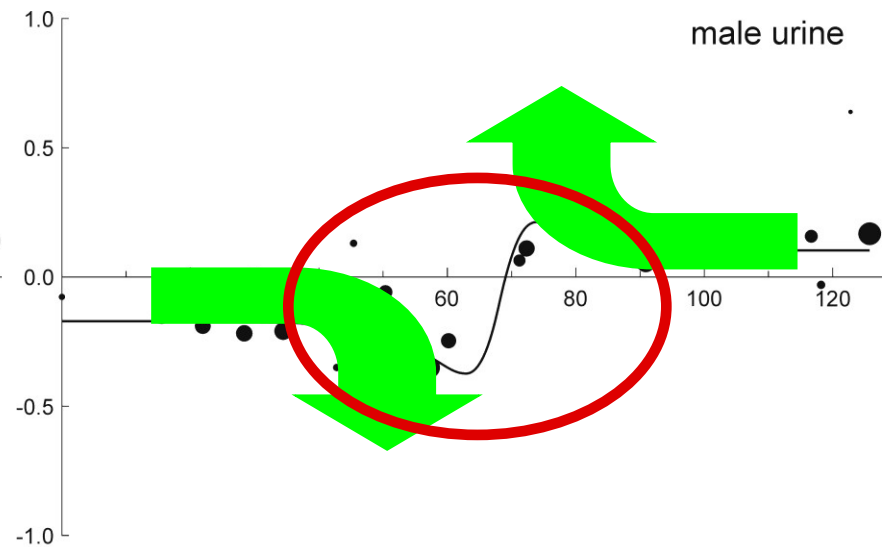
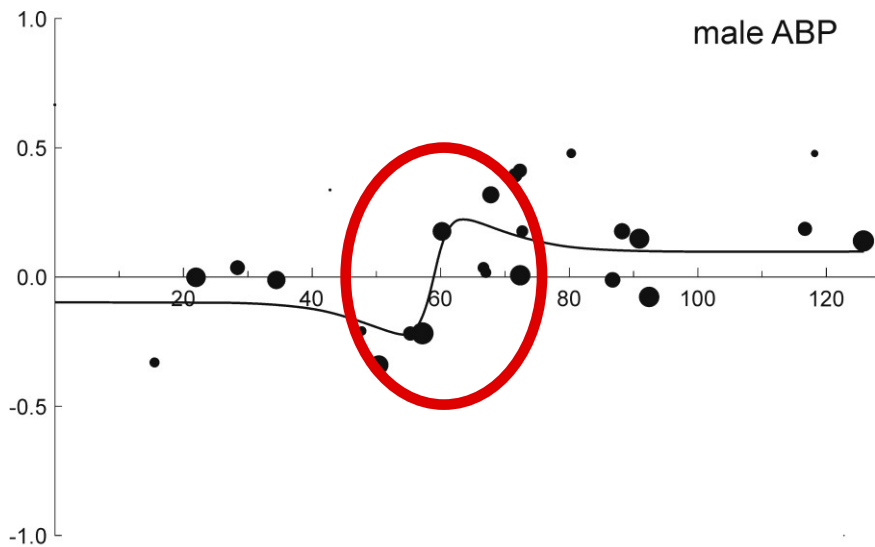
počáteční geografická izolace

reprodukční izolace neúplná → sekundární hybridní zóna



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

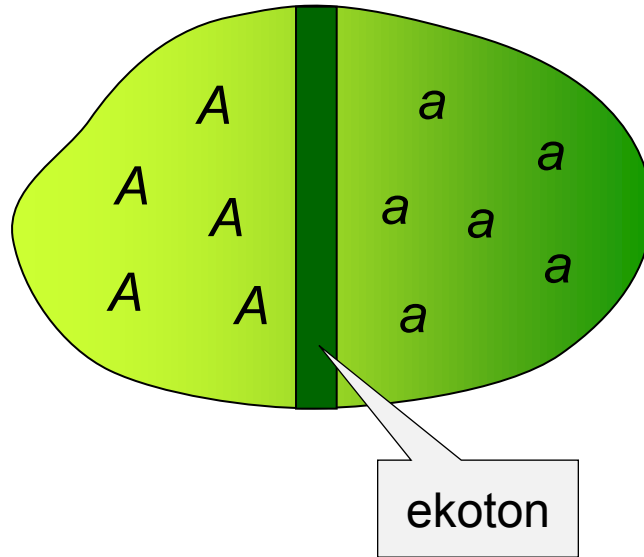




Vošlajerová Bímová et al. (2011)

