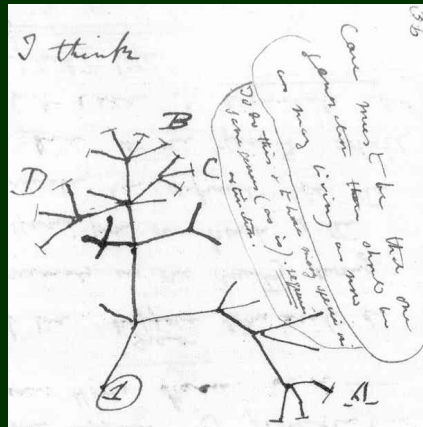


Fylogeneze a diverzita organismů



J. Zrzavý

(zrzavy@centrum.cz)

rozsah: 3/0

zkouška (písemná, 3 otázky)

Literatura

- pro “obecnou” část:
- poslední kapitola Zrzavý et al. 2004: *Jak se dělá evoluce* (nové vydání 2016???)
- některé kapitoly Flegr 2005: *Evoluční biologie*
- pro “systematickou” část:
- všechno špatně, v češtině komplexní zpracování neexistuje, tradiční učebnice beznadějně zastaralé a nepoužitelné
- použitelné populární shrnutí Dawkins 2008: *Příběh předka*

Biodiverzita a její původ



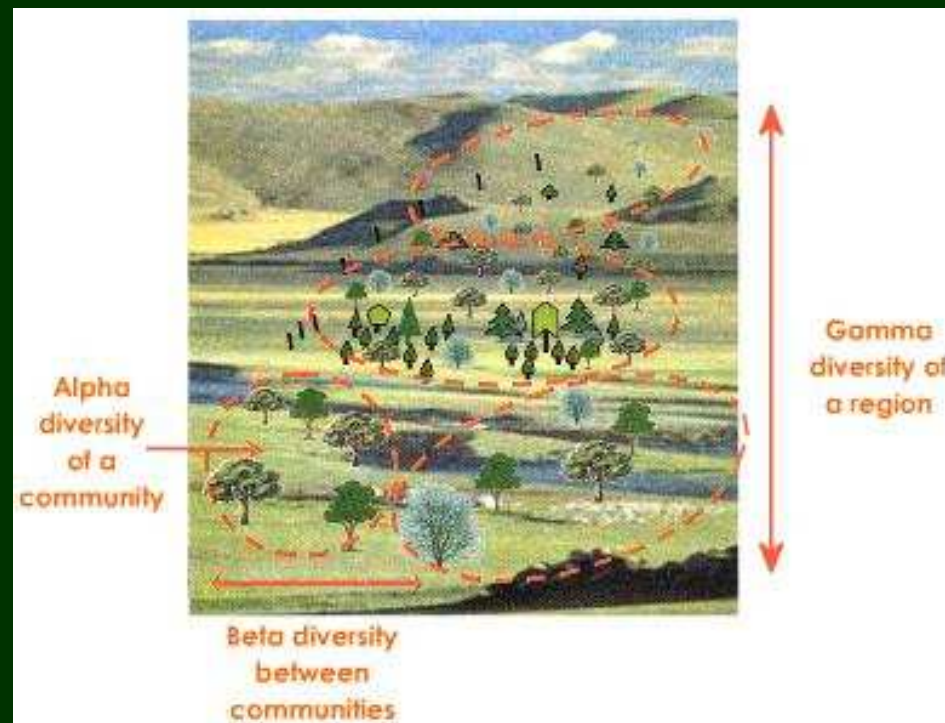
Biodiverzita (1985)

Diverzita genetická, druhová, ekosystémová

Alfa-diverzita: počet něčeho uvnitř ekosystému, oblasti apod.

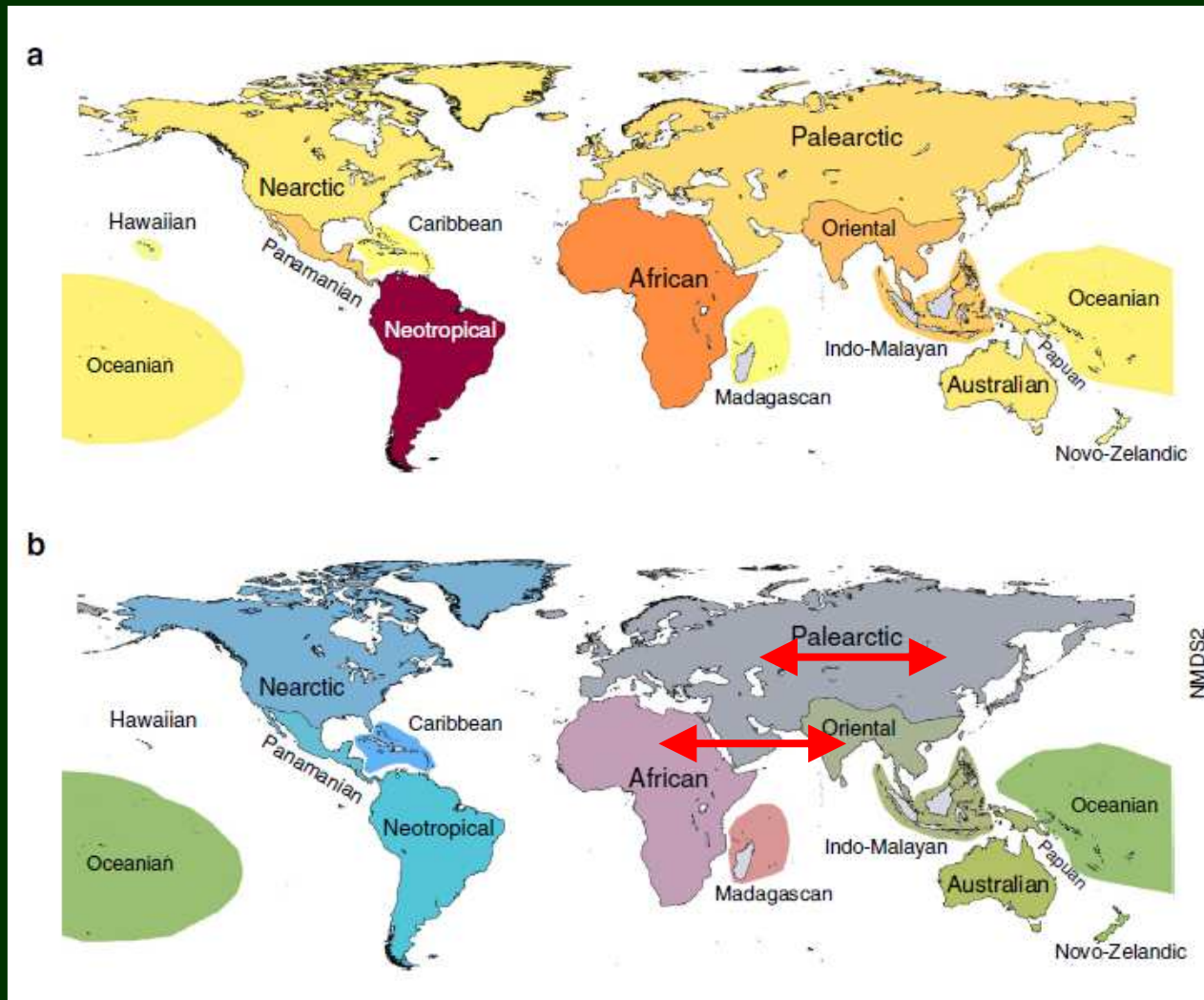
Beta-diverzita: rozdíl v něčem *mezi* ekosystémy (jak moc se mění druhy mezi body A a B)

(Gamma-diverzita: velká diverzita velké oblasti)

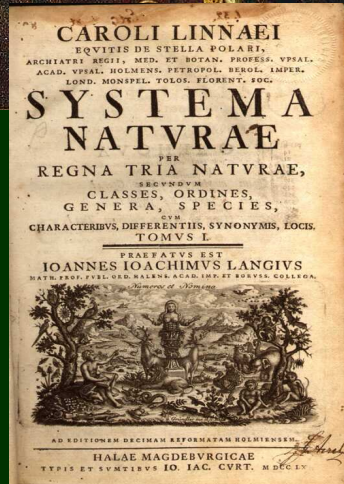
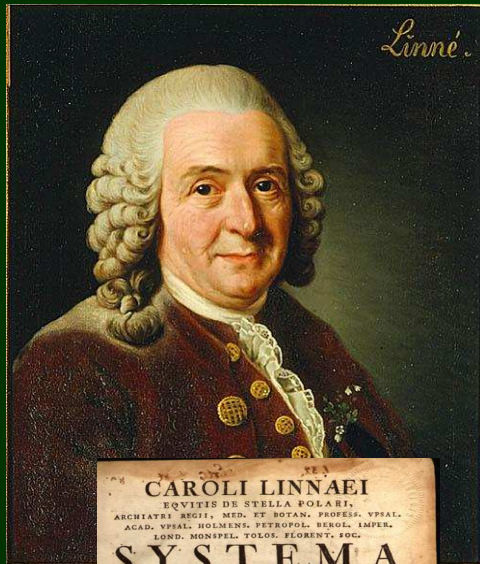


Alfa- a beta-diverzita

rozšíření (+
fylogeneze)
5949 druhů
pěvců



Globální diverzita aneb kolik je druhů?



Kolik je popsaných druhů?

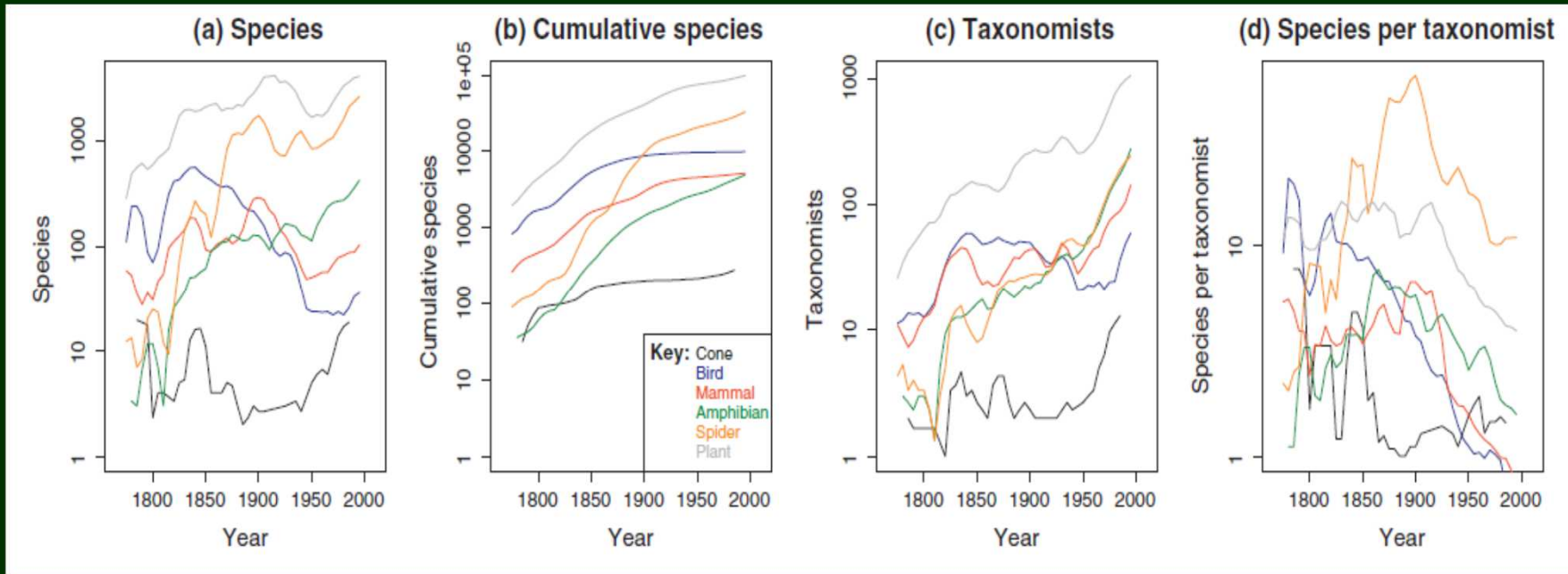
něco přes milion

ale co to znamená?

popisuje se už 250 let a taxonomové jsou z velké části šílenci (a amatéři): spousta synonym, nejasná kritéria, „filatelistický“ přístup

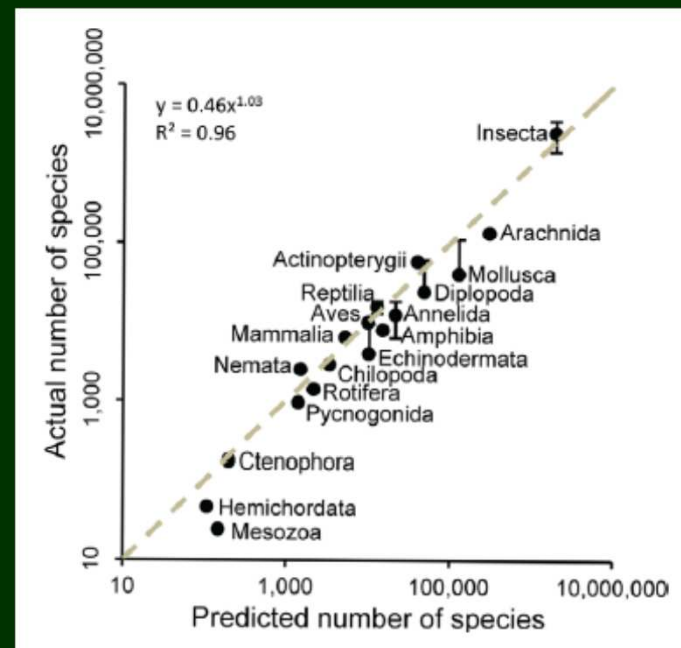
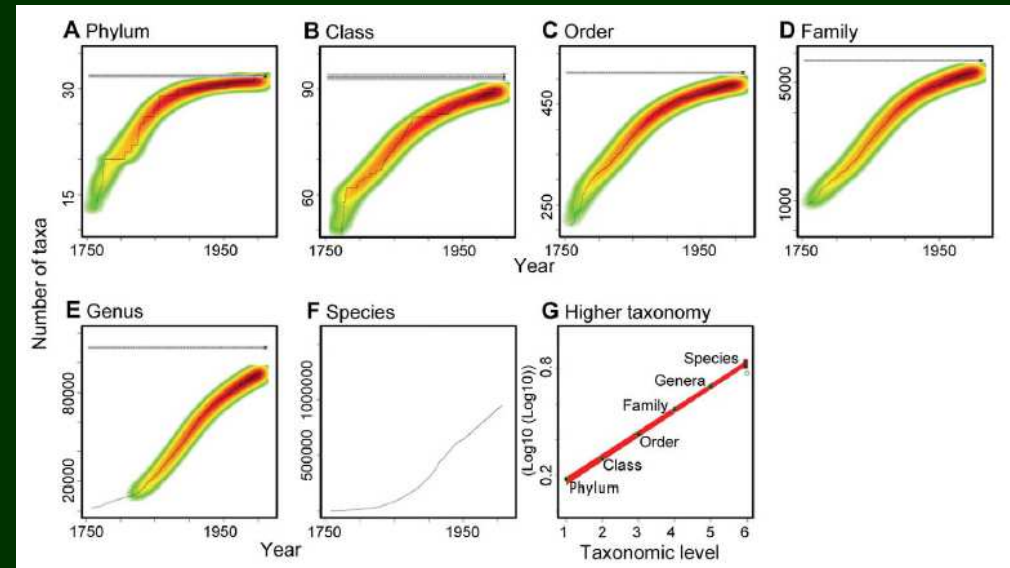
In other sciences the work of incompetents is merely ignored; in taxonomy, because of priority, it is preserved, and too much of the time of subsequent taxonomists is devoted to straightening out work of such people (Michener 1963)

Nárůst počtu popsáných druhů



Saturační křivky

- nárůst počtu „vyšších taxonů“ živočichů a extrapolace pro počet druhů



Takže kolik druhů?

- známe 14 % kontinentálních a 9 % mořských druhů (za 250 let)
- posledních 20 let: 6200 druhů ročně, 25 druhů za kariéru jednoho taxonoma, skoro 50 tis. USD na popis jednoho druhu →
- extrapolace: **popis ostatních bude trvat 1200 let, bude to vyžadovat přes 300 tis. taxonomů a sežere to přes 350 mld. USD**

Table 2. Currently catalogued and predicted total number of species on Earth and in the ocean.

Species	Earth			Ocean		
	Catalogued	Predicted	± SE	Catalogued	Predicted	± SE
Eukaryotes						
Animalia	953,434	7,770,000	958,000	171,082	2,150,000	145,000
Chromista	13,033	27,500	30,500	4,859	7,400	9,640
Fungi	43,271	611,000	297,000	1,097	5,320	11,100
Plantae	215,644	298,000	8,200	8,600	16,600	9,130
Protozoa	8,118	36,400	6,690	8,118	36,400	6,690
<i>Total</i>	1,233,500	8,740,000	1,300,000	193,756	2,210,000	182,000
Prokaryotes						
Archaea	502	455	160	1	1	0
Bacteria	10,358	9,680	3,470	652	1,320	436
<i>Total</i>	10,860	10,100	3,630	653	1,320	436
Grand Total	1,244,360	8,750,000	1,300,000	194,409	2,210,000	182,000

Predictions for prokaryotes represent a lower bound because they do not consider undescribed higher taxa. For protozoa, the ocean database was substantially more complete than the database for the entire Earth so we only used the former to estimate the total number of species in this taxon. All predictions were rounded to three significant digits.

Kolik je nepopsaných druhů?

nepopsaných: ???

→ pokus T. Erwina o výpočet pomocí
„rovnice“

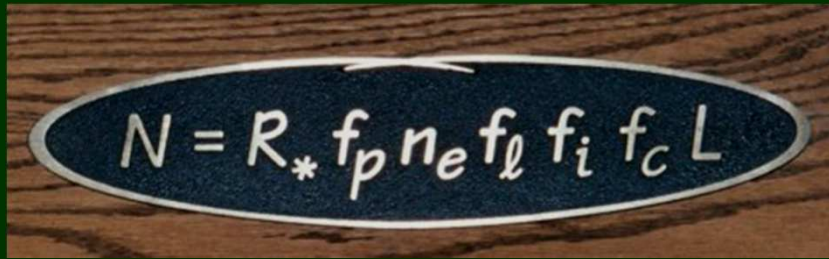


Luehea seemannii



Drakeova (Green Bank) rovnice

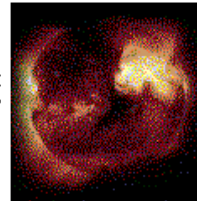
jako jiný (taky absurdní) příklad počítání rovnic z neznámých údajů


$$N = R_* f_p n_e f_l f_i f_c L$$



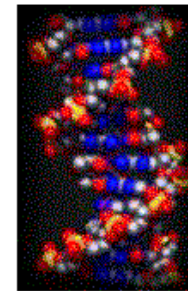
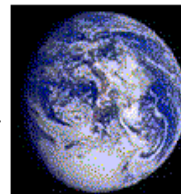
R^* is the rate of formation of stars in the galaxy

f_s is the fraction of stars that are suitable suns for planetary systems



f_p is the fraction of those stars with planets (thought to be around 1/2)

n_e is the number of "earths" per planetary system -- planets suitable for liquid water



f_l is the fraction of those planets where life develops

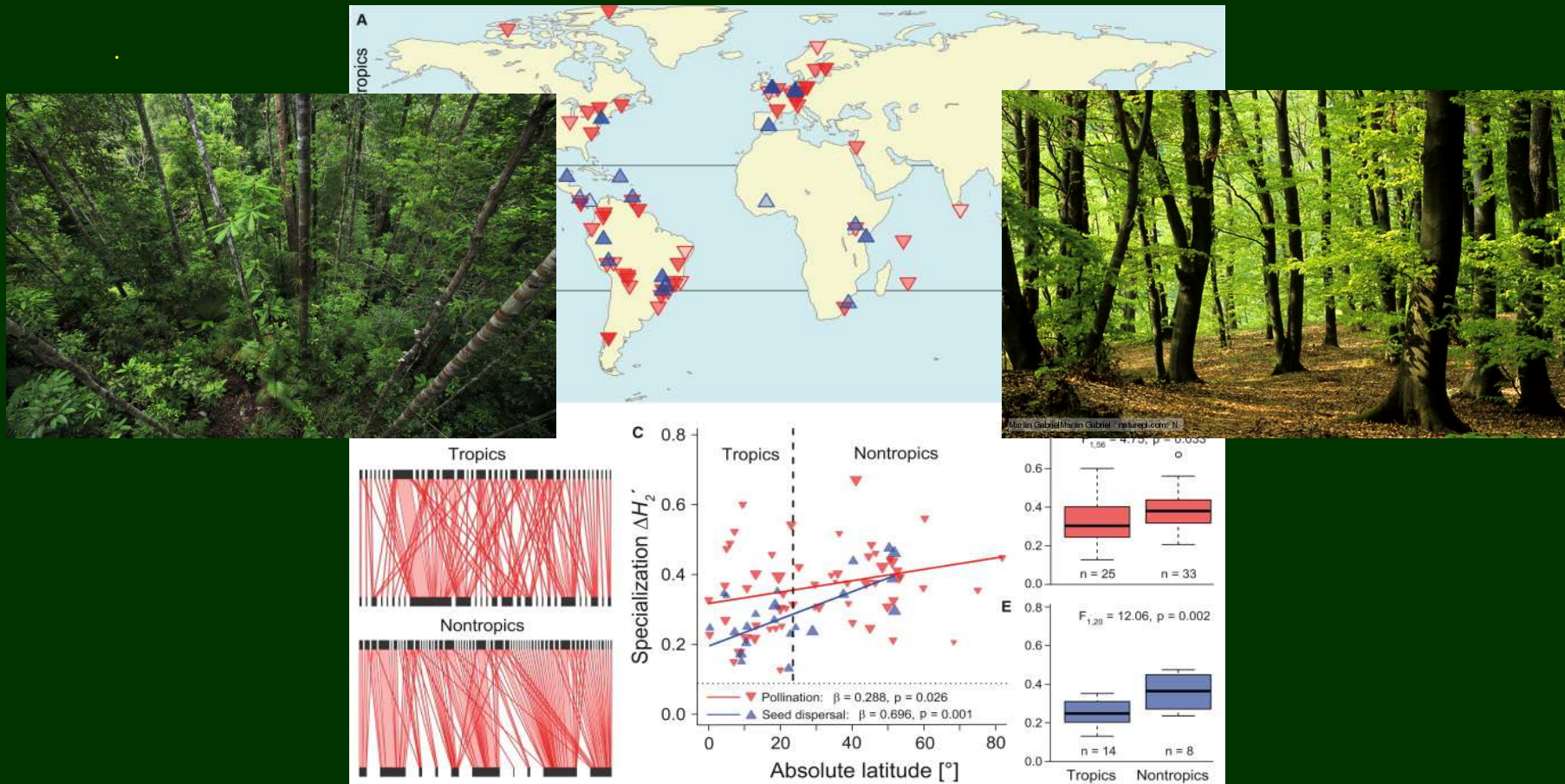
f_i is the fraction of planets with life where intelligence develops



f_c is the fraction of those planets that achieve technology which releases detectable signals into space

L is the lifetime of such communicative civilizations





- Erwin aplikoval na tropické podmínky znalosti ekologie z temperátu
- temperátní ekologické sítě mohou být velmi specializované, ale tropické ne (**kvůli vysoké diverzitě**) – tj. tropická specializace je *menší*

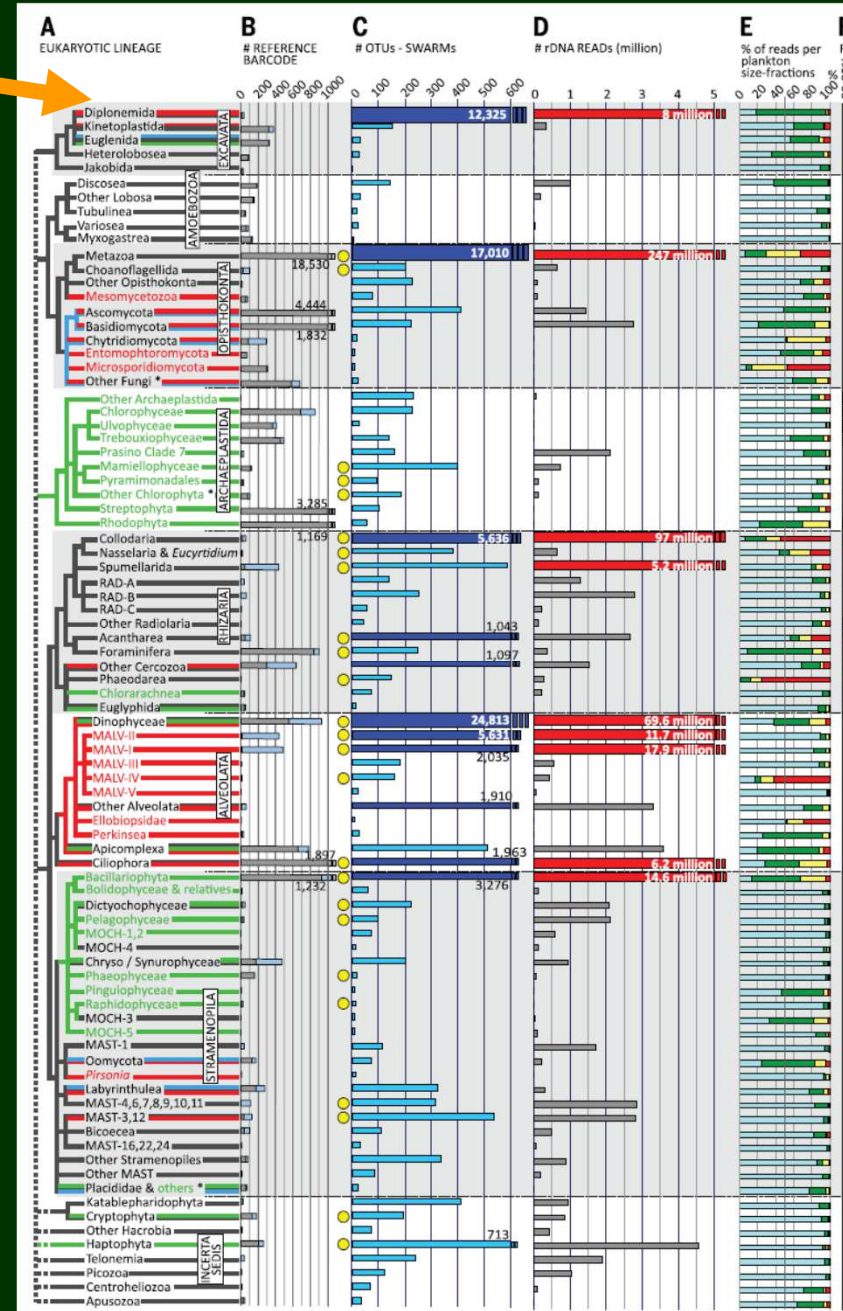
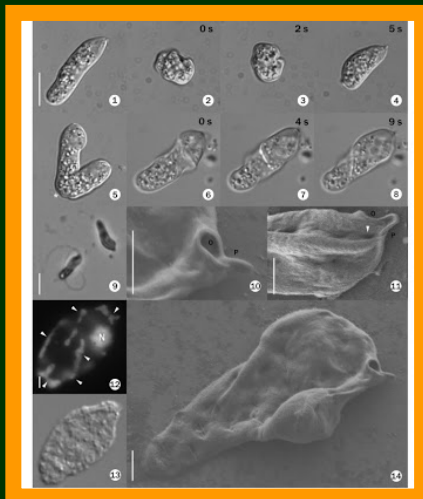
Tara Oceans Expedition

- 2009–2012 (první výsledky publikovány 2015)



Tara Oceans Expedition

- B = dosavadní znalost
- C = diverzita
- D = abundance
- E = velikost těla



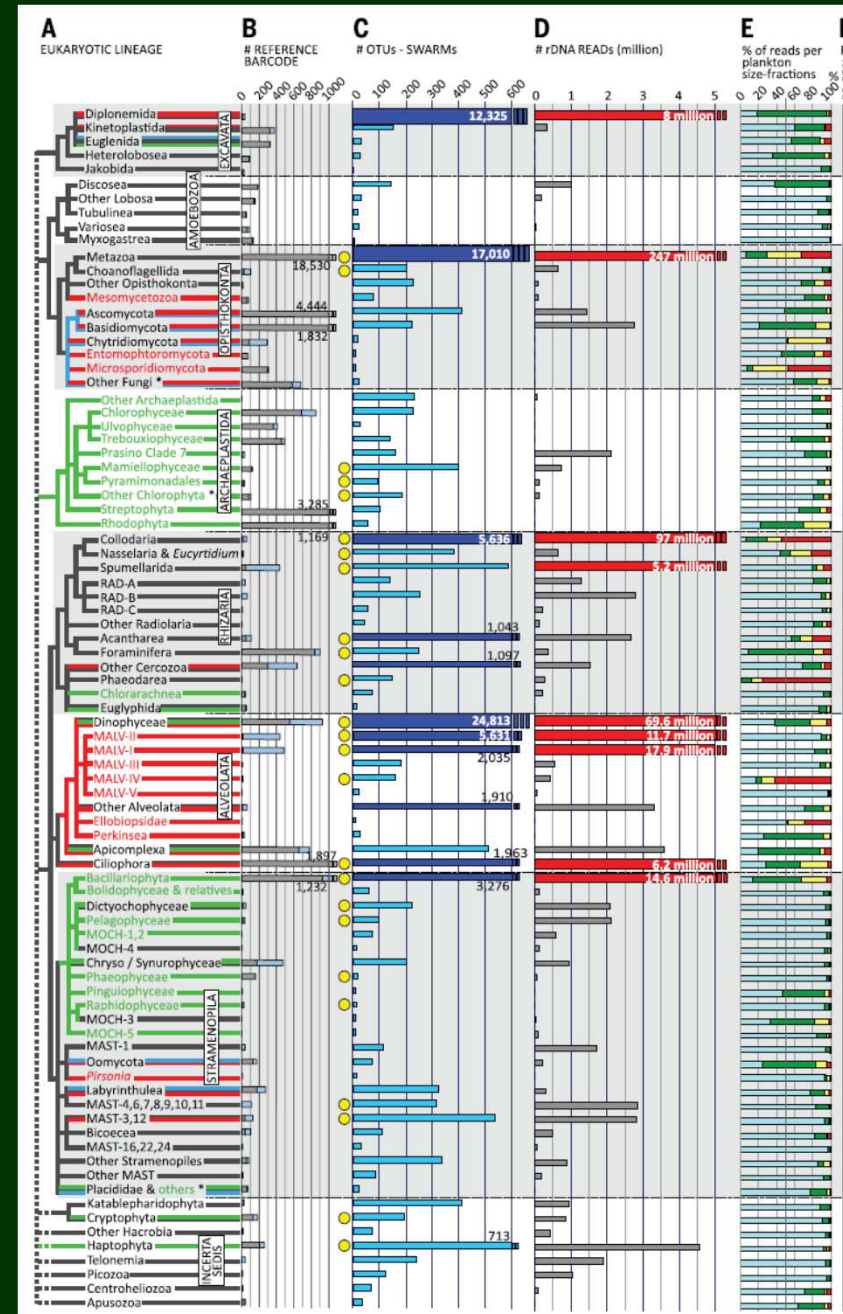
Poznání diverzity

- až donedávna závislé na tom, které organismy jsme schopni potkat, rozlišit, nasbírat, konzervovat či kultivovat
- (v bakteriologii tento předpotopní přístup přežívá → „*Candidatus Xy*“)
- PCR: možnost odhalit i „neviditelné organismy“ v přírodních vzorcích
- výsledek: druhů je mnohem víc, ale stupeň lokálního endemismu je často nízký



„Dark matter“ neviditelné organismy v přírodních vzorcích

- významný podíl eukaryotního pikoplanktonu (0.2–2.0 μm) – ale obvykle nové druhy ve starých skupinách (x **Picozoa**)
- x obrovské množství nových a neznámých skupin „prokaryot“



Poznání diverzity



Pseudoryx
(1993)

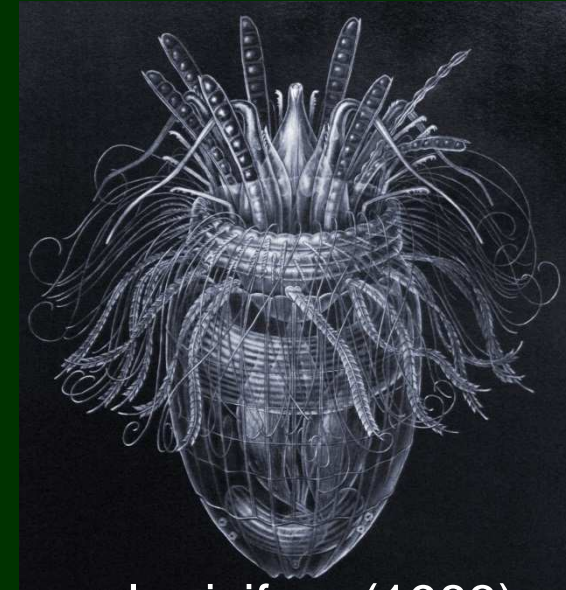
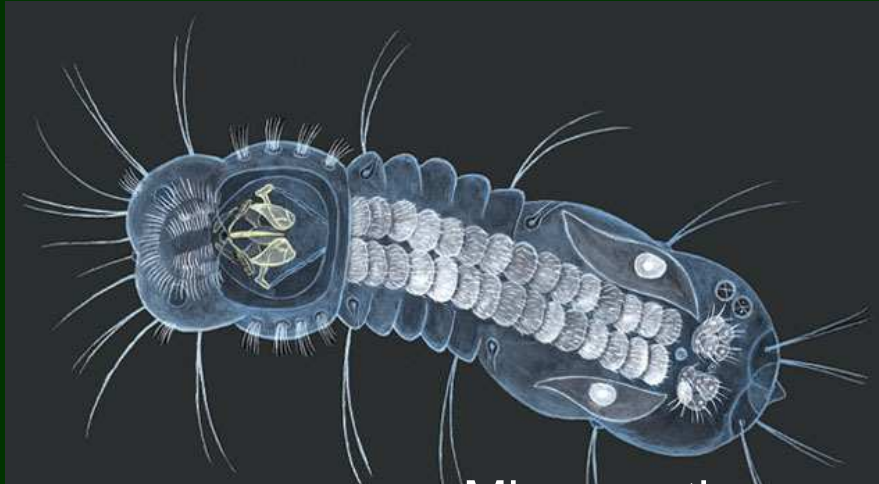


Rungwecebus
(2005)



Laonastes (2005)

Poznání diverzity



Loricifera (1983):
Pliciloricus



Micrognathozoa
(2000):
Limnognathia



Dendrogramma (2014)
(NE!)

Cycliophora (1995):
Symbion

Takže kolik druhů?

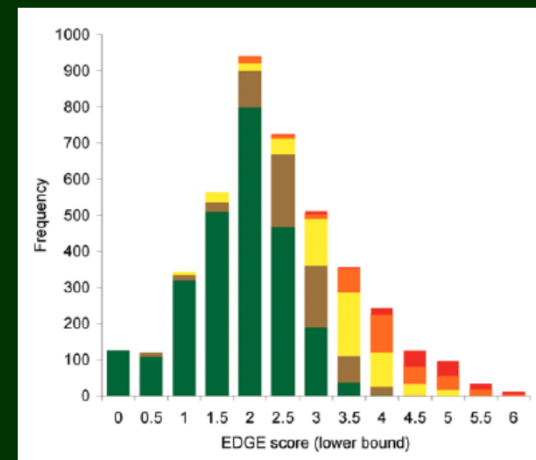
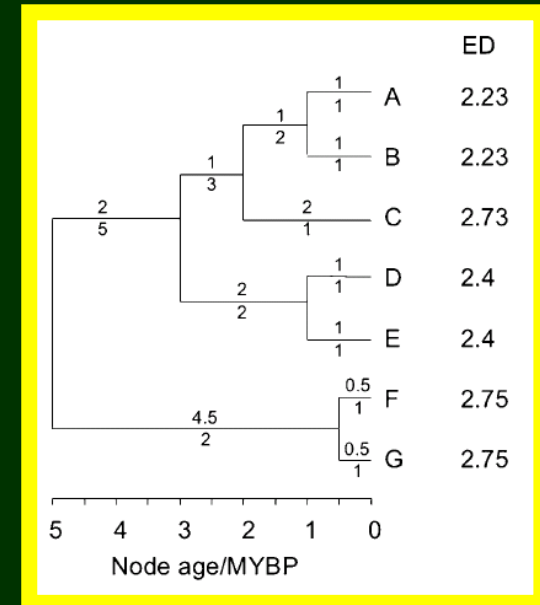
- Erwin: ~ 30 M
- Novotný: ~ 4 M (v tropech je nižší hostitelská specificita)
- jde ovšem o počet druhů hmyzu (protože *věříme*, že ten reprezentuje největší část biodiverzity)
- ale kolik je druhů hlístic, hub, bakterií???
- x saturační křivky: ~ 11 M (Tara Oceans: 16 M?)
- a jsou vůbec u asexuálních organismů „druhy“?

Biodiverzita a fylogeneze

- druhy jsou různě staré (nejstarší řádově miliony let, nejmladší vznikají zrovna teď) → druhy jsou fylogeneticky různě významné
- druhy jsou různě významné ekologicky, různě unikátní morfologicky, geneticky apod.
- druhy jsou různě nadějně, pokud jde o budoucí evoluci (např. pěvci, některé skupiny ještěřů, cichlidy, kaprovité ryby zažívají recentní adaptivní radiace)

Fylogeneze a ochrana přírody

- konzervační priority: mj. **fylogenetická izolovanost** (tj. o jak velký kus Stromu života přijdeme, když druh vymře)
- různé indexy, např. *ED* (*evolutionary distinctiveness*) = délka větve/počet druhů
- **projekt *EDGE*** (*evolutionarily distinct and globally endangered*): izolované druhy jsou výrazně ohrožené!





top 10 savců
podle *ED*

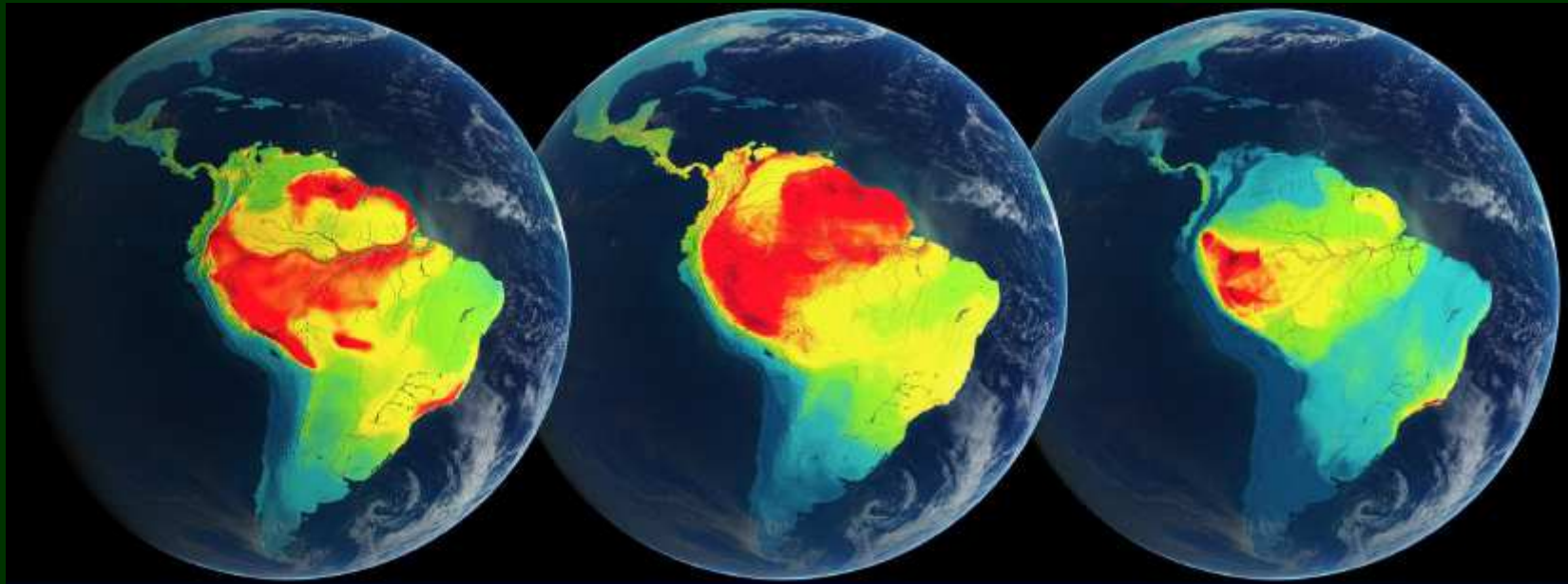


top 10 savců podle *EDGE*

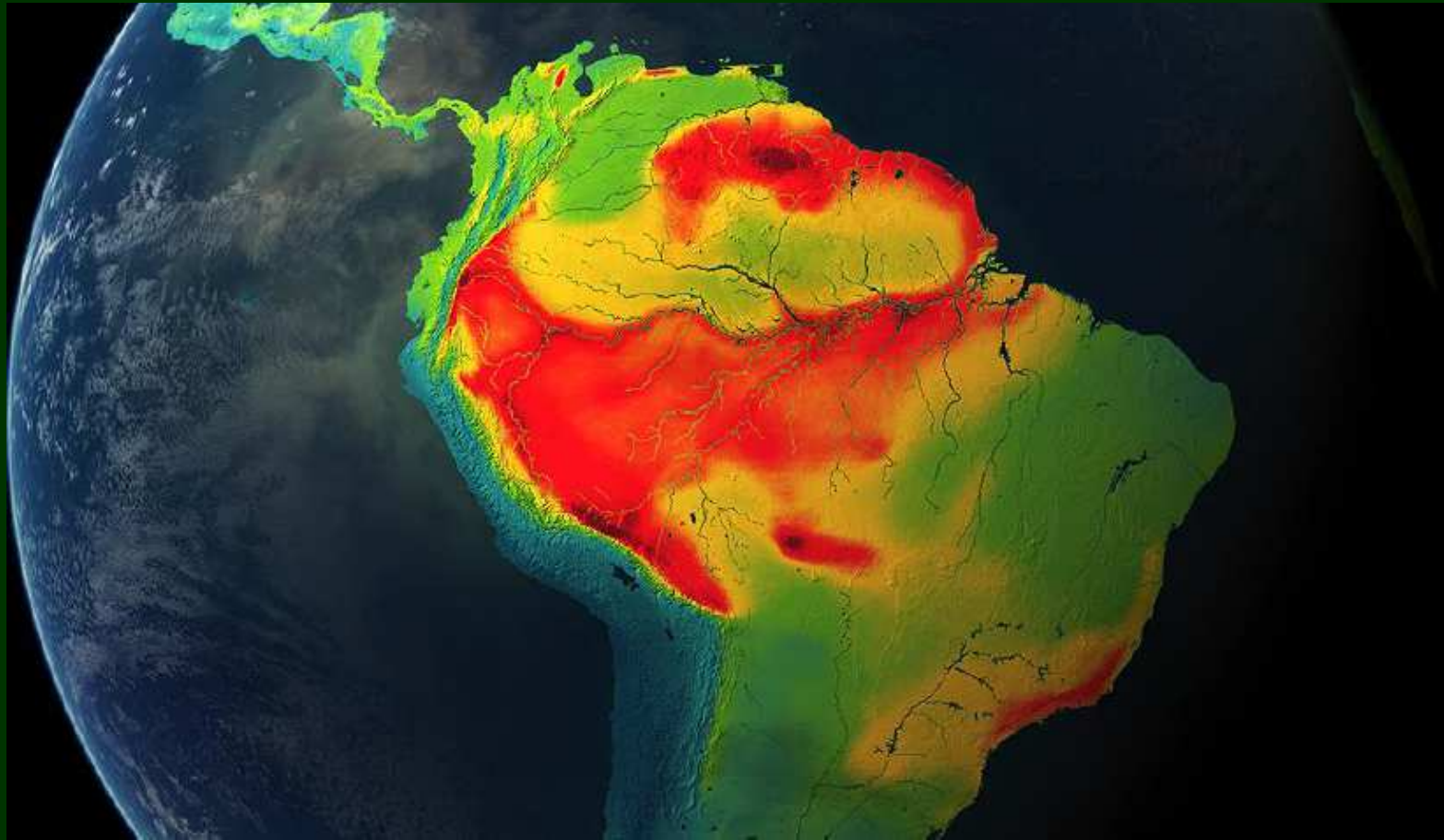
+ 12. asijský slon, 13.-14. osli, 16. ksukol, 18.-19. „pandy“, 21. hrošík, 57. činčila, 62. sajga, 88.-89. plejtváci, 97. orangutan...