Samičů i samčů 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

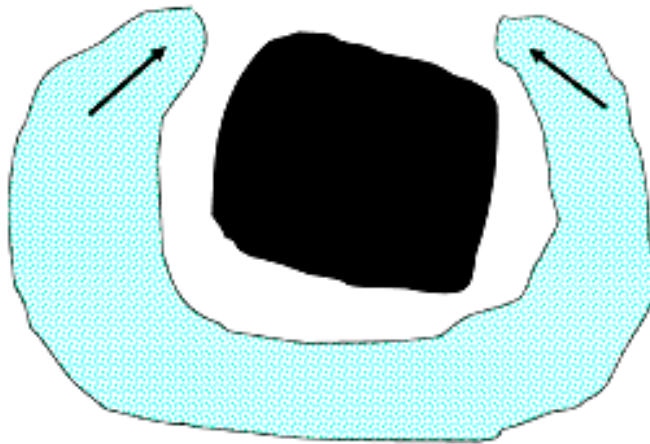
Někdy obtížné odlišit alopatrickou a parapatrickou speciaci:

kruhové druhy

### Speciation by 'circular overlap'

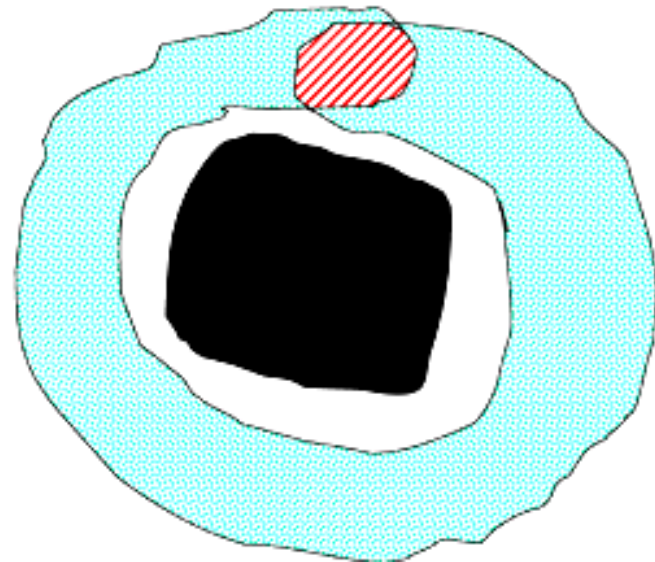