Druhová diverzita

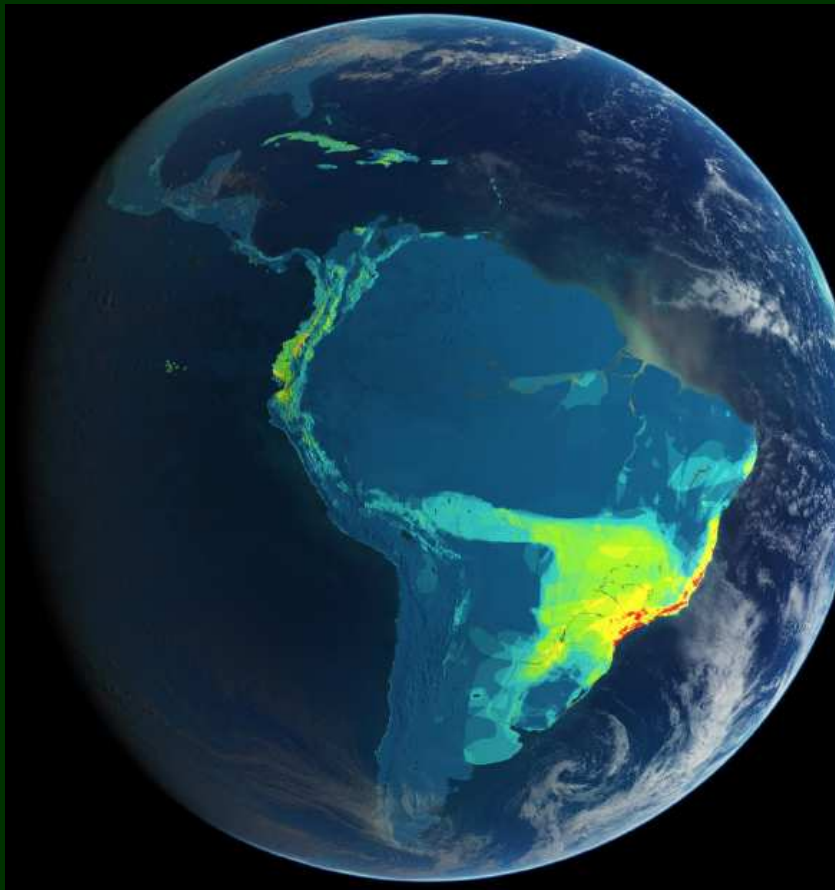
- ptáci ~ savci
- ale ne obojživelníci



Celková druhová pestrost (ptáci)



Rozšíření ohrožených druhů a druhů s malým areálem (= potenciálně ohrožených)



Vznik globální diverzity: prostor (biogeografie)

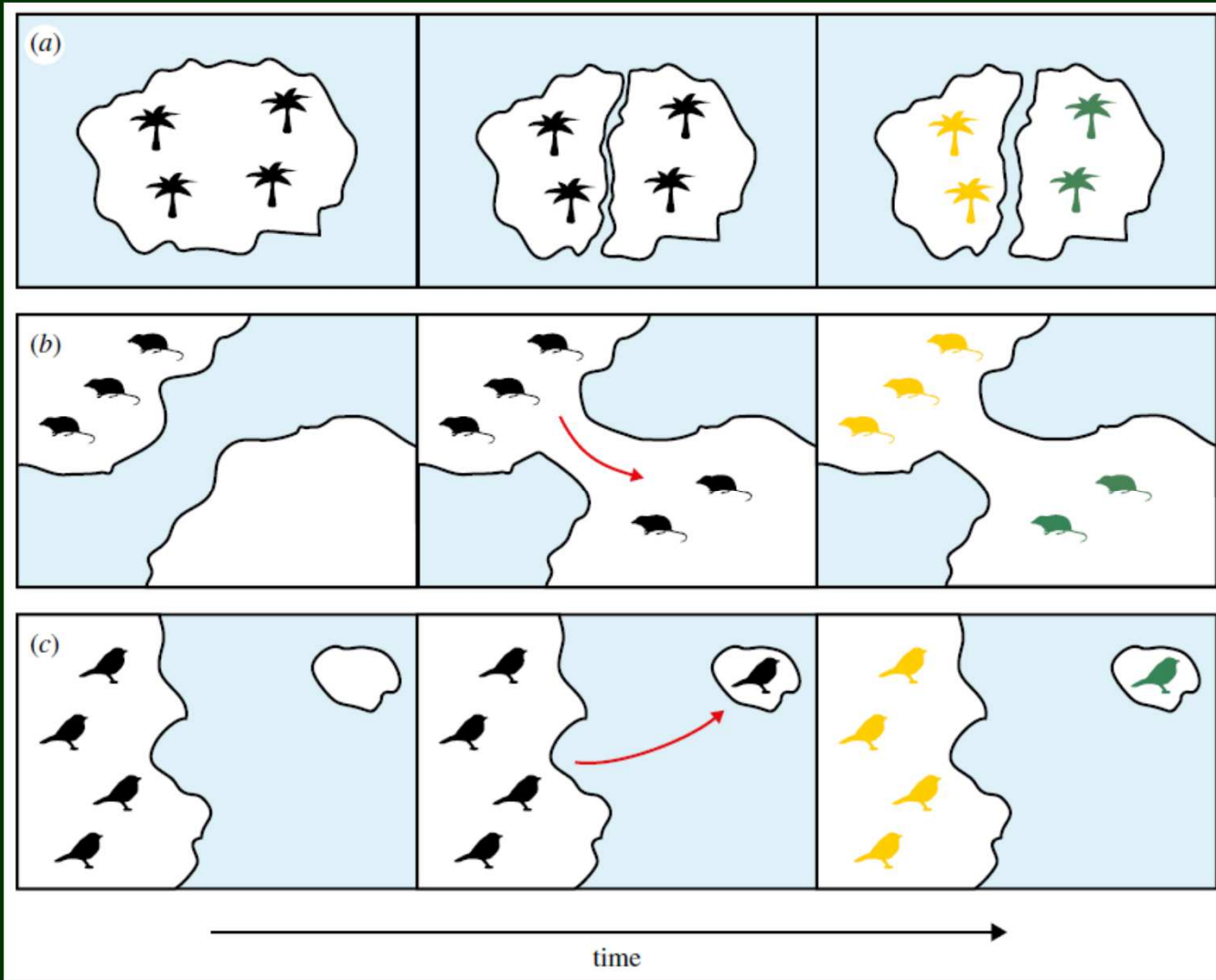


Biogeografie

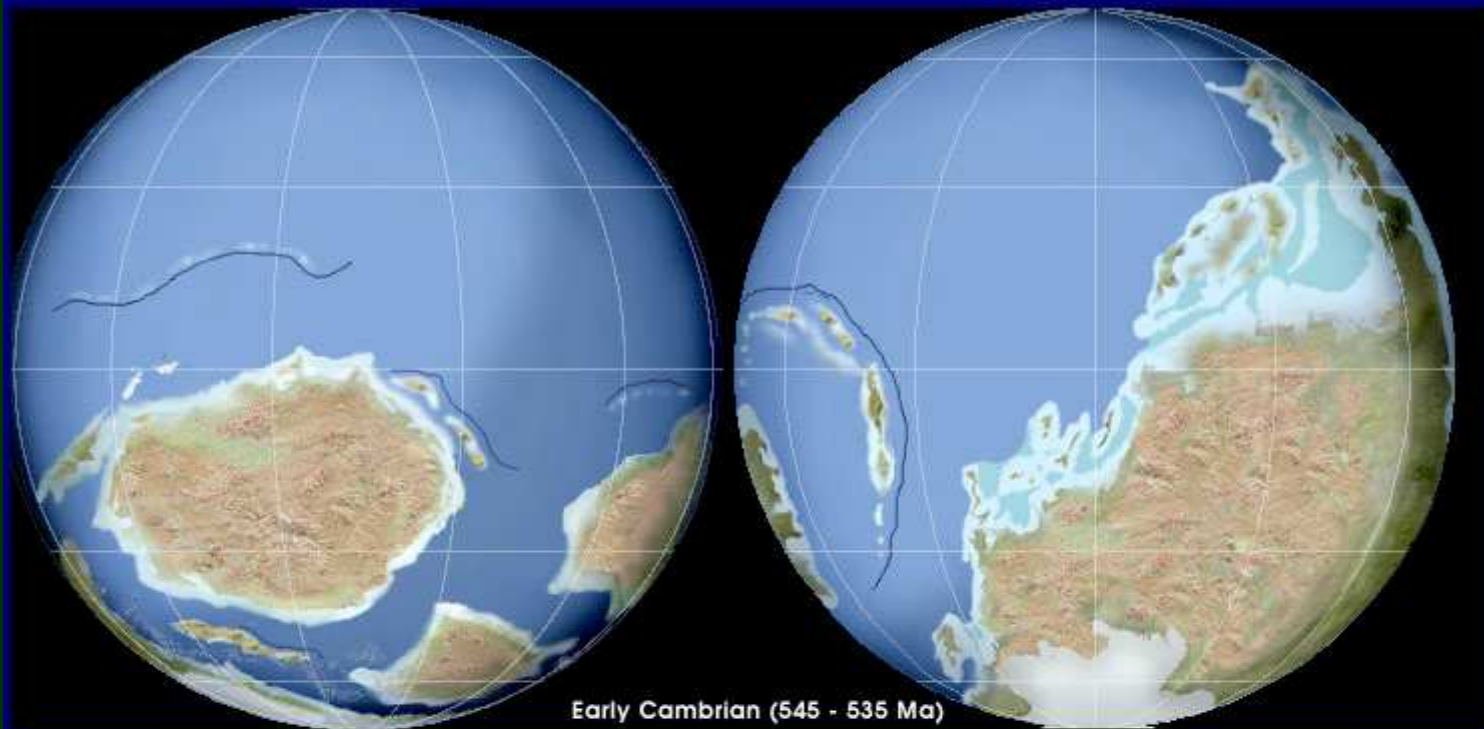
- rozšíření organismů na Zemi je dáno faktory geografickými (odkud kam se lze rozšířit), ekologickými i historickými (dnešní mapa světa je **mladší** než většina dnešních skupin organismů)
- areály jsou oddělené geografickými a ekologickými bariérami

Původ areálů

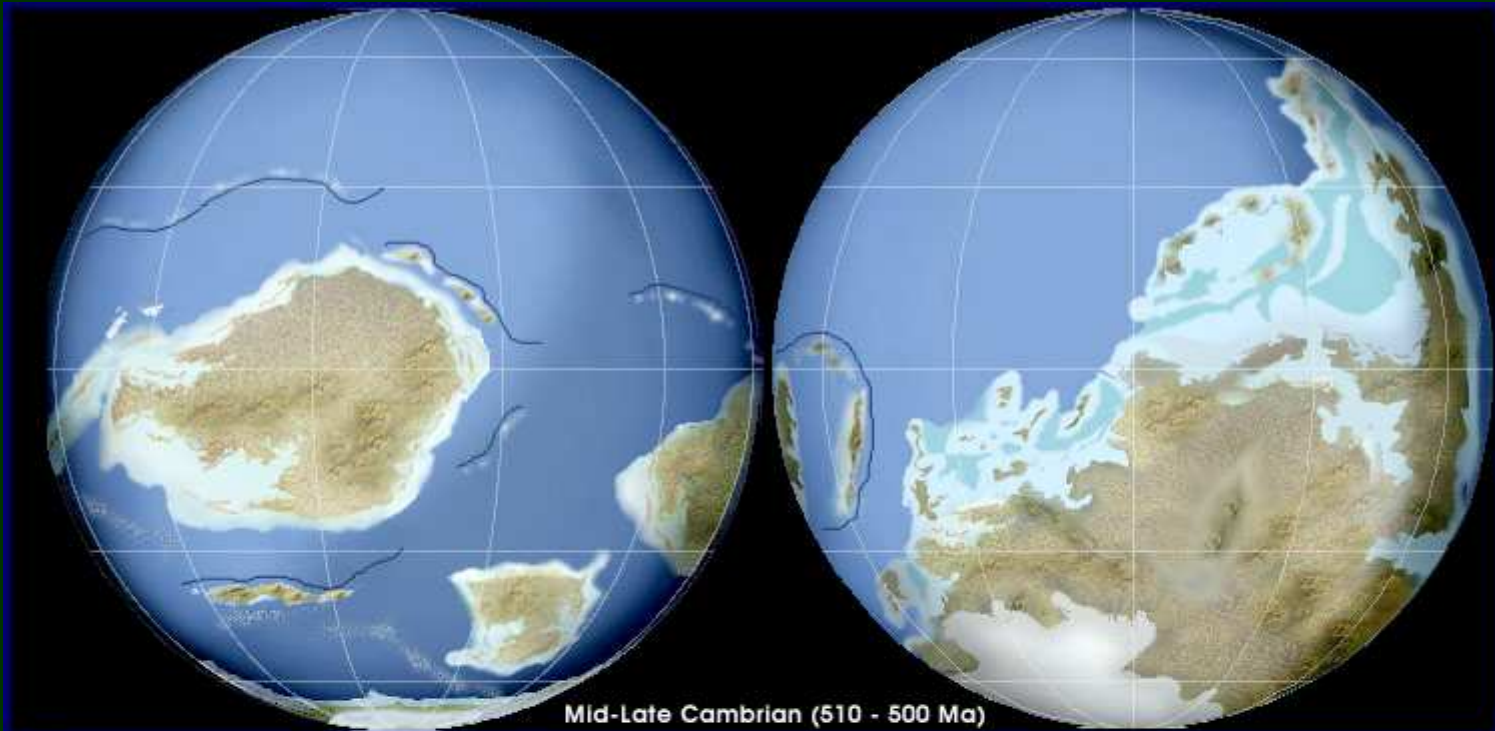
- **disperzní biogeografie**: dnešní areál druhu/taxonu vznikl druhotnou disperzí z původního „centra rozšíření“ (tj. geografie je starší než rozšíření taxonu)
- **vikariantní biogeografie**: původní areál byl druhotně rozdělen bariérami (tj. rozšíření taxonu je starší než dnešní geografie)



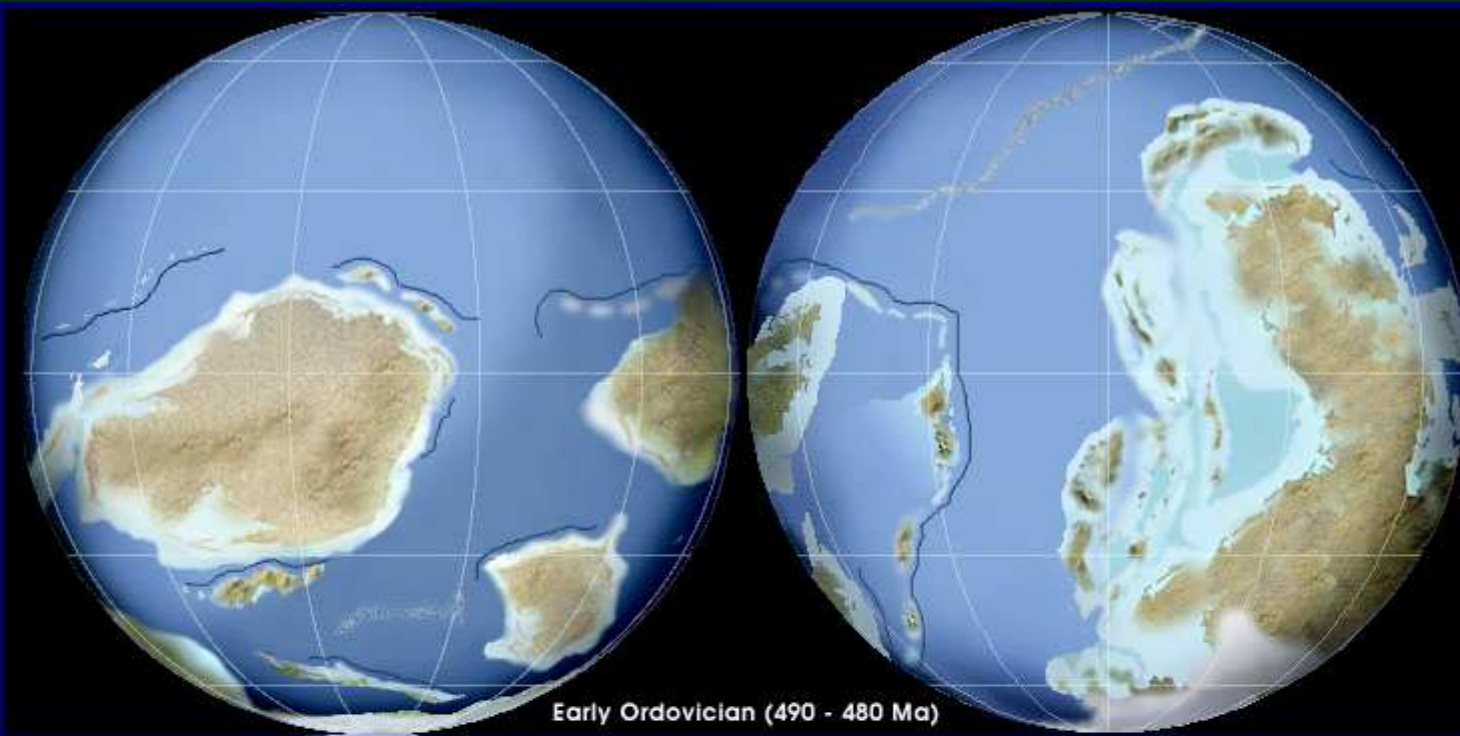
- vikariance
- geodisperze
- biodisperze

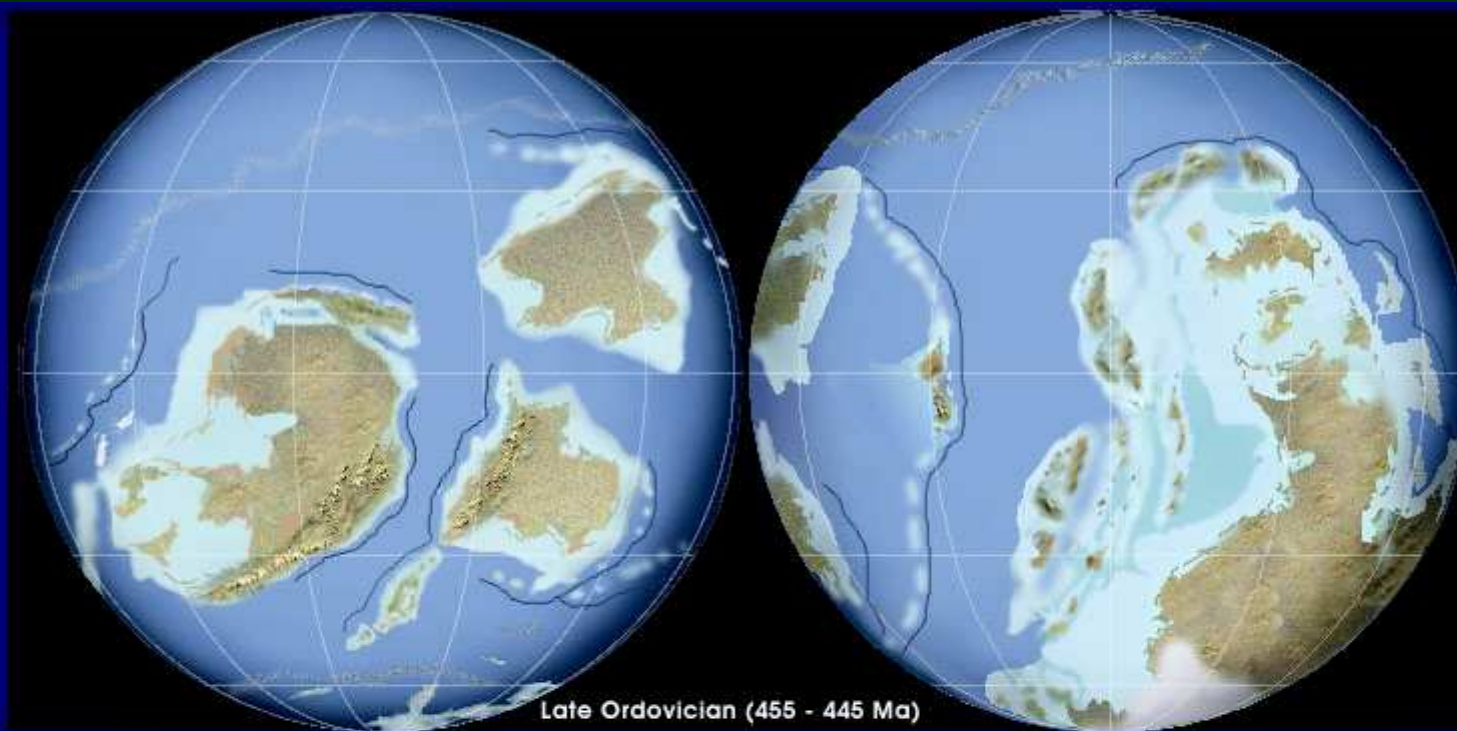


Early Cambrian 550 Ma

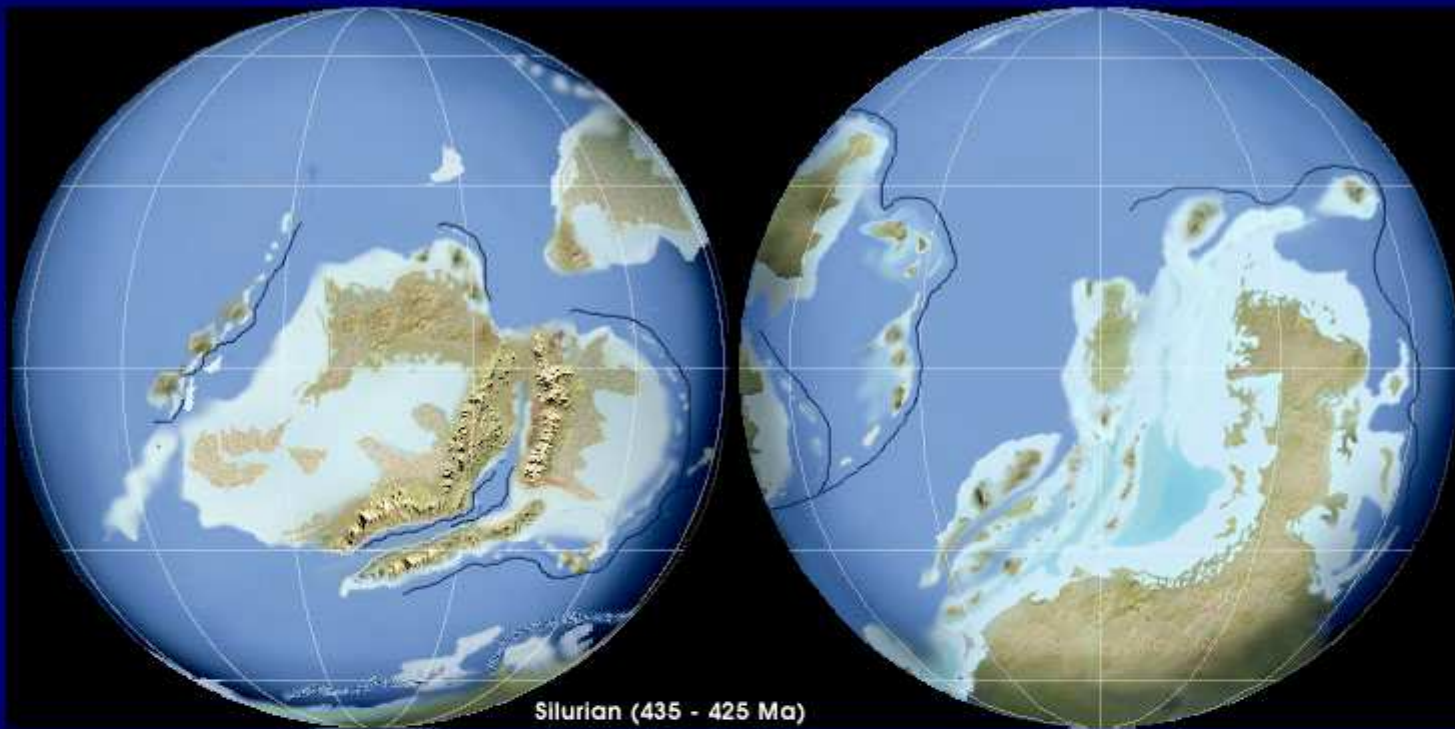


Late Cambrian 500 Ma





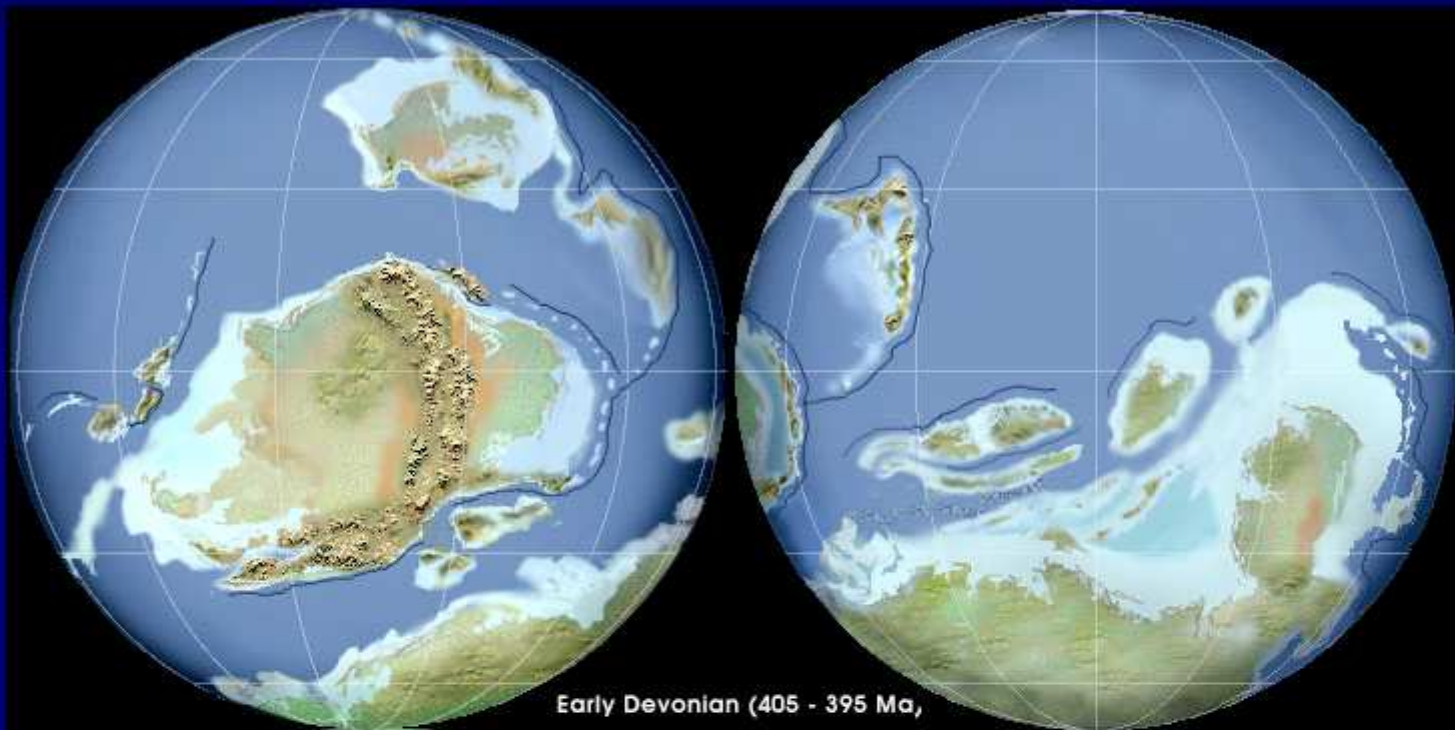
Late Ordovician 450 Ma



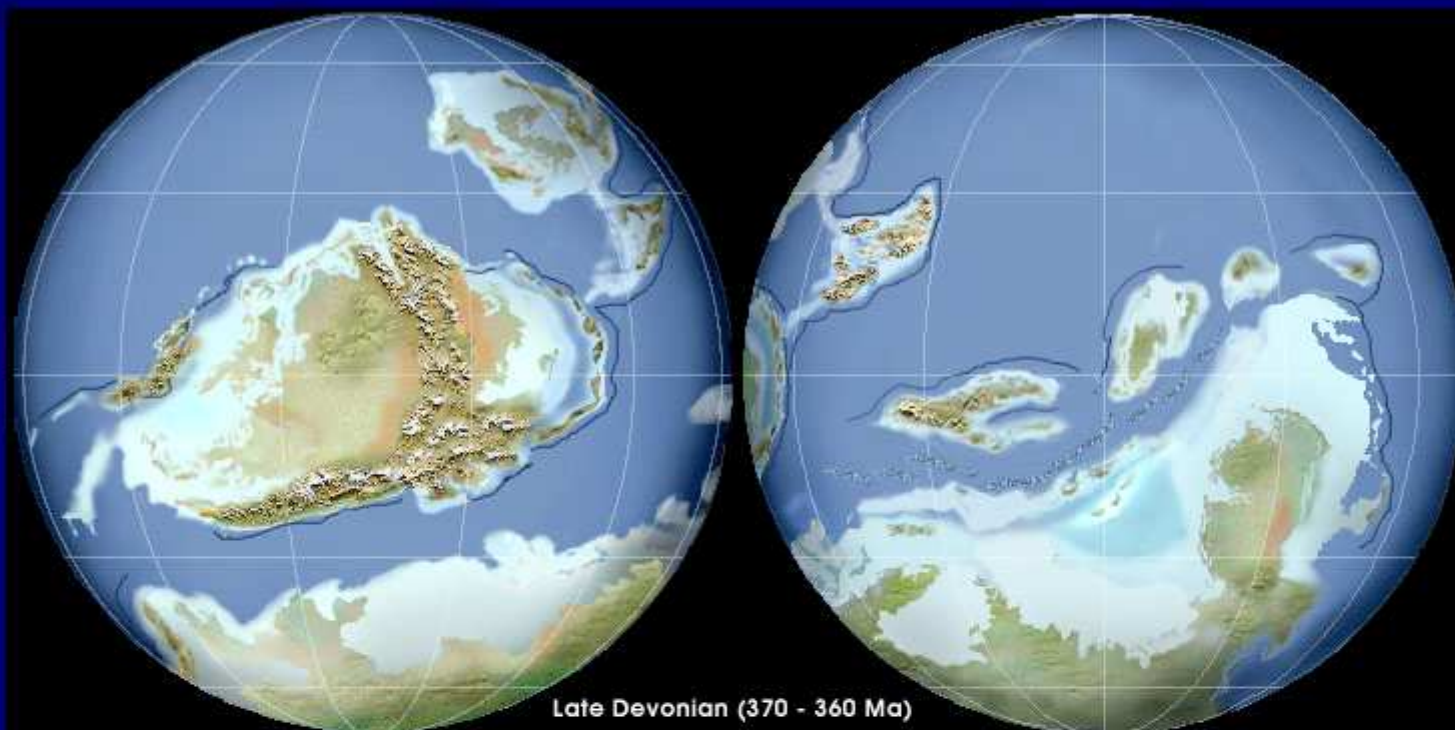
Silurian (435 - 425 Ma)



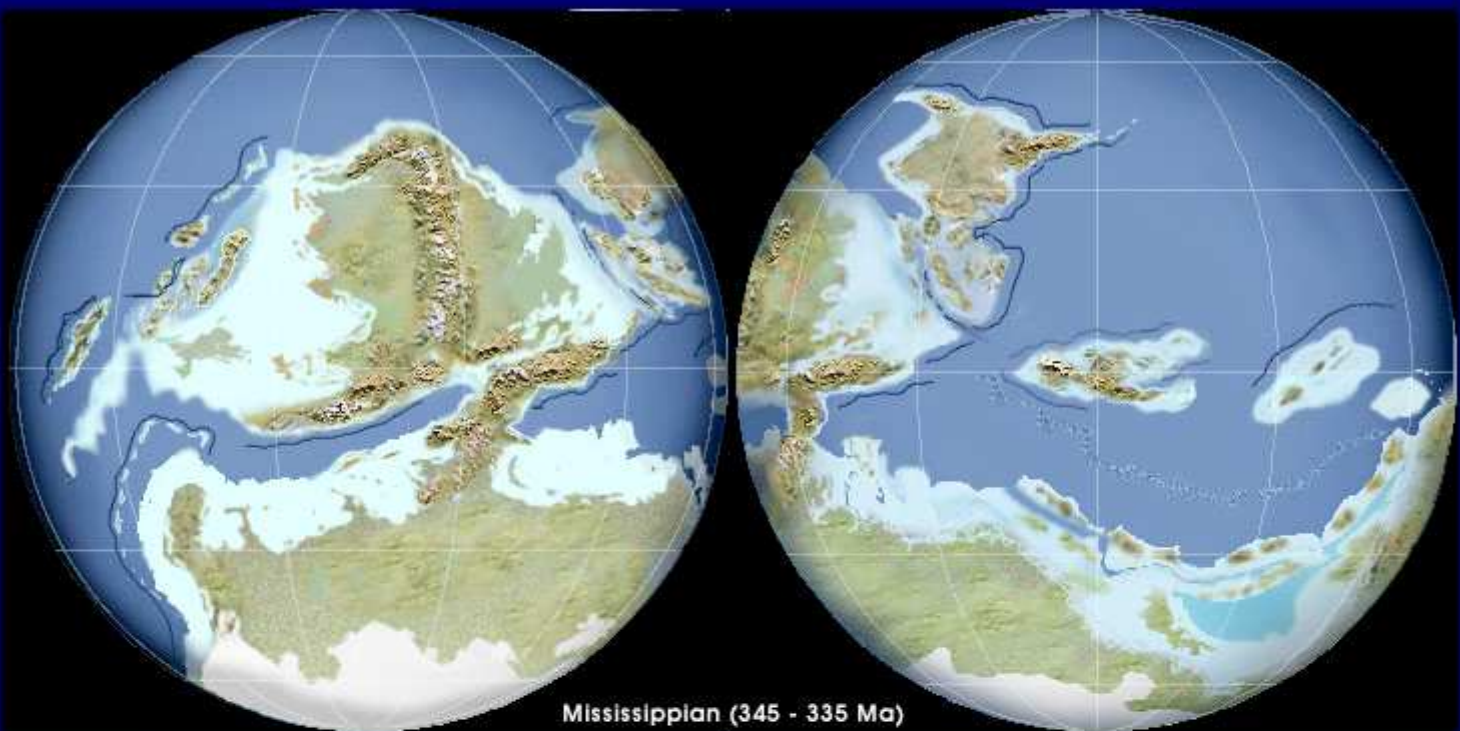
Middle Silurian 430 Ma



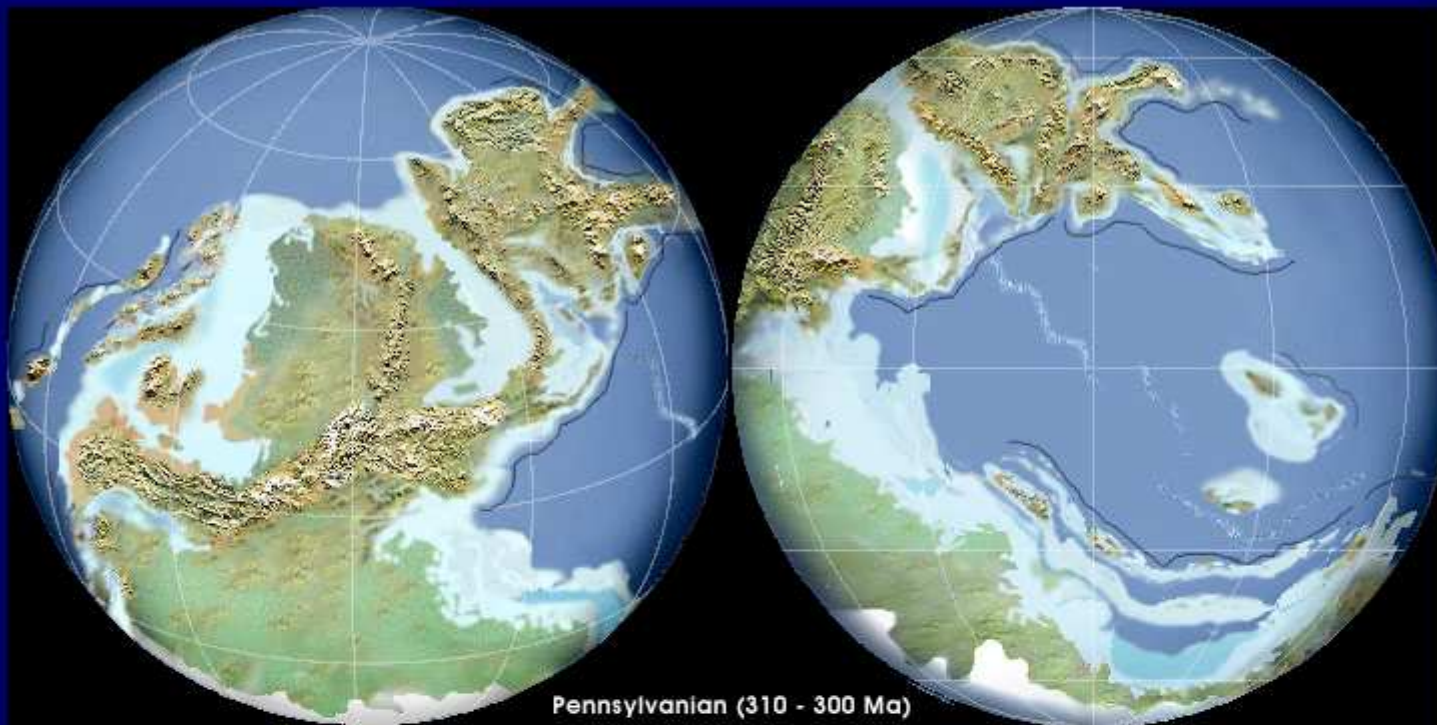
Early Devonian 400 Ma



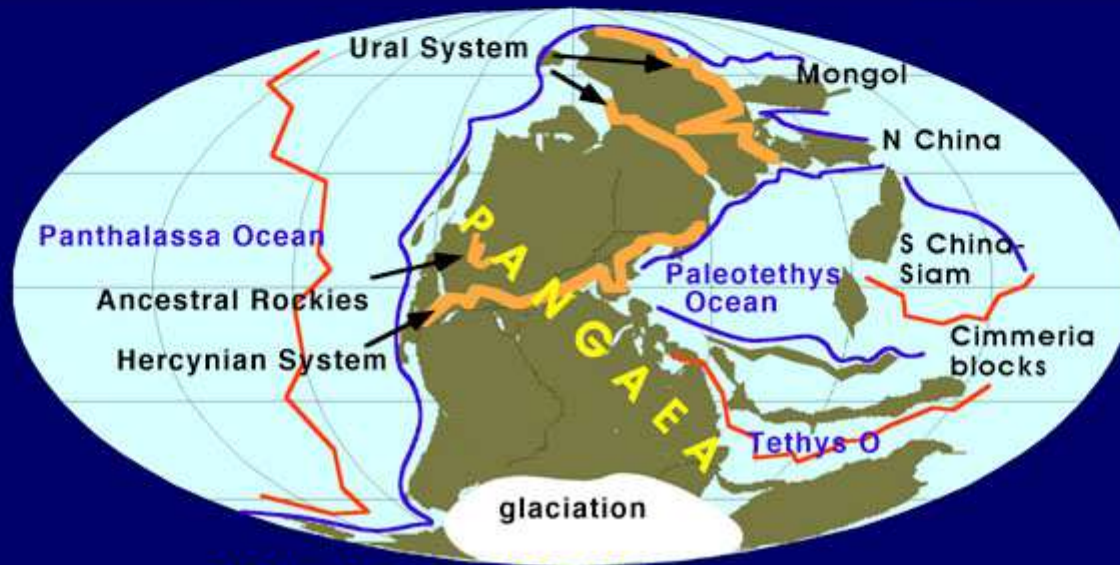
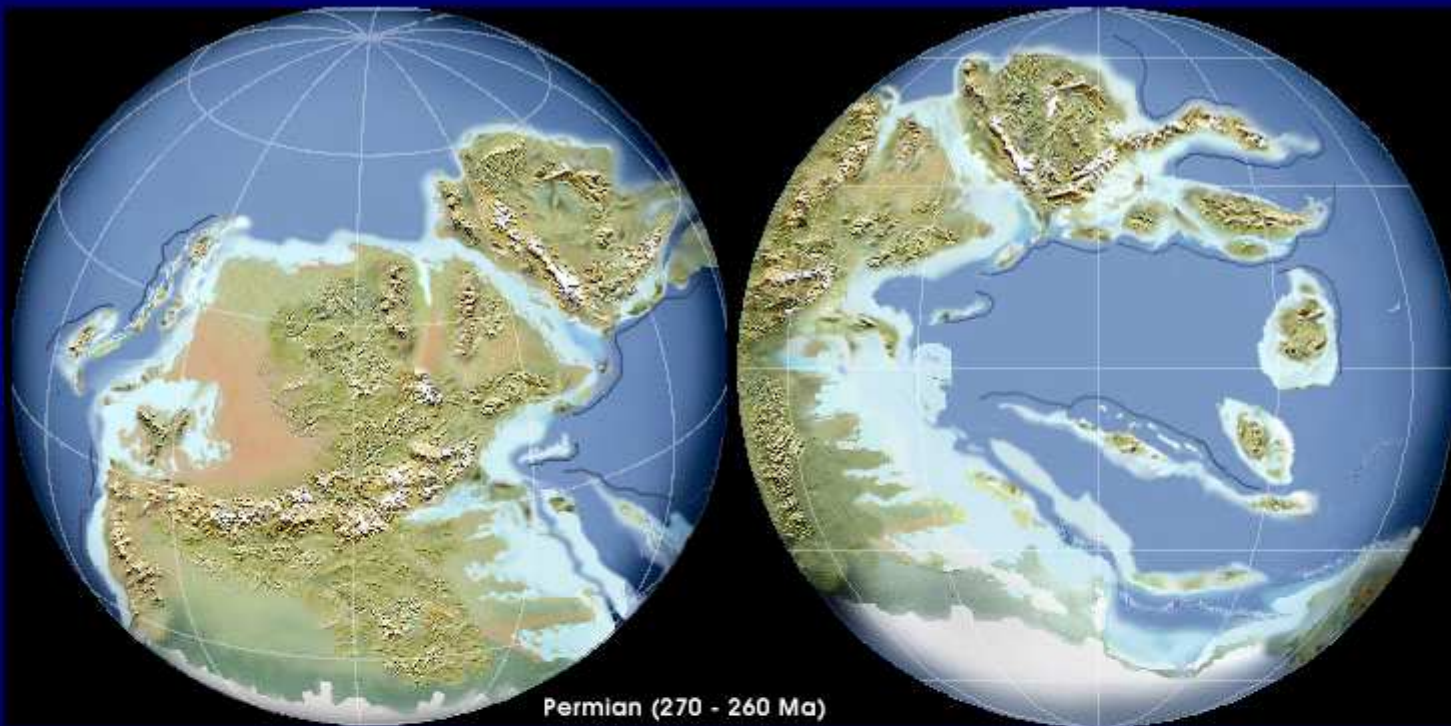
Late Devonian 370 Ma



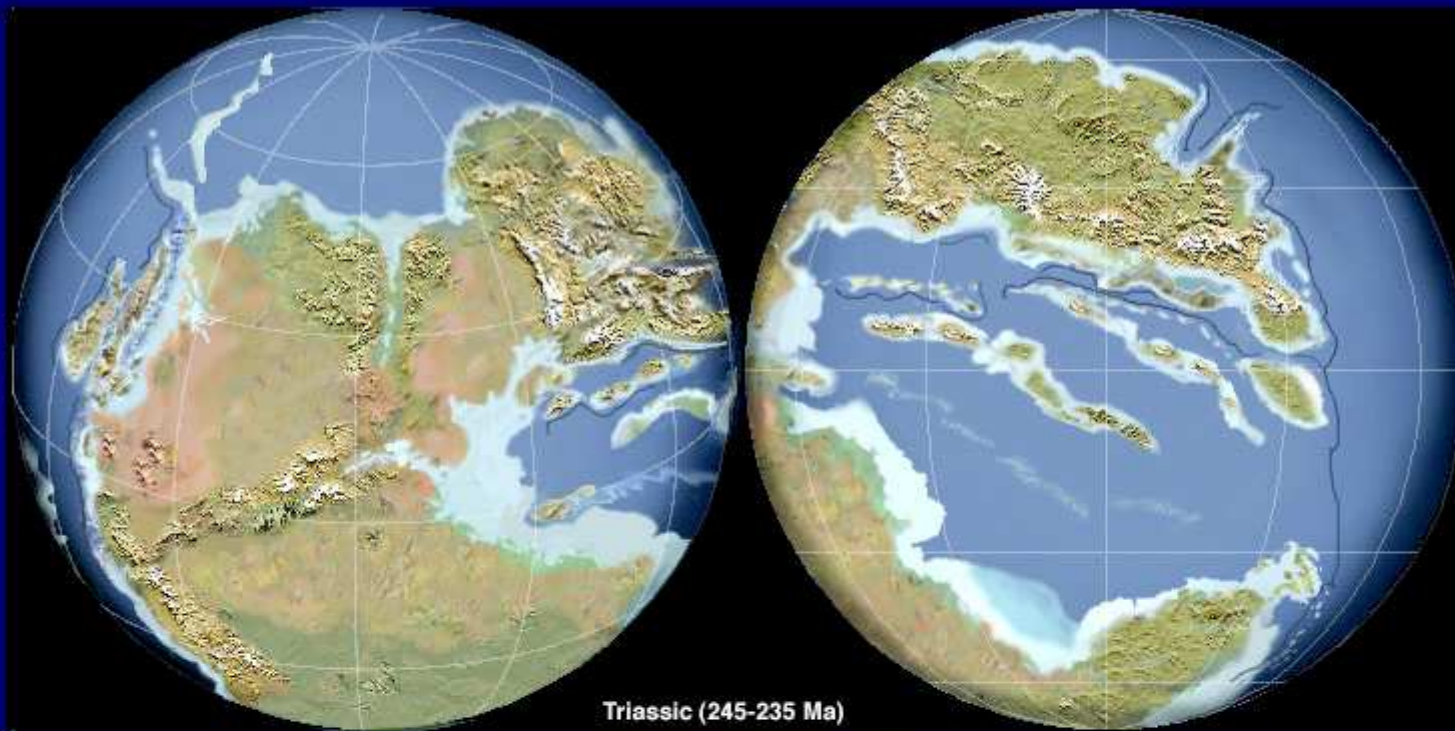
Early Mississippian 340 Ma



Late Pennsylvanian 300 Ma



Early Permian 270 Ma



Triassic (245-235 Ma)



Late Triassic 220 Ma

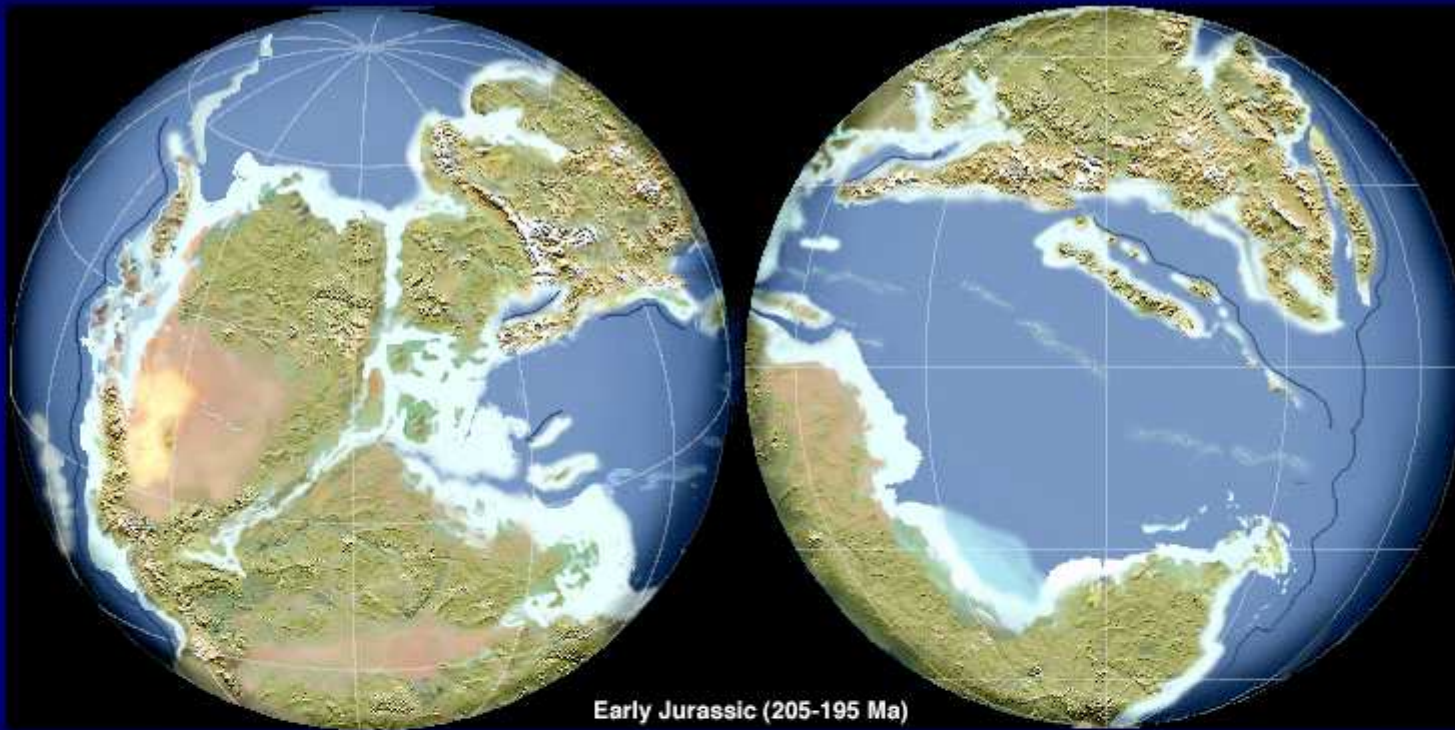
Rozpad Pangey

- spodní-střední jura: oceán Tethys odděluje Laurasii a Gondwanu
- spodní křída: Gondwana se štěpí na Afriku-Jižní Ameriku, Indii-Madagaskar a Austrálii-Antarktidu-Zélandii
- počátek třetihor: kompletní rozpad Gondwany i Laurasie (na Severní Ameriku a Eurasii)
- změny klimatu (studené proudy kolem izolované Antarktidy)