a

species spreading around  
uninhabitable area

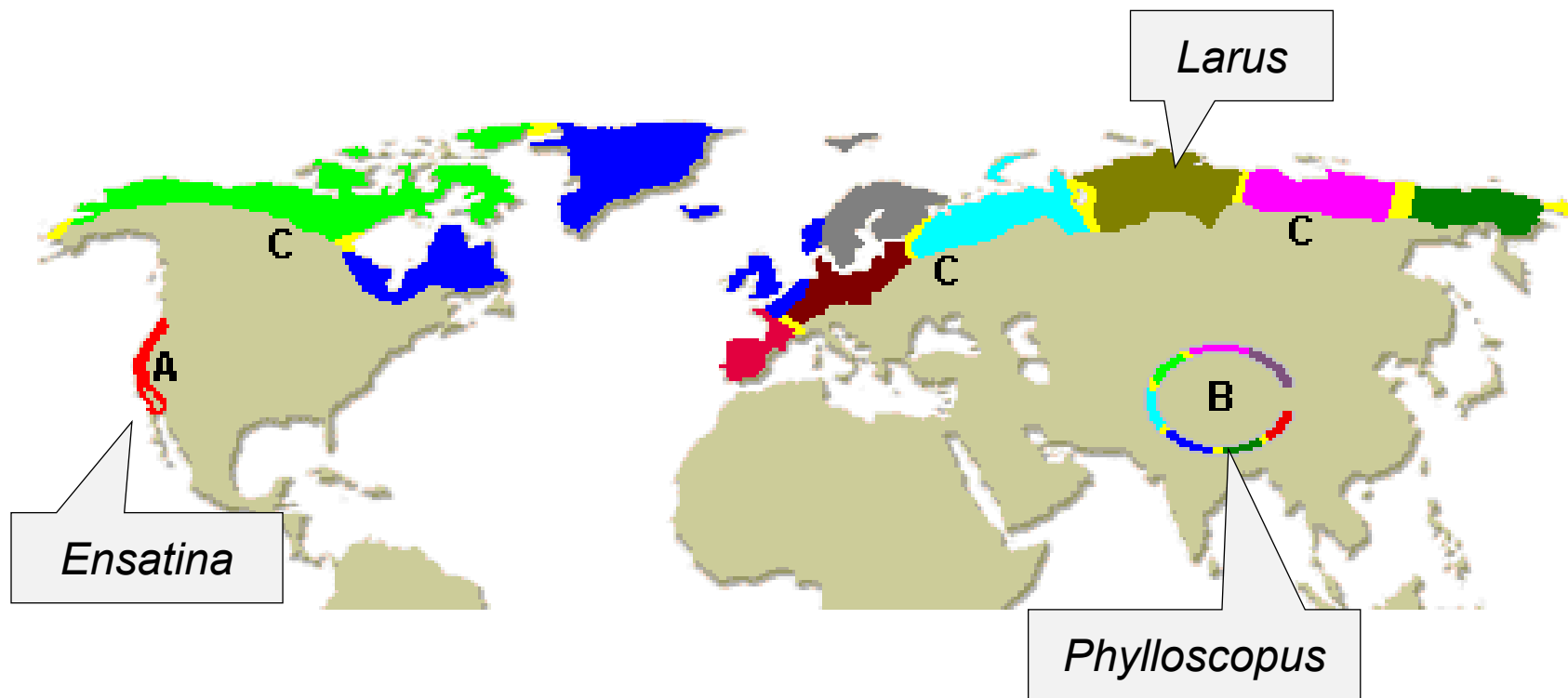


b

'circular overlap' shows  
reproductive isolation

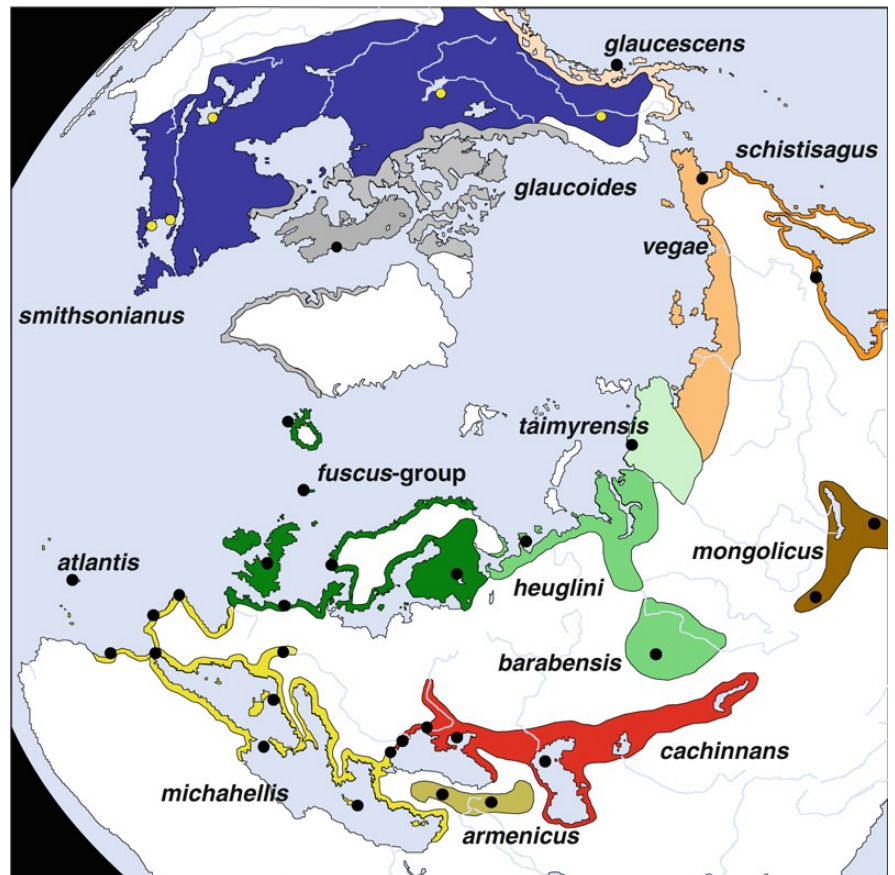
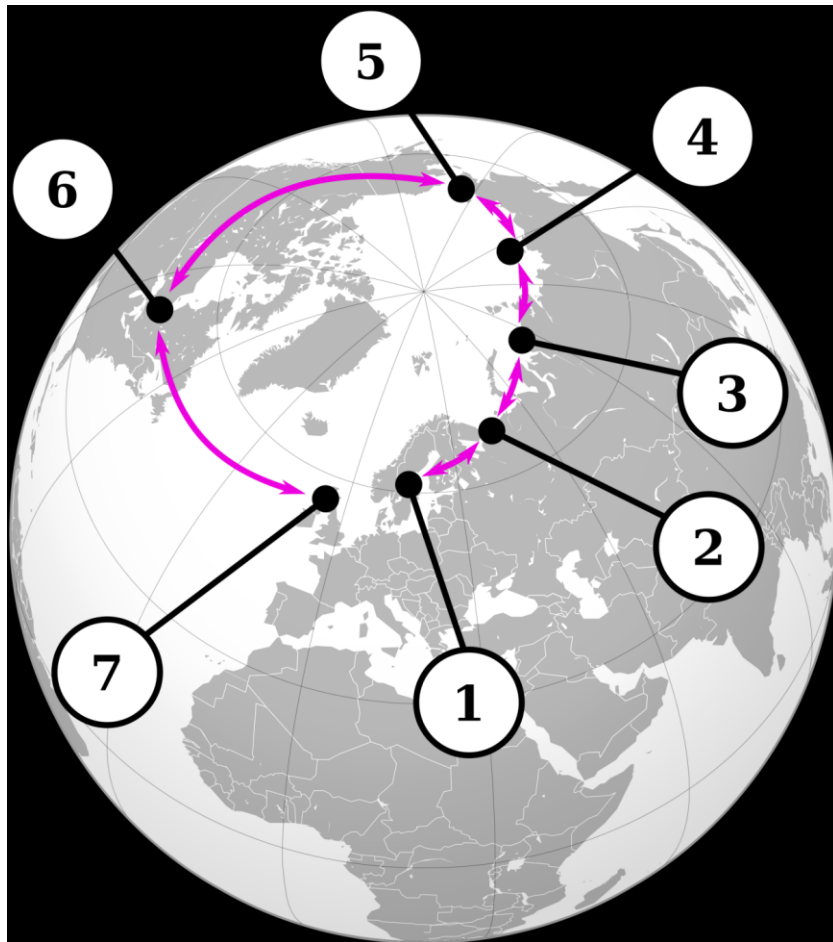