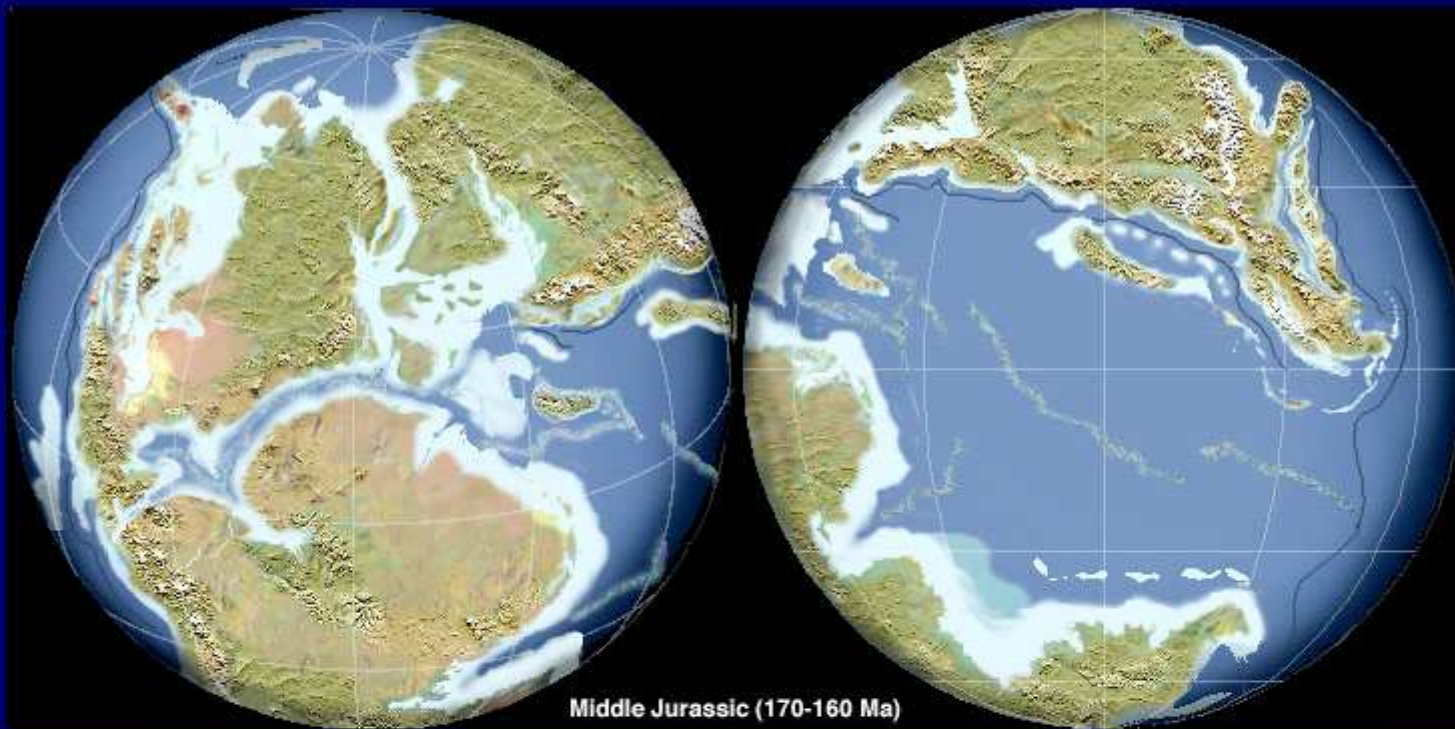
Historické vztahy mezi kontinenty

- **Eurasie + Severní Amerika** (dlouho spolu, stále obnovované spojení, společný vývoj ve třetihorách, propojení během glaciálů)
- **Afrika + Jižní Amerika, Indie + Madagaskar, Austrálie + Zélandie + Antarktida** (samostatné bloky s izolovaným vývojem)





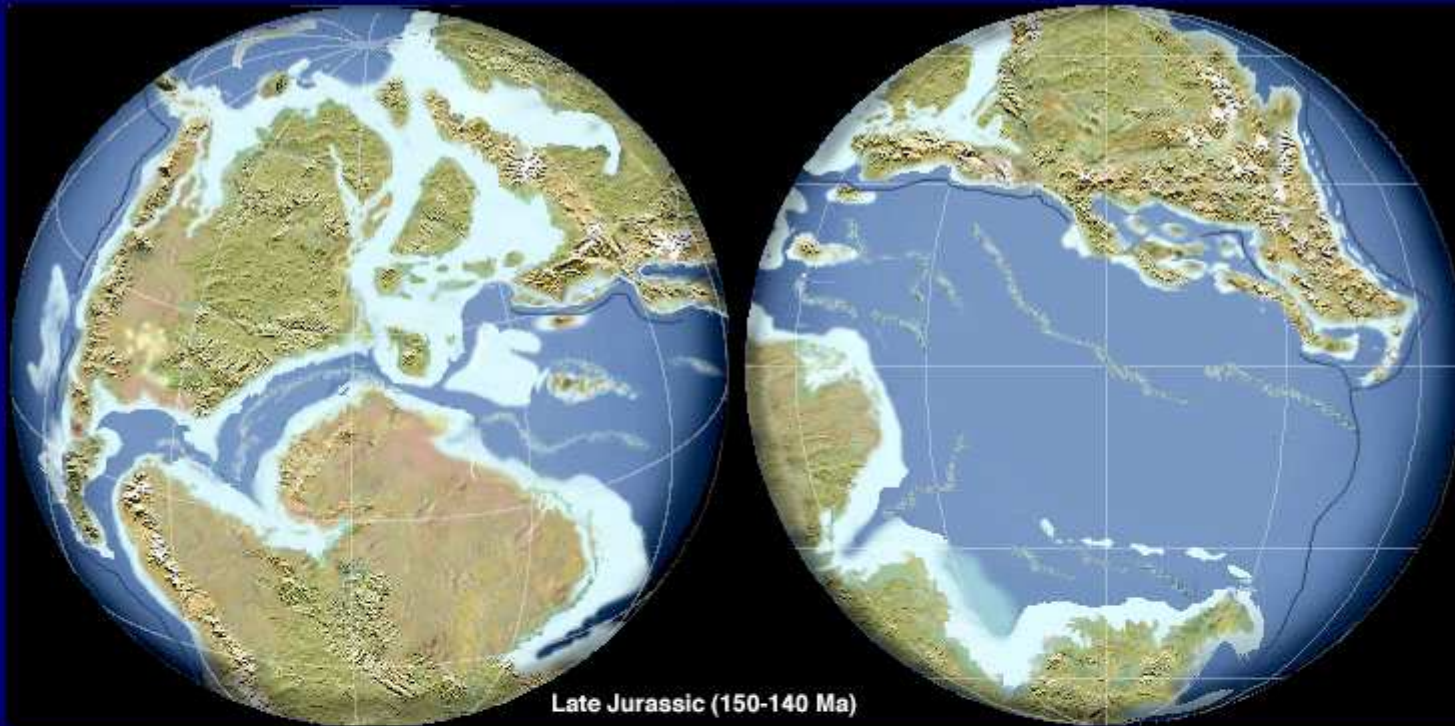
Early Jurassic 200 Ma



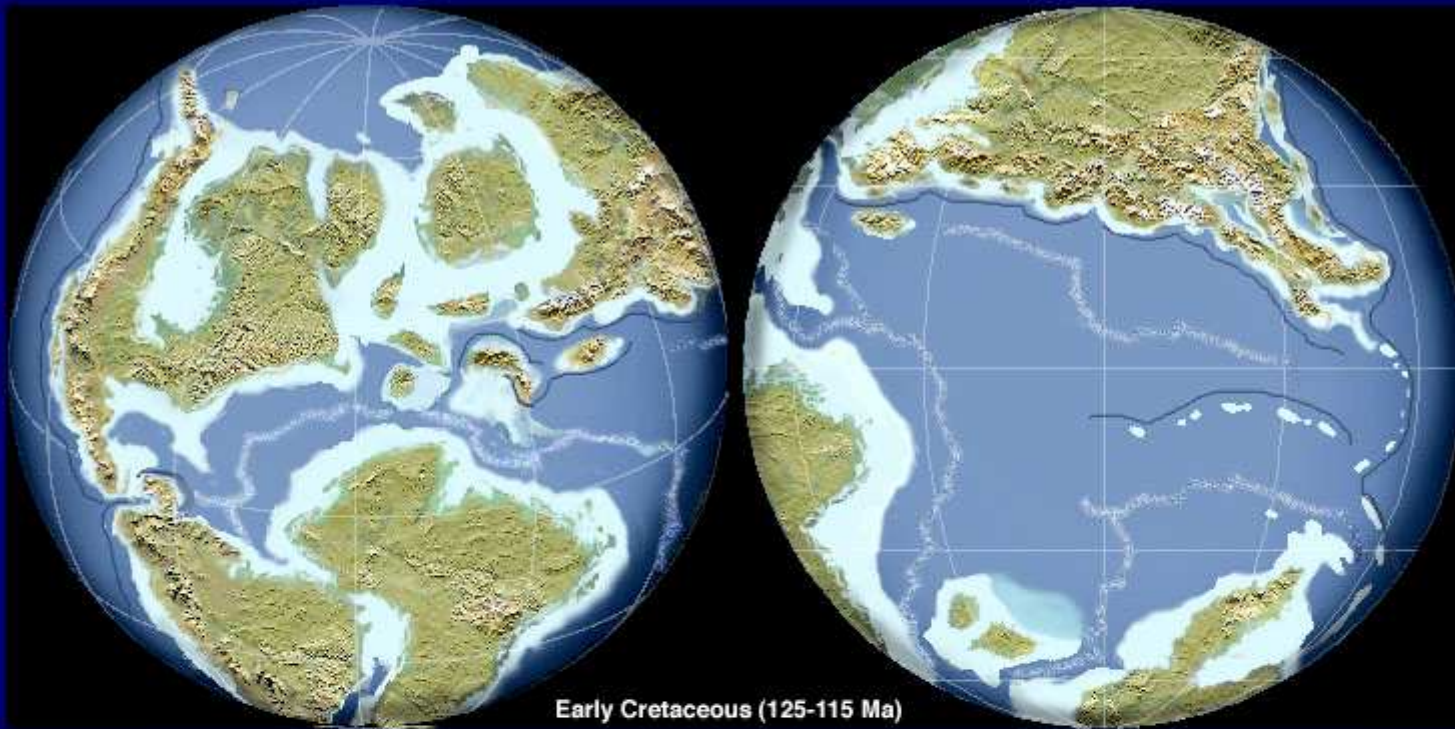
Middle Jurassic (170-160 Ma)



Middle Jurassic 160 Ma



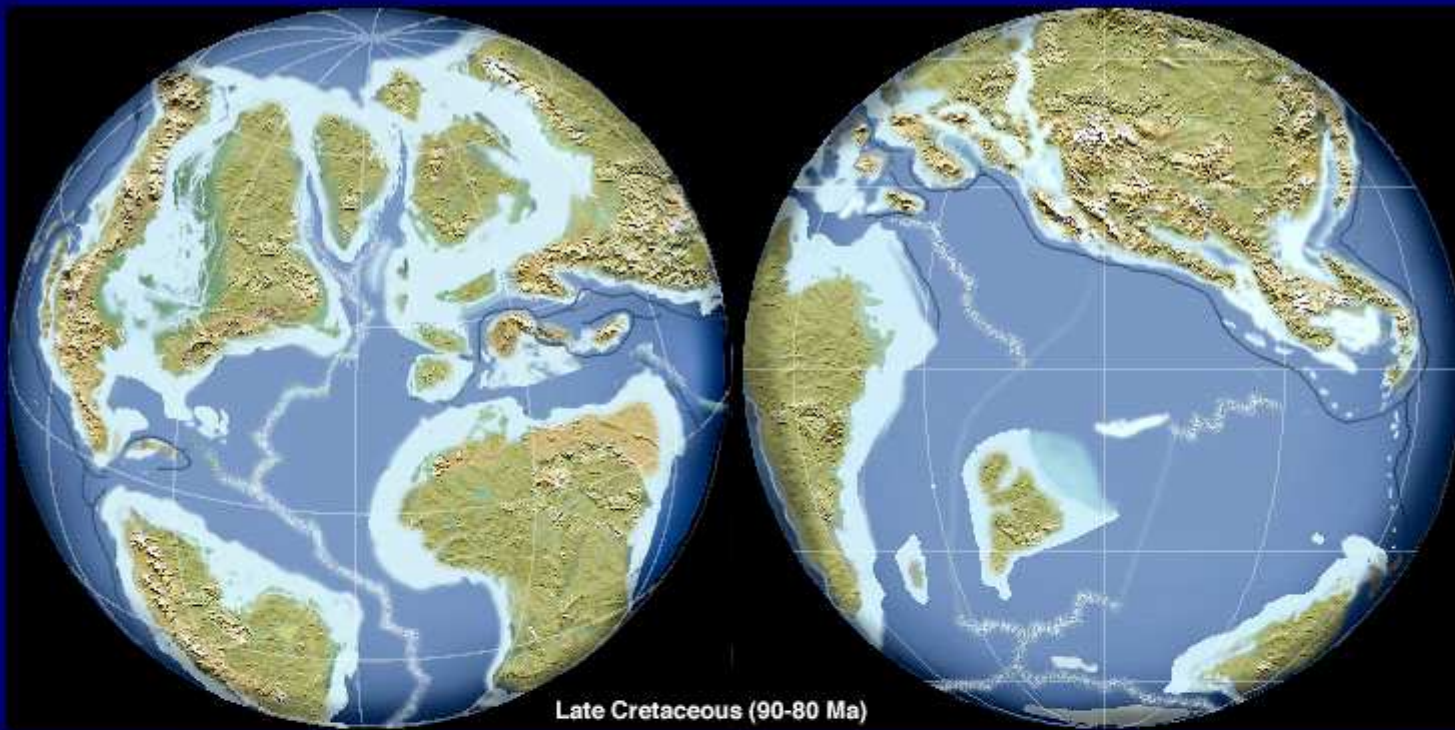
Late Jurassic 150 Ma



Early Cretaceous (125-115 Ma)



Early Cretaceous 130 Ma



Late Cretaceous 80 Ma



Early Tertiary (50-40 Ma)



Late Eocene 40 Ma



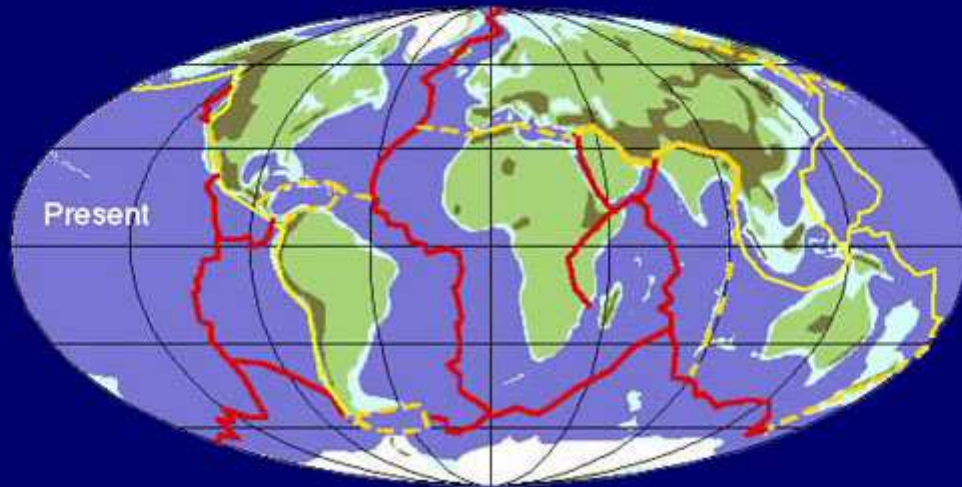
Late Tertiary (25-15 Ma)



Early Miocene 20 Ma

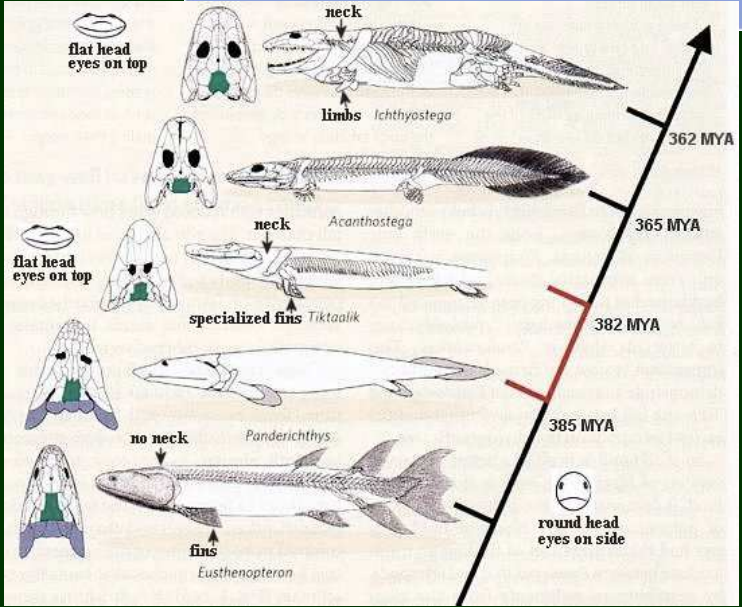
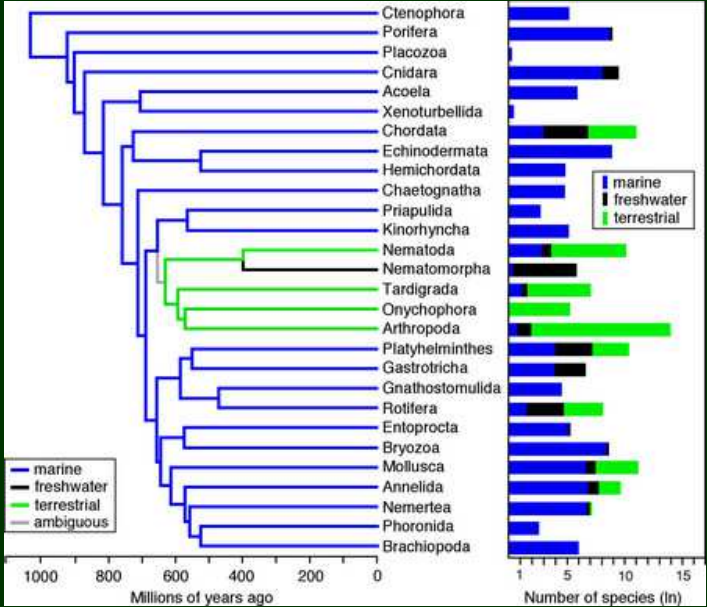
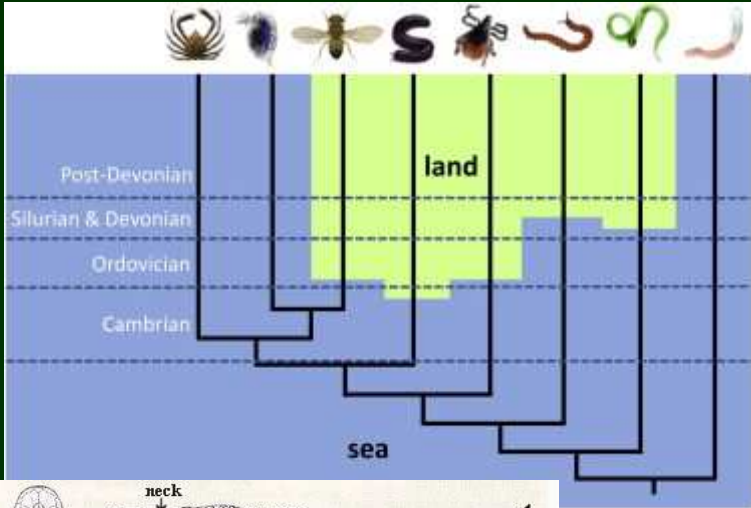
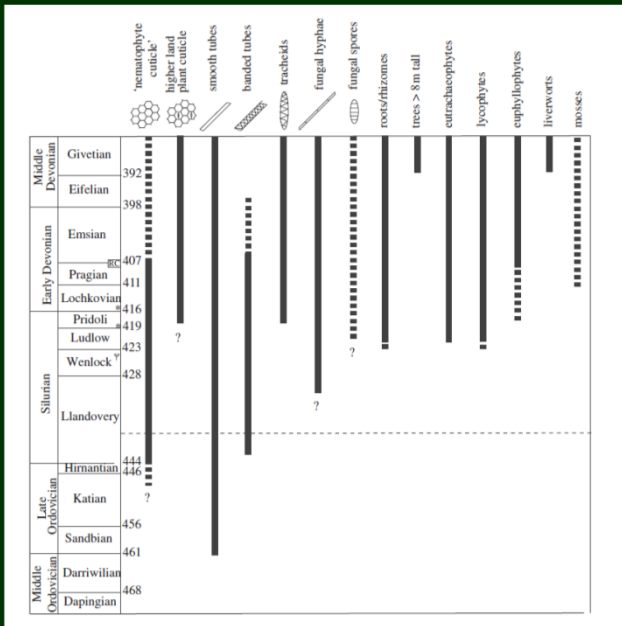


Modern World

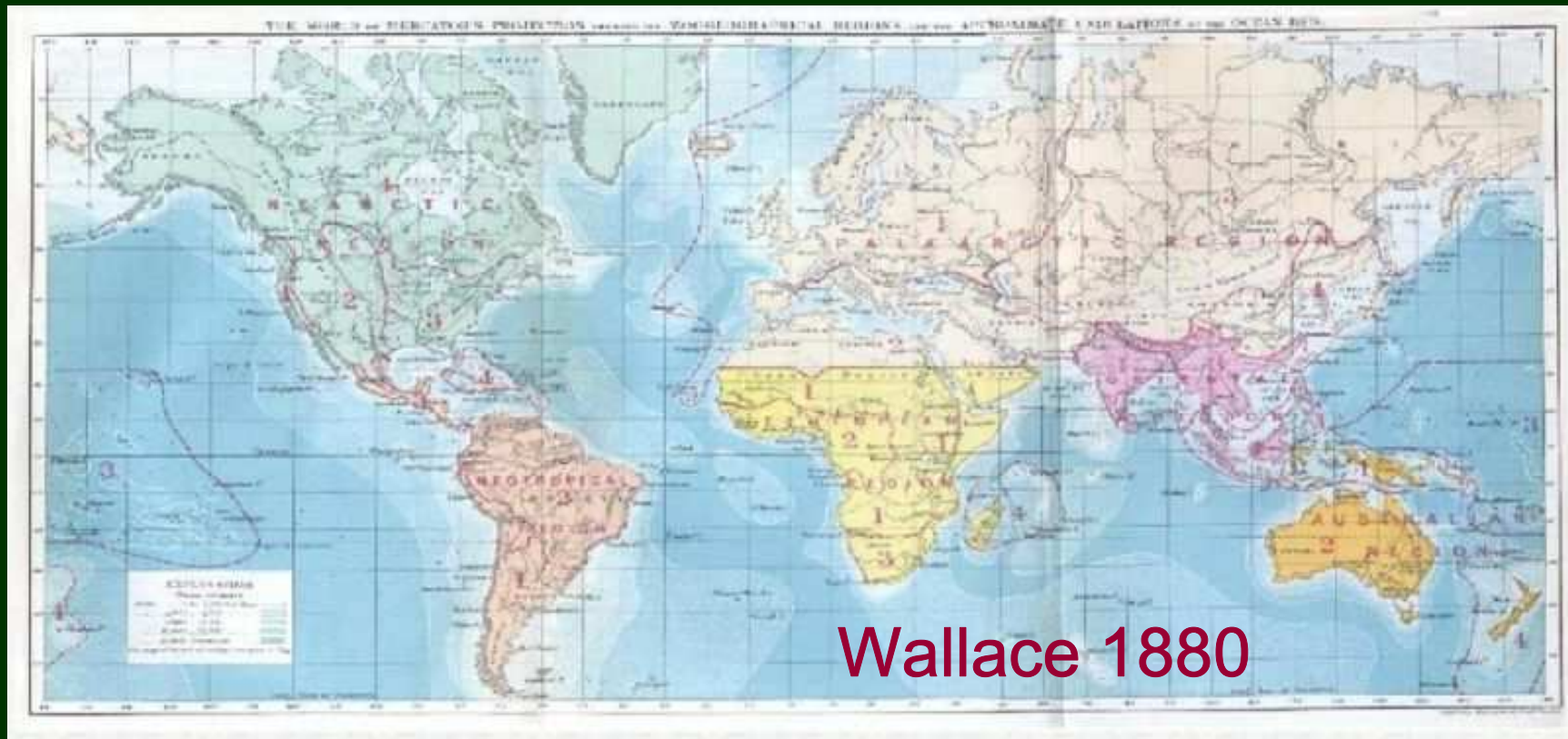


Present

Terrestrialization



Biogeografické oblasti světa

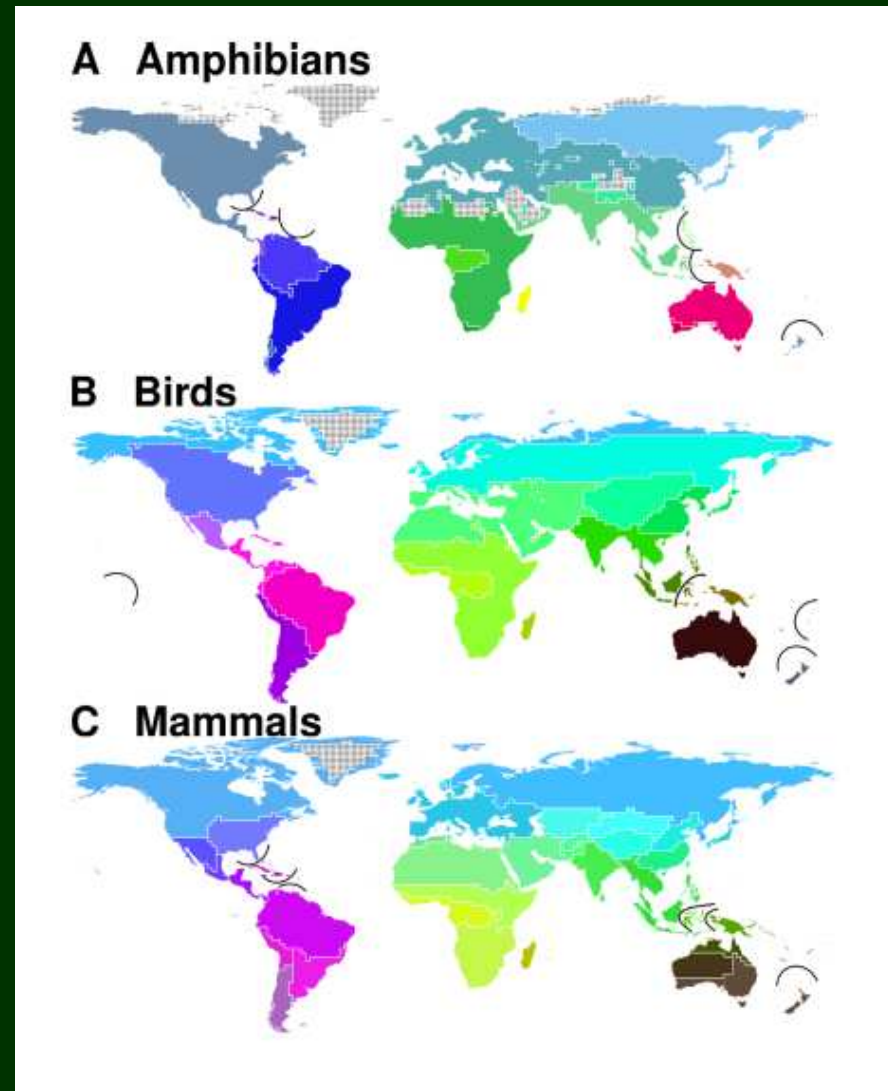


Wallace 1880

Moderní revize (betadiverzita obratlovců)

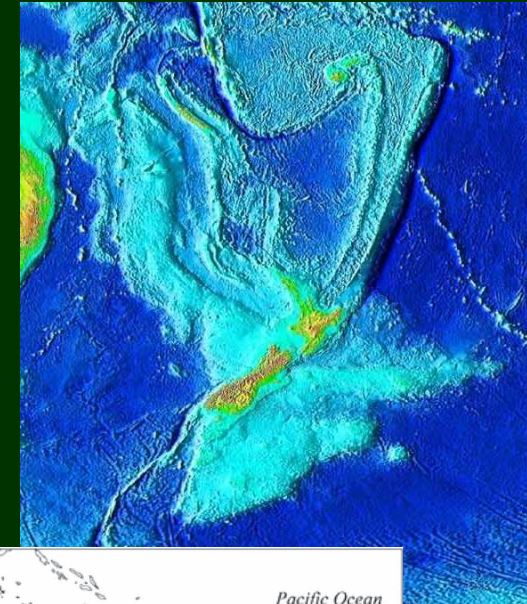


ovšem obratlovců nejsou všechno...



Potopené kontinenty a „mikrokontinenty“

- mnohé „ostrovy“ jsou ve skutečnosti fragmenty starých kontinentů se starou (druhohorní) biotou
- **Zélandie** (= Tasmantis): Nový Zéland, Nová Kaledonie, Norfolk, ostrov Lorda Howea
- **Maskarénské plató**: Seychely (ale Maskarény vznikly *de novo*)
- **Kerguelenské plató**: Kergueleny, Heardův ostrov, McDonaldův ostrov



Biogeografické vztahy mezi kontinenty

- lze očekávat 3-4 vrstvy
- **1. společná, „druhohorní“** (skupiny rozšířené na několika laursijských nebo gondwanských kontinentech)
- nejčastěji „amfinotická biota“ v jižních oblastech gondwanských kontinentů (např. jižní část J. Ameriky, jižní Austrálie, Tasmánie, Nový Zéland, Nová Kaledonie)

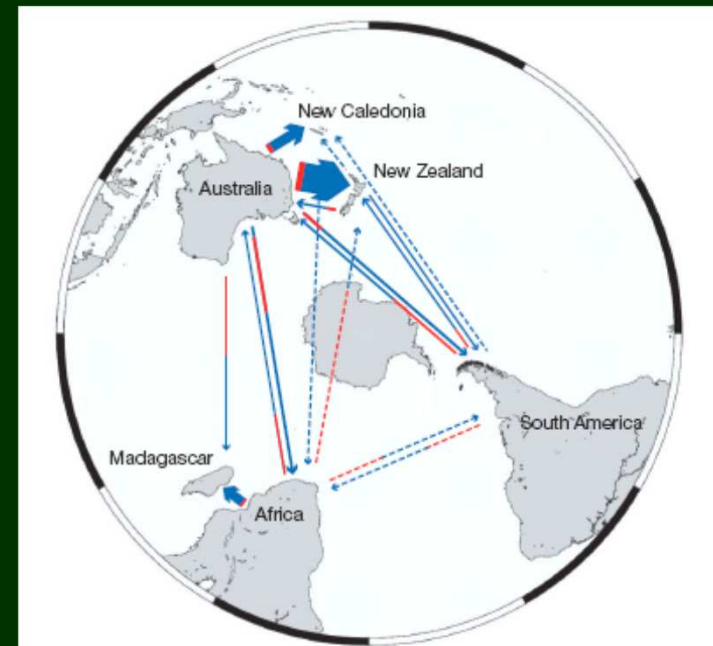


Figure 2 | Biome conservatism in transoceanic plant colonizations around the Southern Hemisphere. Proportion of colonizations into the same (blue) or a different (red) biome are shown along each arrow. Arrow thickness is proportional to the number of colonizations, ranging from 4 to 107 events; dashed lines indicate fewer than 4 events. Four ambiguous colonizations are not shown.

„Druhohorní biota“ (záleží na reálném stáří)



Dromiciops



Sapaoya



Nothofagus



Protopterus



Peloridiidae

Biogeografické vztahy mezi kontinenty

- 2. unikátní, izolovaná biota každého kontinentu



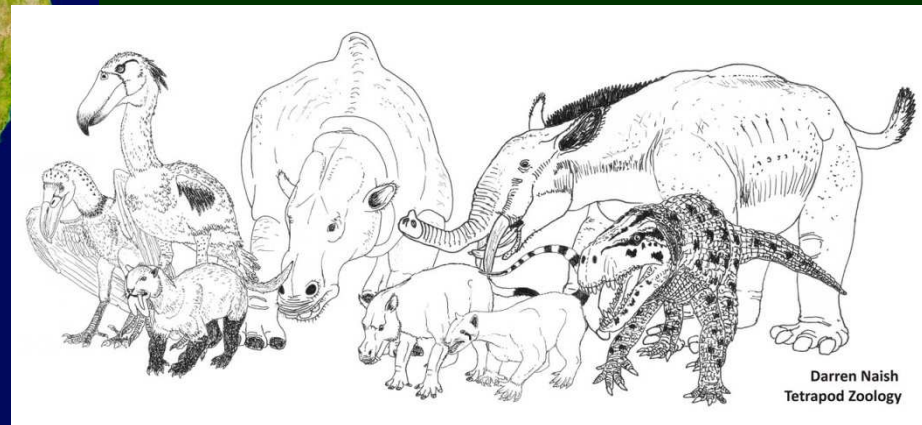
Biogeografické vztahy mezi kontinenty

- **3. nově vznikající superkontinenty** (tj. nový kontakt dosud izolovaných biot, často zcela odlišného původu)
- **60 Mya**: Eurasie + Indie (alpsko-himálajské vrásnění)
- **15 Mya**: Severní Amerika + Jižní Amerika (3 Mya: definitivní Panamská šíje, Velká americká výměna)
- **5 Mya**: Afrika + Eurasie

Velká americká výměna



severní fauna
nesrovnatelně úspěšnější
(málo neotropických
elementů překročilo
tropické oblasti Střední
Ameriky)



Biogeografické vztahy mezi kontinenty

- **4. dálkové disperze** (mangrovové ostrovy, letající organismy a jejich disperzní stadia)
- biogeografická „logika“ daná ekologicky a geograficky (blízkost, směr proudů), nikoliv historicky (jihoameričtí primáti a hystrikognátní hlodavci)
- osidlování oceánských ostrovů

Ostrovny

- buď fragmenty kontinentů, nebo *de novo* osidlované
- mikroinsularizace: „nekompletní“ složení ekosystémů, náhodné invaze z blízkých kontinentů, výrazné změny morfologie...

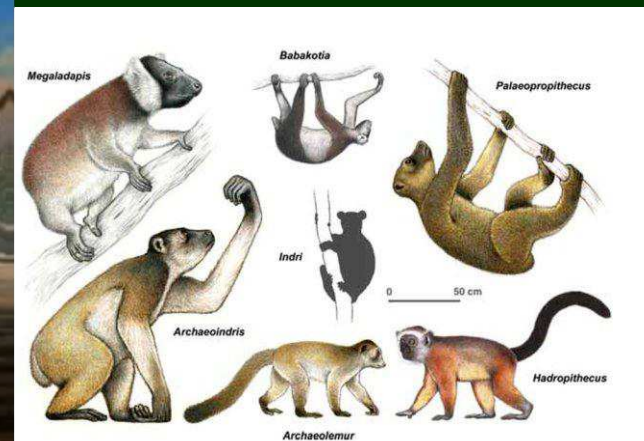
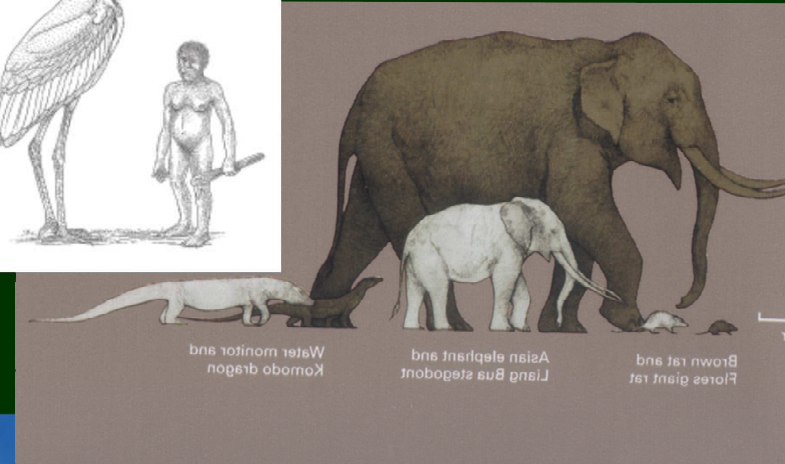
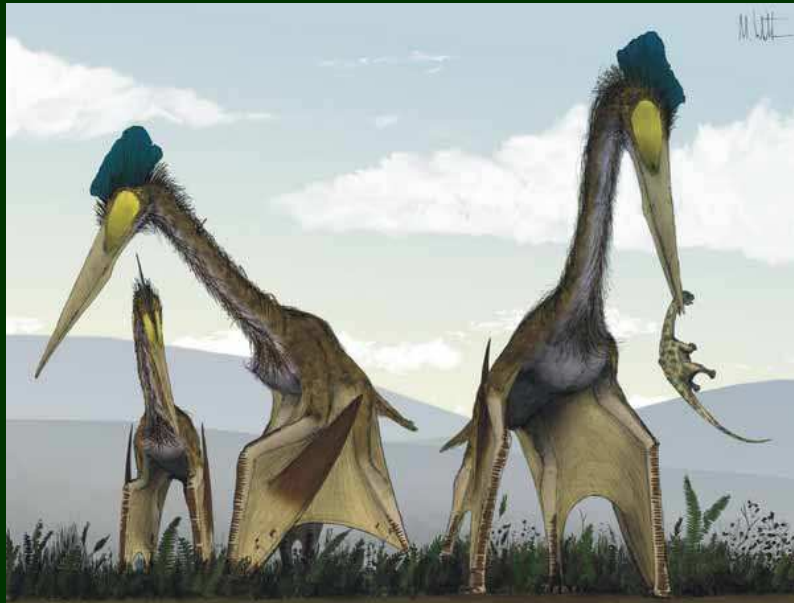
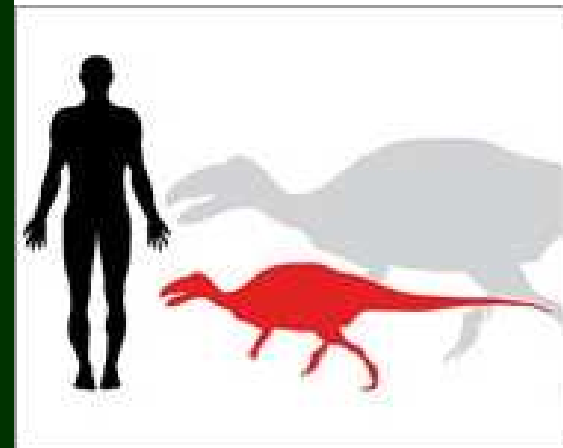
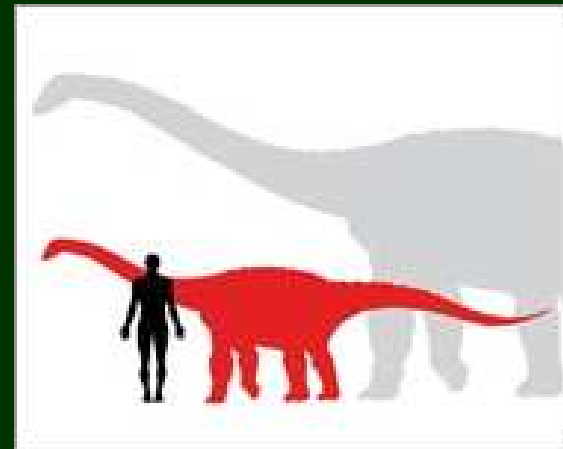


Plate 18 Extinct Madagascarian lemurs with the profile of *Indri indri*, the largest living lemur, for comparison. Late Pleistocene–Holocene. (Reconstructions by Stephen D. Nash/ Conservation International.)

Ostrov

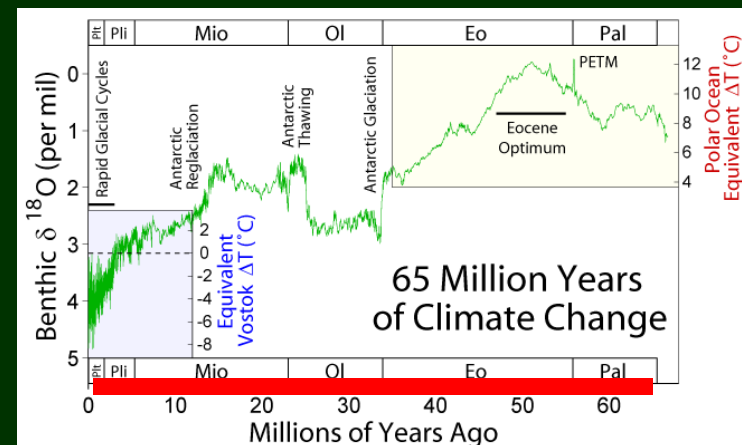
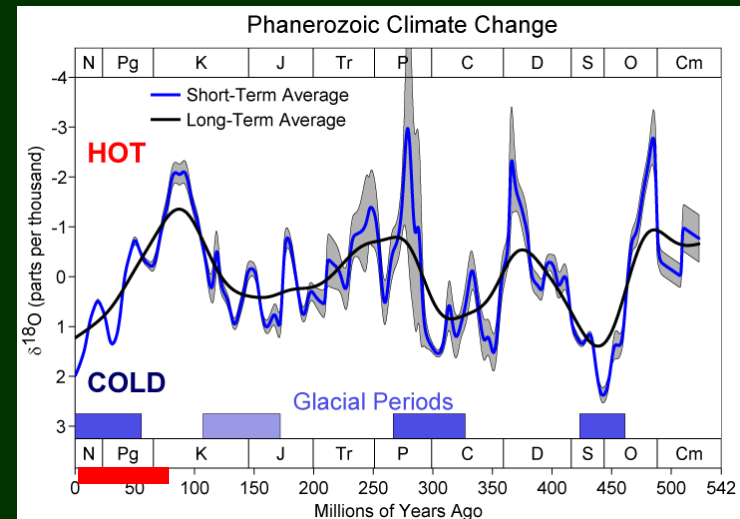


ostrov Hațeg
(křída)



Zásadní změny v kenozoiku (= „třetihory“ + „čtvrtohory“)

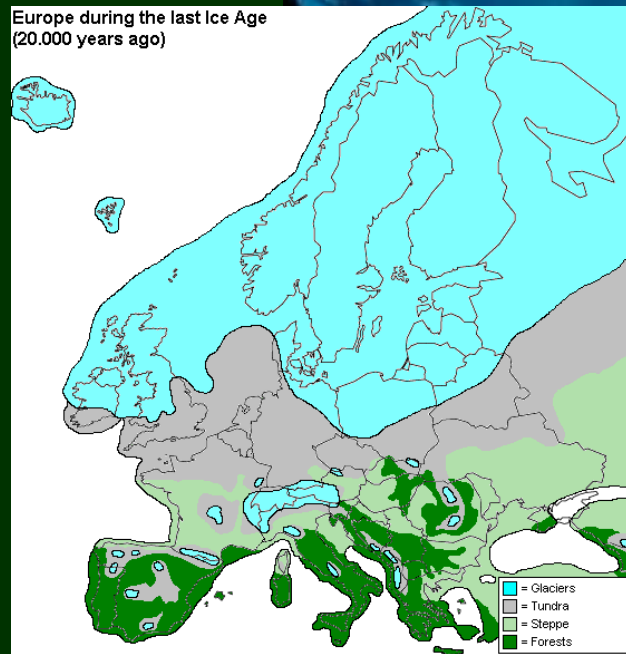
- posledních 66 My
- chladná etapa (glaciály a o něco teplejší interglaciály: rozdíl v průměrné teplotě maximálně 10 °C)
- dnes interglaciál (ale stále trvá zalednění celých kontinentů!)
- bazální příčiny glaciálního cyklu nejasné (Milankovičovy cykly: interference solárního cyklu, změn geometrie systému Země-Slunce, změn gravitačního uspořádání Slunce-Jupiter-Saturn ...)



Poslední doba ledová

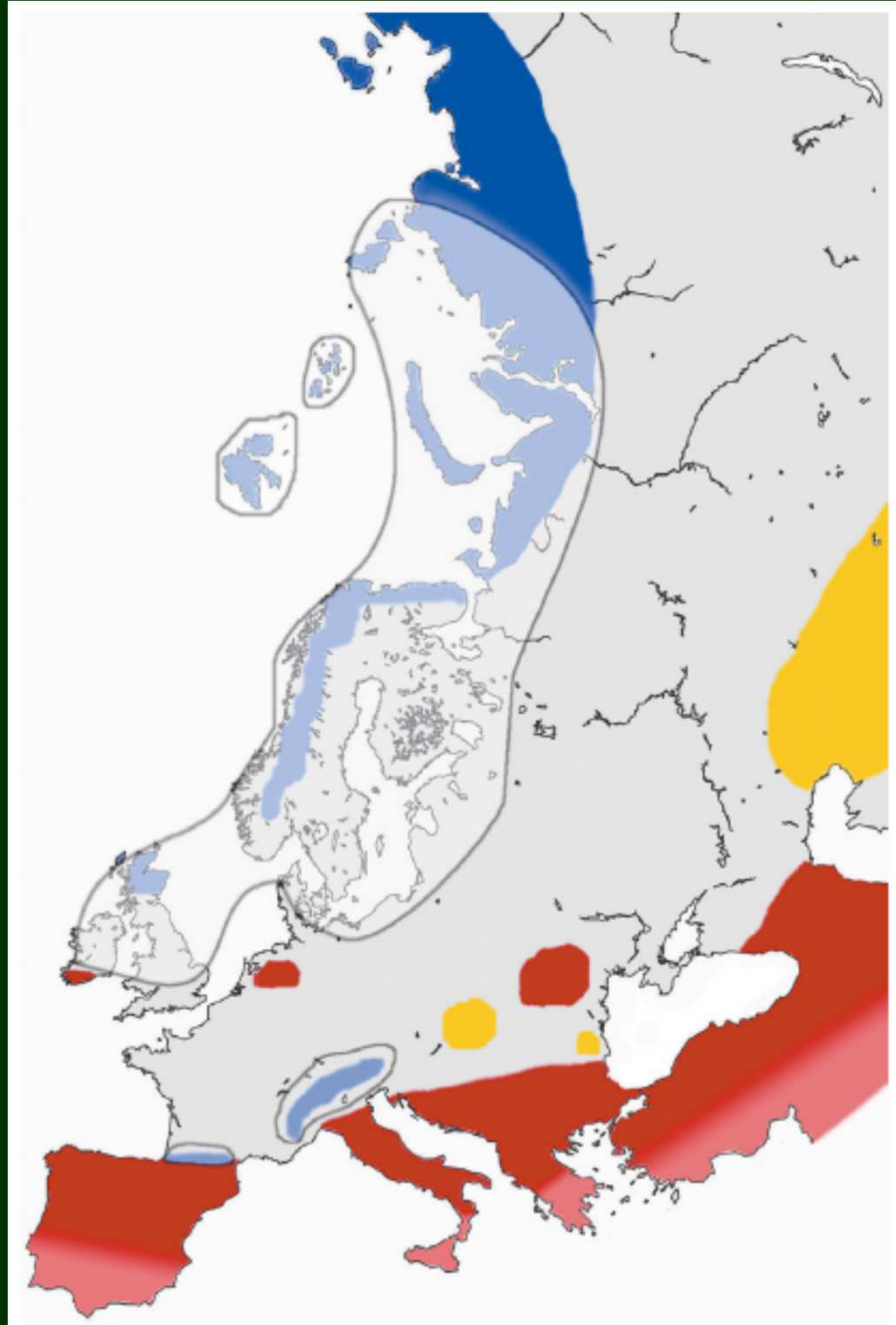


Europe during the last Ice Age
(20,000 years ago)

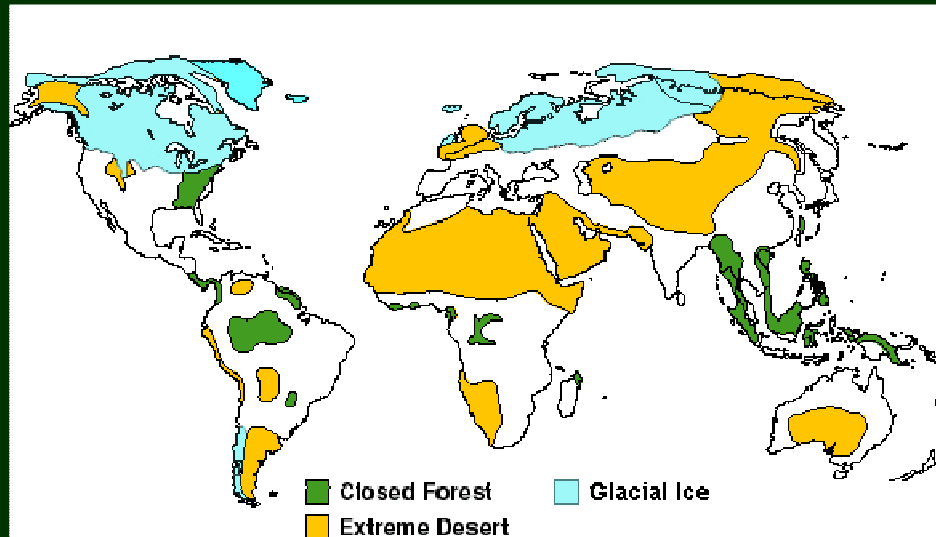


Refugia

- glaciální refugia pro teplomilné
- interglaciální refugia pro chladnomilné
- (+ refugia pro kontinentální)

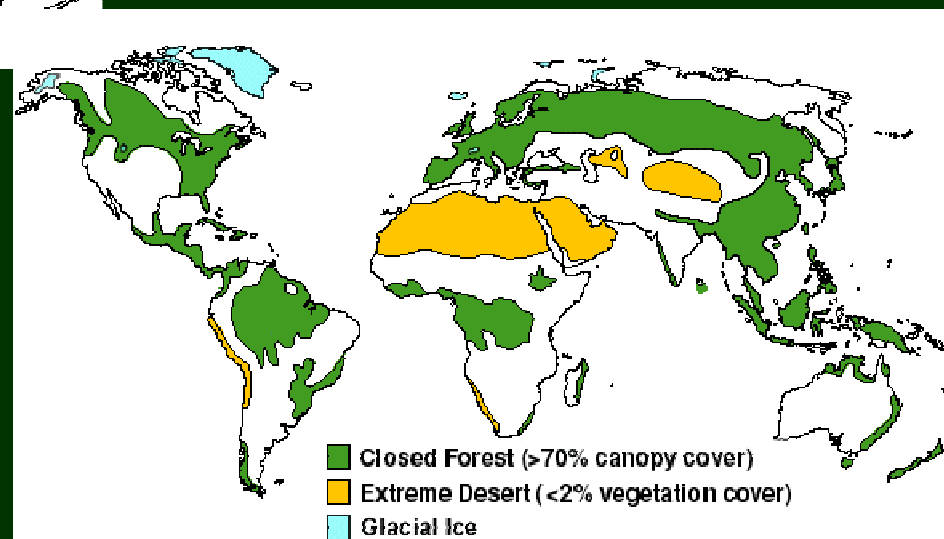


Poslední doba ledová: redukce plochy tropických lesů



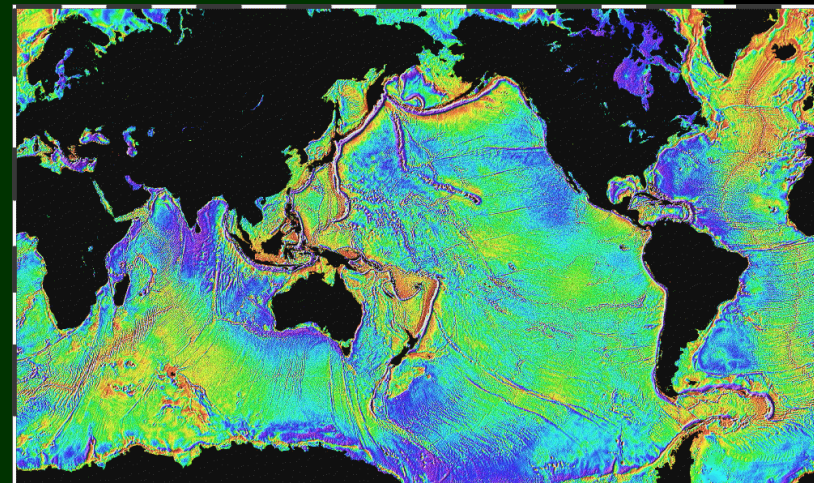
18 kya

dnes

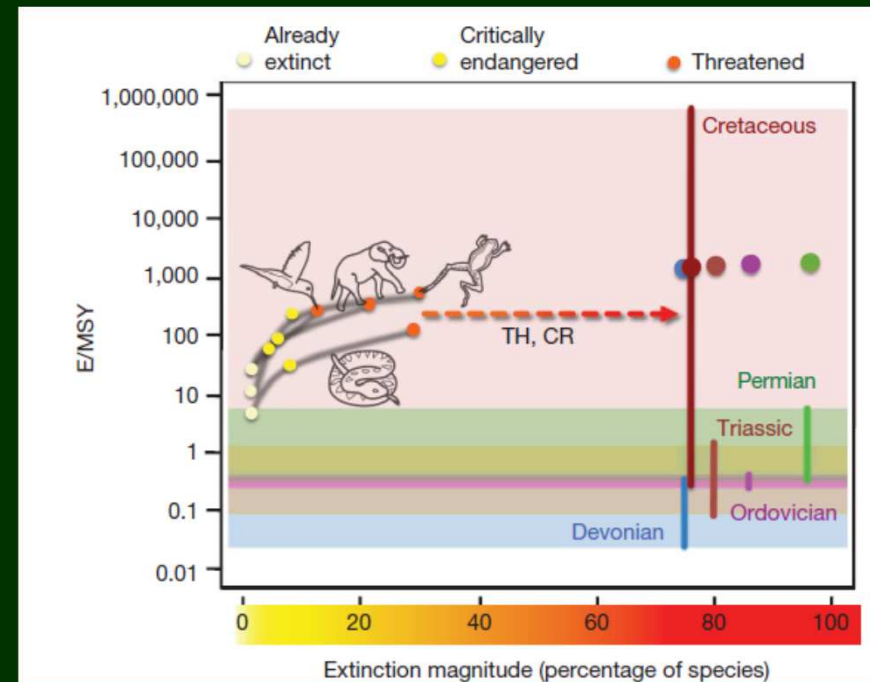
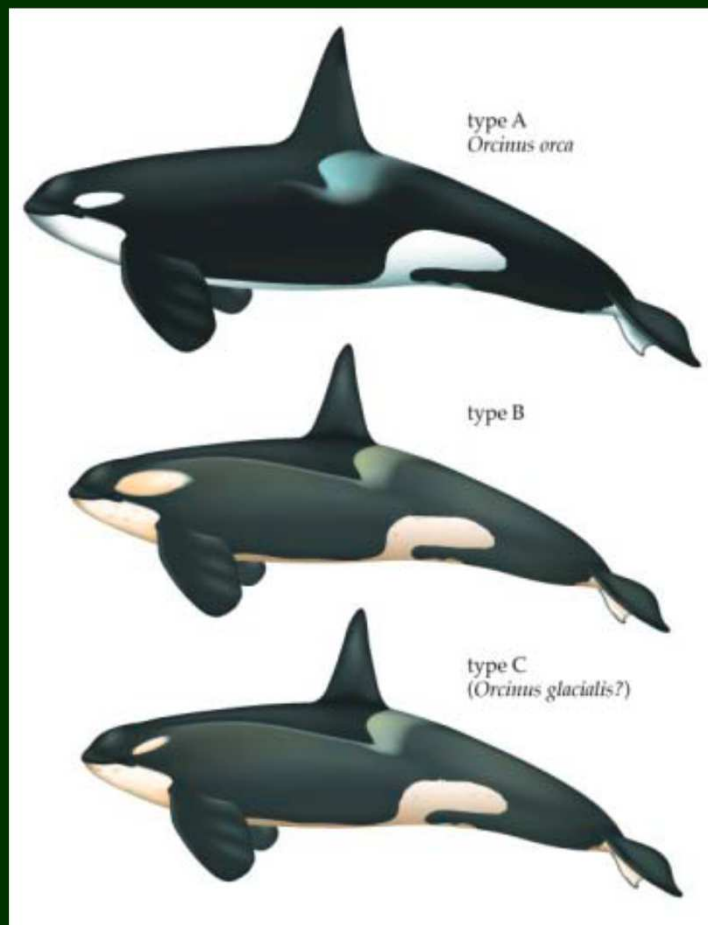


Biogeografie kontinentálních vod a moří

- 1. kontinentální vody = souš
- 2. mořský litorál → vysoký endemismus (šelfová moře jsou zatopené okraje kontinentů, nikoliv pravá moře)
- 3. mořský abysál → vysoký endemismus
- 4. mořský pelagiál → nízký endemismus (diverzita hloubková, arkticko-tropicko-antarktická, atlantsko-indopacifická)



Druh, speciace a extinkce



(Biologický) druh

- **definice:** (meta)populační linie se separátní evolucí nebo segment takové linie (metapopulace = propojené subpopulace)
- x **delimitace:** různá kritéria vznikají v různých fázích vzniku nového druhu → různé „**druhov^é koncepty**“ (*species concept = SC*)

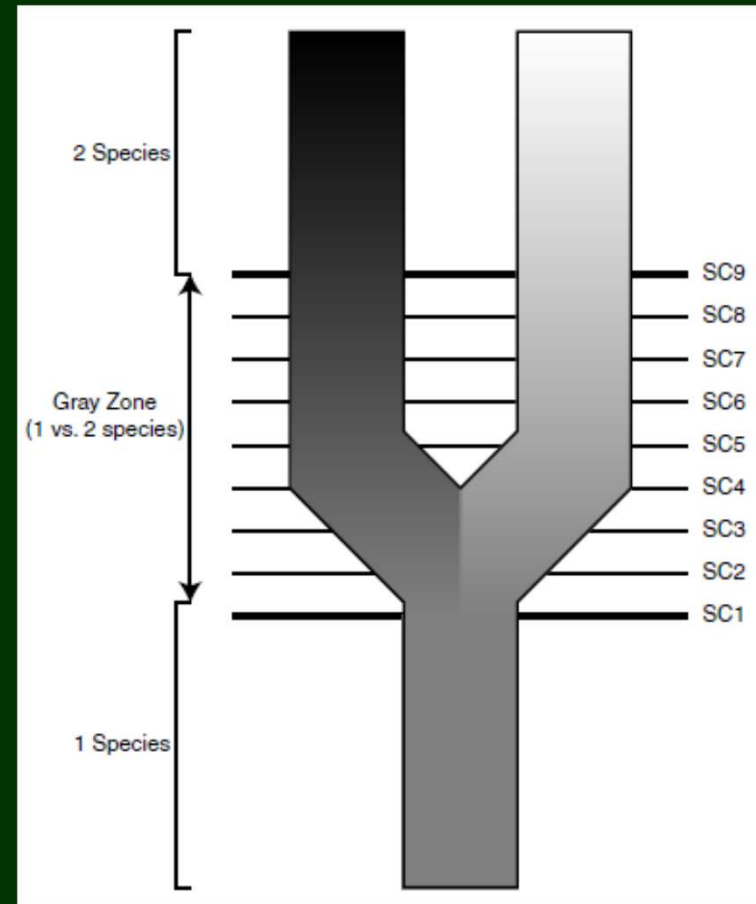


TABLE 1. Alternative contemporary species concepts (i.e., major classes of contemporary species definitions) and the properties upon which they are based (modified from de Queiroz, 2005). Properties (or the converses of properties) that represent thresholds crossed by diverging lineages and that are commonly viewed as necessary properties of species are marked with an asterisk (*). Note that under the proposal for unification described in this paper, the various ideas summarized in this table would no longer be considered distinct species concepts (see de Queiroz, 1998, for an alternative terminology). All of these ideas conform to a single general concept under which species are equated with separately evolving metapopulation lineages, and many of the properties (*) are more appropriately interpreted as operational criteria (lines of evidence) relevant to assessing lineage separation.

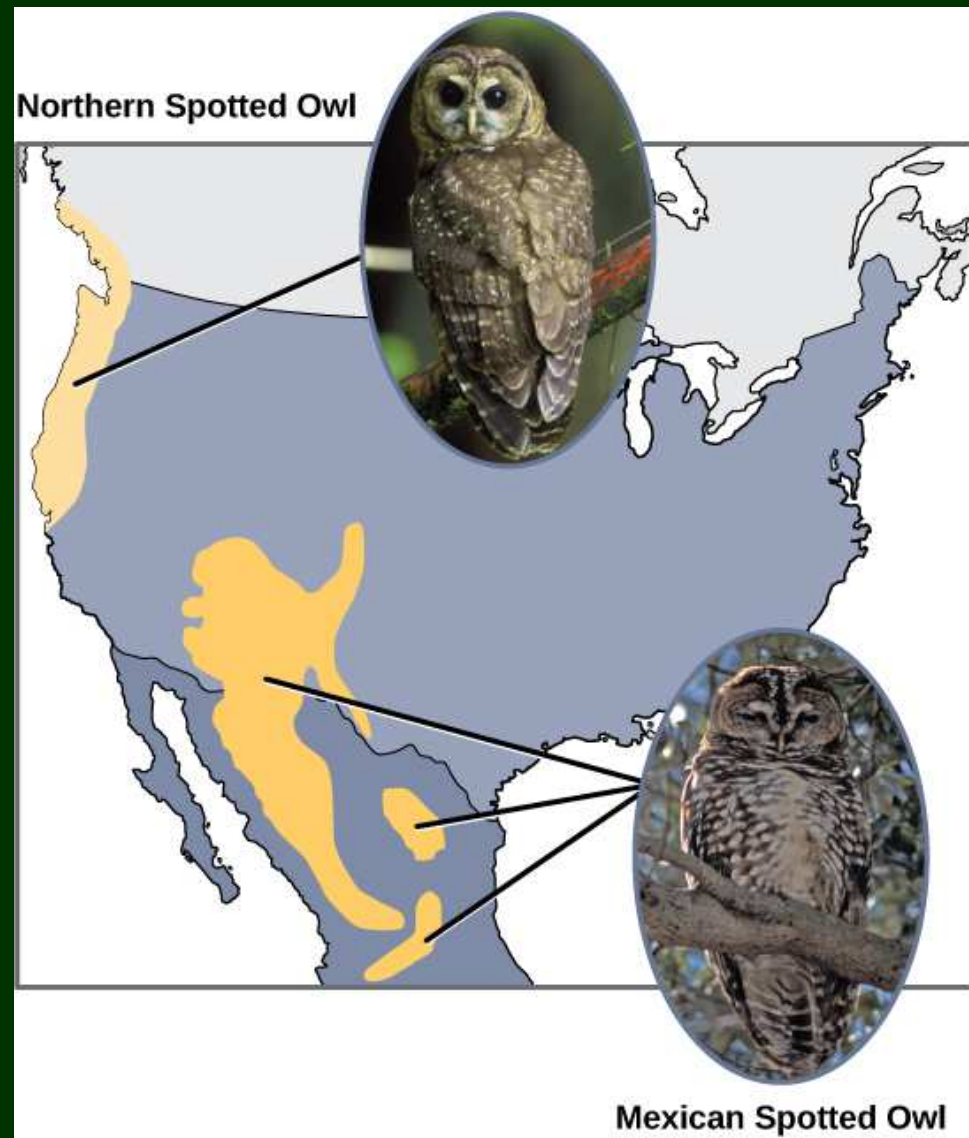
Species concept	Property(ies)	Advocates/references
Biological	Interbreeding (natural reproduction resulting in viable and fertile offspring)	Wright (1940); Mayr (1942); Dobzhansky (1950)
Isolation	*Intrinsic reproductive isolation (absence of interbreeding between heterospecific organisms based on intrinsic properties, as opposed to extrinsic [geographic] barriers)	Mayr (1942); Dobzhansky (1970)
Recognition	*Shared specific mate recognition or fertilization system (mechanisms by which conspecific organisms, or their gametes, recognize one another for mating and fertilization)	Paterson (1985); Masters et al. (1987); Lambert and Spencer (1995)
Ecological	*Same niche or adaptive zone (all components of the environment with which conspecific organisms interact)	Van Valen (1976); Andersson (1990)
Evolutionary	Unique evolutionary role, tendencies, and historical fate	Simpson (1951); Wiley (1978); Mayden (1997)
(some interpretations)	*Diagnosability (qualitative, fixed difference)	Grismer (1999, 2001)
Cohesion	Phenotypic cohesion (genetic or demographic exchangeability)	Templeton (1989, 1998a)
Phylogenetic	Heterogeneous (see next four entries)	(see next four entries)
Hennigian	Ancestor becomes extinct when lineage splits	Hennig (1966); Ridley (1989); Meier and Willmann (2000)
Monophyletic	*Monophyly (consisting of an ancestor and all of its descendants; commonly inferred from possession of shared derived character states)	Rosen (1979); Donoghue (1985); Mishler (1985)
Genealogical	*Exclusive coalescence of alleles (all alleles of a given gene are descended from a common ancestral allele not shared with those of other species)	Baum and Shaw (1995); see also Avise and Ball (1990)
Diagnosable	*Diagnosability (qualitative, fixed difference)	Nelson and Platnick (1981); Cracraft (1983); Nixon and Wheeler (1990)
Phenetic	*Form a phenetic cluster (quantitative difference)	Michener (1970); Sokal and Crovello (1970); Sneath and Sokal (1973)
Genotypic cluster (definition)	*Form a genotypic cluster (deficits of genetic intermediates; e.g., heterozygotes)	Mallet (1995)

Biologické pojetí druhu (BSC)

- druh jsou jedinci (populace), kteří se vzájemně plodně rozmnožují, ale jsou reprodukčně izolováni od jiných druhů
- tj. oni o sobě vědí, že patří k jednomu druhu („sou-druzi“), a proto se spolu rozmnožují
- ale: opravdu to *víme*?

Biologický druh

- nelze aplikovat na asexuální organismy (což by nemuselo vadit – tam je s „druhovostí“ vždycky problém), ale hlavně
- nelze aplikovat na **blízce příbuzné alopatrické** druhy (druhy?)

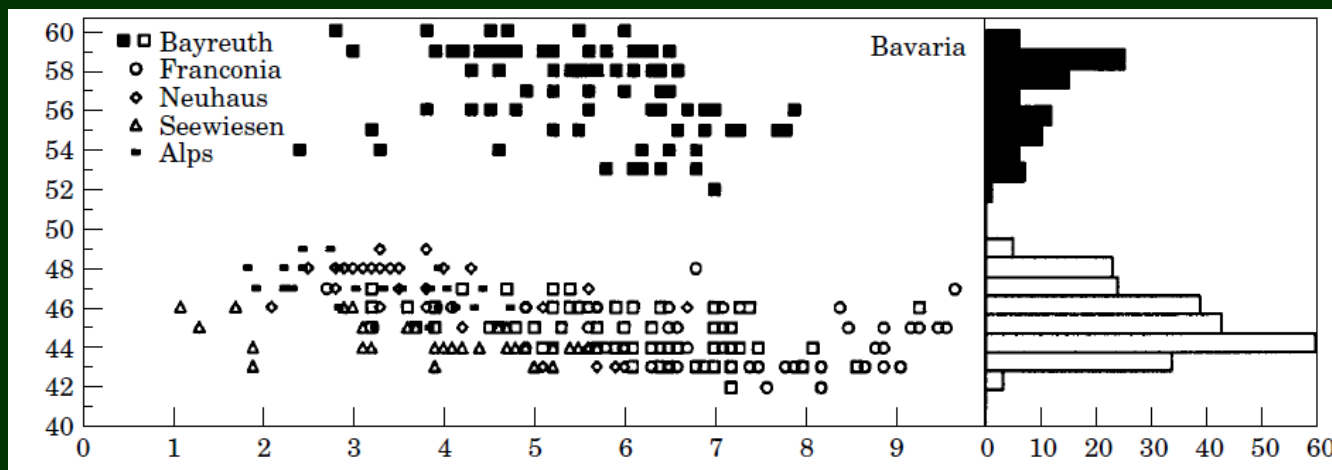


Kryptické druhy

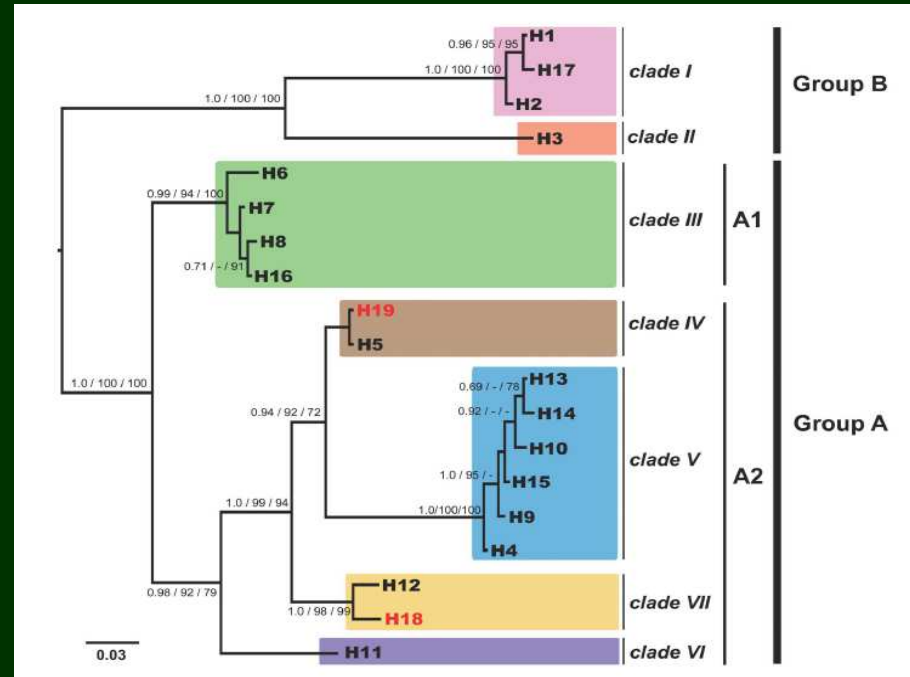
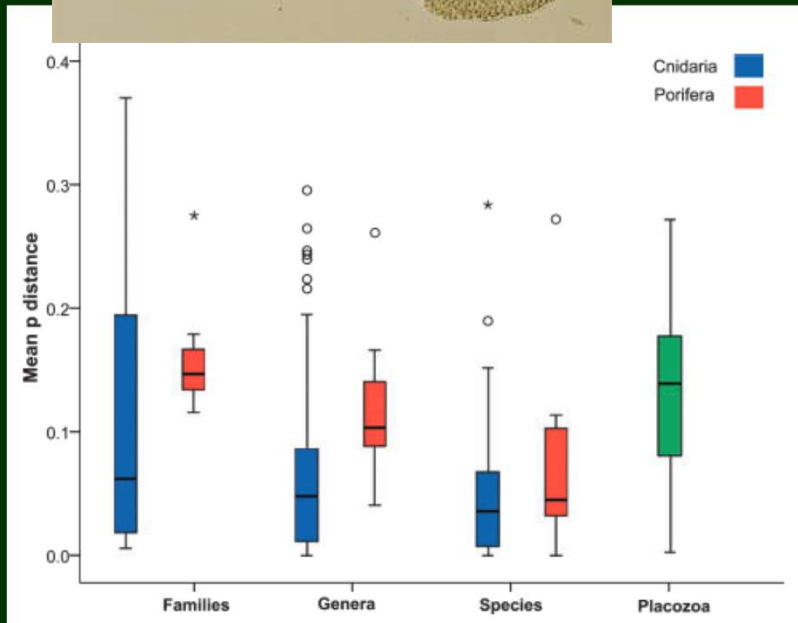
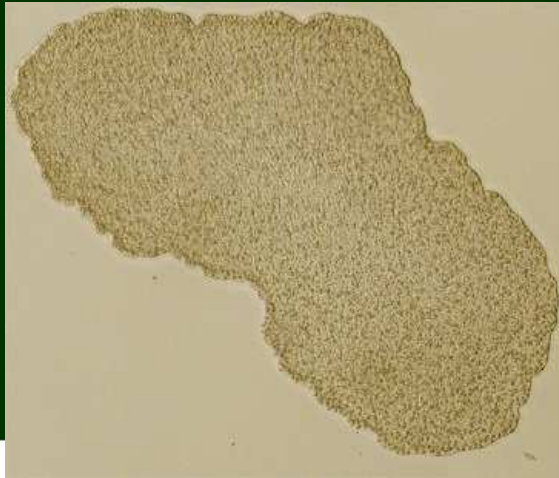
Pipistrellus pipistrellus



Pipistrellus pygmaeus

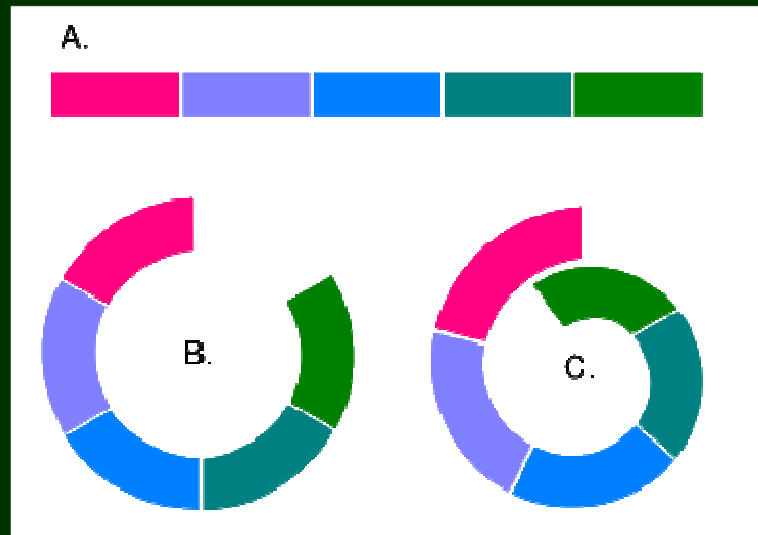


Kryptické druhy

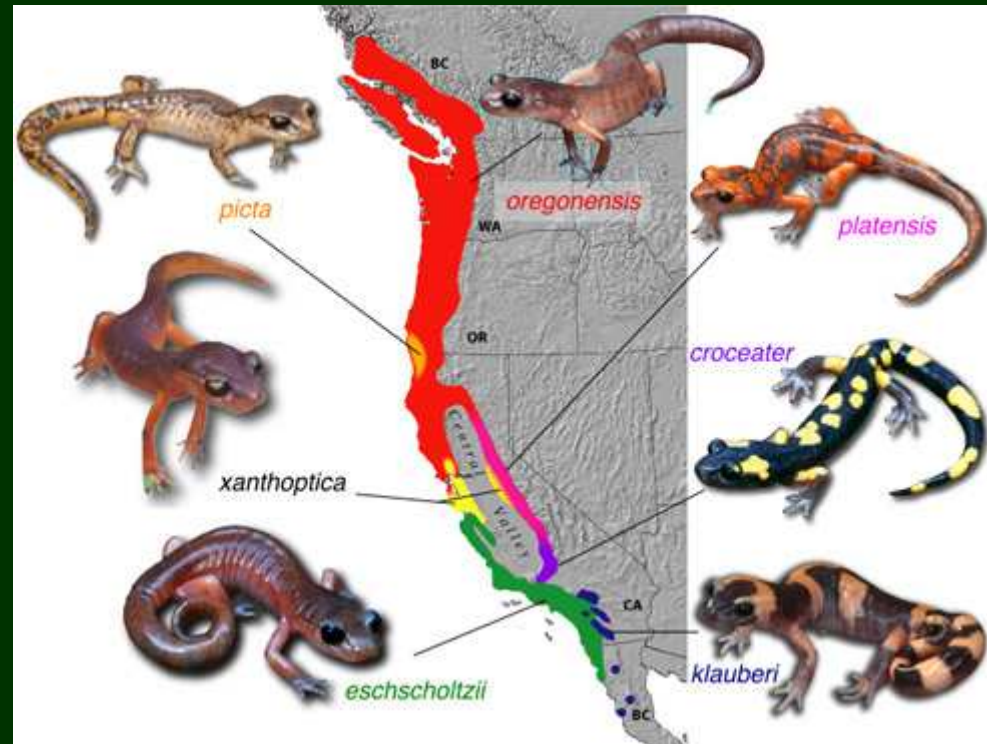


„*Trichoplax adhaerens*“

Semispecies („polodruh“, „*ring species*“)

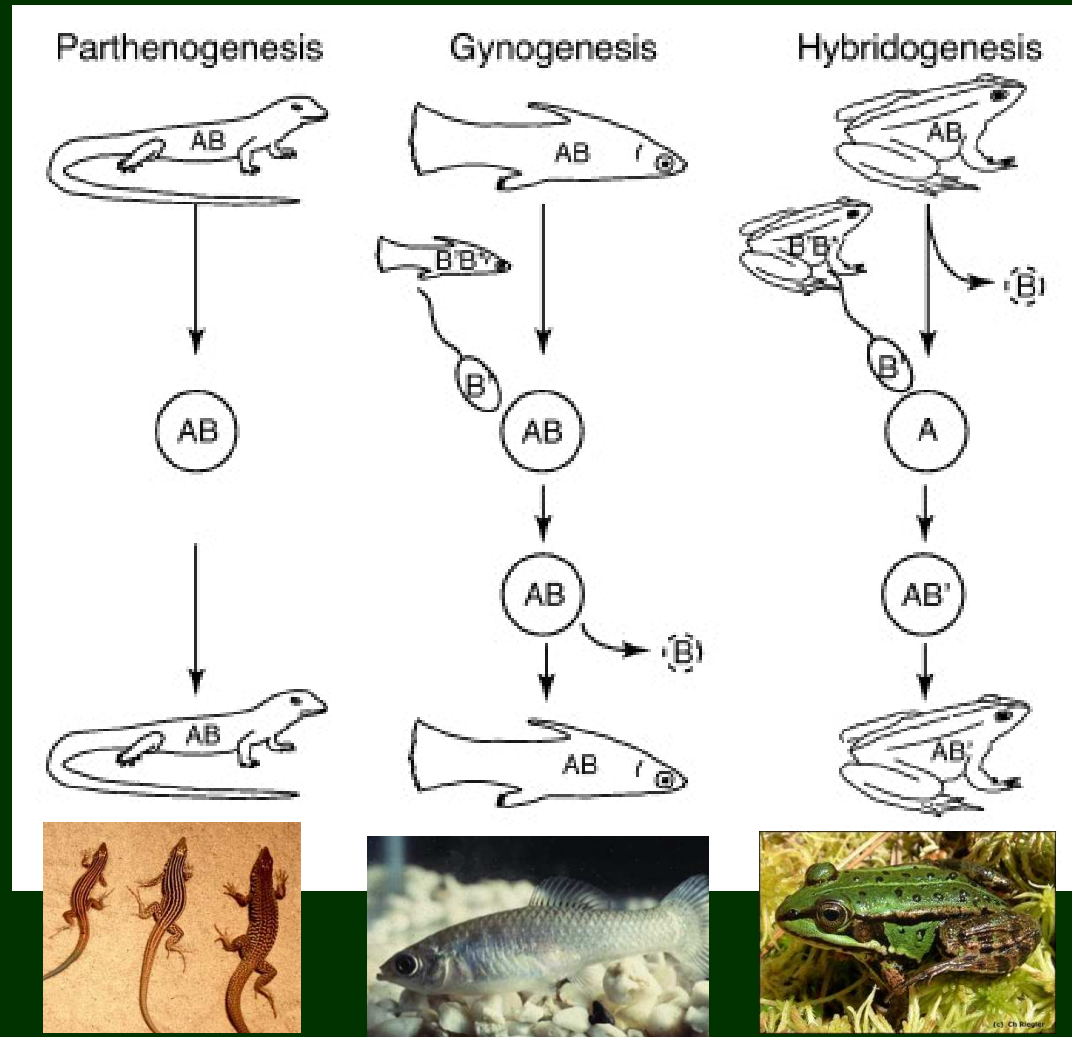


Ensatina



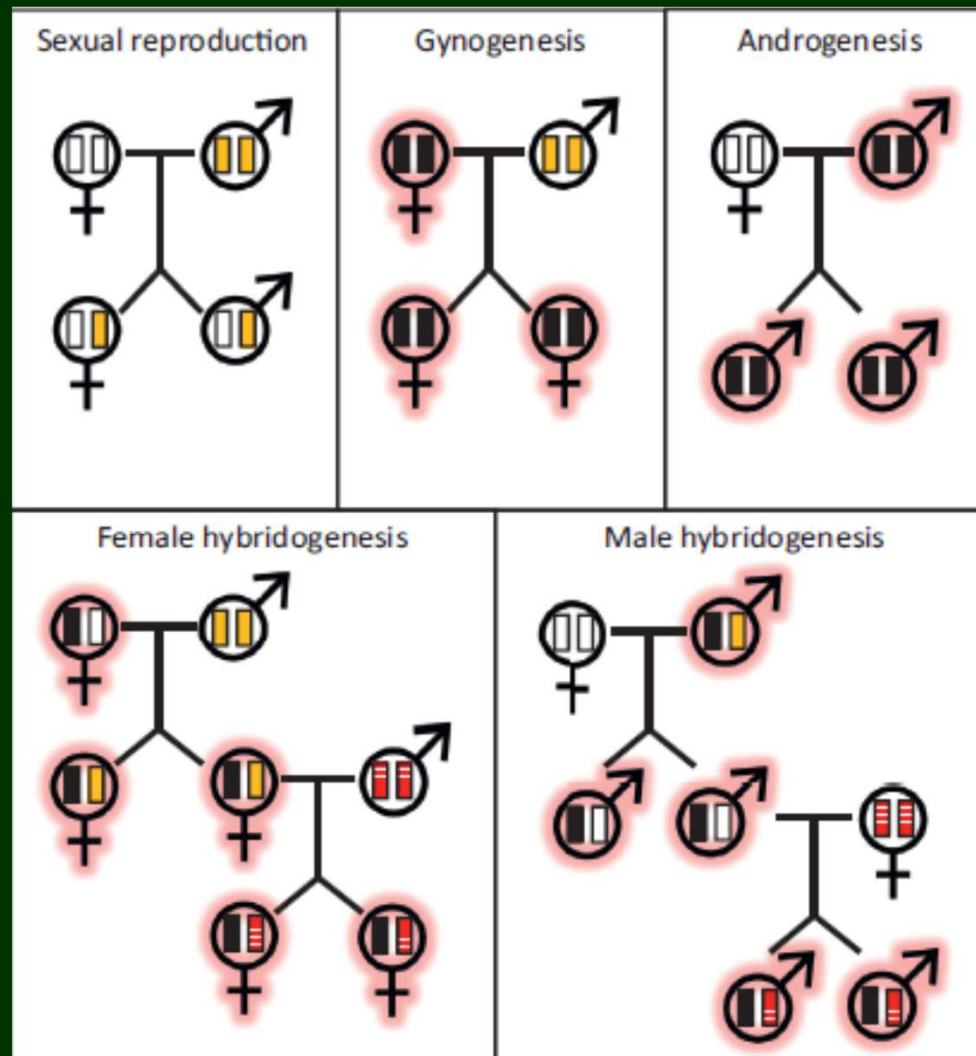
Podivné druhy (druhy?)

- Nepohlavní „druhy“ (pouze ekologická koheze?)
- **Partenogeneze**
- různé typy **sexuálního parazitismu**: gynogeneze / androgeneze, hybridogeneze



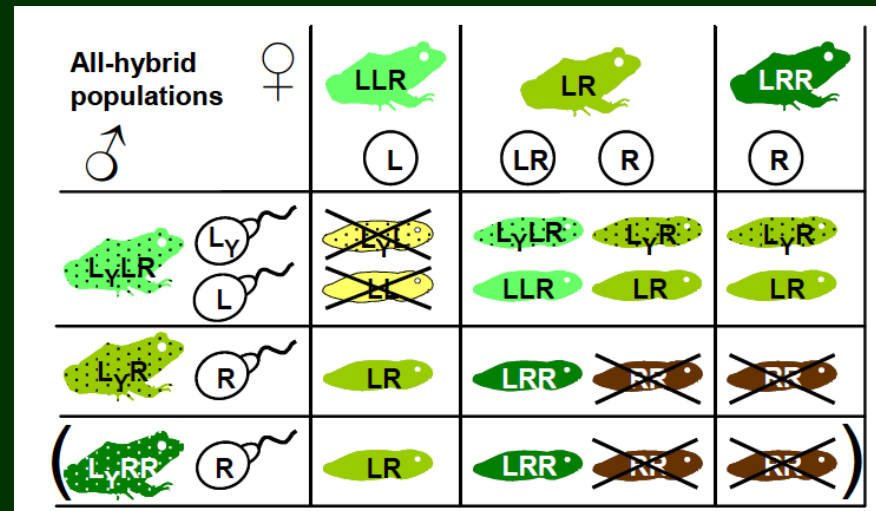
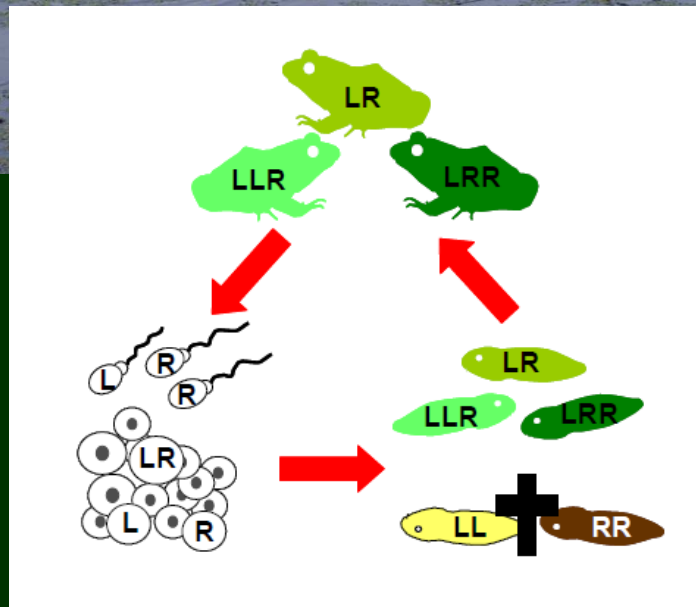
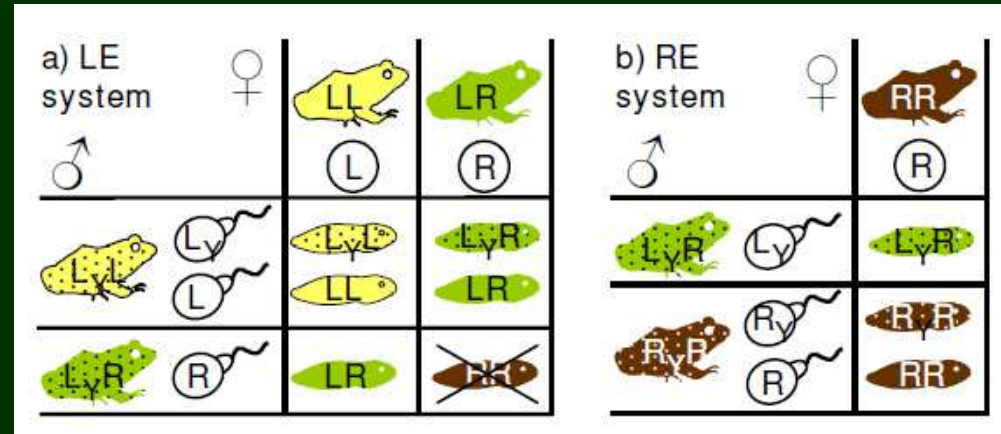
Sexuální parazitismus

parazit



Hybridogenese

„kleptospecies“
„synklepton“



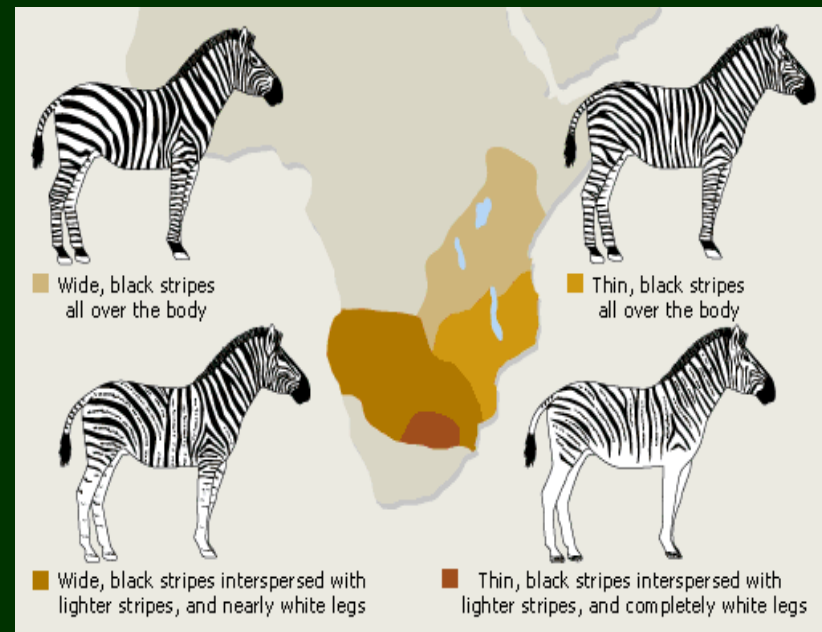
Hybridogeneze a partenogeneze

- u živočichů to vnímáme jako cosi exotického, ale u rostlin jde o běžnou záležitost
- u nás několik druhů úzce endemitních jeřábů (*už jména jsou podezřelá...*) – *Sorbus hardeggensis* – 30 jedinců v Podýjí; *Sorbus milensis* – 60 jedinců z vrchu Milá u Loun apod.
- + stovky a tisíce kontryhelů, pampelišek, ostružiníků („*druh je, když to má areál v jednom rozměru větší než 50 km² ...*“)



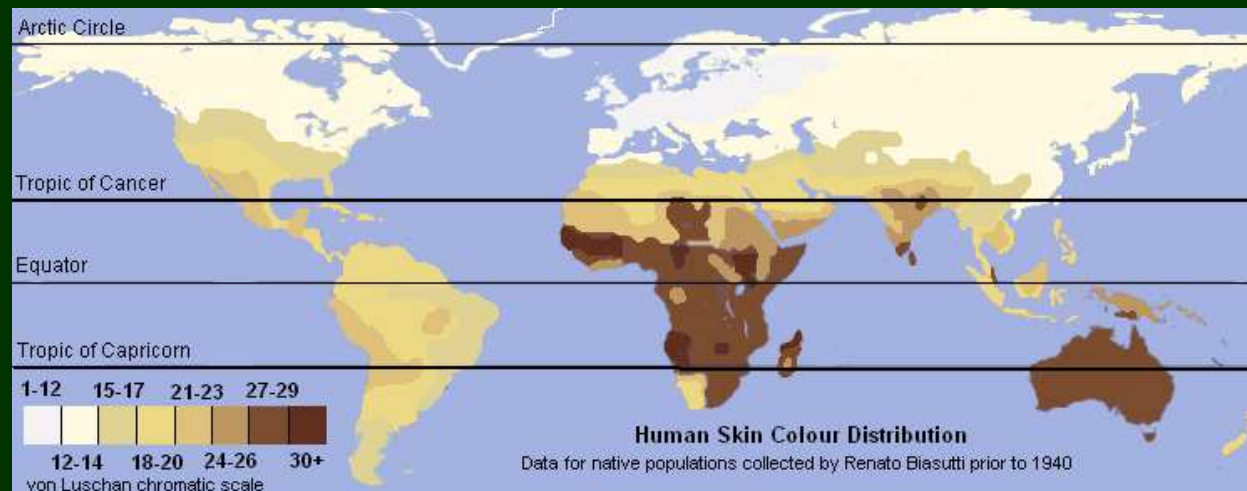
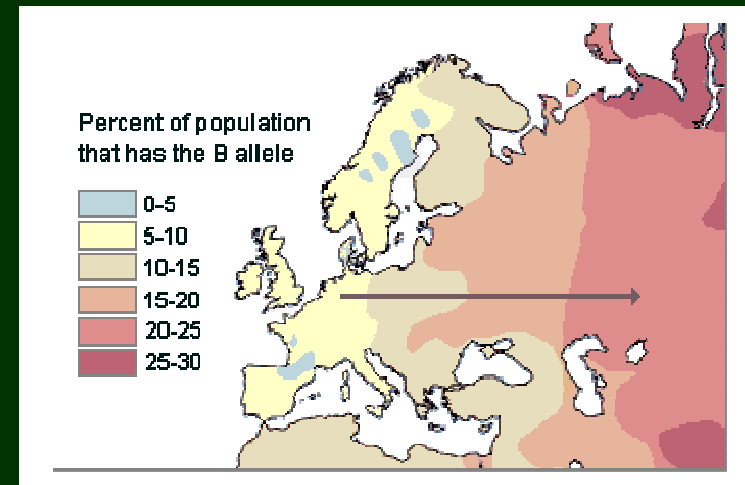
Vnitrodruhová variabilita

- Klina – stupňovitá klina – “poddruh” („subspecies“)
- poddruhy dle *BSC* buď mizí, nebo se z nich stávají druhy podle *PSC*
- ptáci: 1 „druh“ = 1,9 evolučně významných jednotek (*ESU*)
- ale *ESU* neodpovídají „poddruhům“



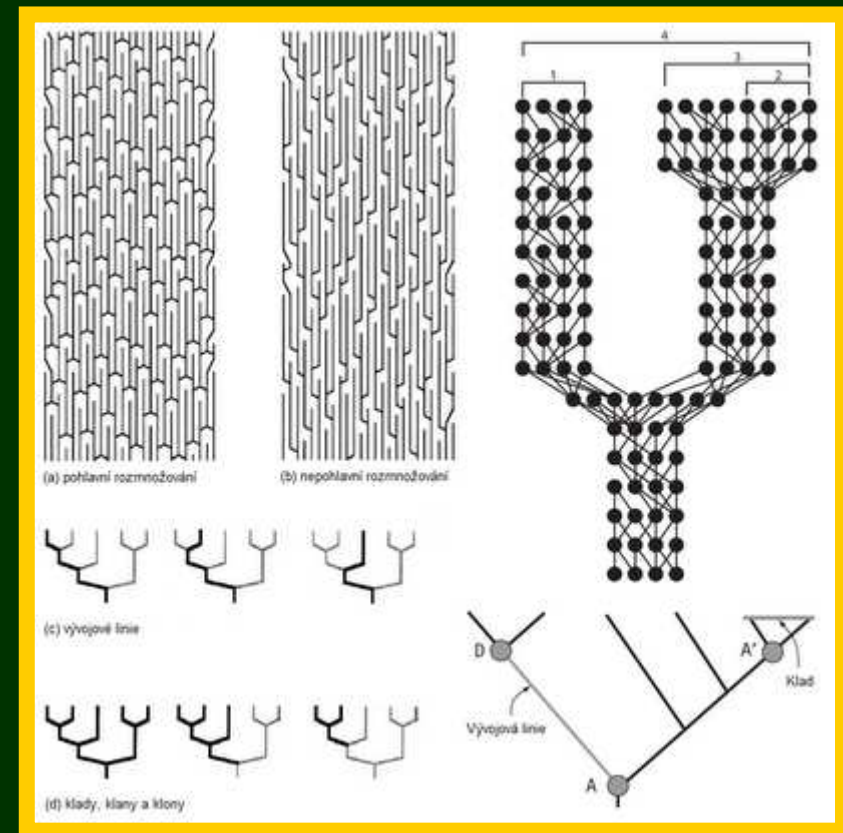
Klinální variabilita člověka

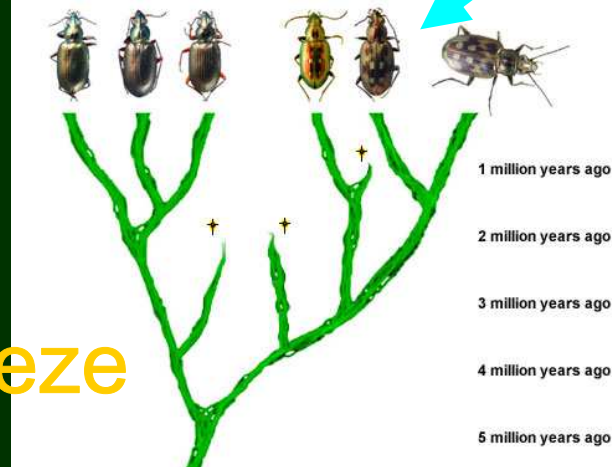
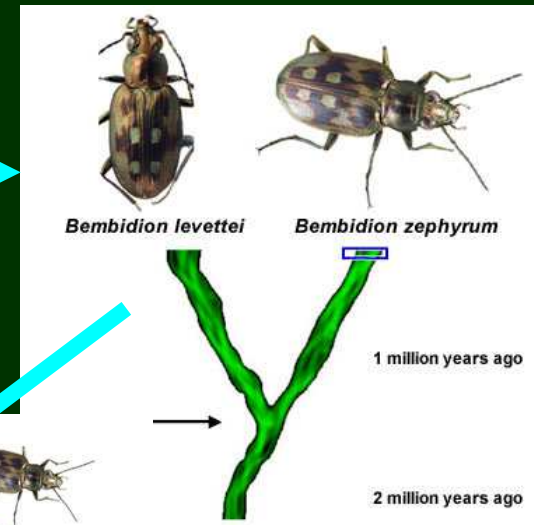
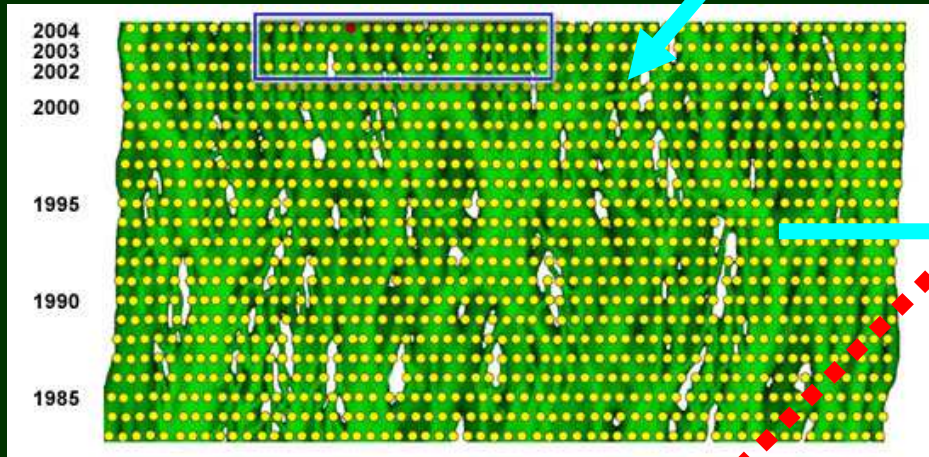
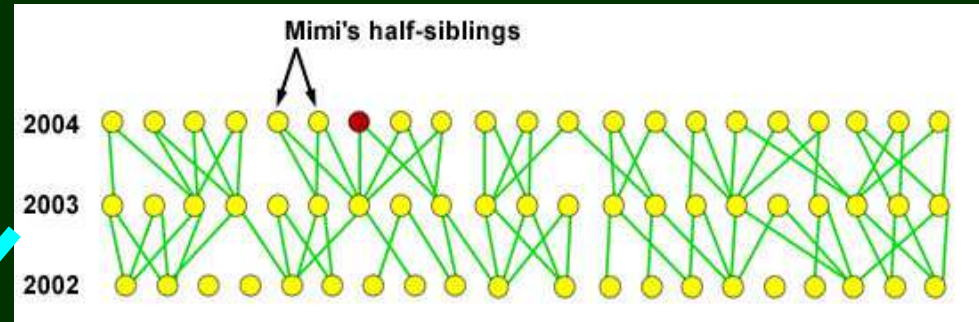
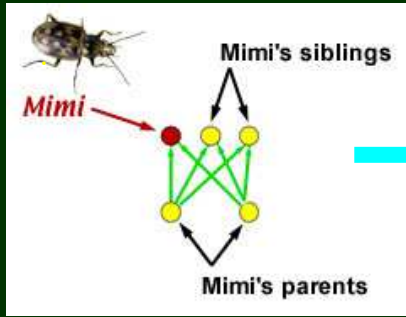
- krevní skupina B
- pigmentace pokožky
- (dnešní populace *H. sapiens*: absolutně žádné náznaky reprodukční izolace)