kruhové druhy:



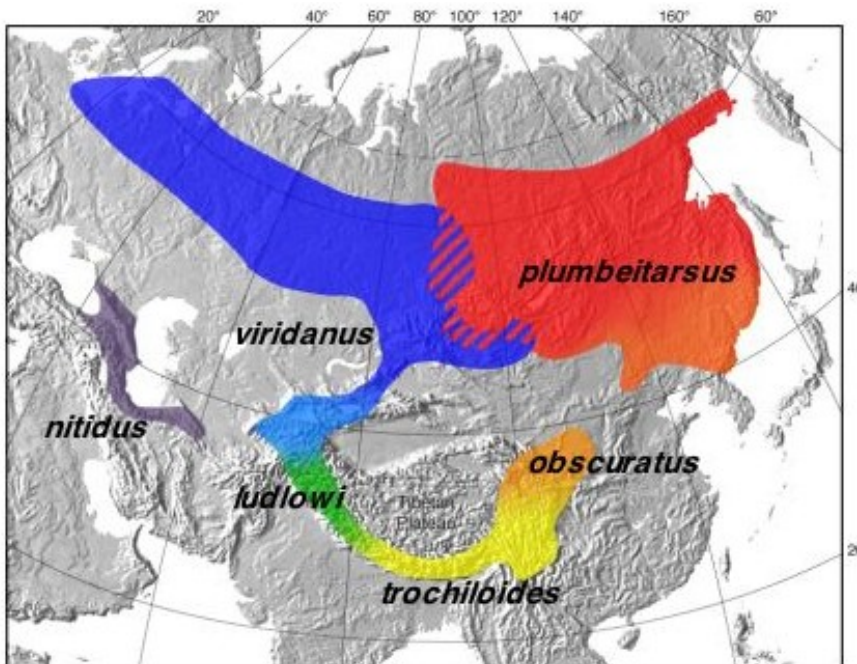
## kruhové druhy:

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.



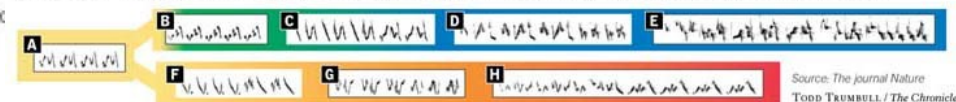
**1** A single ancestral species of "greenish warblers" is thought to have originated on the southern edge of the Himalayas 10,000 years ago.

**2** Over the years, the warbler established new populations on both sides of the treeless Tibetan Plateau. The birds can interbreed with adjacent populations, indicating that they are still members of the same species.

**3** But in Siberia, where birds east and west of the plateau meet, they do not interbreed, they do not recognize each others' songs, their wing coloration changes, and their genes differ. The warblers appear to have become two separate species.

### 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



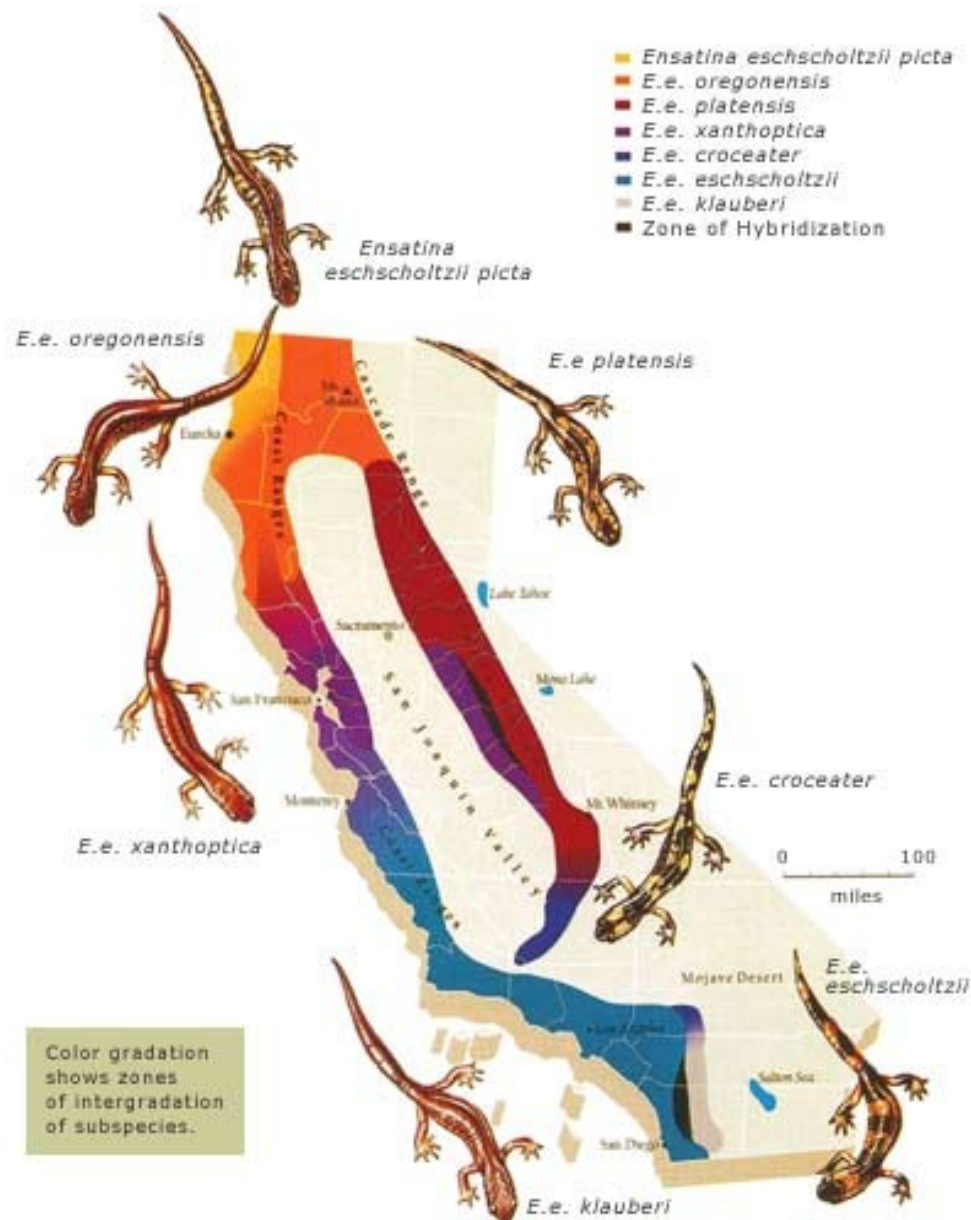
kruhové druhy: mločik Eschscholtzův (*Ensatina eschscholtzii*)