Fylogenetické pojetí druhu (PSC)

- druh jsou jedinci propojení síťovitými (**tokogenetickými**) vztahy, zatímco vztahy mezi druhy jsou stromovité (**fylogenetické**)
- druh je minimální jednotka fylogeneze
- druh má předka a konkrétní časoprostorové uspořádání



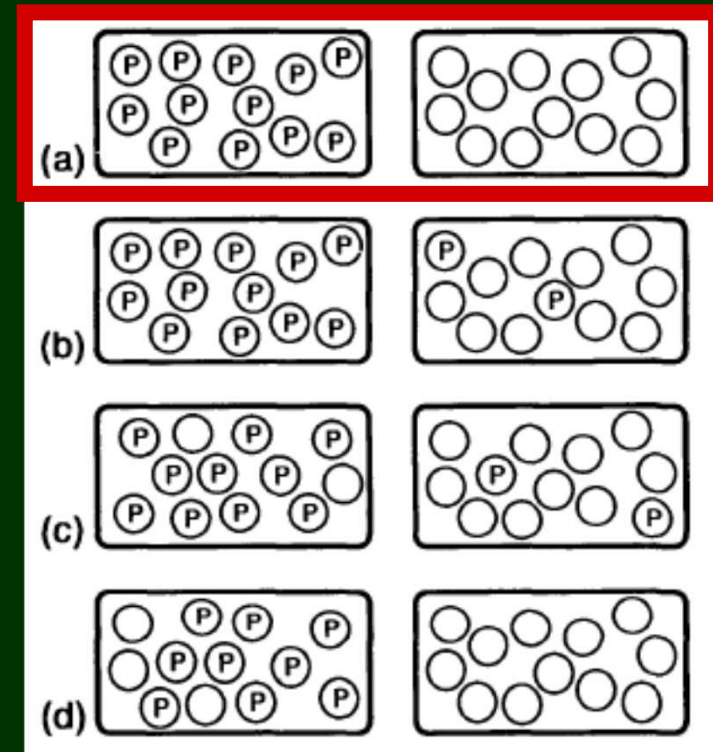
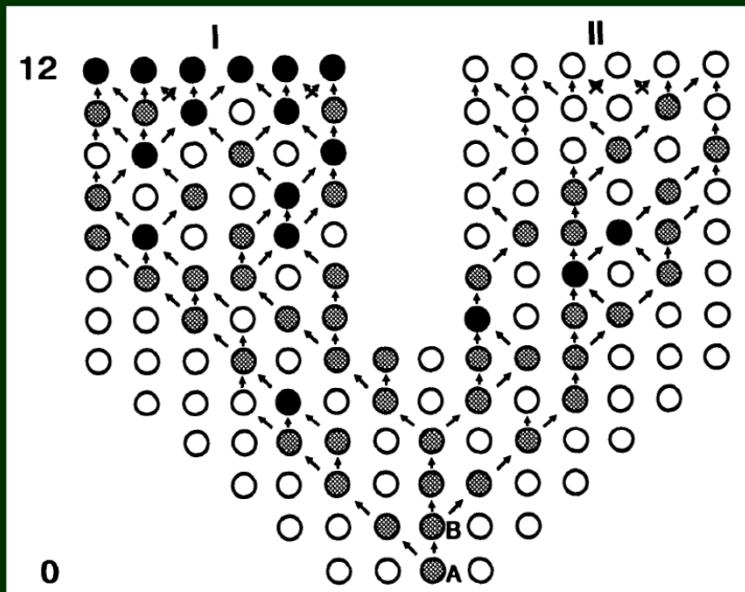


tokogeneze

fylogeneze

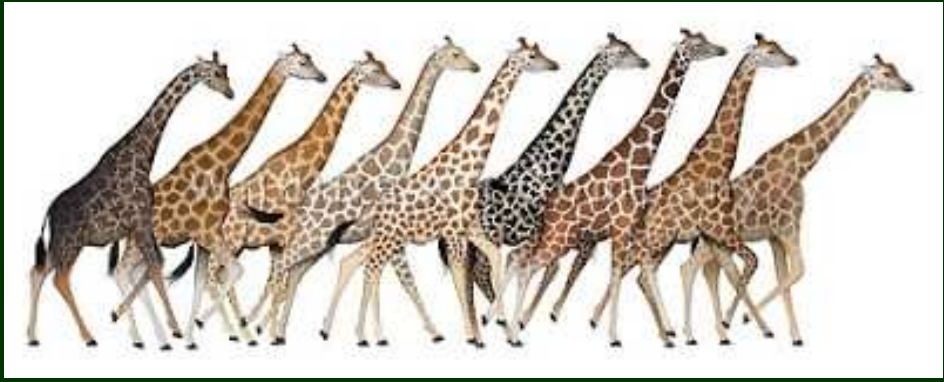
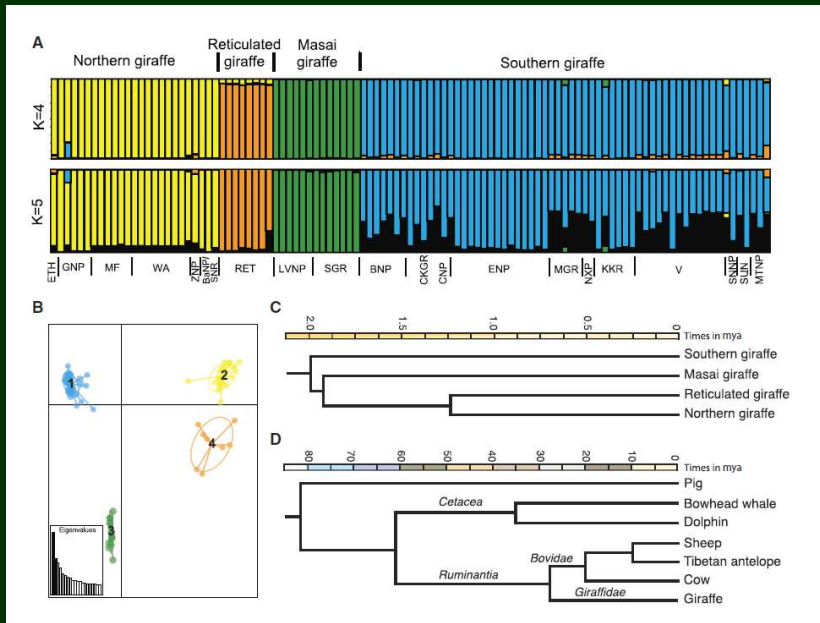
Fylogenetický druh

- **1. monofyletický:** jedinci mající nejbližšího možného společného předka, který není předkem jiného druhu
- **2. diagnostický:** jedinci vykazující unikátní, jinde se nevyskytující znak (který je zároveň v rámci druhu uniformně rozšířený) → znak může být primitivní a druh nemusí být monofyletický!

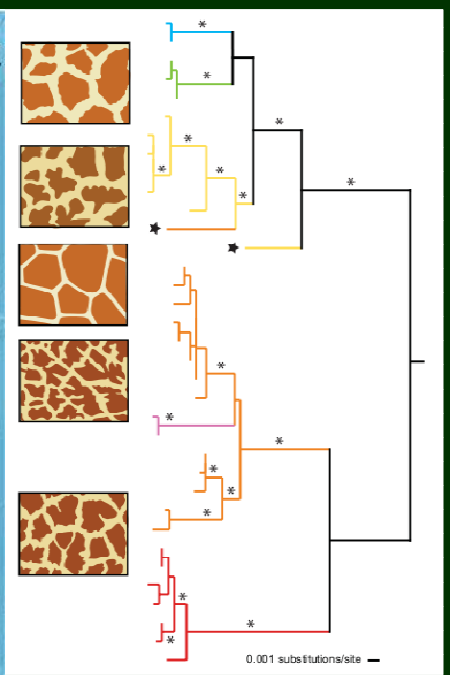
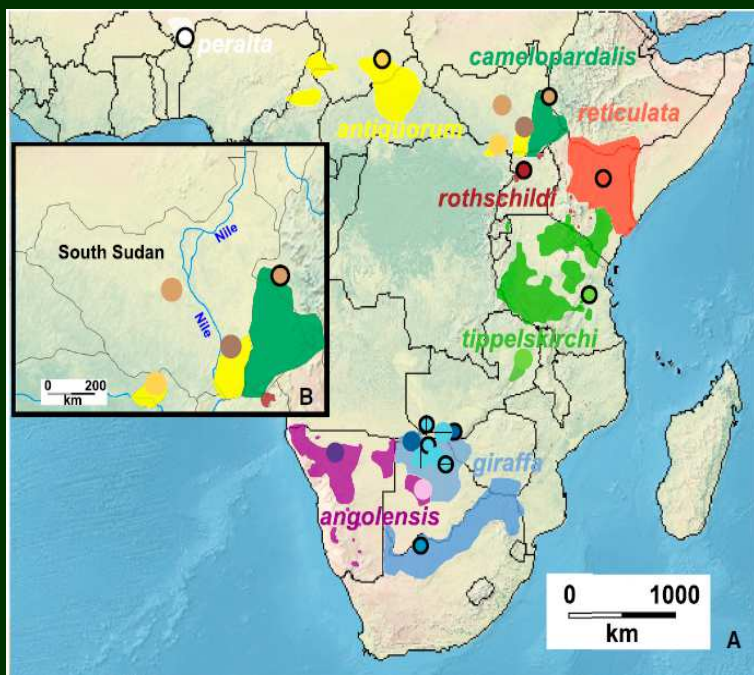


Fylogenetický druh v praxi

- všeobecně nárůst počtu druhů
- → průměrný druh má menší populaci a menší areál → je víc ohrožený
- BSC x PSC: opravdu velký praktický rozdíl?
- kde se bere diagnostický znak (= PSC), když ne omezením toku genů (= BSC)?

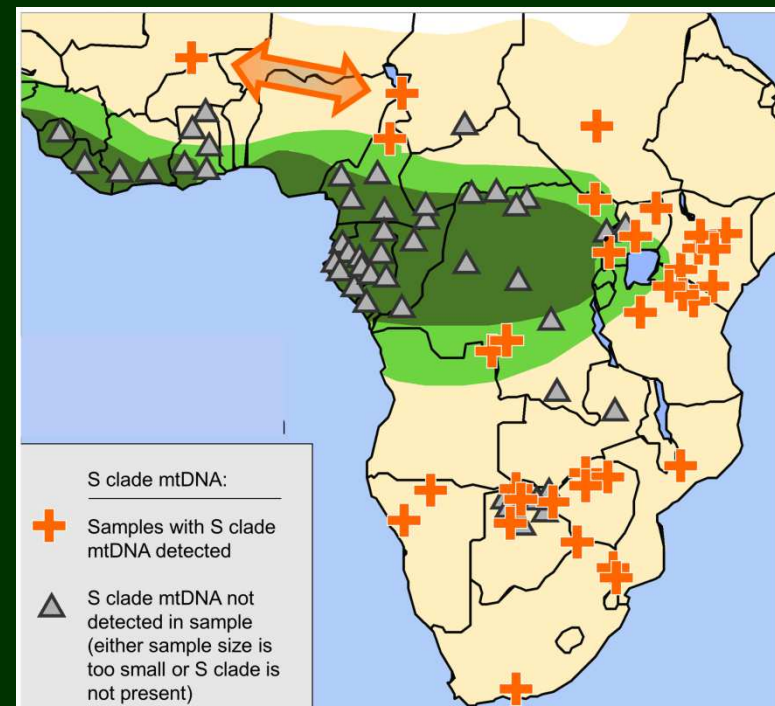
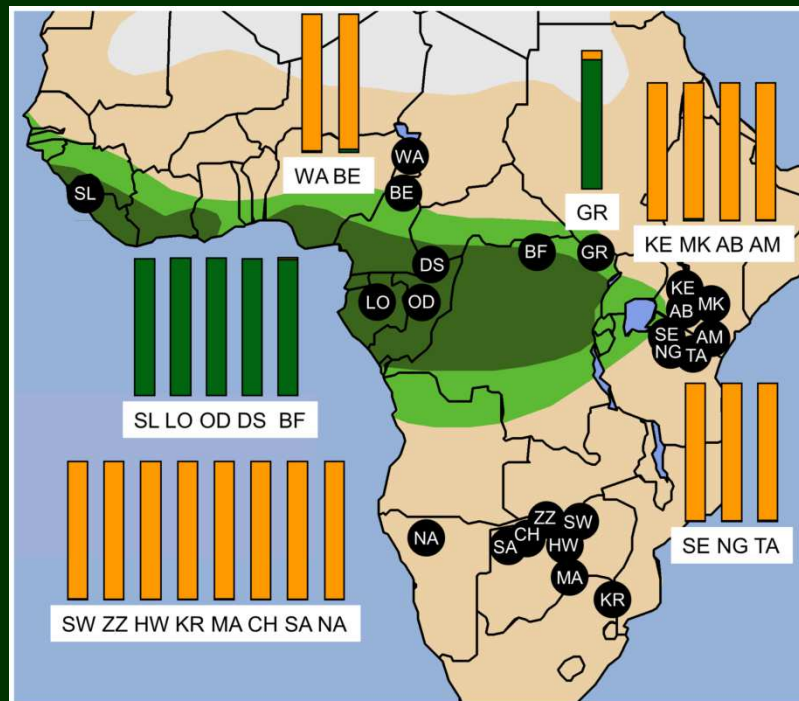


- 4 druhy
- *Giraffa camelopardalis*
- *Giraffa reticulata*
- *Giraffa tippelskirchi*
- *Giraffa giraffa*

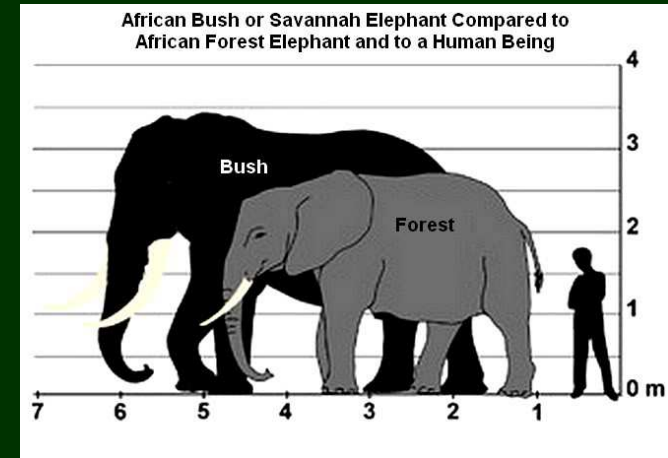
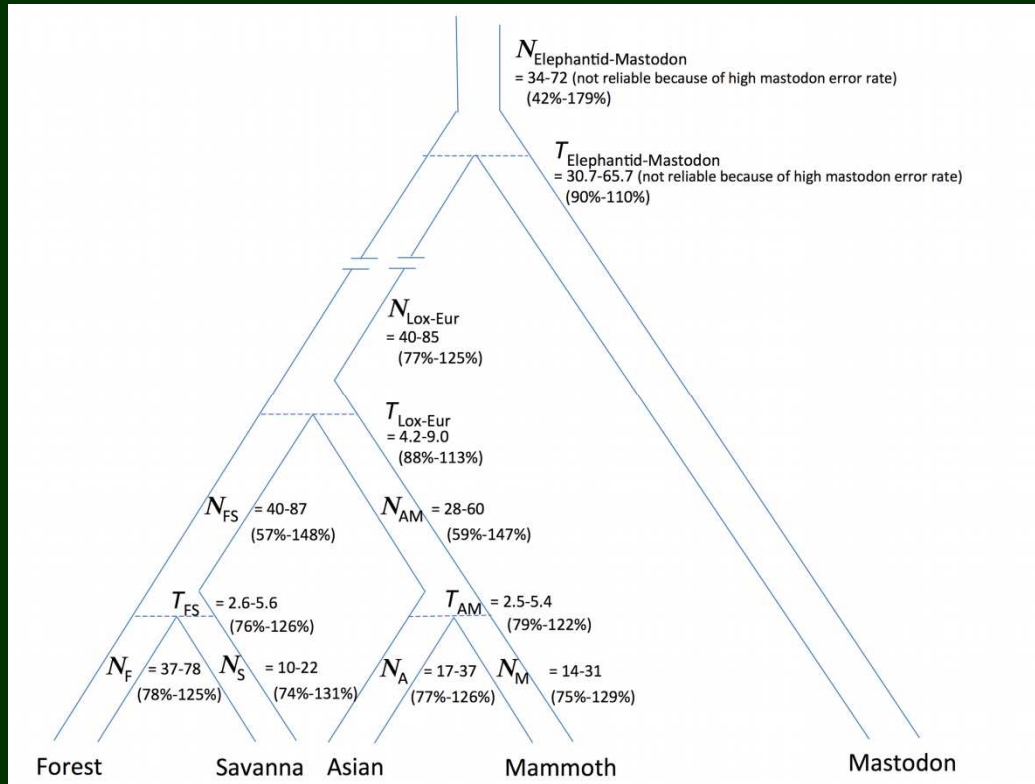


Afričtí sloni (*Loxodonta*)

- patrně dva druhy (*L. africana*, *L. cyclotis*)
- rozpor mezi mt a nuDNA: matrilokalita (F zůstávají v mateřském stádu, tj. mtDNA geny netečou)
- historická hybridní zóna (Garamba, SV Kongo)



Afričtí sloni (*Loxodonta*)

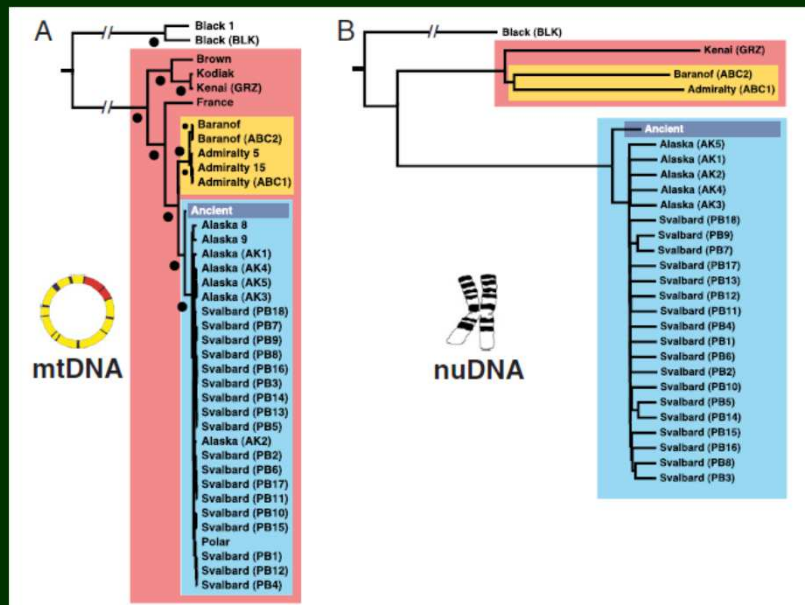


- x hluboká divergence uvnitř *Loxodonta*
- ~ *Elephas* x *Mammuthus*



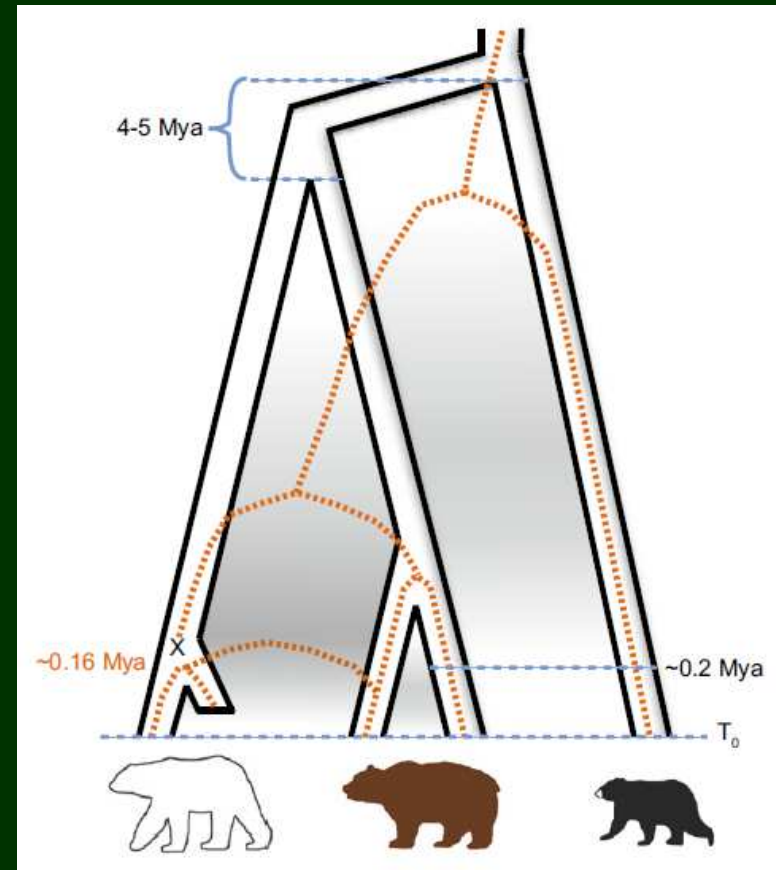
Případ medvěda ledního

- mtDNA: medvěd lední (včetně fosilie staré 130 kya) je specializovaná populace medvěda hnědého, blízké příbuzná medvědům z „ABC ostrovů“ (Admiralty, Baranof, Chichagof)
- nuDNA: medvěd lední je dávno odštěpený sesterský druh medvěda hnědého (včetně „ABC“)

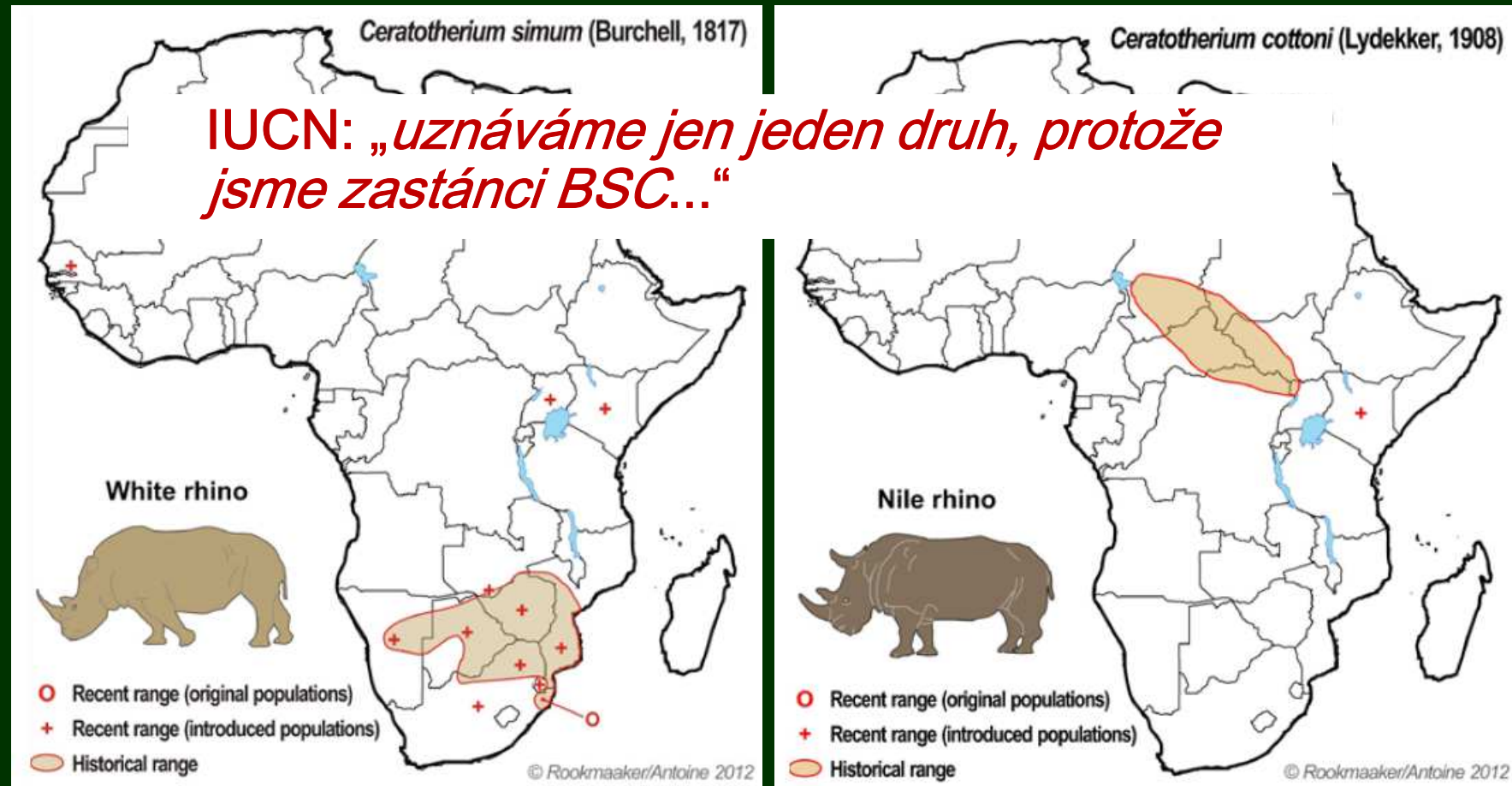


Případ medvěda ledního

- rozpor v topologii i v datování
- 1. hybridizace: stará mtDNA medvěda ledního nahrazena mtDNA „ABC medvědů“ (5-10 % jaderného genomu „ABC“ je příbuzných genomu ledních medvědů)
- 2. rychlá expanze populace medvěda ledního z interglaciálních refugií (malá genetická diverzita)
- předkové ledního medvěda dodnes v Himálaji??? (~yeti)



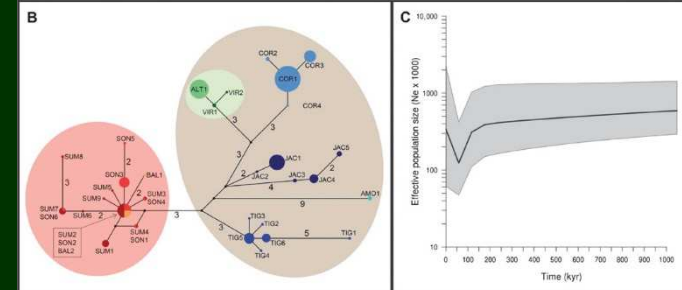
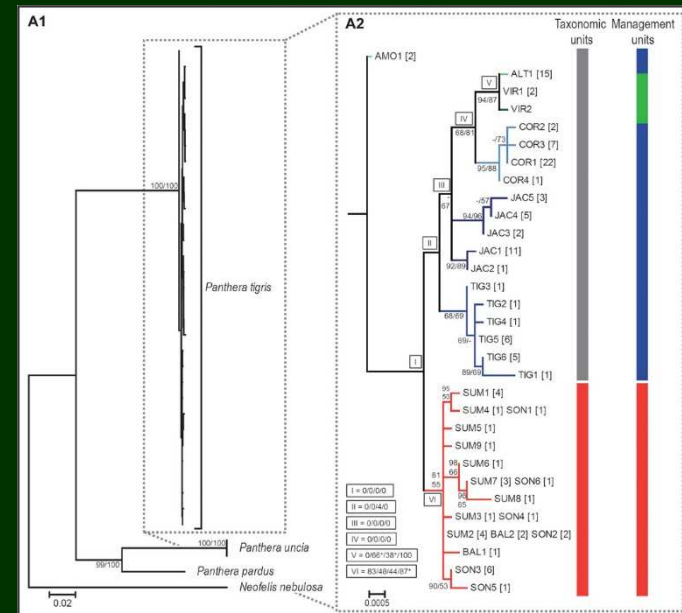
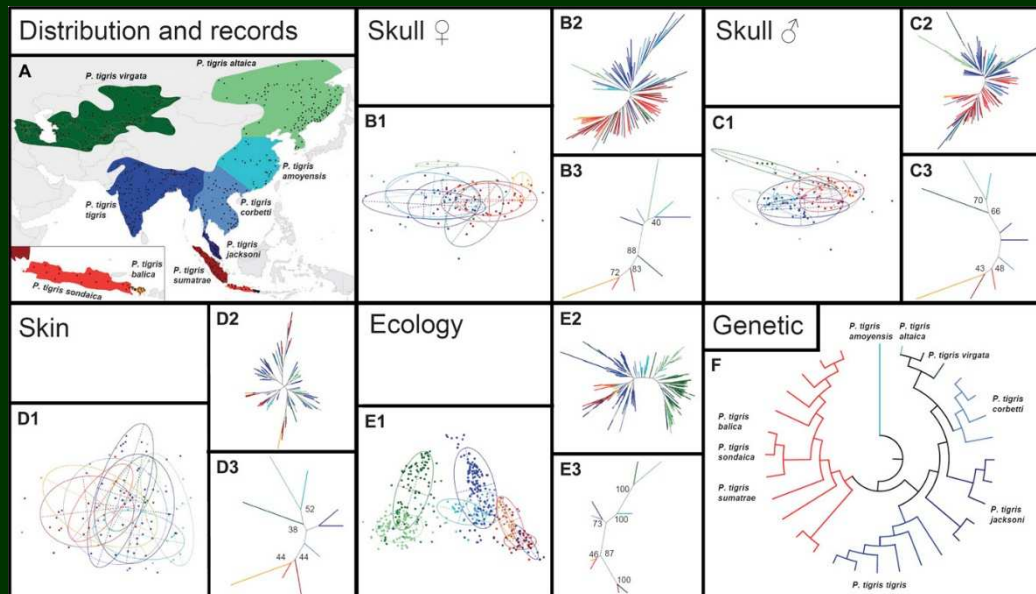
„Bílí“ nosorožci (*Ceratotherium*)



TIGER SUBSPECIES OF THE WORLD



- ale i naopak: některé poddruhy tygrů neexistují (tj. není co chránit a vymření čeho litovat)
- totéž např. zebry *Equus quagga*



Splitters x lumpers

- pozor: nejde o spor různých koncepcí, ale o spor různých vkusů
- (často zcela nedostatečné analýzy a skoro žádná biologie)
- *Bubalus caffer cunenensis* x *B. c. cubangensis* (Ludwig Zukowsky)



rozdělovači („splitting“)

Sahelanthropus tchadensis
Ororin tugenensis
Ardipithecus ramidus sensu stricto
Ardipithecus kadaba

Australopithecus anamensis
Australopithecus afarensis s. stricto
Kenyanthropus platyops
Australopithecus bahrelghazali

Australopithecus africanus
Australopithecus garhi
Australopithecus sediba

Paranthropus aethiopicus
Paranthropus boisei sensu stricto

Paranthropus robustus

Homo habilis
Homo rudolfensis
Homo gautengensis
Homo ergaster
Homo erectus sensu stricto
Homo pekinensis
Homo soloensis
Homo floresiensis
Homo antecessor

Homo heidelbergensis
Homo rhodesiensis
Homo neanderthalensis
Homo helmei
Homo sapiens sensu stricto

slučovači („lumping“)

Ardipithecus ramidus sensu lato

Australopithecus afarensis sensu lato

Australopithecus africanus sensu lato

Paranthropus boisei sensu lato

Paranthropus robustus

Homo erectus sensu lato

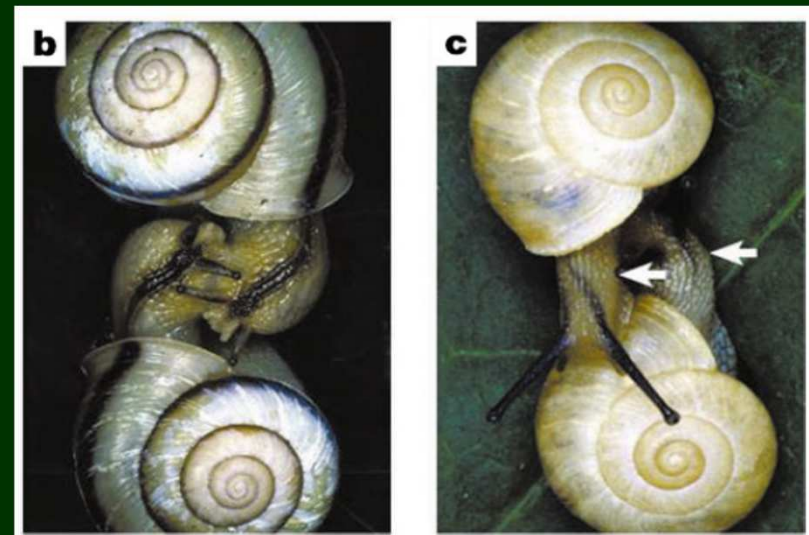
Homo sapiens sensu lato

Existují druhy?

- biodiverzita existuje, „bioprostor“ není homogenně vyplněný
- ALE
- „druhy“ v různých kontextech znamenají něco jiného (*H. sapiens* x *E. coli*)
- neexistuje žádné obecné měřítko pro odlišení „vnitrodruhové“ a „mezidruhové“ diverzity
- (x *DNA barcoding*)

Čím jsou druhy odděleny?

- geneticky
- někdy jenom jednou mutací v jednom genu (*Euhadra*: chiralita ulity)
- zcela negeneticky (*Vidua*: samci se učí zpívat podle hostitele a samice preferují zpěv hostitele)



Jak zůstat dvěma druhy?

- Reprodukčně-izolační mechanismy
- a) prezygotické (jak neudělat hybrida): buď vnější izolace, nebo **vnitrodruhové rozpoznávání** (*specific mate recognition system*)
- b) postzygotické (jak zlikvidovat sterilního či málo úspěšného hybrida – třeba až v dalších generacích: „**hybridní dysgeneze**“)



Prezygotická izolace

- 1. (alopatrie = oddělené areály)
- 2. časová (rok, den, desetiletí)
- 3. ekologická (mikroalopatrie)

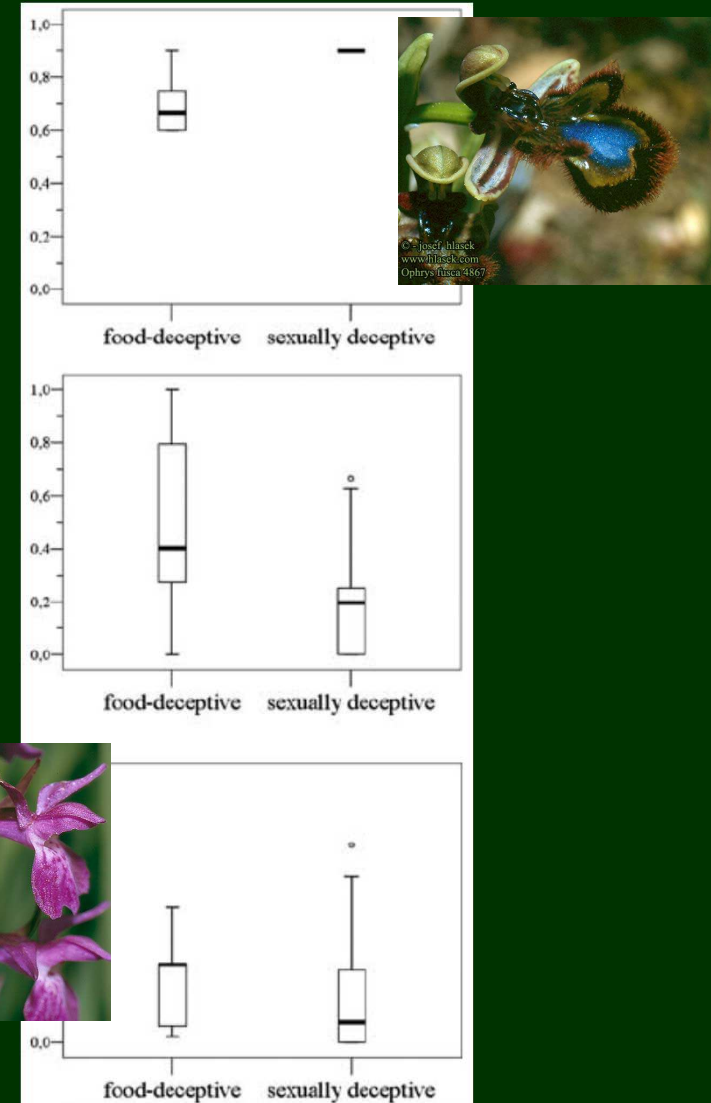


Magicicada



Prezygotická izolace

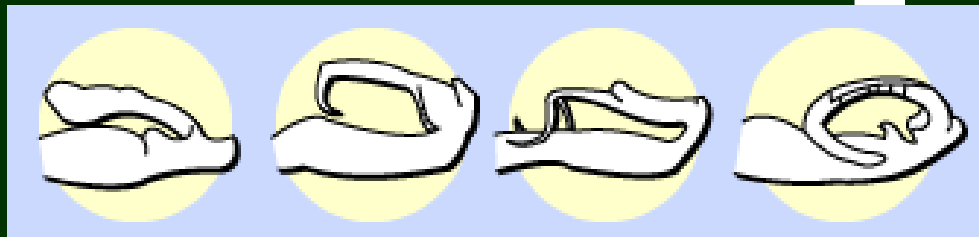
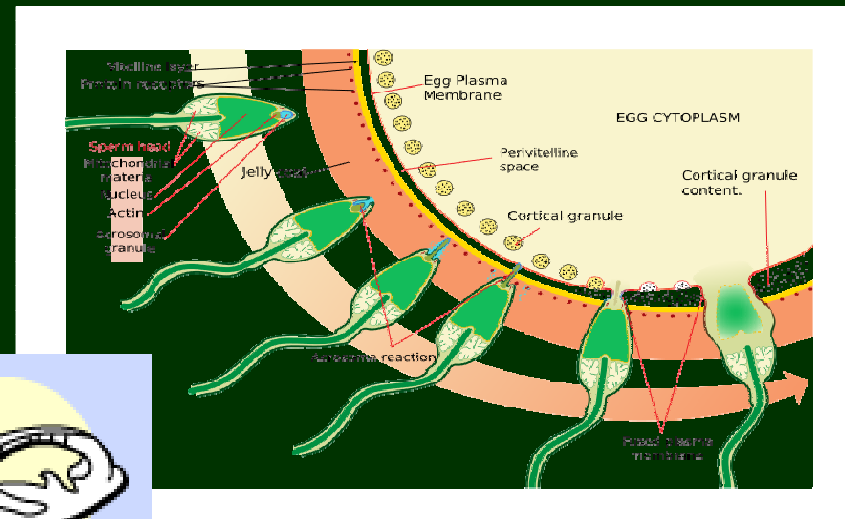
- 4. izolace přes selekci opylovače
- některé orchideje se tváří, jako by měly nektar (*food-deception*), jiné vypadají jako hmyz (*sexual deception*)
- experimentální křížení: sexuální podvodníci mají silnou prezygotickou, ale slabou postzygotickou izolaci, potravní podvodníci naopak



premating
postmating prezygotic
postzygotic

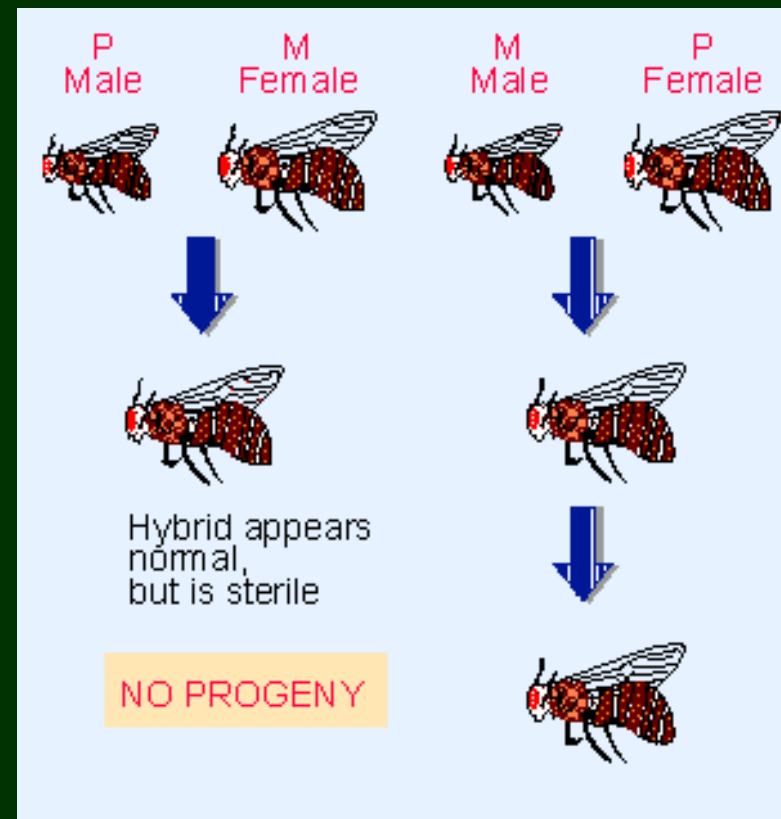
Prezygotická izolace

- 5. etologická
- 6. inkompatibilita gamet
- 7. morfologická („klíč a zámek“)



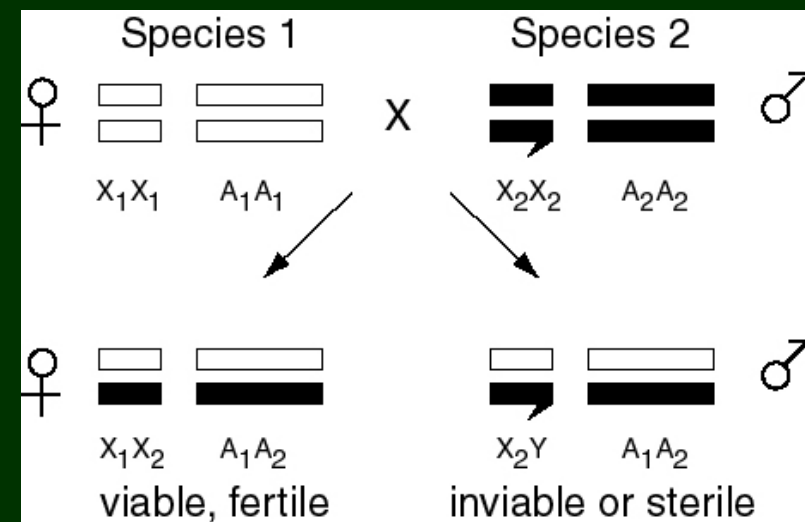
Postzygotická izolace

- hybridy neživotaschopní (ekologicky i „vnitřně“)
- hybridy sterilní nebo částečně sterilní (Haldaneovo pravidlo)

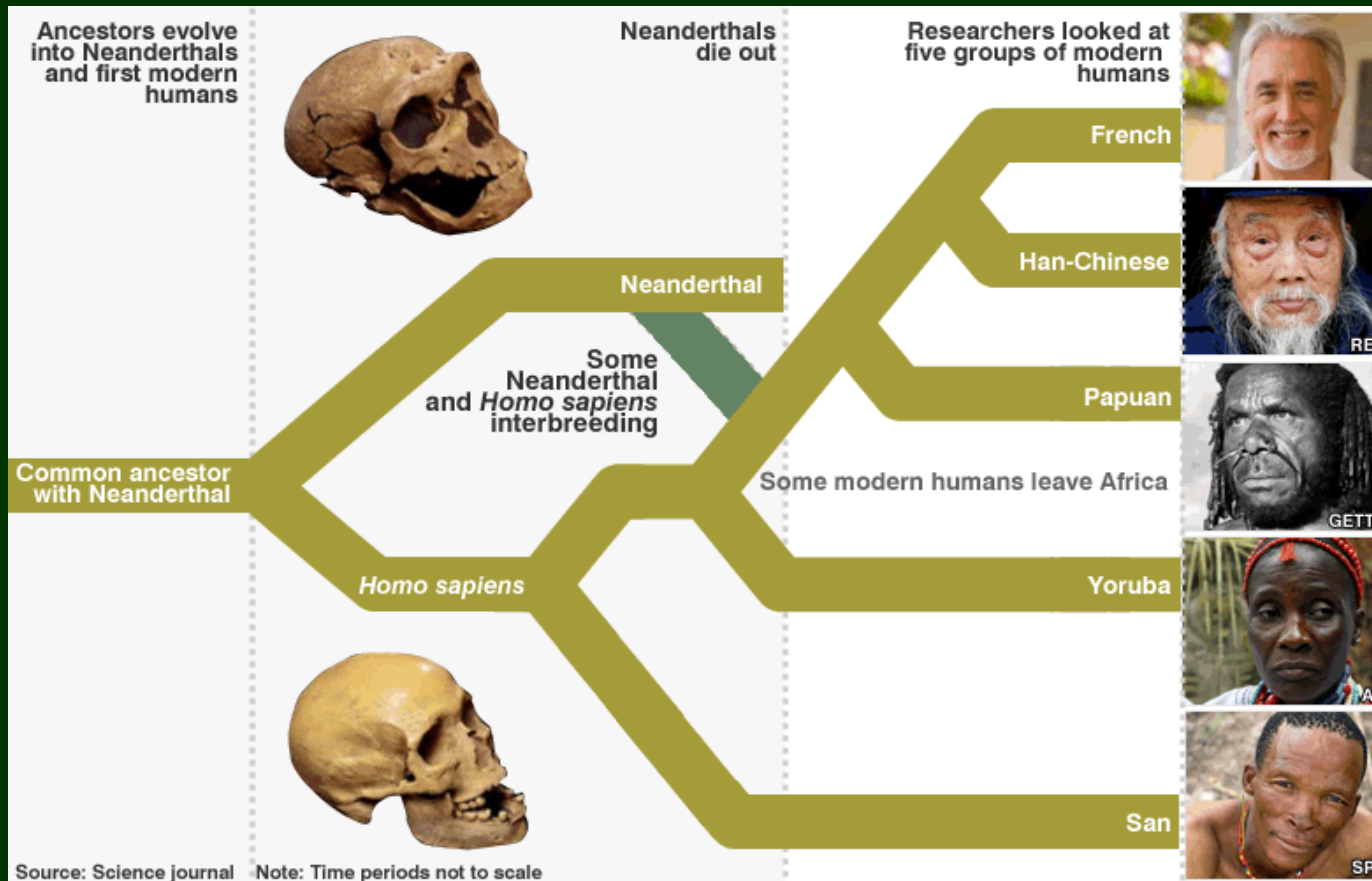


Haldaneovo pravidlo

- pokud je sterilní nebo neživotaschopné jen jedno pohlaví hybridů, bývá to pohlaví heterogametické (u savců samci XY, u ptáků samice ZW)
- heterogametický hybrid: každá alela na lichém chromozomu se projeví + samci mají rychlejší evoluci (dvě různé sexuální selekce – samičí volba a konkurence mezi samci)
- genové konflikty: na pohlavních chromozomech alely, které jsou výhodné pro příslušné pohlaví – jejich evoluce velmi rychlá, stejně jako evoluce alel kódujících „protistrategie“ opačného pohlaví



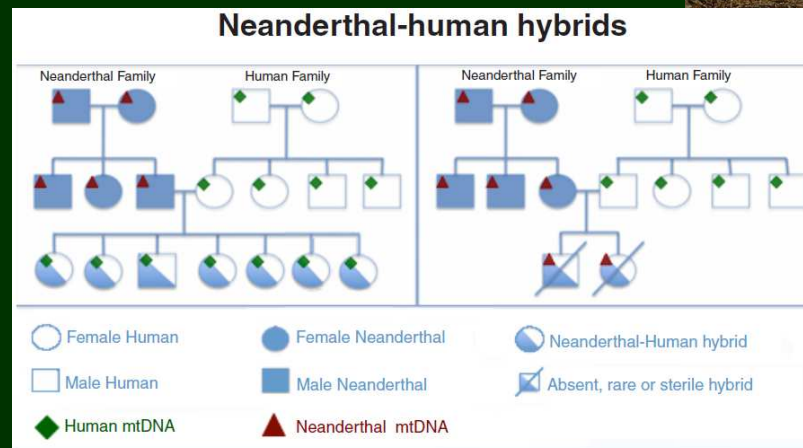
Neandertálci a moderní lidé



1-4 % genomu neafrických populací *H. sapiens* pochází od *H. neanderthalensis*

Haldaneovo pravidlo a distribuce neandertálských genů

- cca 3000 mutací (a 100 aa změn) odlišuje *H. sapiens* od neandertálců
- malý podíl introgrese – vzácná hybridizace nebo nějaké problémy hybridů?
- → **patrně omezená viabilita nebo fertilita mužských hybridů**
- x v rámci AMH neexistuje **vůbec žádná** „hybridní sterilita“ ani selekce proti cizím alelám

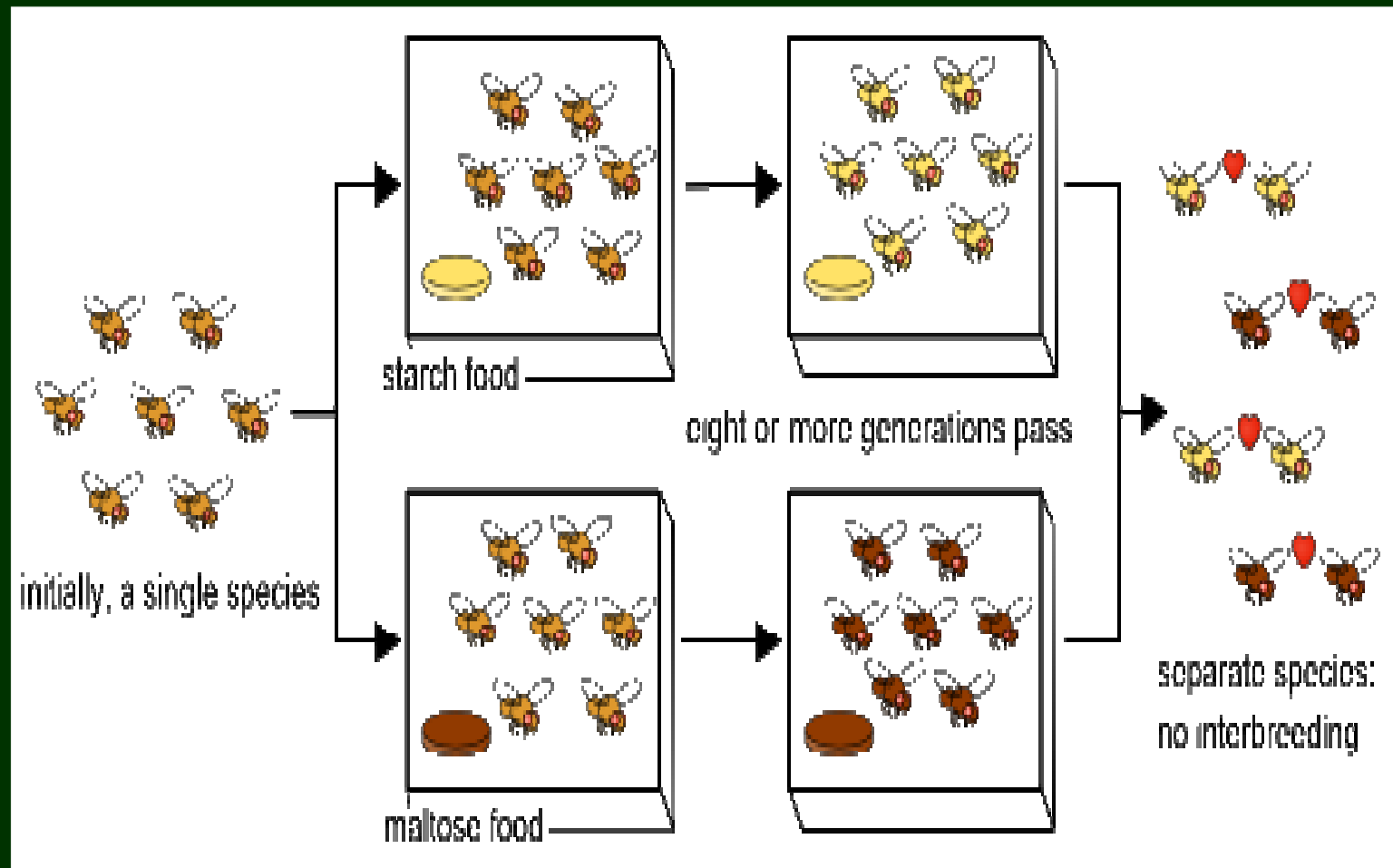


Vznik nových druhů = speciace

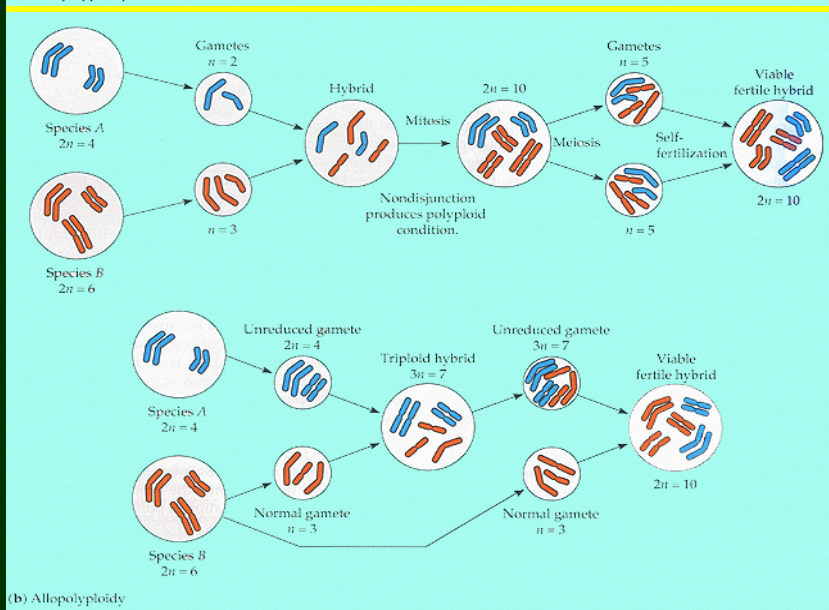
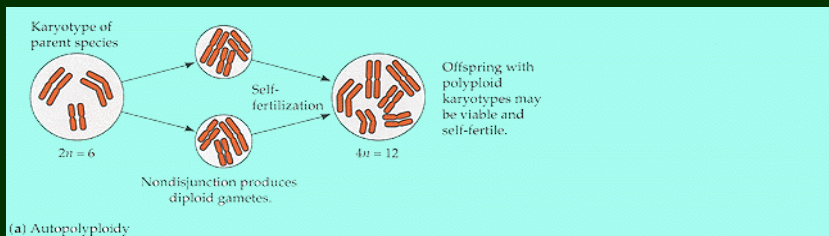
- jak často a jak rychle vznikají nové druhy?
- („věda nedokáže vytvořit nový druh“ – ptáte se na **diverzitu**, nebo na **disparitu**???)
- vznik nových druhů (RIM) může být zcela mimořádně rychlý!



“Umělá“ speciace



Rychlá speciace a změny ploidie

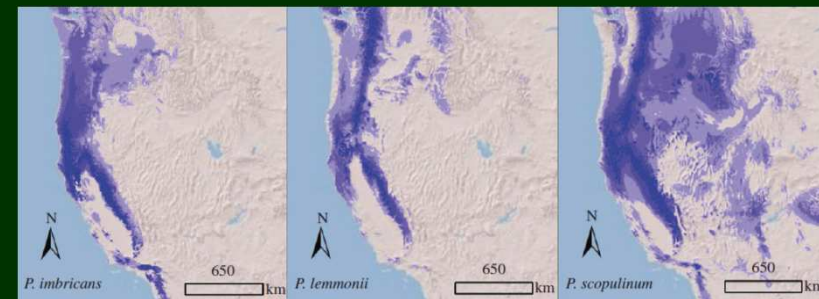


(b) An allopolyploid species that formed recently.

One of the diploid species introduced to North America
(*Tragopogon dubius*)



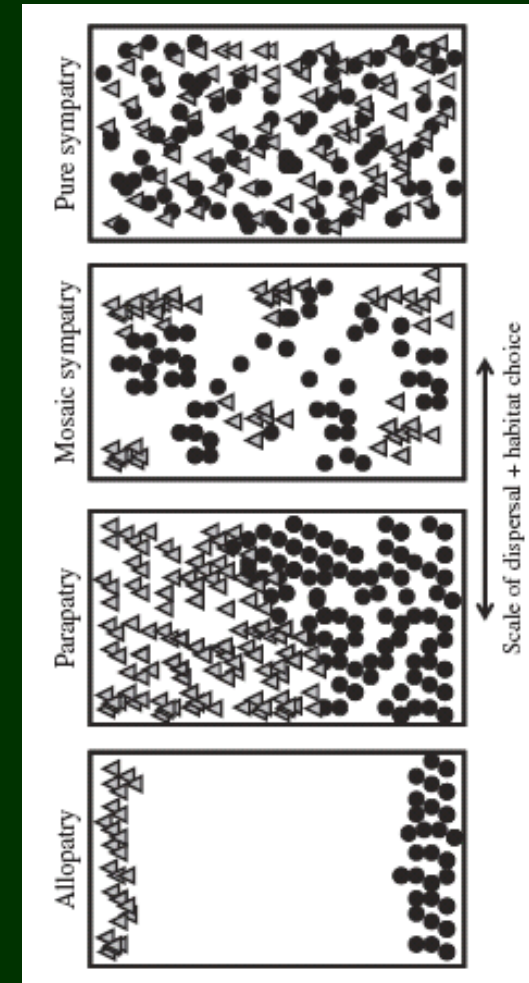
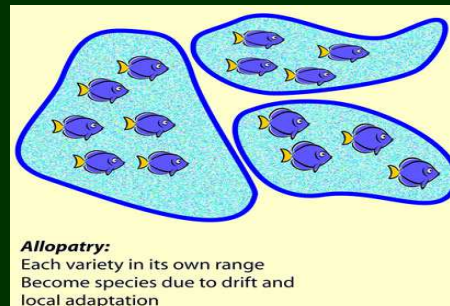
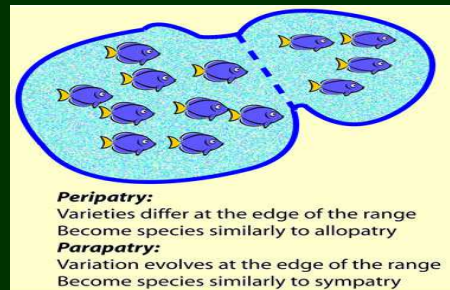
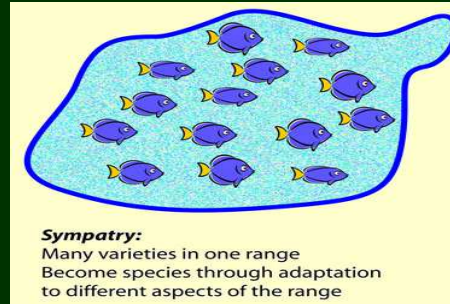
New tetraploid species resulting from allopolyploidy
(*Tragopogon mirus*)



rozšíření aloploidního druhu je větší než areály diploidních rodičů

Druhy a rozšíření

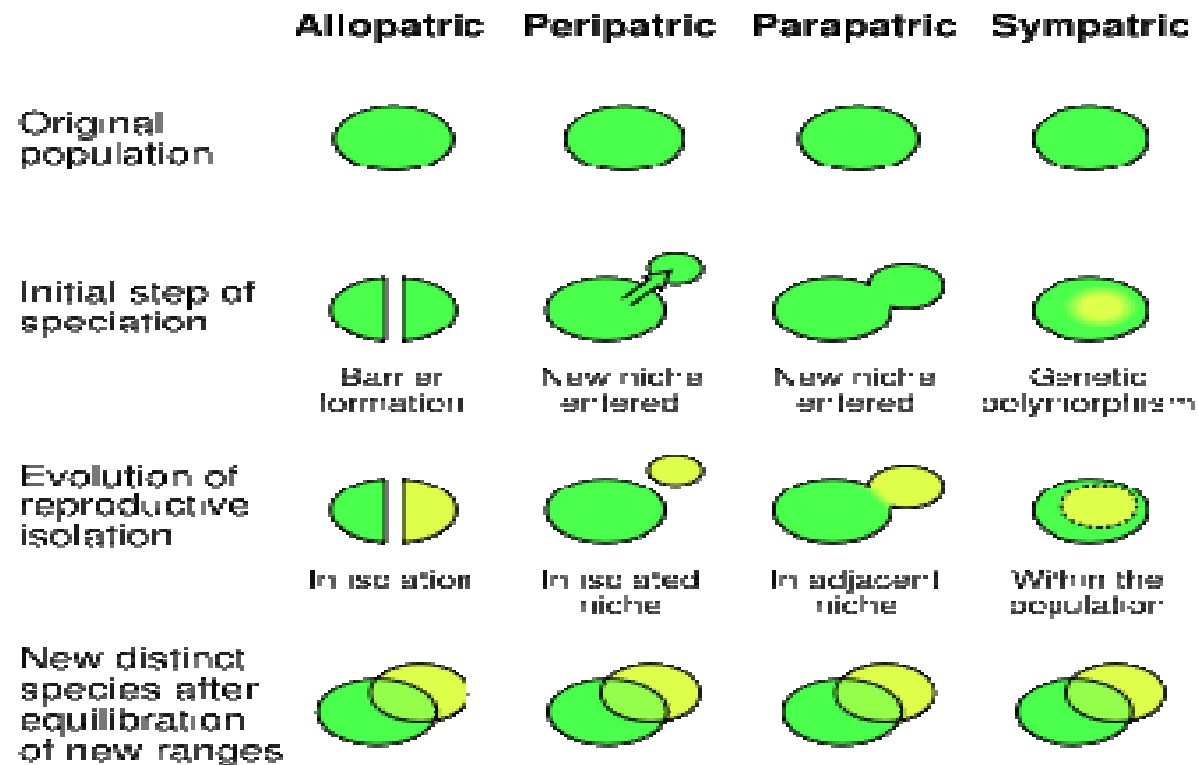
- Sympatrie
- Parapatric
- Alopatrie



Vznik druhů = speciace

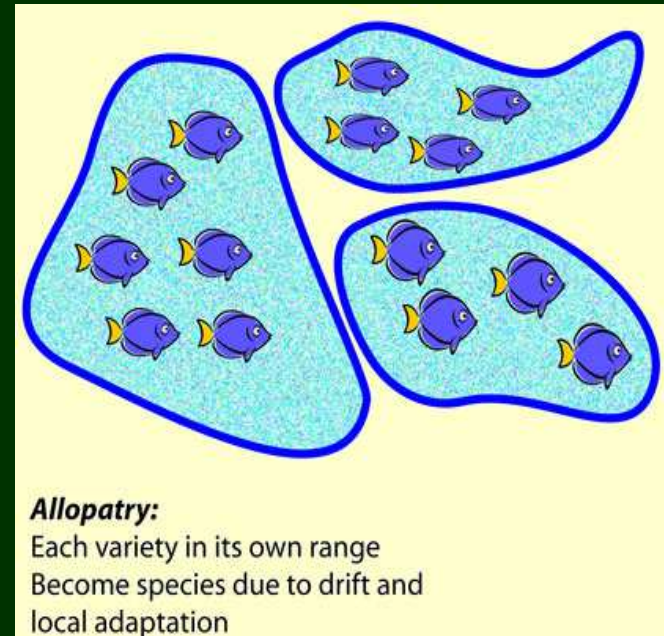
- speciace alopatická
- vikariantní (= dichopatická) + peripatická (= alopatická s malými periferními izoláty)
- speciace parapatická
- speciace sympatická
- pozor: parapatricie x peripatricie

Speciační módy



Alopatrická speciace fáze I

- rozdělení původního areálu geografickou bariérou
- nezávislá evoluce nově vzniklých populací
- **mimoděk** vznikají izolační mechanismy (pre- i postzygotické)

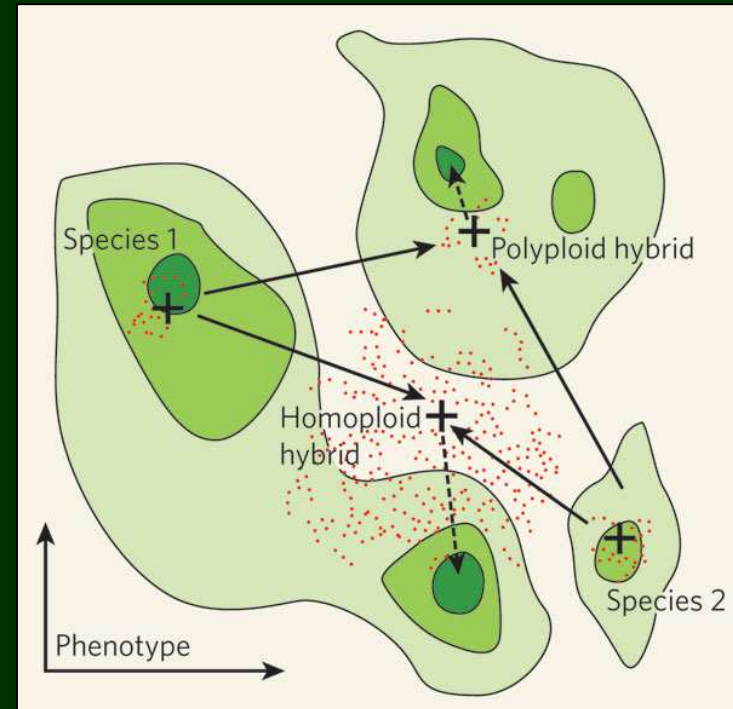


Alopatrická speciace fáze II

- Opětovný kontakt vznikajících druhů
- Co nastane?
- a) populace splynou (izolace nestačila vzniknout)
- b) druhy jsou dostatečně izolované
- c) populace jsou už částečně izolované (tj. produkují neplnohodnotné hybridy), **ALE**
- dosud se vzájemně množí

Alopatrická speciace fáze II

- Je výhodné poznat „sou-
druha“ od „nesou-
druha“
- hybridy sterilní apod. x
jejich fenotypy nezapadají
do žádného prostředí
- Vznikají **adaptivní
prezygotické izolační
mechanismy** („posílení“ =
reinforcement)



Alopatrická speciace: reinforcement v praxi?

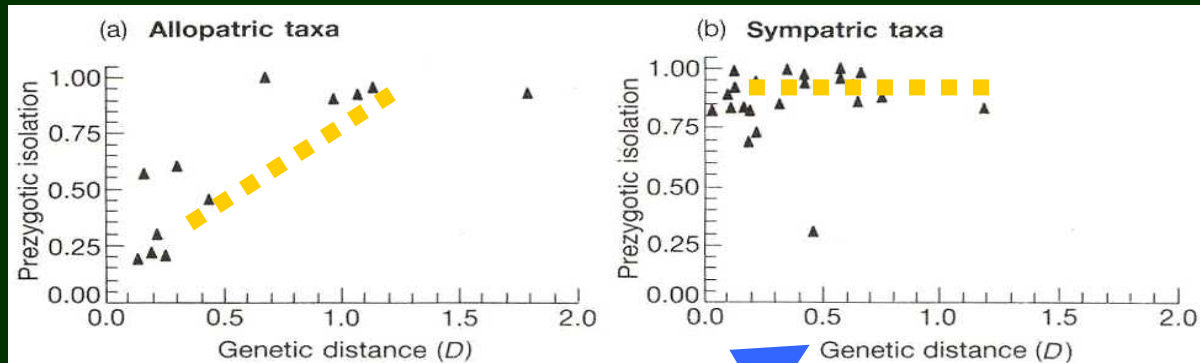


Figure 16.13 Strength of prezygotic isolation in relation to genetic distance for pairs of species of *Drosophila*. (a) Allopatric pairs of species; (b) sympatric pairs of species. Note prezygotic isolation is higher for sympatric pairs of species. From Coyne and Orr (1989a).

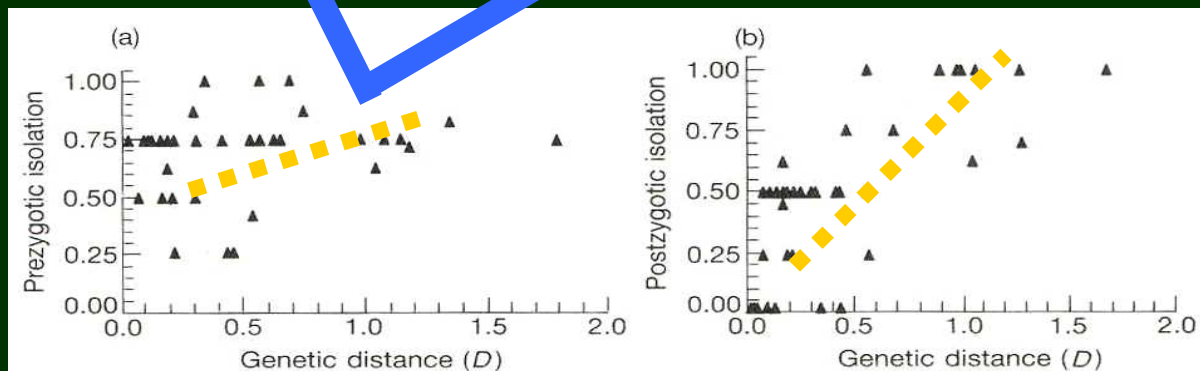
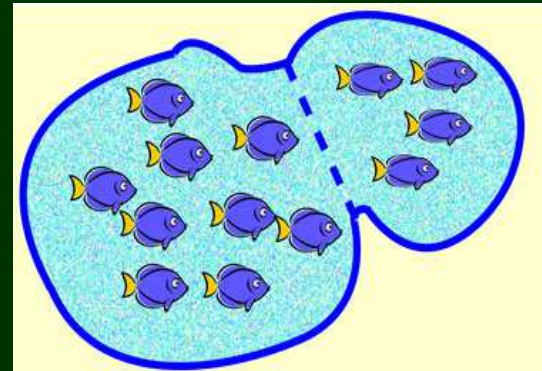


Figure 16.12 Strength of isolation in relation to genetic distance for pairs of species of *Drosophila*. (a) Prezygotic isolation. (b) Postzygotic isolation. Note prezygotic isolation is higher for low distances than is postzygotic isolation. From Coyne and Orr (1989a).

Parapatrická speciace

- **Primární** hybridní zóna
- Ekologicko-geografická diverzifikace (tj. *reinforcement*)
- Pozor: hybridní zóny jsou často **sekundární** – důsledek druhotného kontaktu starých druhů

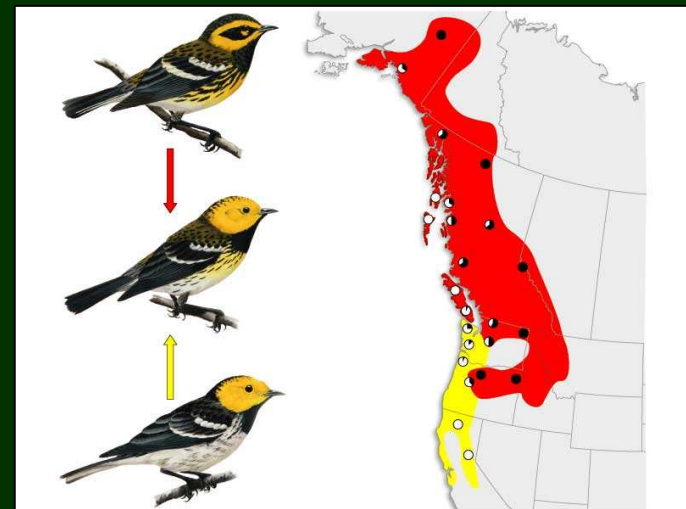


Peripatry:

Varieties differ at the edge of the range
Become species similarly to allopatry

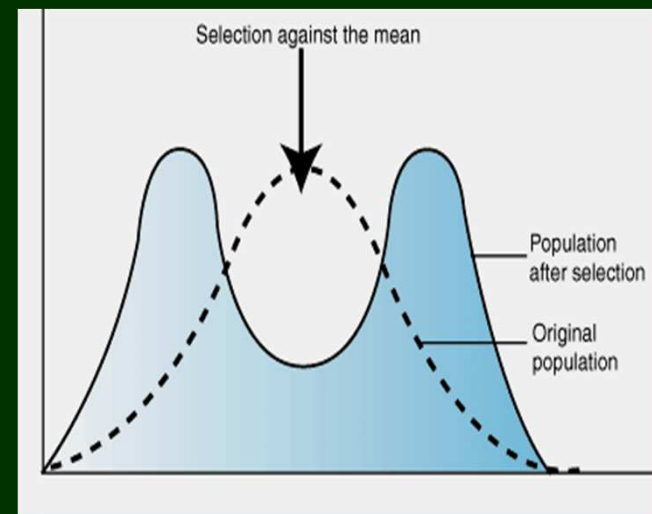
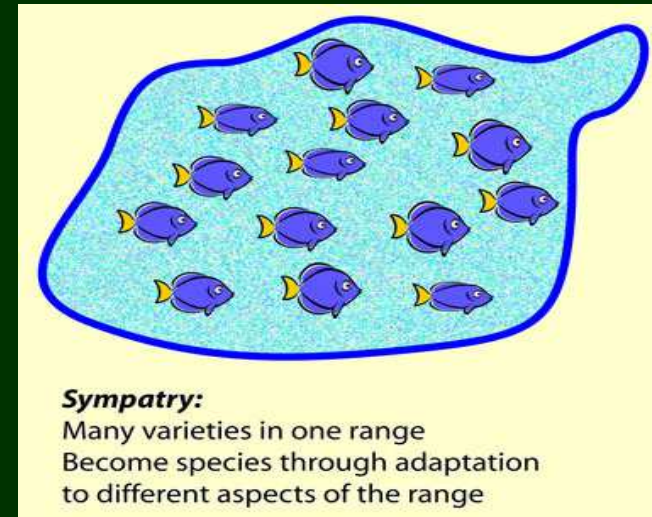
Parapatry:

Variation evolves at the edge of the range
Become species similarly to sympatry

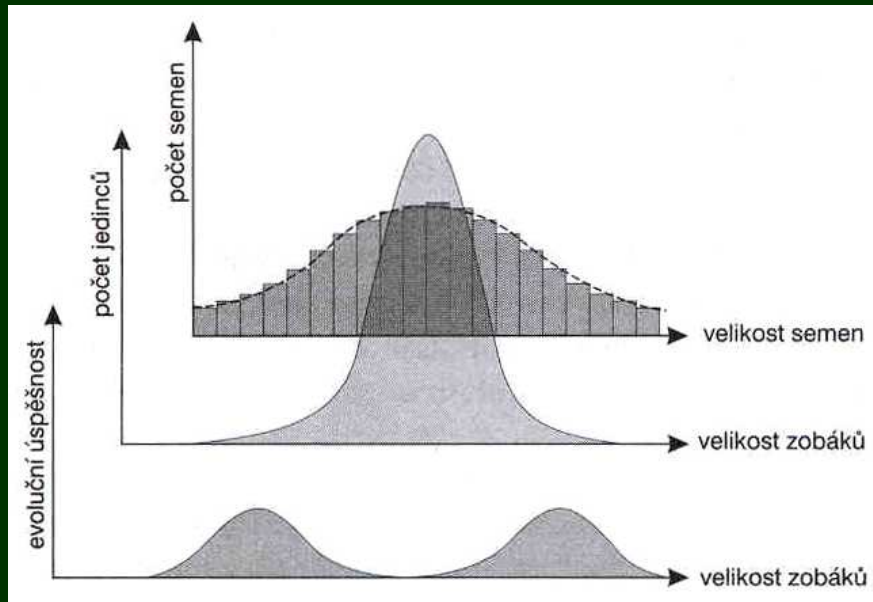


Sympatrická speciace

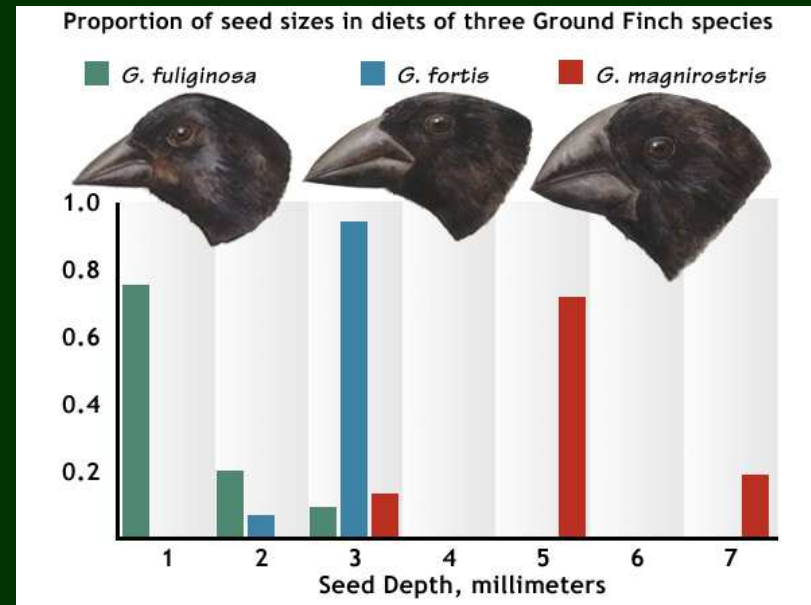
- Speciace za trvalého kontaktu obou vznikajících druhů
- Pozor: nemá jít o *mikroalopatrii*!
- Počátek speciace: **ekologická diverzifikace** (disruptivní selekce, *reinforcement*)
- **parapatrická i sympatrická speciace závisí na reinforcementu** x alopatrická speciace může běžet i bez reinforcementu (když izolace trvá dost dlouho)



Sympatrická speciace: model



stačí ekologická diverzifikace na
speciaci?
síla ekologické diverzifikace –
character displacement





Sympatrická speciace: *character displacement?*

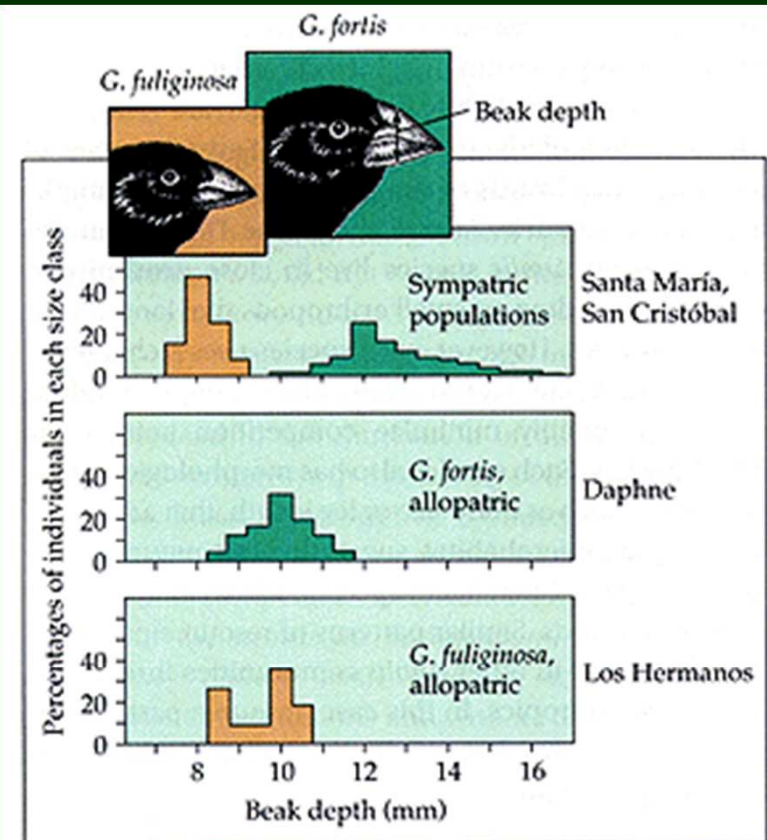


FIGURE 48.11

Character displacement: circumstantial evidence for competition in nature. Although allopatric populations of potential competitors are often similar in morphology and use equivalent resources, sympatric populations may diverge in both characteristics. In this example, two species of Galapagos finches have similar beak morphologies and presumably eat similarly sized seeds where their populations are allopatric on Daphne and Los Hermanos islands. However, where the two species are sympatric on Santa María and San Cristóbal, *Geospiza fuliginosa* has a shallower, smaller beak and *G. fortis* a deeper, larger one. Such evolutionary changes in morphology are thought to reflect resource partitioning. In this case, the two species have adapted to eating different sizes of seeds.

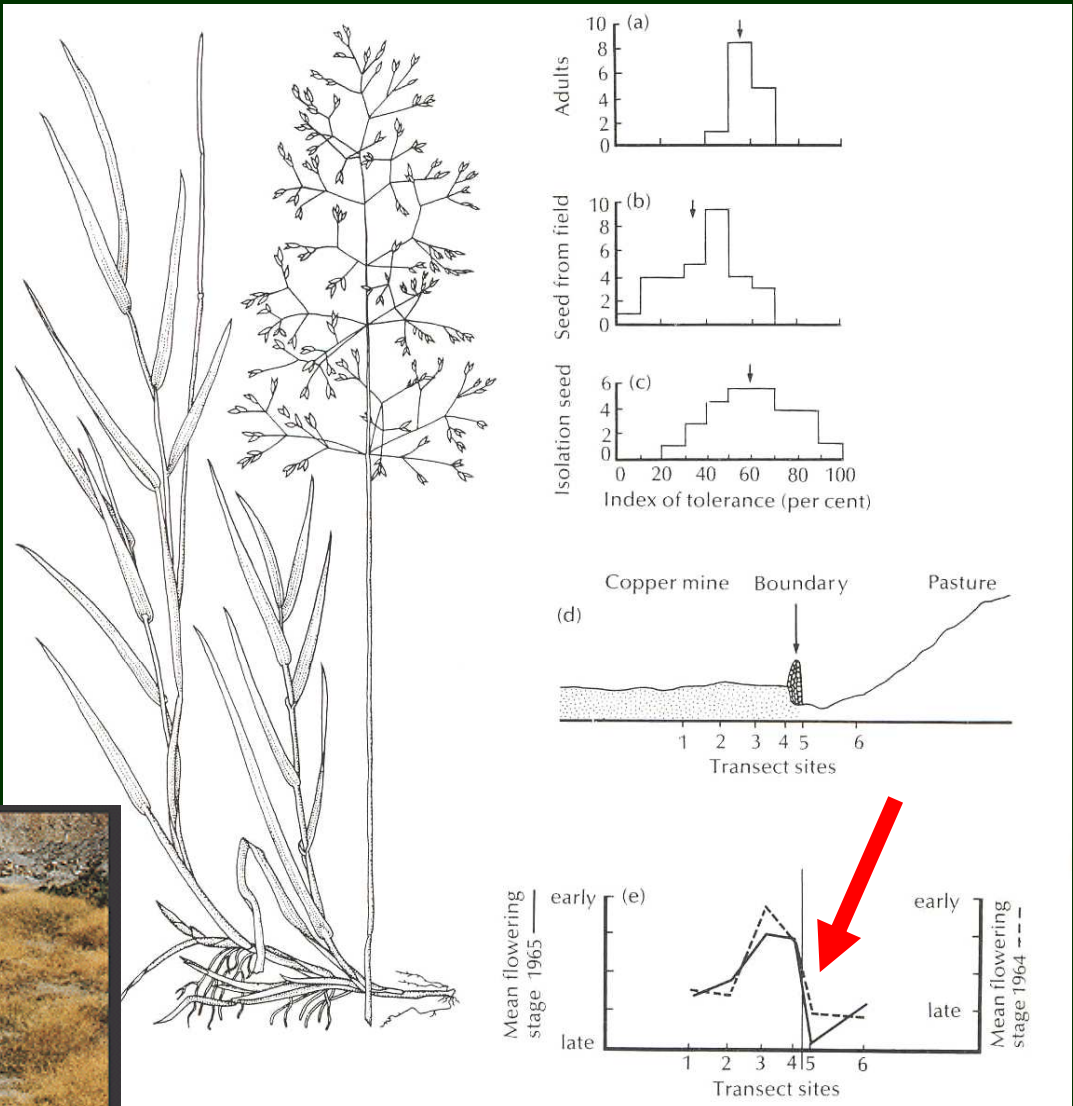
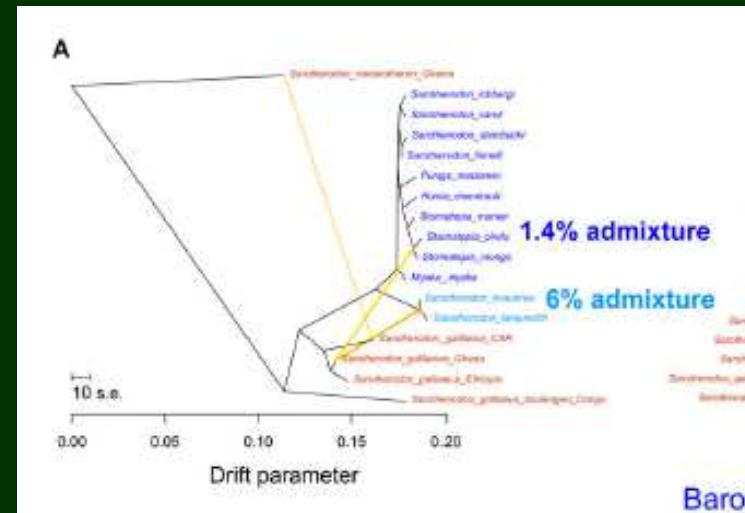
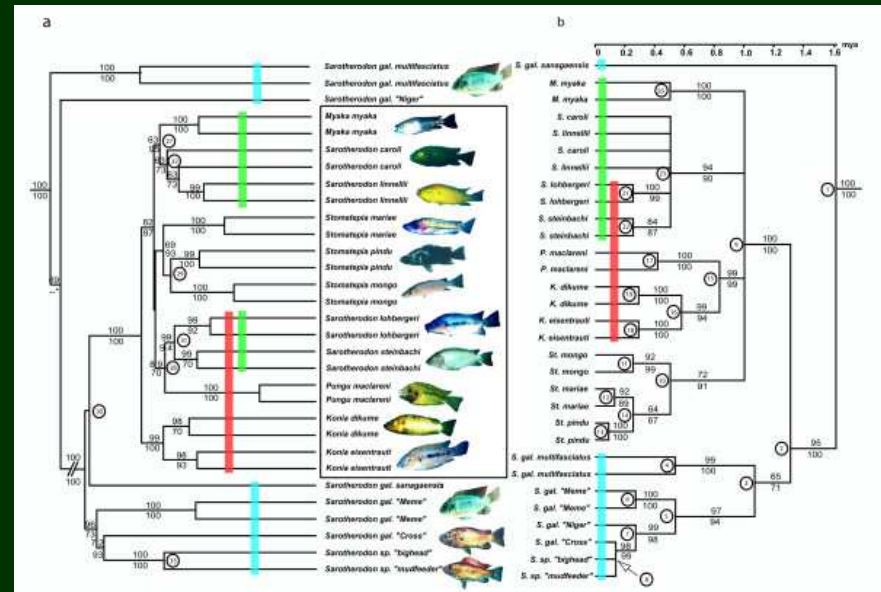


Fig. 8.6 Populations of *Agrostis tenuis* growing on the slag from copper mines show considerable tolerance to copper (a). In the field their progeny are much less tolerant than their parents (b). This is because local adaptation is retarded by gene flow from nearby non-tolerant populations, as progeny from adults reared in isolation inherit tolerance (c). At the boundary between copper-tolerant forms and intolerant pasture forms (d) there is marked divergence in flowering time, possibly to reduce the costs of hybridisation (e). After Bradshaw & McNeilly (1981).

Sympatrická speciace



homogenní kráterové jezero
Barombi Mbo v Kamerunu (5-7
km², tj. ~ Rožmberk, ale až
110 m hluboké)



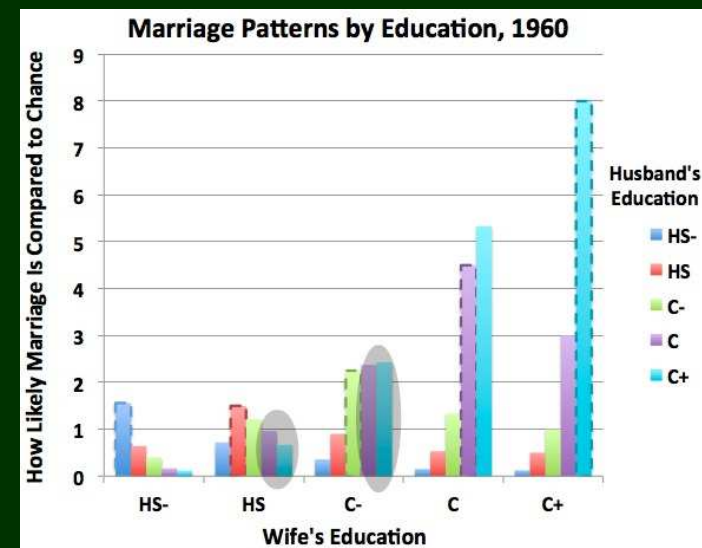
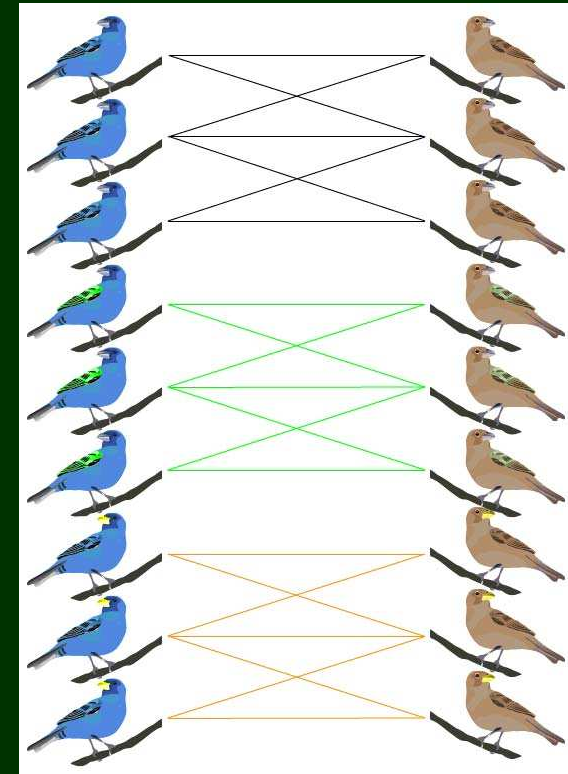
- srovnání sesterských skupin u ptáků: „pestřejší skupiny“ (s větším podílem sexuální selekce) mají víc druhů
- nárůst turbidity a řasového znečištění oslabuje možnosti sexuální selekce u opticky se orientujících ryb → „mezidruhová“ (?) hybridizace

Speciace a sexuální selekce



Speciace a sexuální selekce

- samicím se líbí samec se **znakem A**, ten proto zanechá víc potomků
- všichni jeho potomci mají jak **gen pro znak A** (po otci), tak **gen pro preferenci znaku A** (po matce)
- speciace spočívá v rozdělení rekogničního a preferenčního systému druhu → velký vliv sexuální selekce
- jak zajistit, aby se gen pro znak A a gen pro preferenci znaku A dědily spolu i do dalších generací?
- → **genová vazba**



Speciace a sexuální selekce



- geny znevýhodňující hybridy, geny určující zbarvení samců i geny pro vybíravost samic leží na pohlavním chromosomu Z



F. hypoleuca



F. albicollis

Allopatry



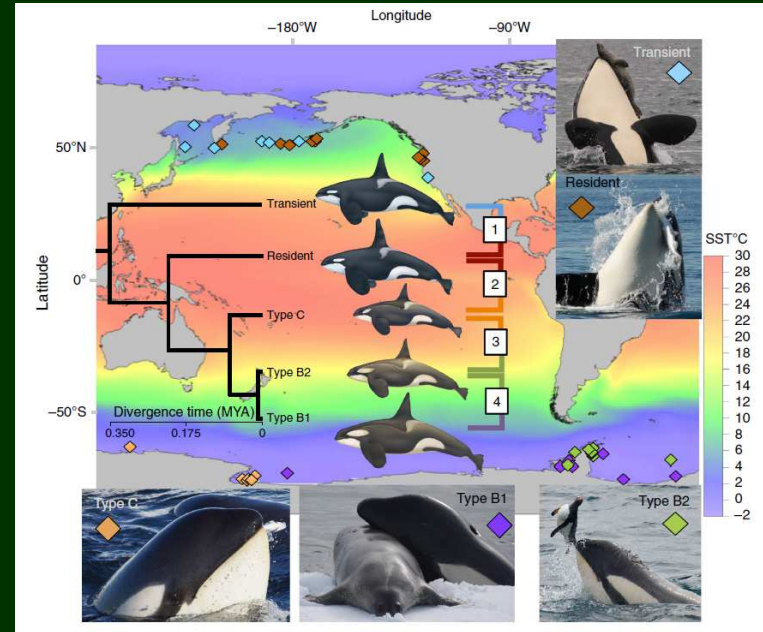
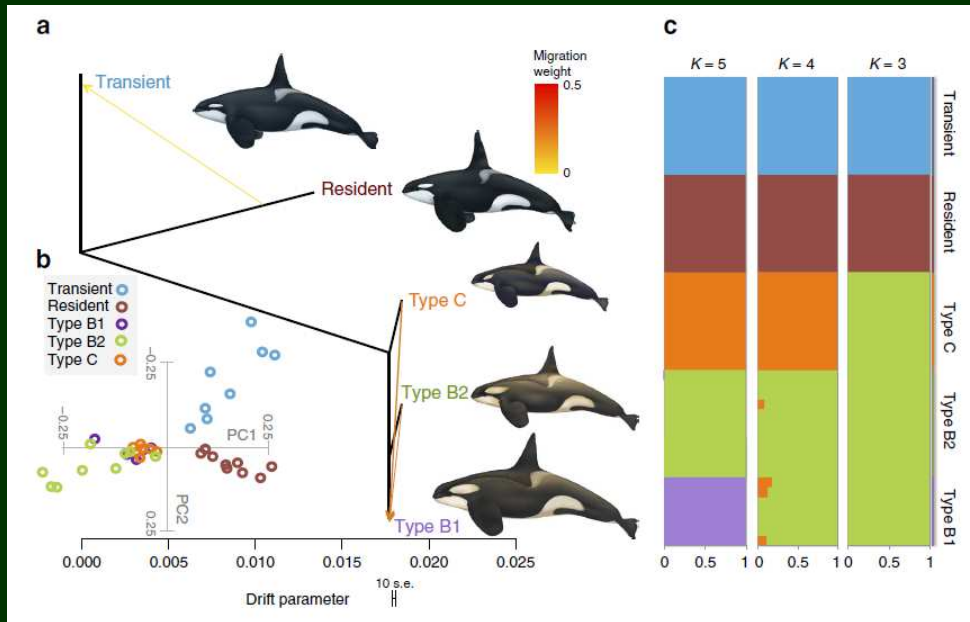
F. hypoleuca



F. albicollis

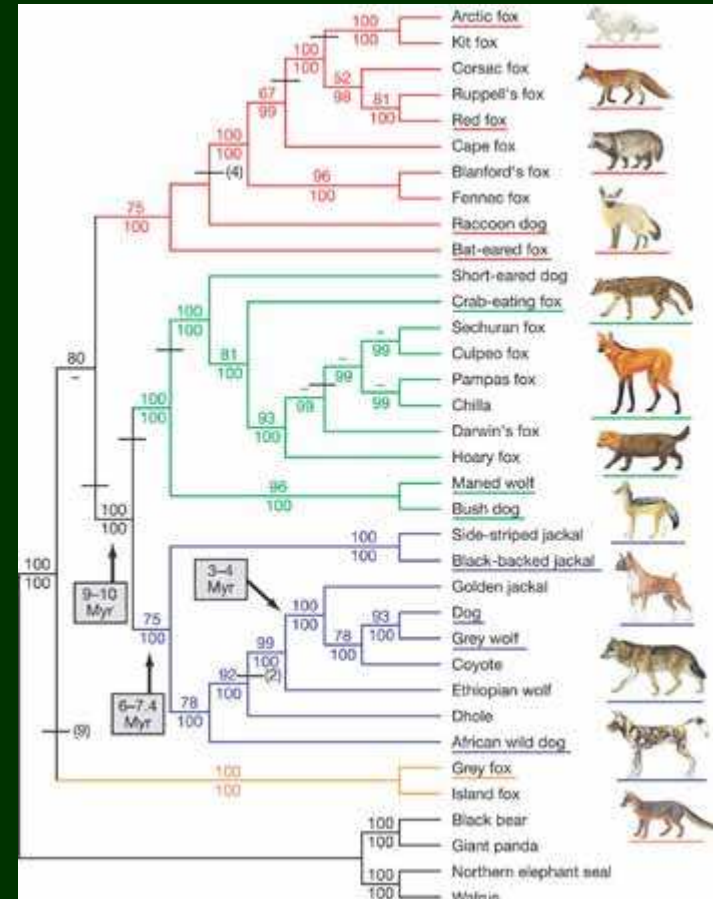
Sympatry
(Central/
Eastern
Europe)

Kulturně-ekologická speciace kosatek?