*Ensatina e. xanthoptica*



*Ensatina e. klauberi*



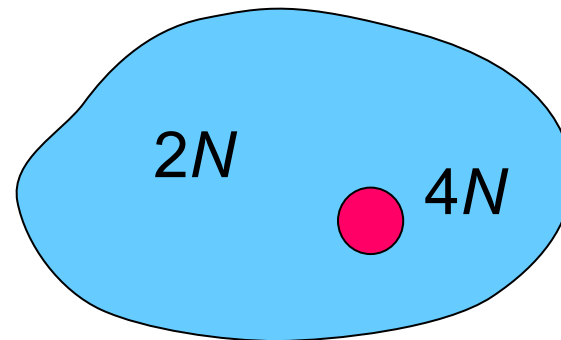
# Sympatrická speciace

## Polyploidizace

$$2N \rightarrow 4N$$

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

hybridi  
aneuploidní



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



# Sympatrická speciace

## Posun hostitele

vtule *Rhagoletis pomonella*:

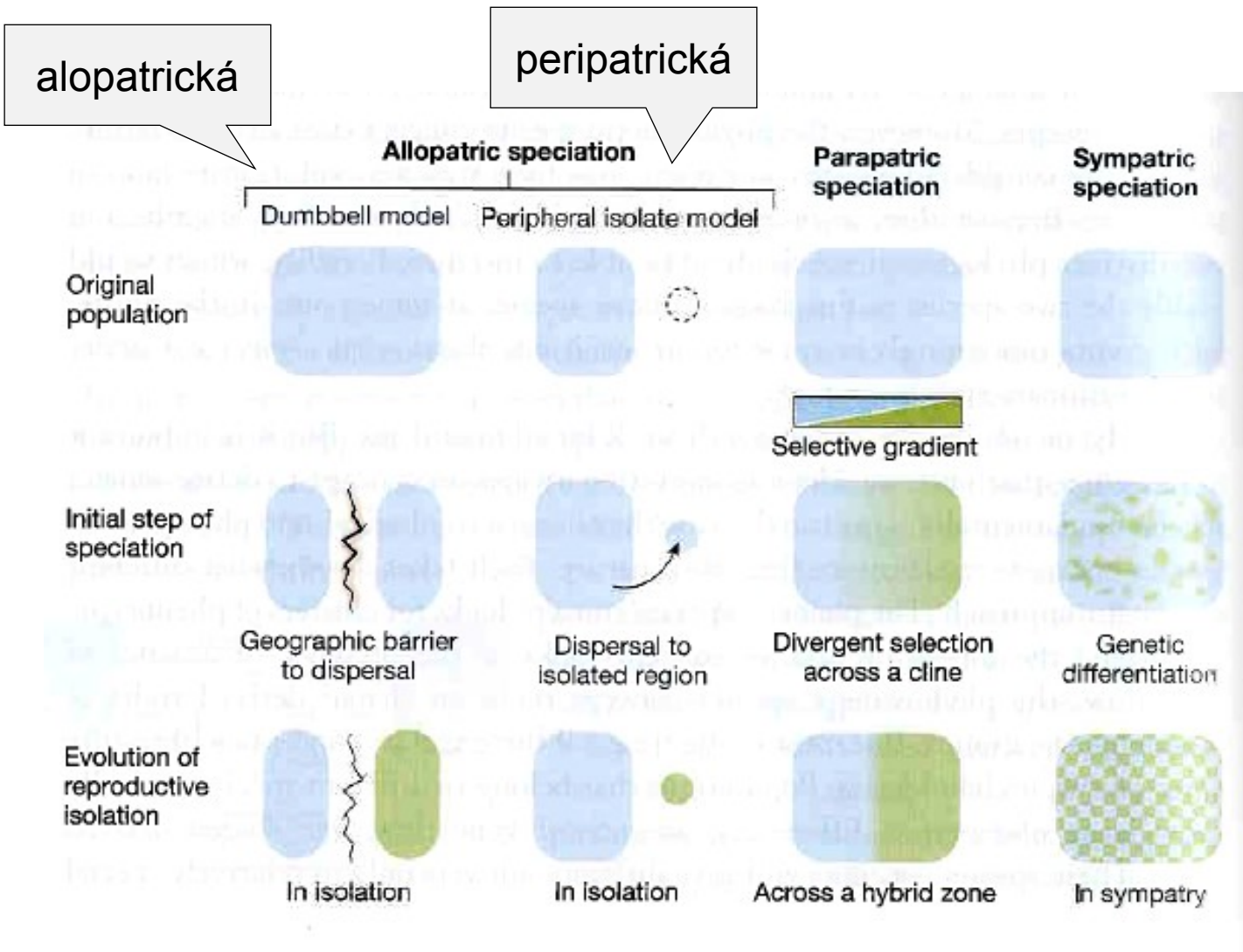
hloh → 1866 jabloň → ca. 1960 třešeň  
hrušeň, růže, švestka atd.