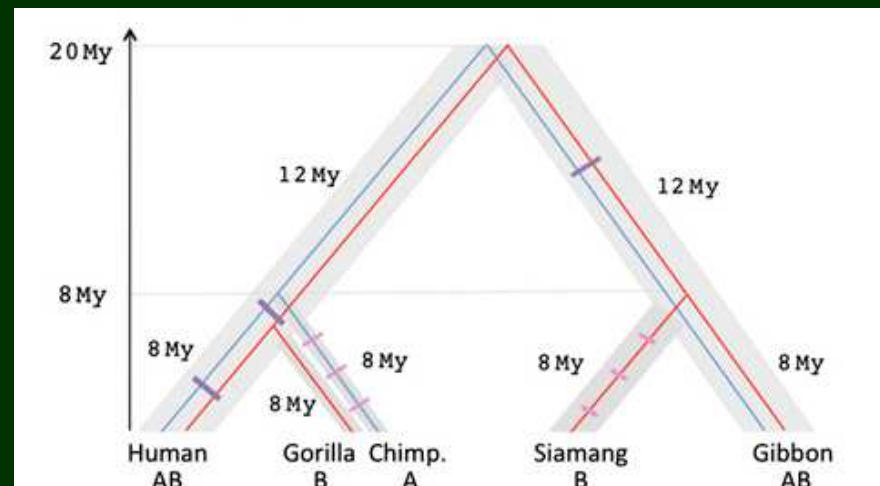
Druh a speciace

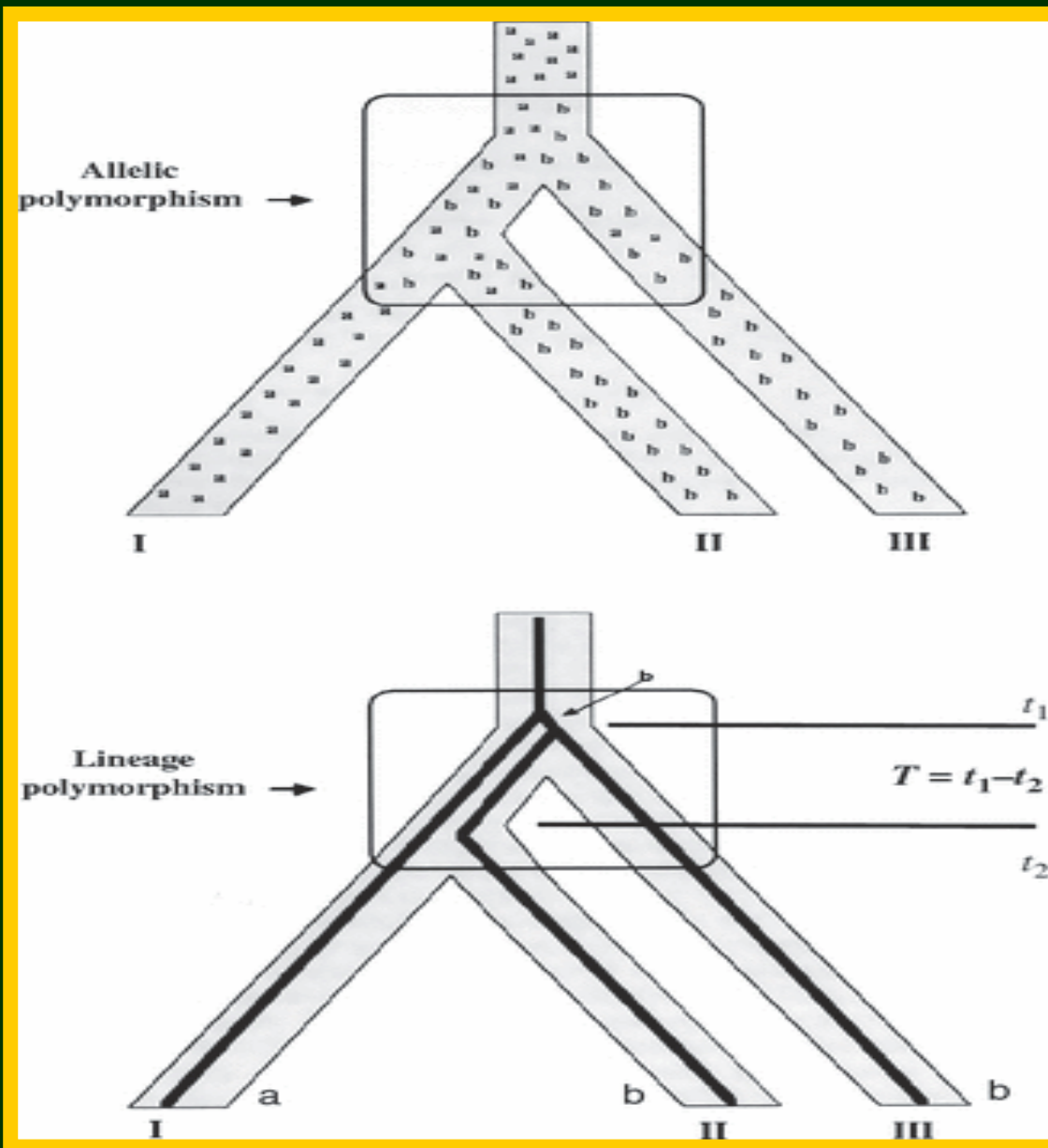
- speciace **není** bod
- ani mateřský druh, ani dceřiné druhy **nejsou** homogenní
- identita druhů není udržována tím, že se druhy liší všemi geny, ale tím, že se liší třeba jen malým počtem genů, ovšem „strategicky umístěných“
- druh není to, co se nekříží, ale spíš to, co perzistuje, i když se to kříží...



Příbuznost genů nemusí odpovídat příbuznosti organismů

- 1. **duplikace a následná specializace (neofunkcionalizace) genů v genomu**: např. hemoglobin člověka je příbuznější hemoglobinu kapa než myoglobinu člověka
- 2. **starý zděděný populační polymorfismus**: člověk s krevní skupinou A má příslušné geny příbuznější šimpanzi s krevní skupinou A než člověku s krevní skupinou B
- 3. geny na chromosomu Y (*NR1Y*) muže jsou příbuzné genům na *NR1Y* kocoura, ale nemají žádné příbuzné v genomu ženy (ani kočky)

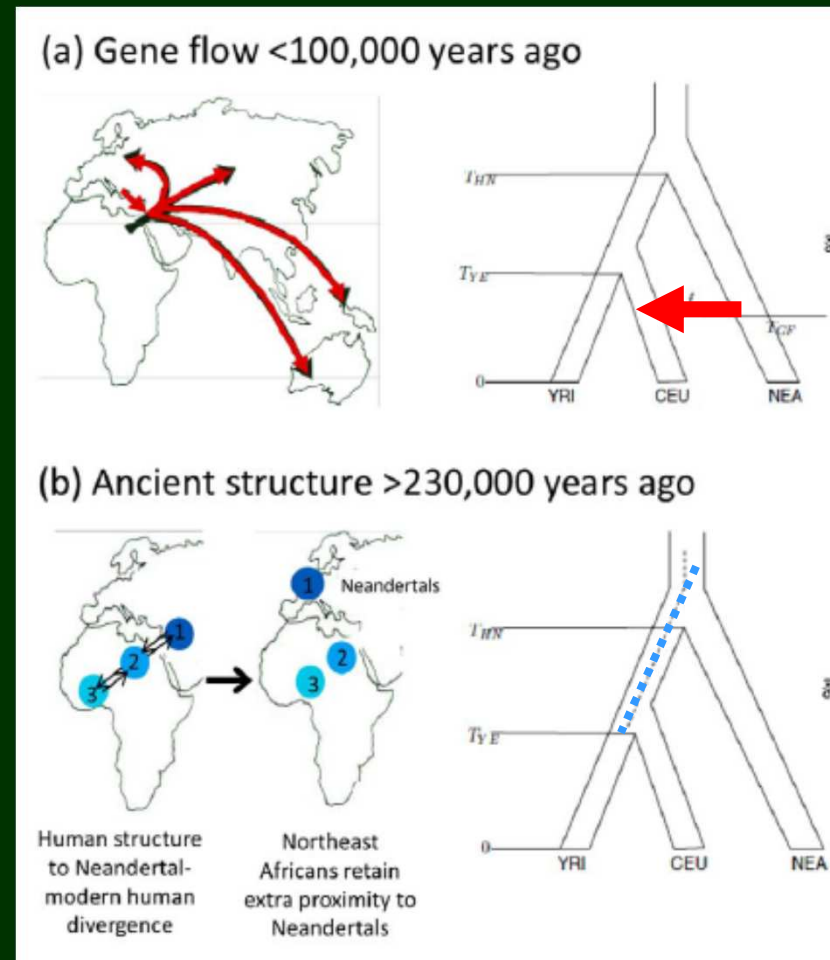




- zděděný polymorfismus + neúplné třídění linií (*incomplete lineage sorting*)
- obtížně odlišitelné od mezidruhové hybridizace

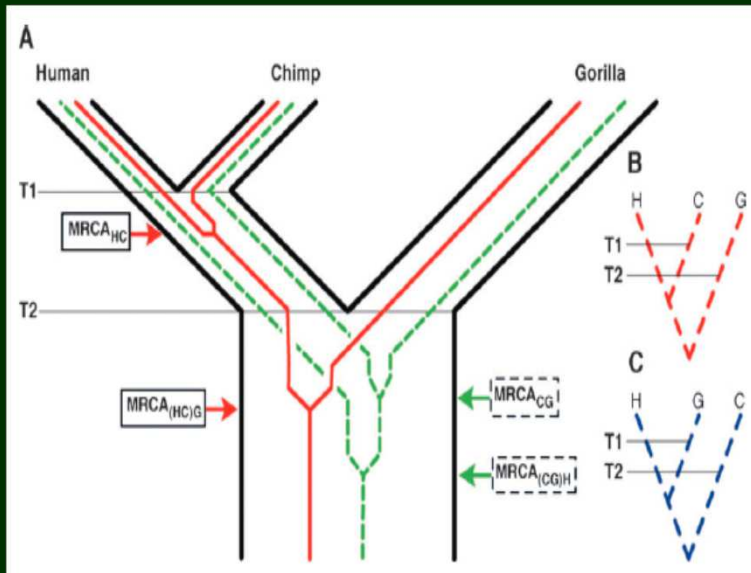
Moderní člověk x neandertálec

- hybridizace x neúplné roztřídění alel v původní geneticky strukturované populaci (*Homo heidelbergensis*?)
- záleží na stáří „neandertálských“ alel

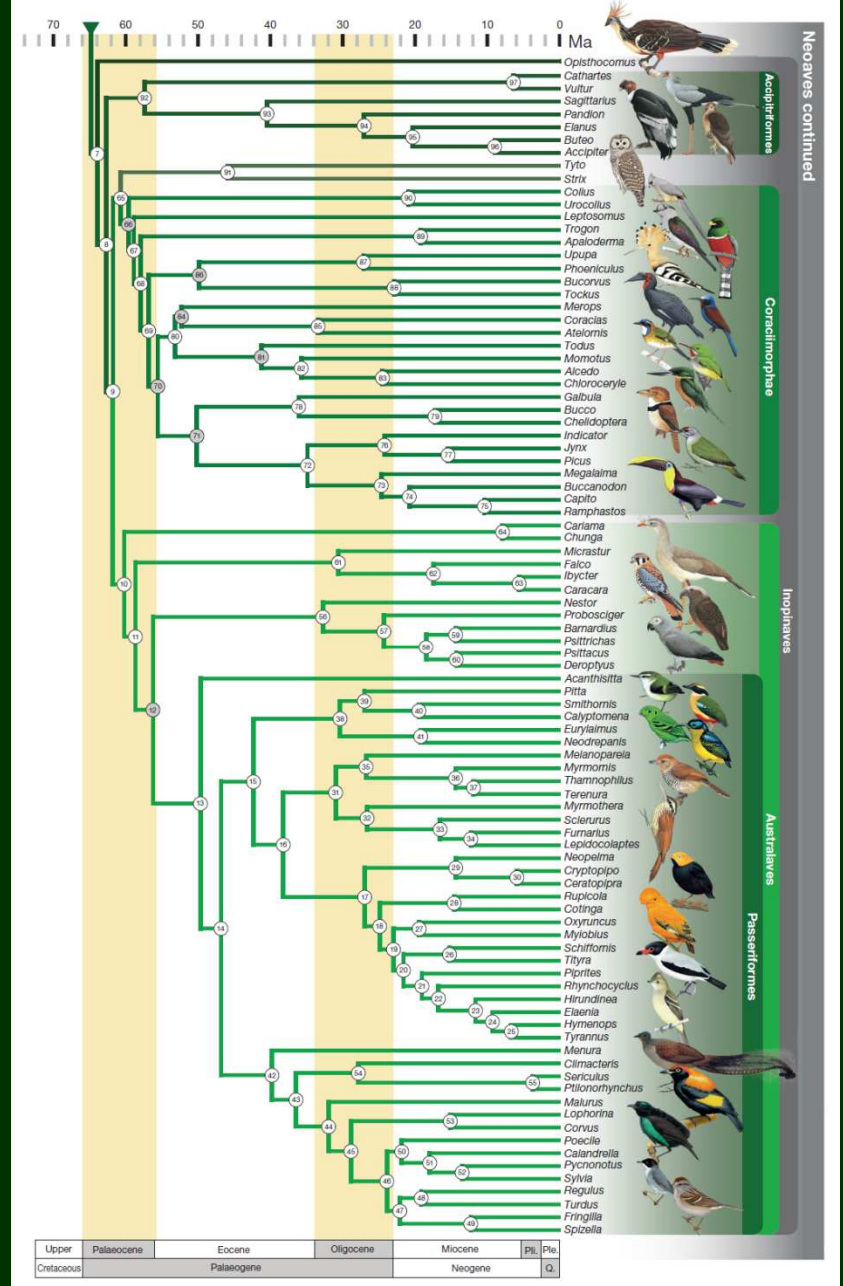
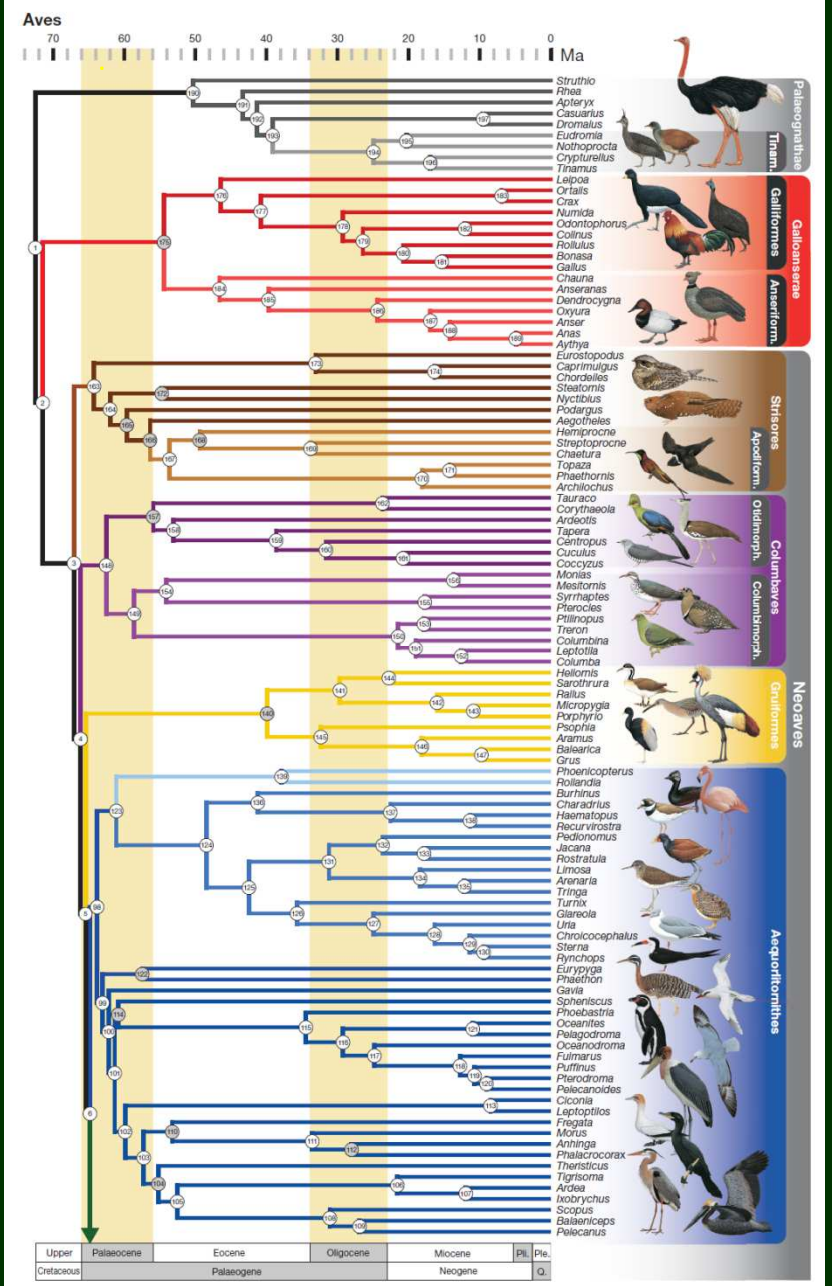


Neúplné třídění linií a vyšší taxony

- rychlá kladogeneze je z hlediska genů často explozivní, i když ji nakonec dokážeme formálně rozlišit (ptáci, hominidi)
- může se týkat i velkých skupin



Topology	All (%)	Gene ^a (%)	Exon ^b (%)
H C G O R	20 (0.17)	8 (0.17)	2 (0.32)
H C G O R	9,148 (76.58)	3,814 (78.85)	487 (78.93)
H C O G R	19 (0.16)	10 (0.21)	2 (0.32)
G O C H R	0	0	0
G O H C R	1 (0.01)	0	0
H O C G R	5 (0.04)	2 (0.04)	0
H O C G R	0	0	0
H O G C R	0	0	0
C G O H R	4 (0.03)	1 (0.02)	0
C G H O R	1,369 (11.46)	504 (10.42)	63 (10.21)
H G C O R	13 (0.11)	6 (0.12)	1 (0.16)
H G O C R	5 (0.04)	0	0
H G C O R	1,361 (11.39)	492 (10.17)	62 (10.05)
C O G H R	0	0	0
C O H G R	0	0	0



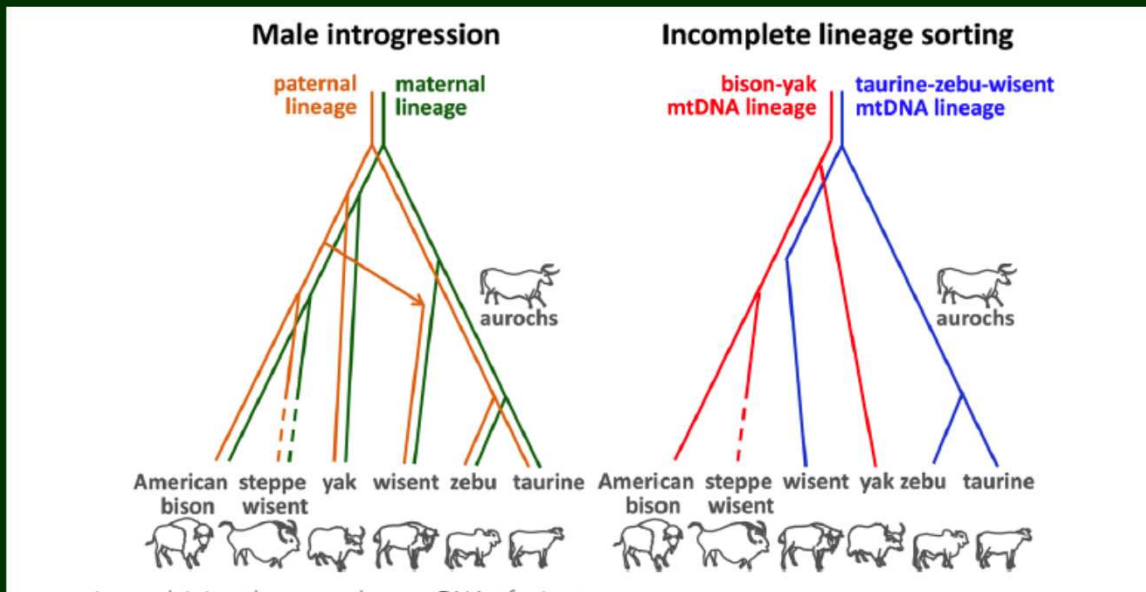
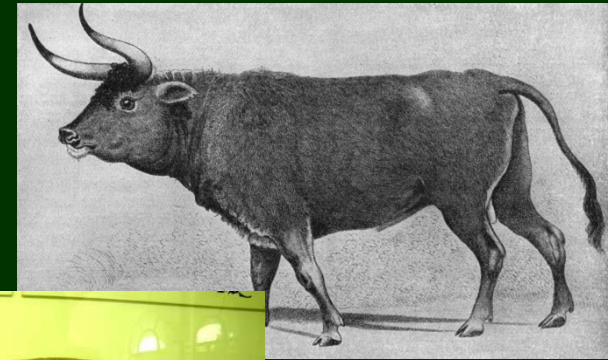
Mezidruhová hybridizace

- často i miliony let od speciace (neboli speciace není zcela dokončená po miliony let)
- hybridogenní druhy jsou překvapivě běžné: kuprej (*Bos sauveli*), zubr (*Bison bonasus*), jelen milu (*Elaphurus davidianus*), norek evropský (*Mustela lutreola*)...



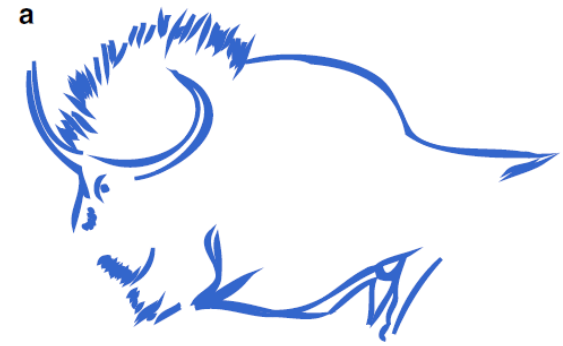
Mezidruhová hybridizace: případ zubr

- rozpor mezi mtDNA (zubr příbuzný krávi) a nuDNA (zubr příbuzný bizonovi)

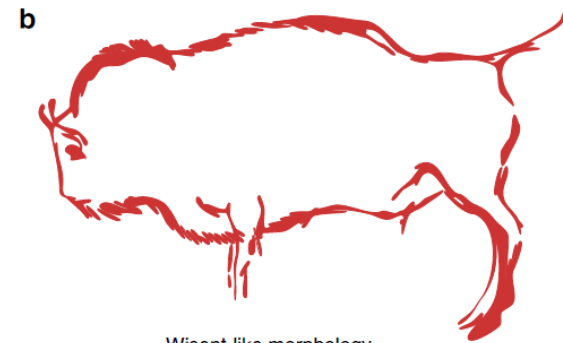


Mezidruhová hybridizace: případ zubr

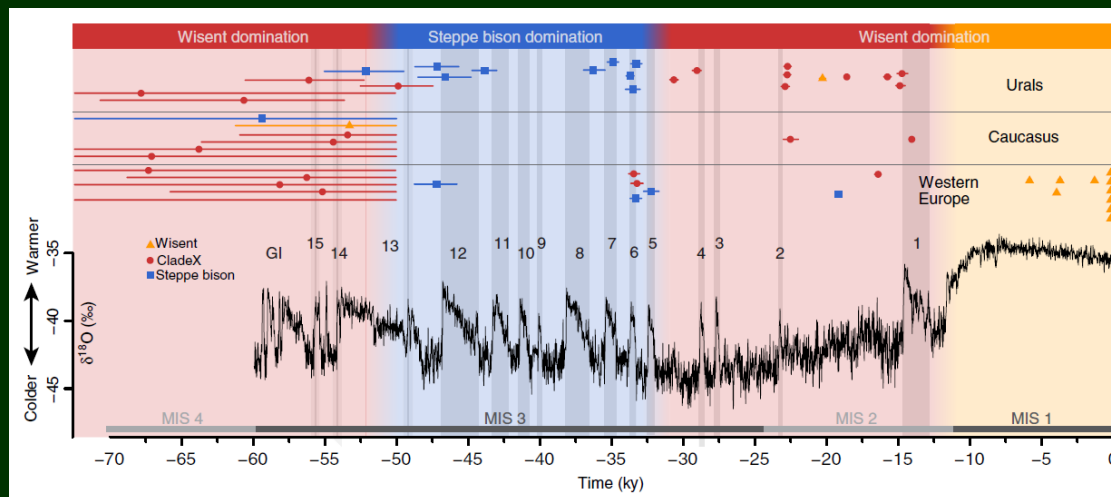
- zubr v Evropě po celý pleistocén (hybridogenetický vznik cca 120 kya)
- to, co zachytily **jeskynní kresby**, je náhrada stepního bizona hybridní formou, ne vlastní hybridizace



Steppe bison-like morphology

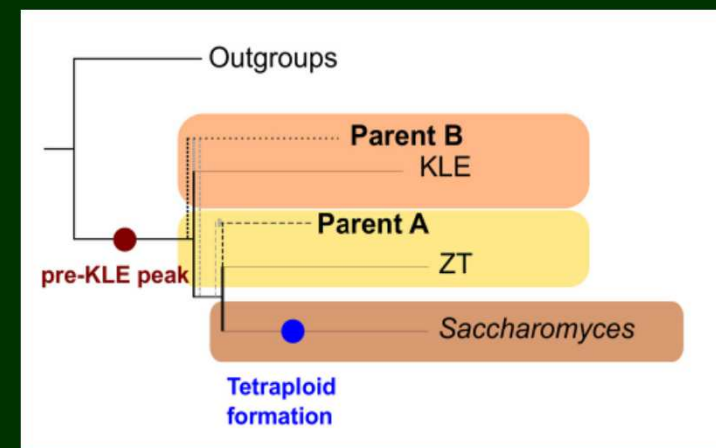
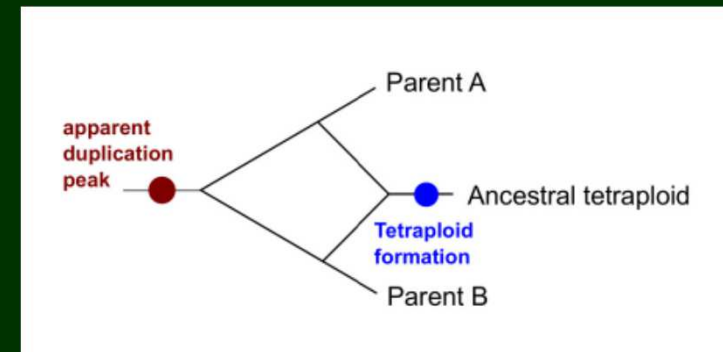
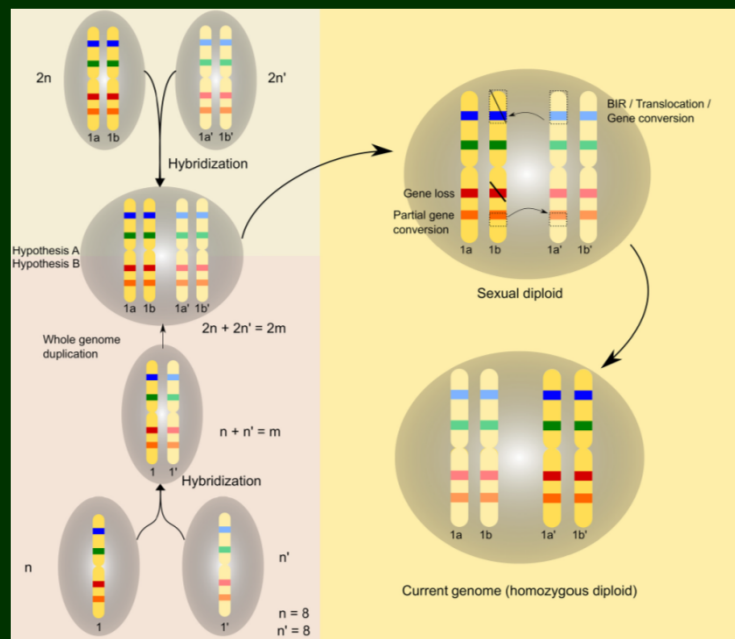


Wisent-like morphology



Mezidruhová hybridizace a *Saccharomyces cerevisiae*

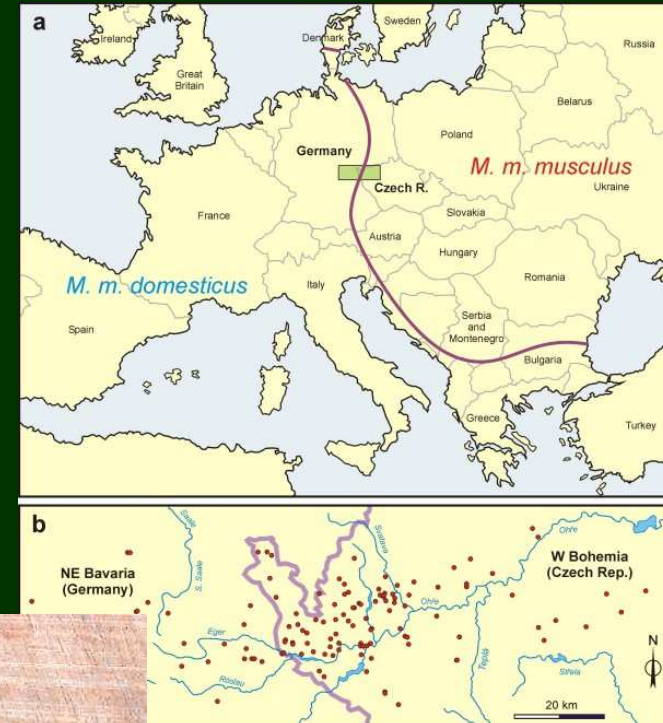
- kvasinka je diploidní, ale její genom obsahuje bloky duplikovaných genů
- → duplikace celého genomu jako důsledek mezidruhové hybridizace



Hybridní zóna

Mus musculus/domesticus

- hybridní zóna je široká 20–30 km, ale alely jednotlivých genů pronikají do areálu druhého druhu (*introgrese*) různě hluboko
- geny samičího původu jsou úspěšnější
- nepropustná pro geny plnicí základní funkce v nitru buňky
- propustná pro geny s membránovými produkty: např. imunitní odpověď, boj s patogeny



Mezidruhová hybridizace a „druhovost“

- druhy nejsou zcela geneticky oddělené a občas se mezi sebou kříží
 - ALE
- v genomu zůstávají ostrůvky genů, jejichž alely se nemohou s alelami jiných druhů volně kombinovat
- → speciace ~ omezení volné rekombinace (např. genovou vazbou) → často se nacházejí na pohlavních chromozómech
- slavík obecný (*Luscinia megarhynchos*) a s. tmavý (*L. luscinia*) ve střední Evropě (sekundární hybridní zóna): hybridy (samice) mají omezenou plodnost, genetické rozdíly pouze na pohlavních chromosómech - stačí k udržení morfologických, etologických a ekologických rozdílů



Hybridní zóna

- hybridní zóna je „selektivně propustná“
- dva druhy a dva geny, každý o dvou alelách, A a B, X a Y
- v jednom druhu alely A a X, v druhém druhu alely B a Y
- diploidní příslušník jednoho druhu je tedy AAXX, příslušník druhého druhu BBYY
- při mezidruhové hybridizaci by teoreticky mohly vzniknout všechny možné kombinace alel (AAXX, ABXX, AAXY, ABXY atd.)
- např. každý jedinec s kombinací XY uhynie – na jedné straně hybridní zóny „čistí“ jedinci AAXX a hybridi ABXX, na druhé straně BBYY a ABYY
- alely prvního genu (A a B) přes hybridní zónu volně tečou, alely druhého genu (X a Y) ne

Mezidruhová hybridizace

- může být i adaptivní
- severoamerické blatnice *Spea bombifrons* a *Spea multiplicata*: hybridi jsou biologicky méněcenní, ale mají kratší vývoj než „čistý druh“ *S. bombifrons*, takže spíš přežijí období sucha

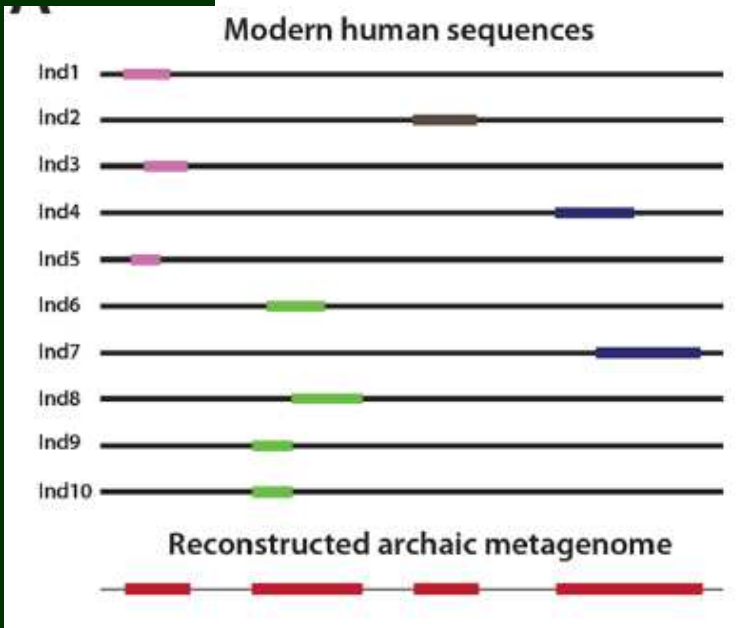
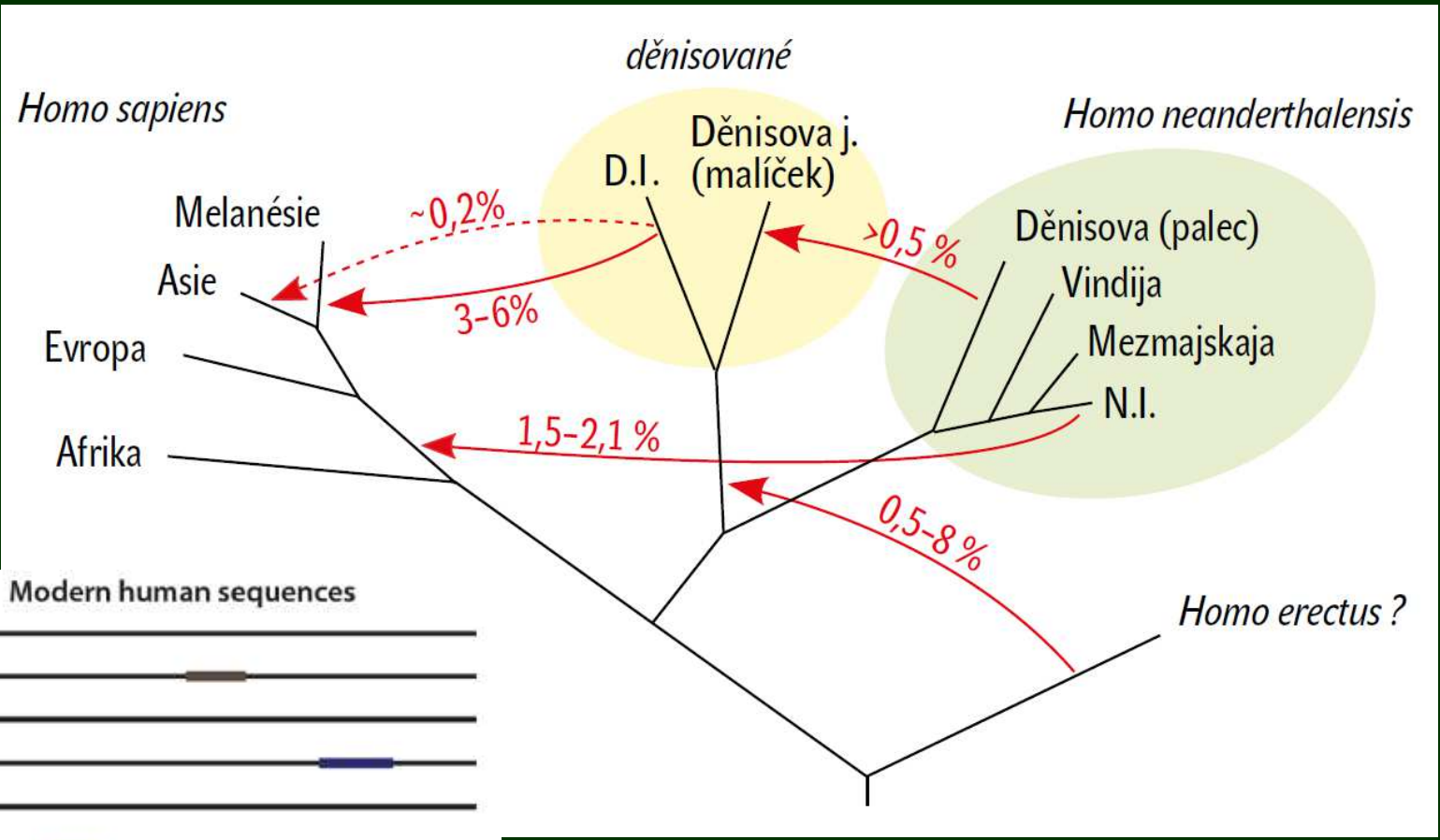


	Pure species BB ♀ X BB ♂	Hybrid BB ♀ X MM ♂	Hybrid MM ♀ X BB ♂	Pure species MM ♀ X MM ♂	Refs
Proportion of hybridisation	N.A.	0.582 ^a	0.165 ^a	N.A.	[15]
Offspring fecundity and fertility	1.0	Females: 0.5 Males: 0.0	Females: 0.5 Males: 0.0	1.0	[15]
Size at metamorphosis	Equal		Smaller	Larger	[15]
Probability of surviving to metamorphosis	Equal		Lower	Higher	[13,15]
Time to metamorphosis in the laboratory	Longer	Shorter	Longer	Shorter	[13,15]
Speed of development in the laboratory within 16 days	Lower	Higher	N.A.		[13,15]
Probability of metamorphosing in drying pools	Lower	Higher	N.A.		[13,15]

Adaptivní mezidruhová hybridizace

- samice lejska bělokrkého mají během jarní sezóny čím dál menší šanci úspěšně zahrnout – páří se se samci lejska černohlavého (lejsci černohlaví dokážou úspěšně zahrnout i později) – část hybridního potomstva bude neplodná (samice), samice manipulují hybridní poměr pohlaví směrem k samcům
- samci mezidruhových hybridů amerických leguánků *Sceloporus undulatus* a *S. woodii* mají vyšší agresivitu a větší hlavu → vyšší úspěšnost v soubojích o ovládnutí teritorií

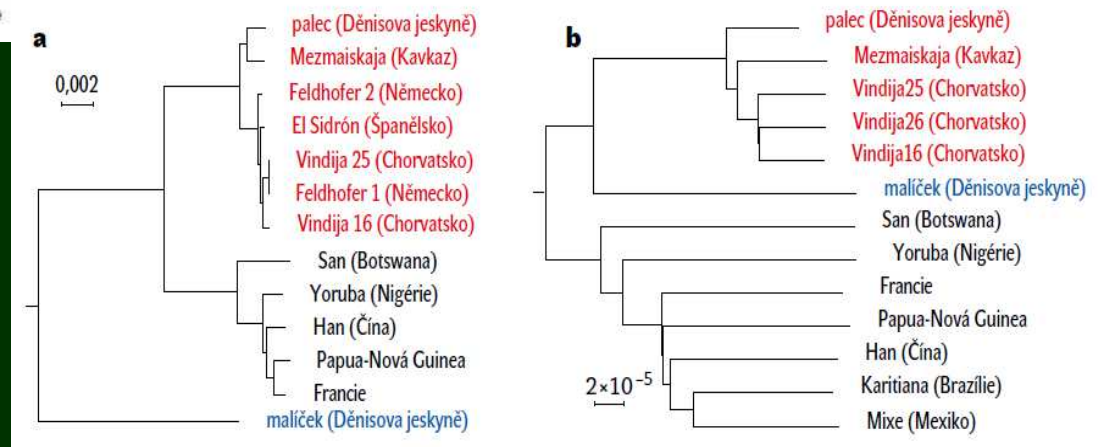
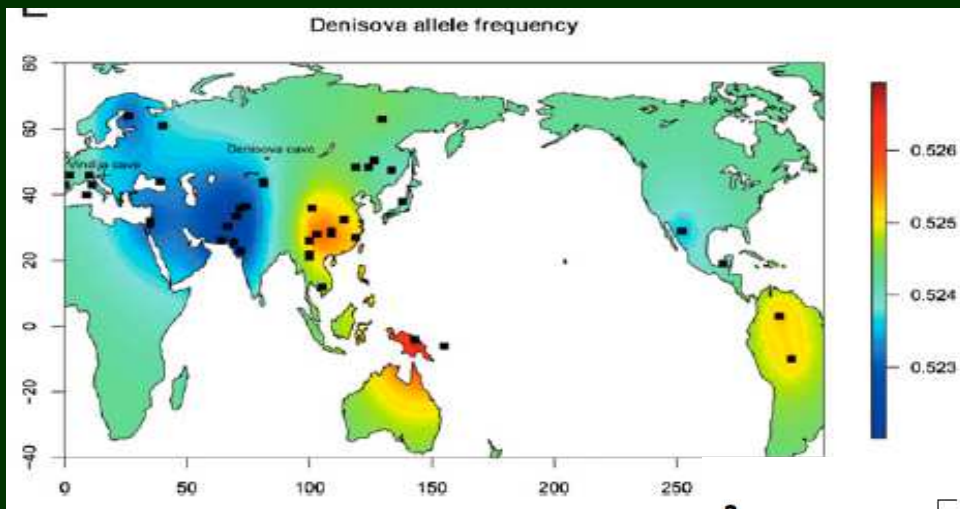




D.I a N.I = introgrese v AMH

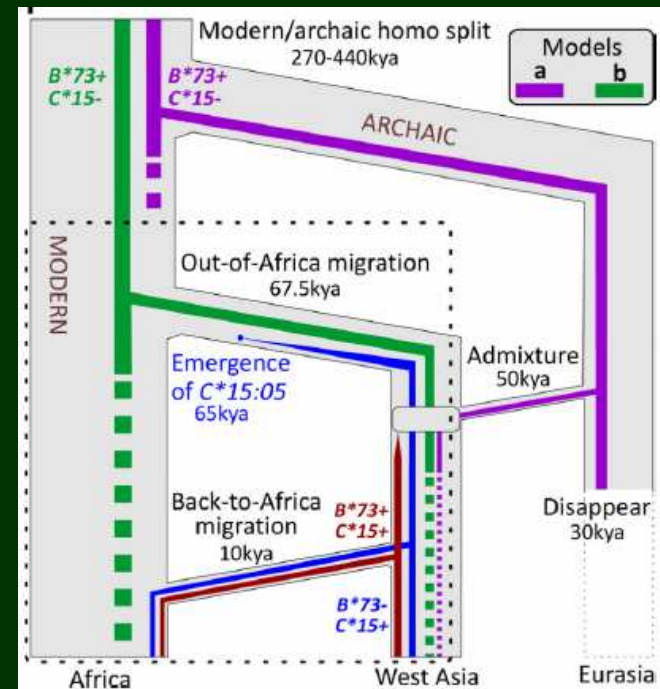
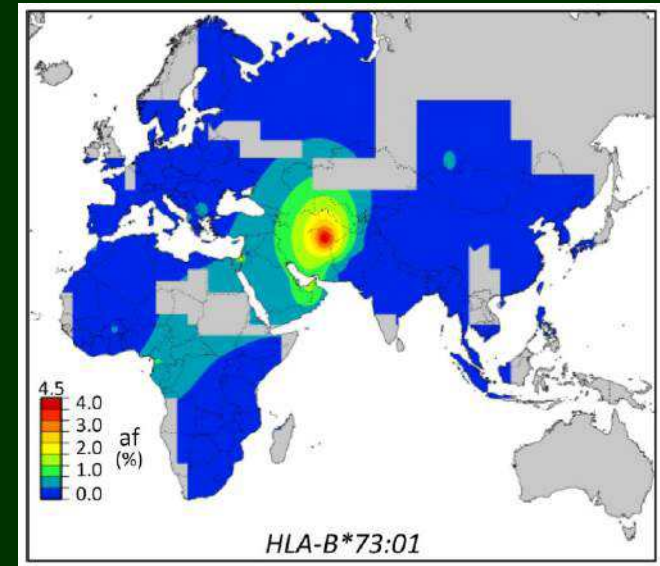
„Denisovani“ (2010)

- Denisova jeskyně (Altaj): fosilie po 120-160 kya
- známe jejich fosilie? („asijsší neandertálci“?)



Přenos genů imunitního systému z Denisovanů do genomu AMH?