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



*R. pomonella*

# Závěrečný přehled:



# Rychlost speciace:

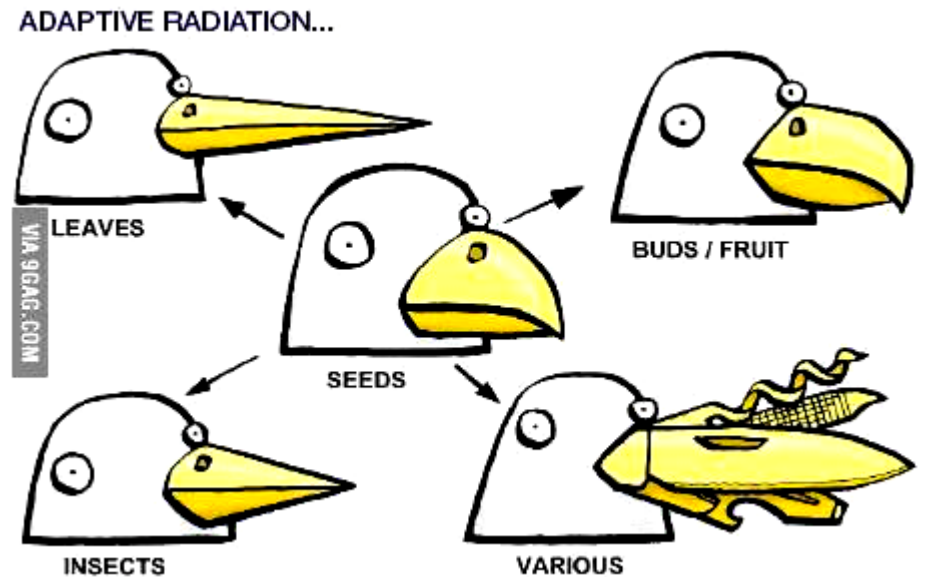
alopatrické speciace zpravidla pomalé

rychlé speciace a adaptivní radiace:

Darwinovy pěnkavy

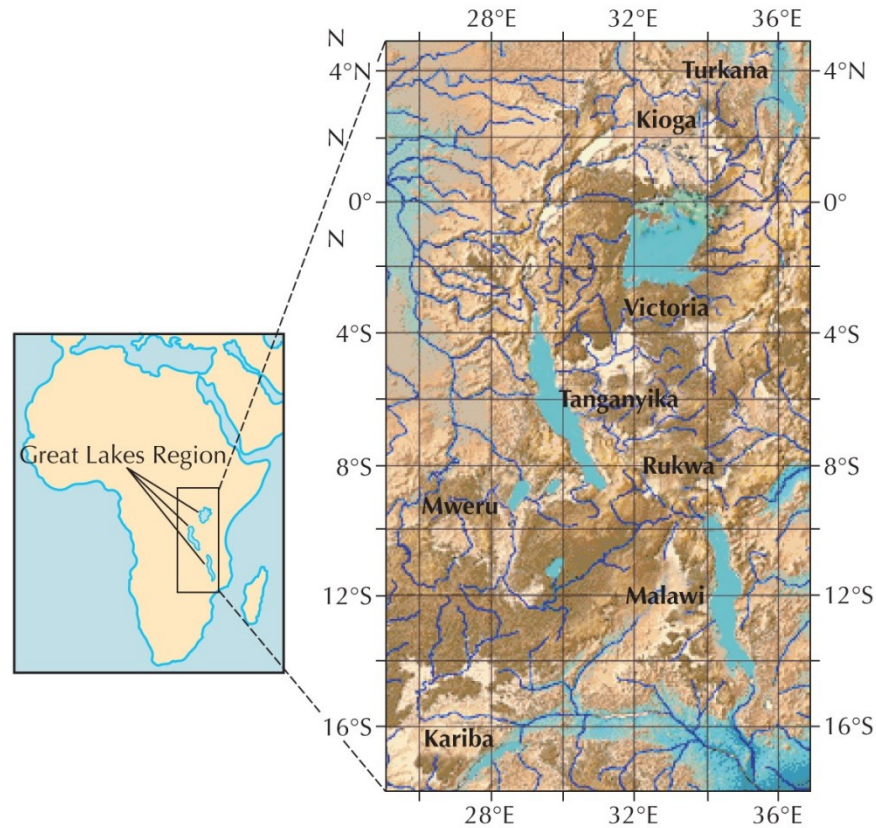
octomilky na Havaji

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

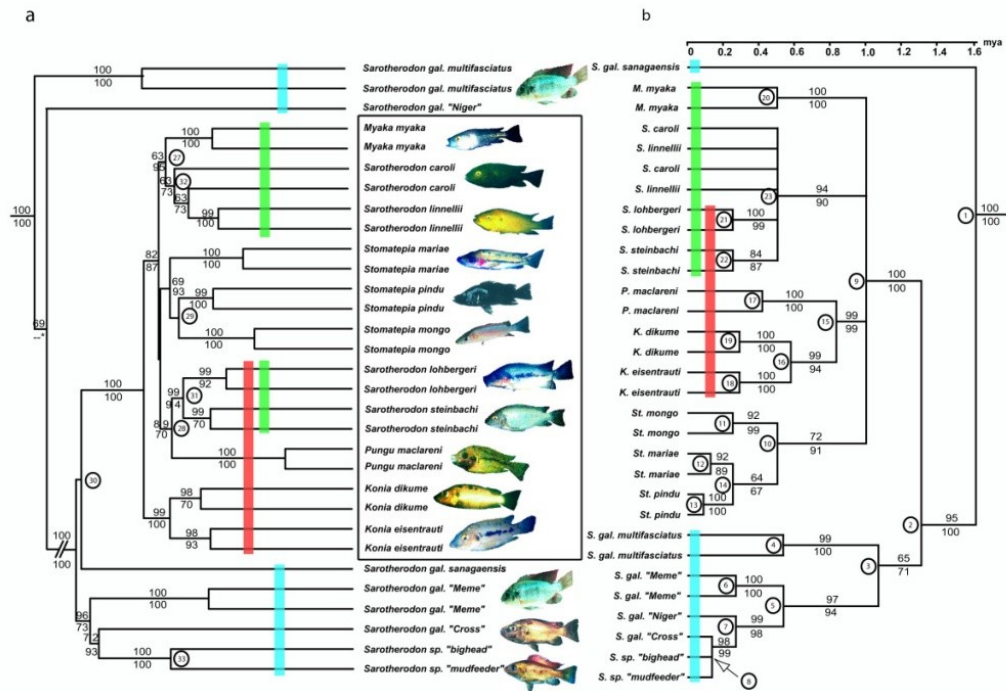
Kamerun: Barombi Mbo (4,2 km<sup>2</sup>) – 11 druhů, Bermin (0,6 km<sup>2</sup>) – 9 druhů cichlid, monofyletický původ, absolutní izolace, předek – 10 000 let



Barombi Mbo

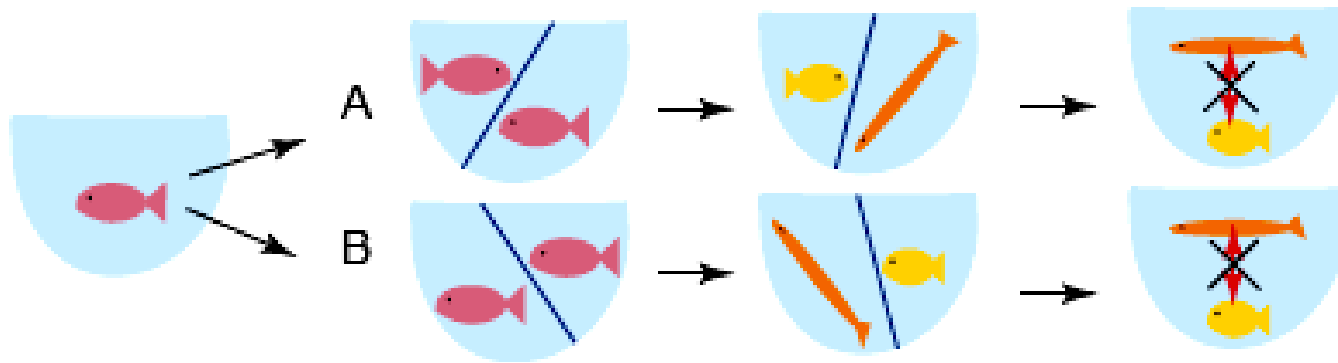


Bermin





# Paralelní speciace



posun habitatu

role přírodního výběru

role pohlavního výběru (cichlidy)