- **alela HLA-B*73**: velmi stará, podobná šimpanzím x rozšířená v západní Asii, kde lidé nežijí déle než cca 90 ky
- na cestě z Afriky jsme potkávali lidi, kteří žili v Eurasii 200 ky a za tu dobu se adaptovali na místní patogeny



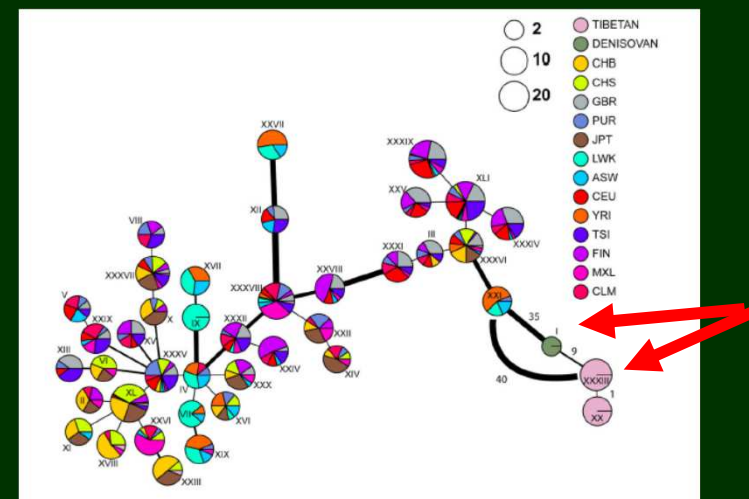
Denisovani a Tibet'ani

- gen *EPAS1* – silná pozitivní selekce u Tibet'anů (hypoxie, koncentrace hemoglobinu ve vysokých polohách)
- pochází od denisovanů
- (x jediná známá lokalita na Altaji není vysokohorská)



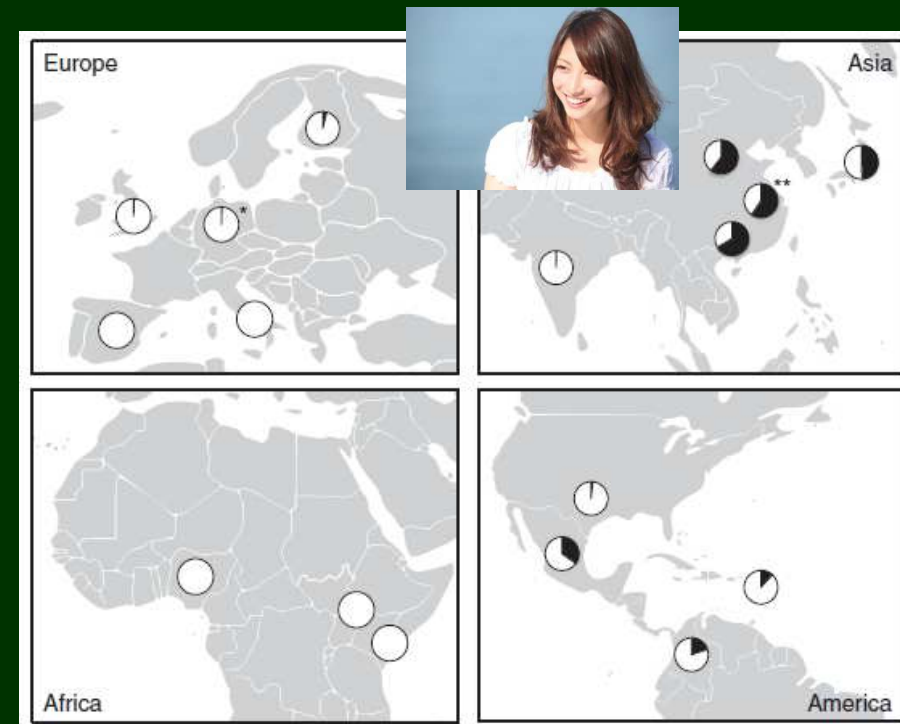
Extended Data Figure 3 | Haplotype frequencies for Tibetans, our Han samples and the populations from the 1000 genomes project for the five-SNP motif in the *EPAS1* region. The y axis is the haplotype frequency. The legend shows all the possible haplotypes for the region considered among these populations: ASW, African American from the south western United

States; CEU, Utah Residents with Northern and Western European ancestry; CHB, Han Chinese from Beijing; CHS, Southern Han Chinese; CLM, Colombian; FIN, Finnish; GBR, British; HAN, Han Chinese from Beijing; IBS, Iberian; JPT, Japanese; MXL, Mexican; PUR, Puerto Rican; LWK, Luhya; TSI, Toscani; TIB, Tibetan; YRI, Yoruban (see Methods).



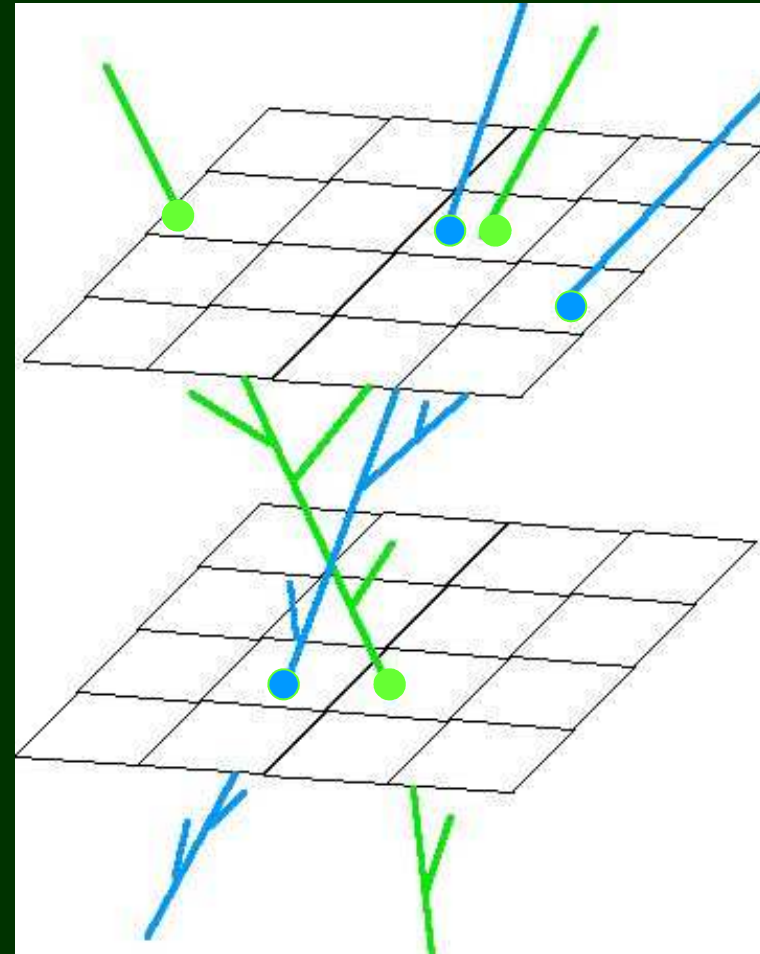
Distribuce neandertálských genů

- v některých oblastech genomu až cca 60 %!!!
- biosyntéza keratinů: pod pozitivní selekcí
- alely spojené s diabetem 2, Crohnovou nemocí, lupusem, depresemi, závislostí na nikotinu...
- gen *HYAL2* pro odolnost proti UV-B: ztracen cestou z Afriky a znovuzískán introgresí
- 49 % u Japonců, 66 % u jižních Číňanů



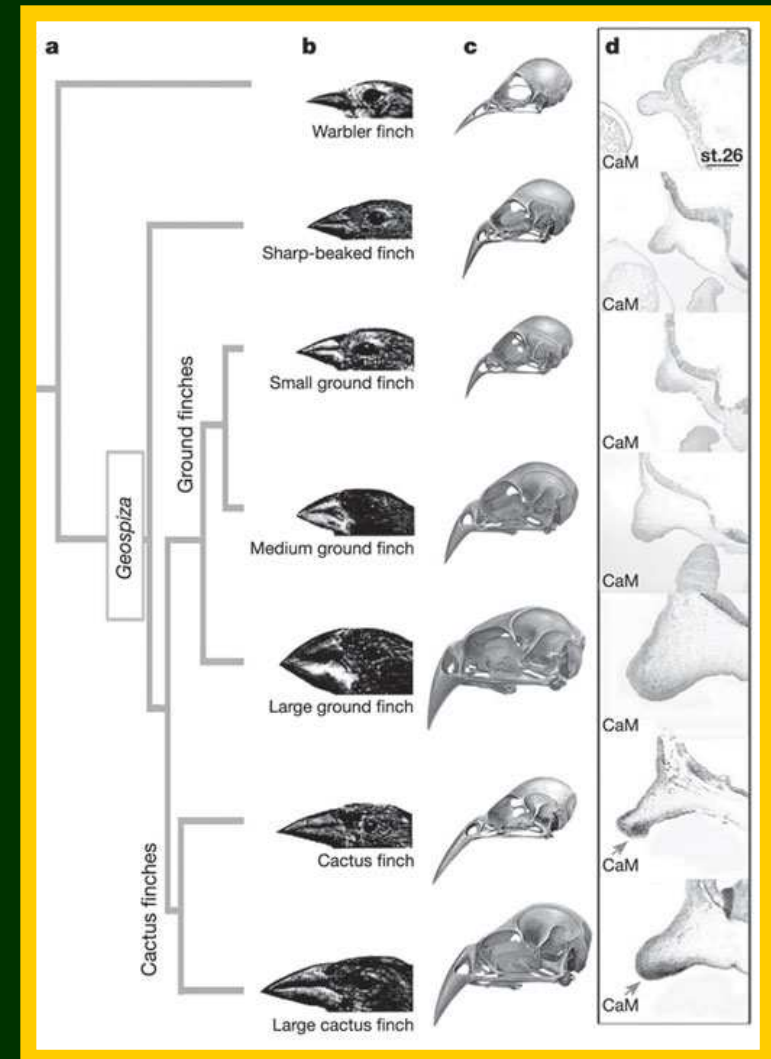
Evoluční proces x fylogenetický pattern

- **evoluce** – obecné mechanismy (studium experimentální)
- **fylogeneze** – konkrétní historie (možno pouze zpětně rekonstruovat)



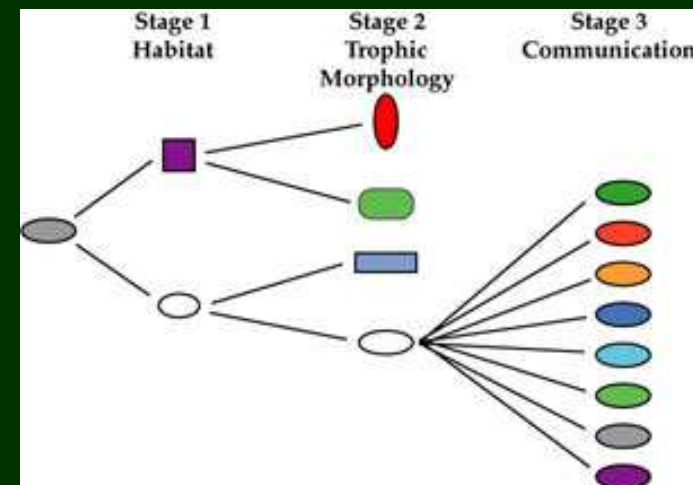
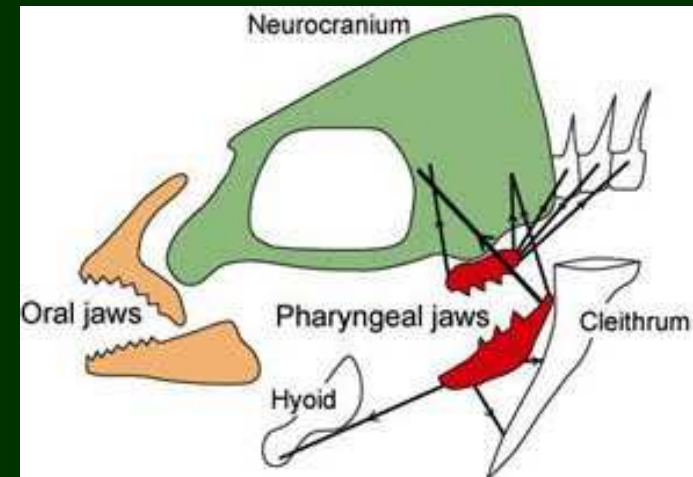
(Adaptivní) radiace

- periody „mimořádně rychlé speciace“ v rámci nějaké fylogenetické linie
- mechanismus nejasný: **zvýšení rychlosti speciace nebo snížení rychlosti vymírání?** (spíš to druhé)
- často spojené s osidlováním nového prostředí
- obvykle spojené s „klíčovou inovací“



Klíčová inovace (*key innovation*)

- obvykle soubor vlastností, které umožňují rozběhnutí evoluce různými směry
- např. rozvolnění svaloviny zadních nohou a ocasu u ptáků, odpojení funkce předních a zadních končetin u bipedních obratlovců (např. lidé)
- kostra čelistí a faryngeální zuby cichlid (→ ichtyofágní, entomofágní apod. predace, algofagie, lepidofagie, pedofagie etc.)



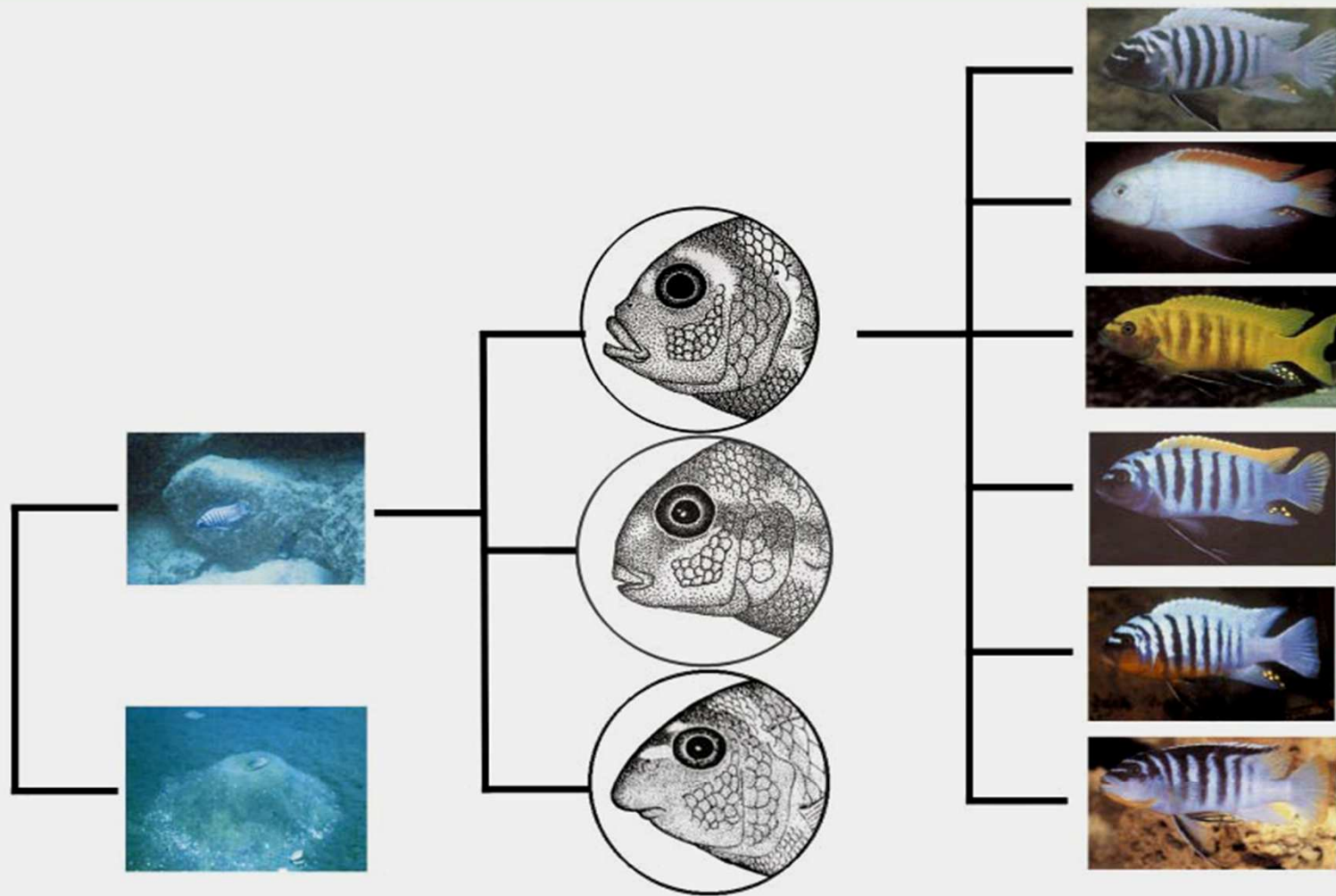


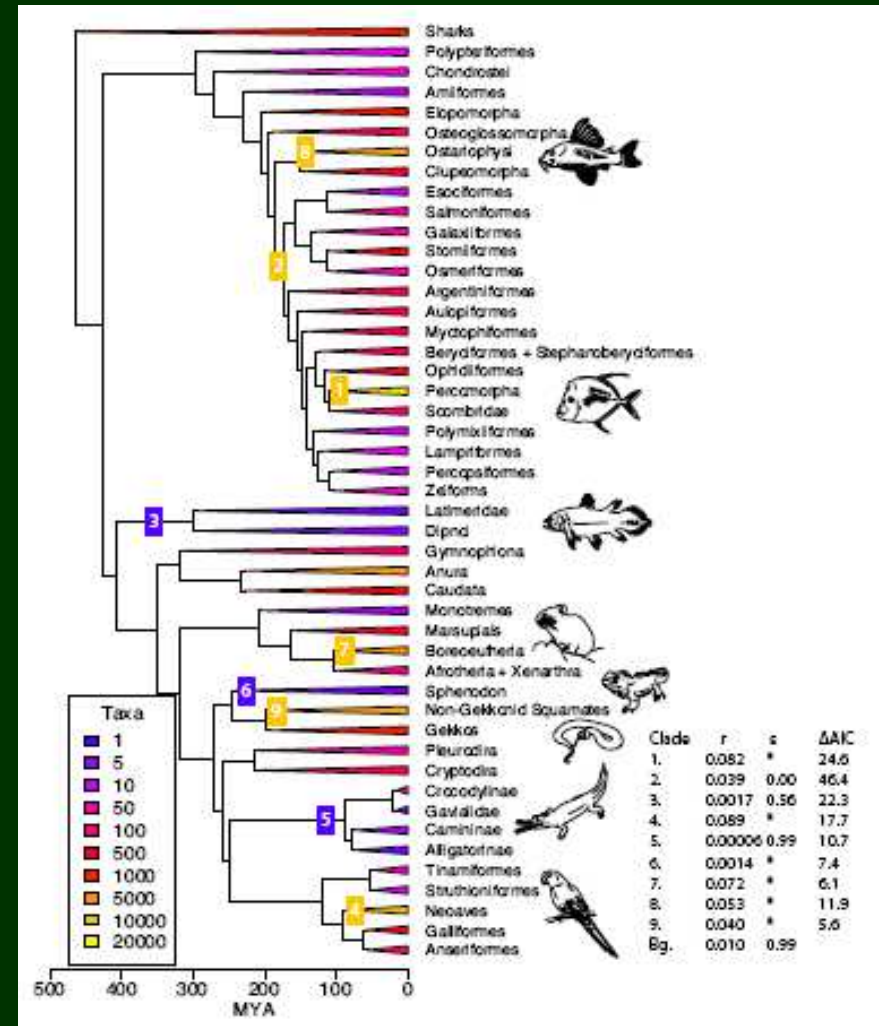
Fig. 1 A proposed phylogenetic history of Lake Malawi's rock-dwelling cichlids based on several molecular phylogenies of Lake Malawi cichlids (Meyer *et al.* 1990; Kocher *et al.* 1993; Meyer 1993; Moran *et al.* 1994; Moran & Kornfield 1995; Albertson *et al.* 1999). Lake Malawi is presumed to have been invaded by a riverine generalist closely allied with Lake Tanganyika's haplochromine tribe approximately 700 000 years ago. This common ancestor subsequently diverged during the primary radiation into the sand-dwelling and rock-dwelling lineages. The rock-dwelling lineage diverged during the secondary radiation into the 10–12 currently recognized mbuna genera. These genera are distinguished primarily on the basis of trophic morphology suggesting the importance of trophic competition during this period of the radiation. The spectacular species richness of the mbuna principally arose during the tertiary radiation. During this period, as many as 25 species per genus diverged presumably in response to sexual selection via female choice for male secondary sexual characteristics such as colour pattern. Line drawings courtesy of R. C. Albertson, colour images courtesy of Konings (1990).

- fylogenetické linie mimořádně bohaté, anebo normální, ale obklopené mimořádně chudými?
- známe „čistou diverzifikaci“ plus absolutní datování

Radiace?

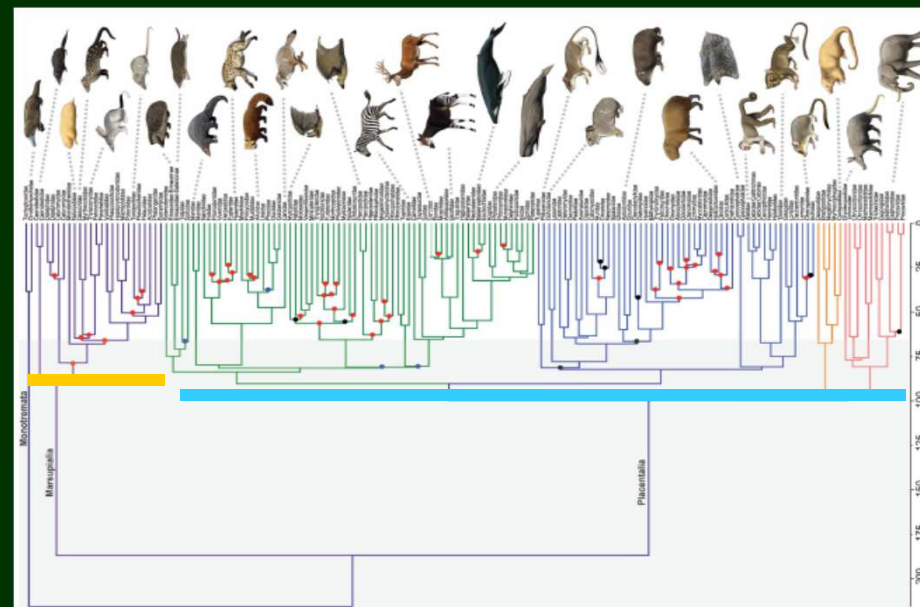
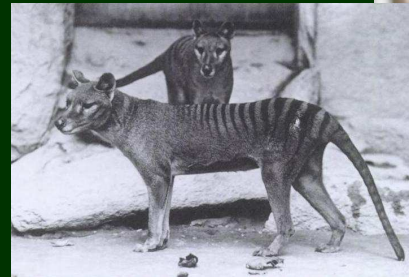


© Mark Erdmann



Radiace?

- **vačnatci**: jsou skoro stejně staří jako **placentálové**
- diverzita i disparita vačnatců je vlastně *nízká*
- placentálové nejvíc diverzifikovali na severní polokouli (Boreoeutheria 5010 x Monotremata 5, Marsupialia 340, Xenarthra 35, Afrotheria 83)



Vačnatci x placentálové

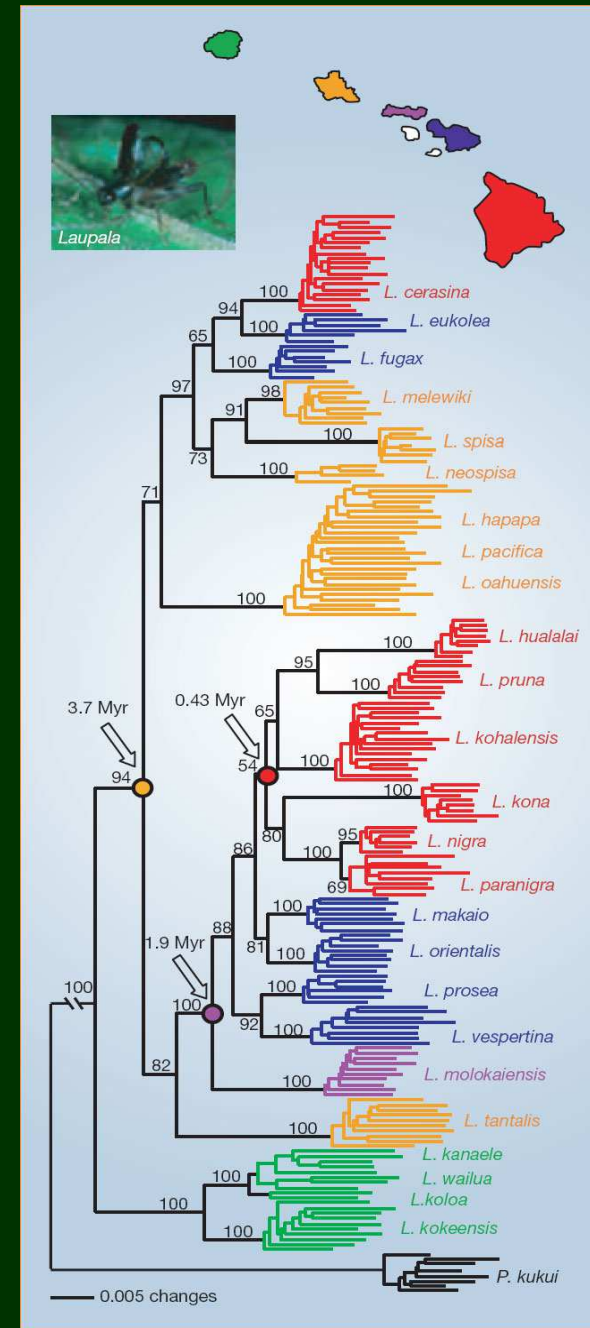
- „v Austrálii žijí vačnatci proto, že tam nejsou placentálové“ x v Austrálii žije cca 60 druhů placentálů už cca 4 My (z toho 10 *recentně* vymřelých → vyšší procento než u vačnatců)
- (+ eocénní *Tingamarra*?)
- v Jižní Americe draví vačnatci (Sparassodonta) vymřeli dřív, než přišli placentálové
- kompetitivní vytlačení vačnatců placentály nikdy neproběhlo



Ne každá radiace musí být „adaptivní“



- *Laupala* (Gryllidae):
- kryptické druhy s prudce divergujícím rozpoznávacím systémem druhu (cvrčení)



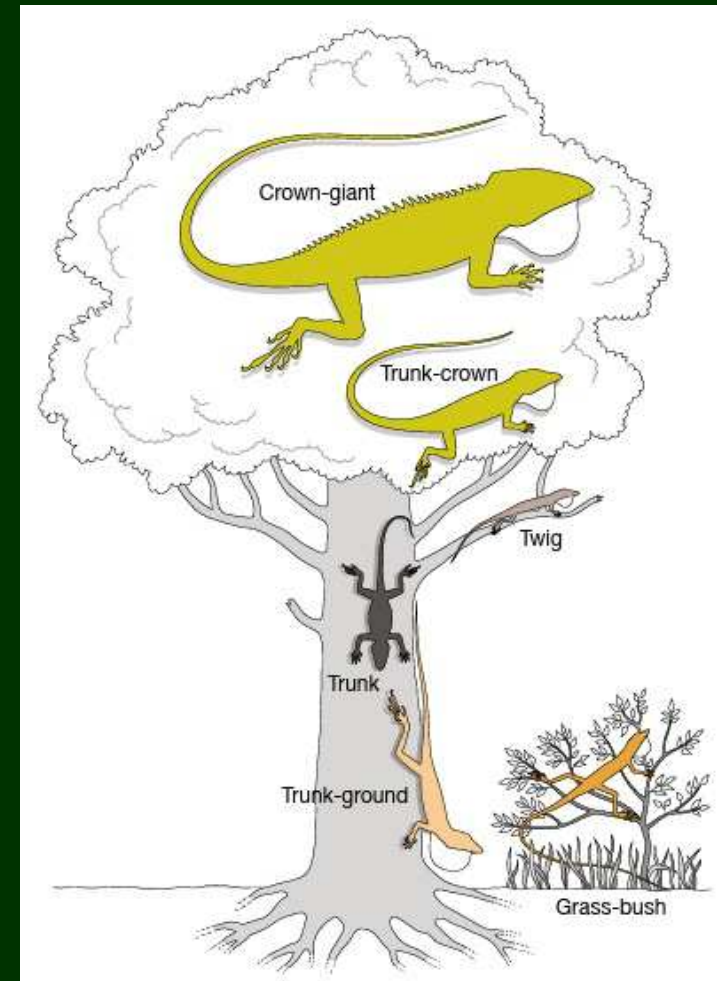
Adaptivní radiace a explozivní diverzifikace

- *Brocchinia* = sesterská skupina ostatních, málo druhů, ale obrovská ekologická disparita
- x *Navia* = největší rod bromelií, mnoho druhů na tepui



Adaptivní radiace

- mají nějakou logiku?
- → paralelně se opakující radiace u blízce příbuzných druhů, např. osidlování karibských ostrovů leguány rodu *Anolis*



GREATER ANTILLES islands, which consist of Cuba, Hispaniola (Haiti and the Dominican Republic), Puerto Rico and Jamaica, each have an anole that has evolved to live primarily on twigs.



Anolis angusticeps



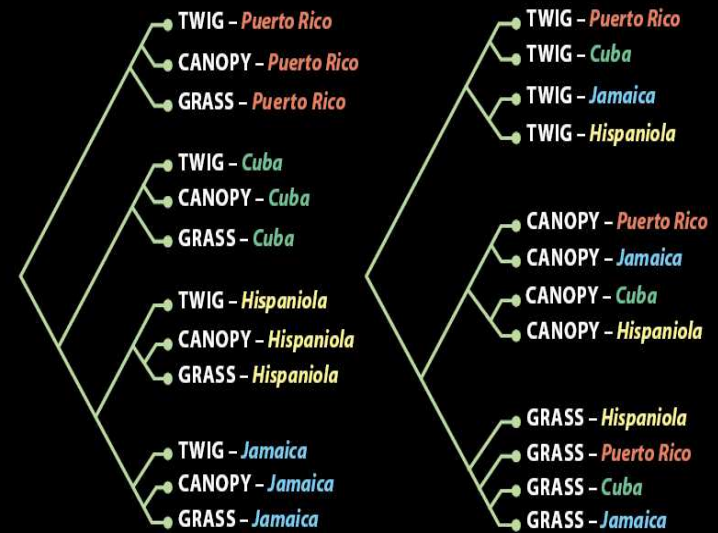
A. insolitus



A. valencienni



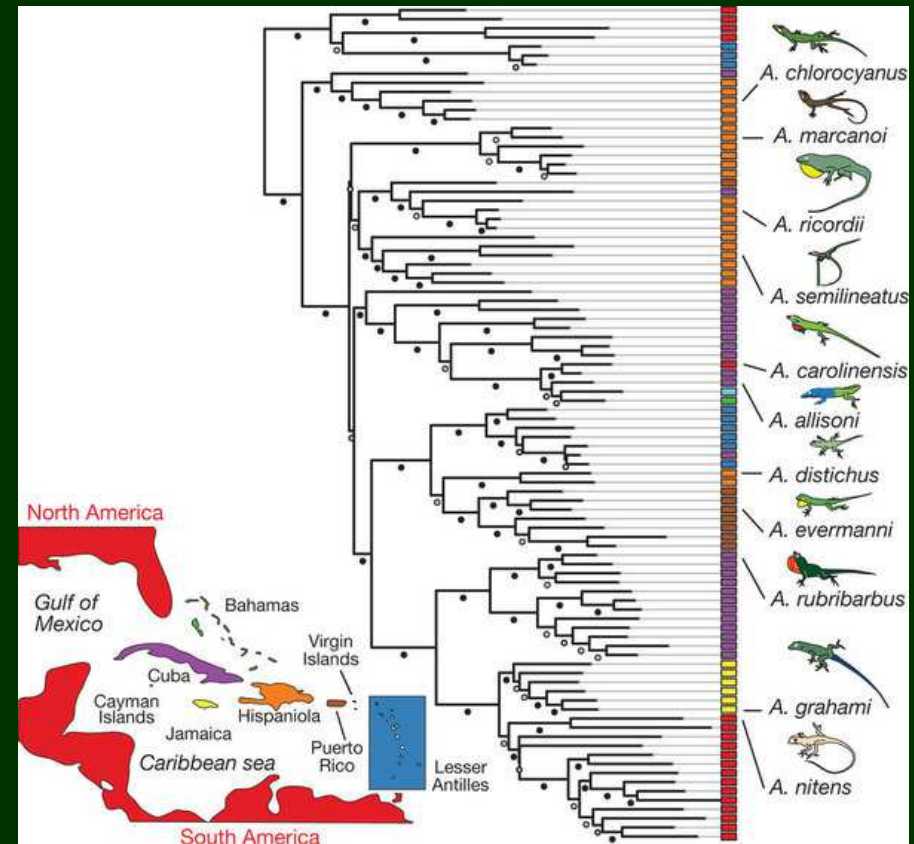
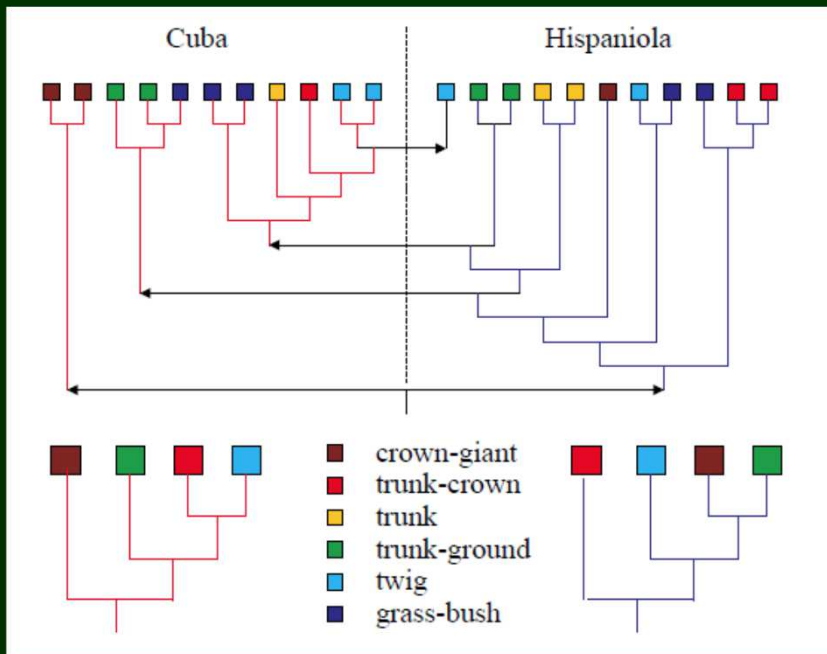
A. occultus



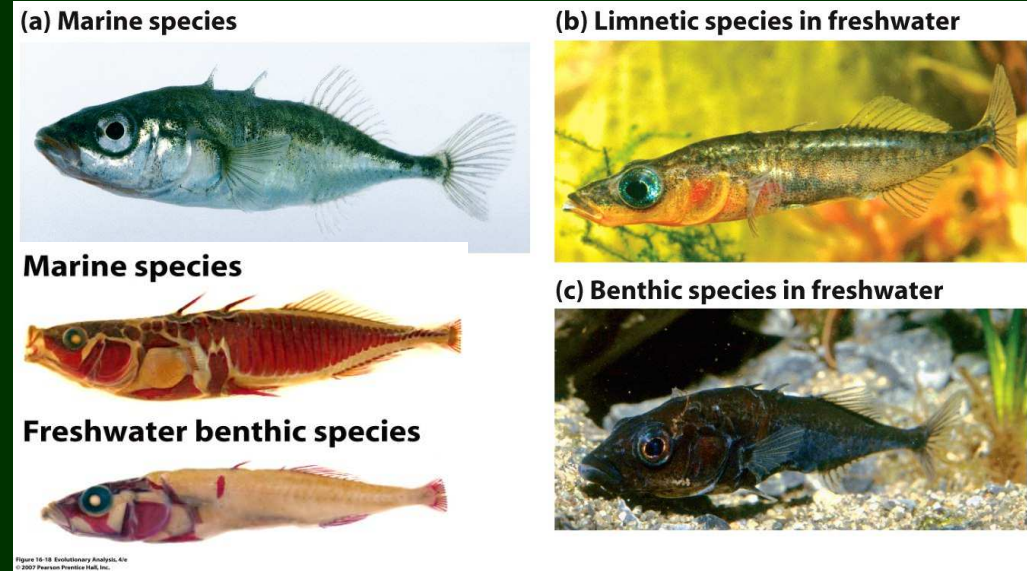
EVOLUTIONARY TREES depict two of many possible hypotheses about the anole lizards' genetic relatedness. At one extreme, each kind of specialist evolved again and again, on different islands (*left*). At the other extreme, each specialist evolved only once and then ended up on various islands (*right*). DNA analysis suggests that a situation similar to the first scenario is more likely.

Fylogeneze karibských anolisů

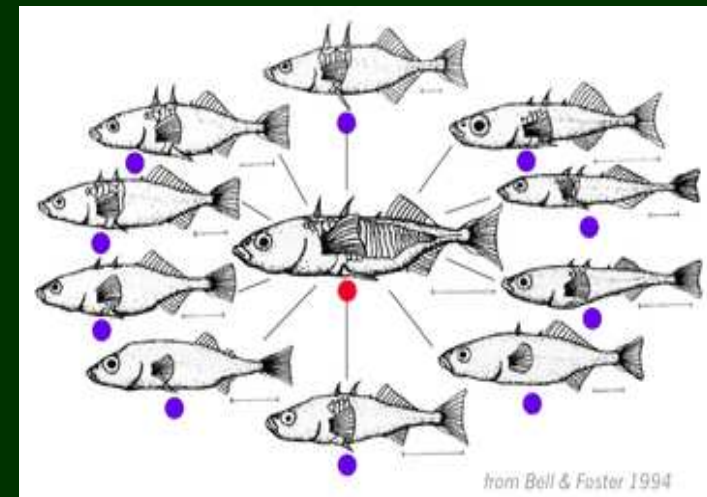
- ekomorfy vznikají konvergentně na každém ostrově, meziostrovních disperzí je minimum
- i když jsou na ostrovech stejné ekomorfy, pořadí jejich vzniku je odlišné



Paralelní adaptivní radiace

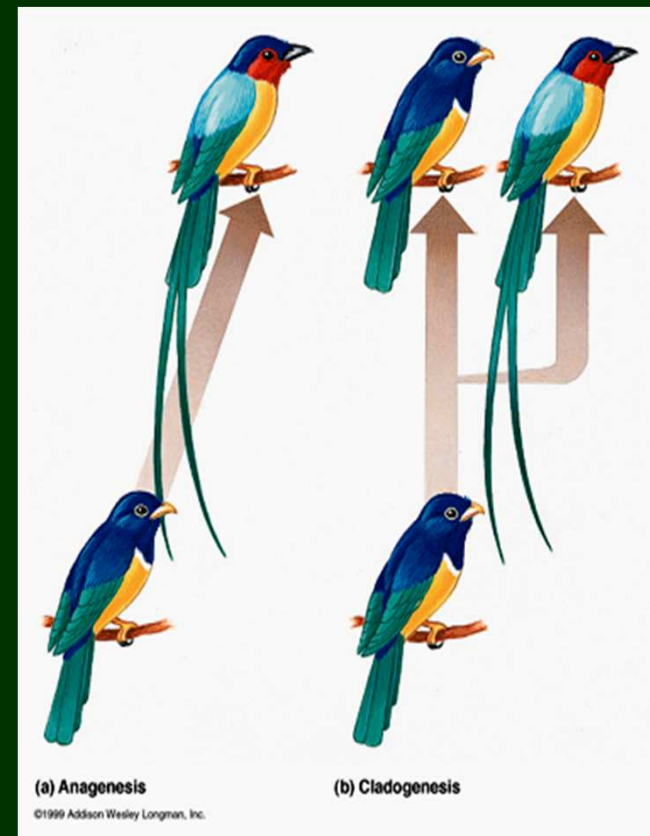


- ze stejného genetického materiálu vzniká ve stejných podmínkách několikrát totéž řešení
- např. paralelní vznik pelagické a bentické formy koljušek (*Gasterosteus*) v severských jezerech (**sympatrická speciace**) – 10–20k generací postačí
- reprodukční izolace uvnitř každého jezera x stejné formy z různých jezer si nejsou příbuzné



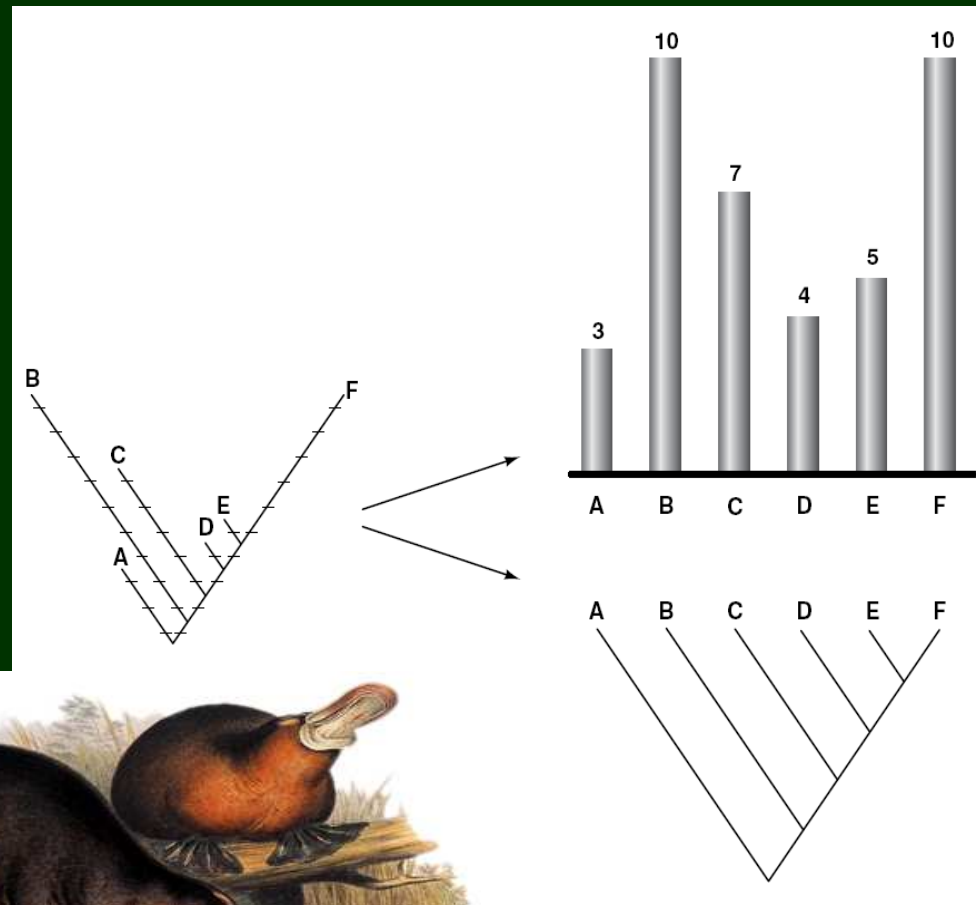
Fylogeneze

- Kladogeneze = štěpení fylogenetického stromu (speciace, extinkce) = „**rozmnožování druhů**“
- Anageneze = evoluční změna mezi dvěma kladogenetickými událostmi = „**ontogeneze druhu**“
- Stazigeneze (stáze) = nepatrná či nulová anageneze (kryptické druhy ~ „experimentální důkazy stáze“ v dnešním světě)



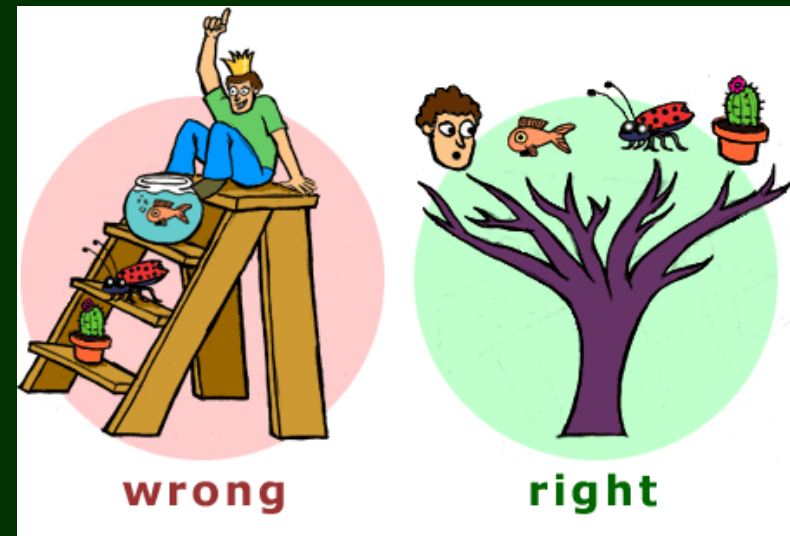
Anageneze a kladogeneze

- POZOR
- pojmy „primitivní × odvozený“ jsou anagenetické, nikoliv kladogenetické

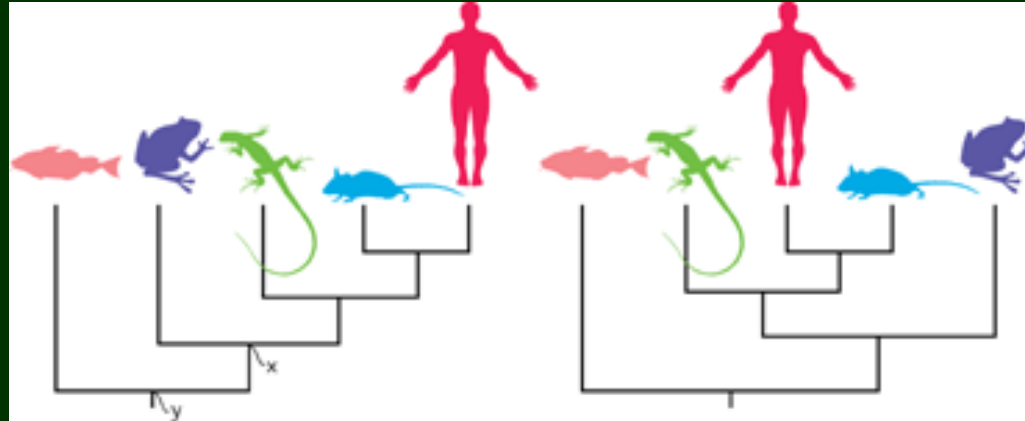


- naprosto nutné je aplikovat „myšlení ve stromech“ (*tree thinking*)
- x je kontraintuitivní, máme sklony myslet (a vykládat) jinak:
 - „od ryb k člověku“,
 - „na cestě k osídlení souše“,
 - „primitivní skupina“,
 - „nižší obratlovci“,
 - „člověk (ne)pochází z opice“,
 - „nártouni jsou přechod mezi poloopicemi a opicemi“ ...
 - („*ladder thinking*“)

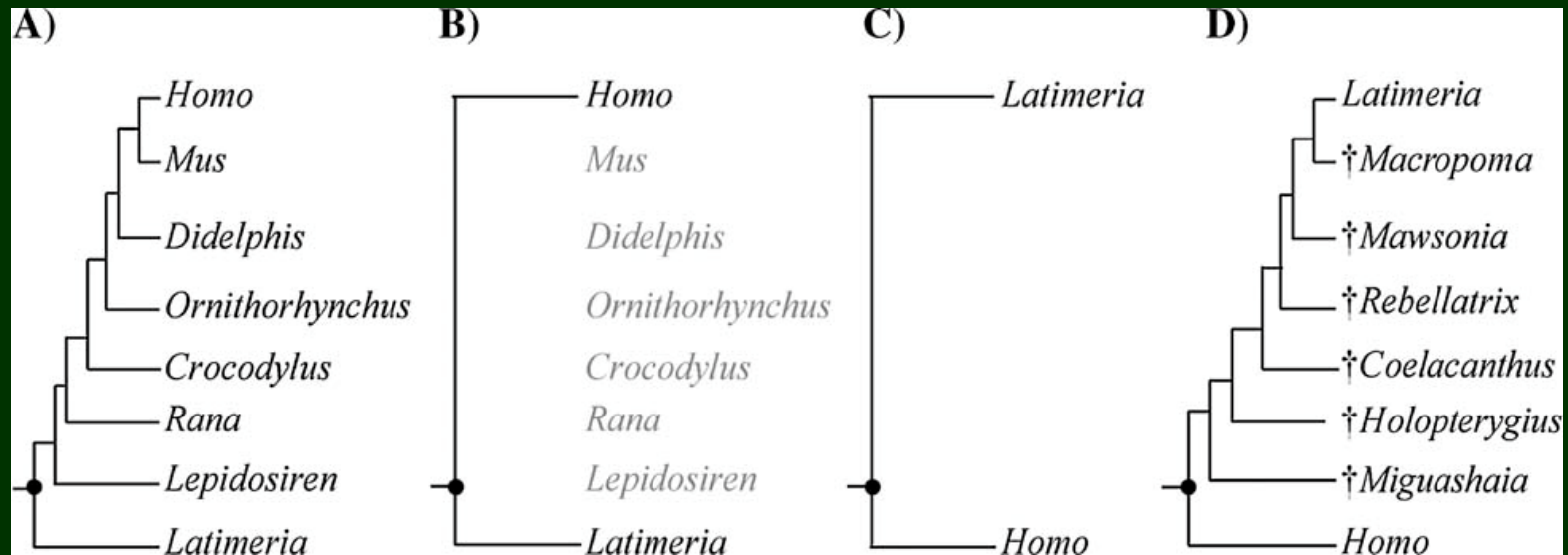
Strom



„Žebříkové“, nebo „stromové“ myšlení



„latimérie je primitivní (bazální) příbuzný čtyřnožců“



Rychlost anageneze

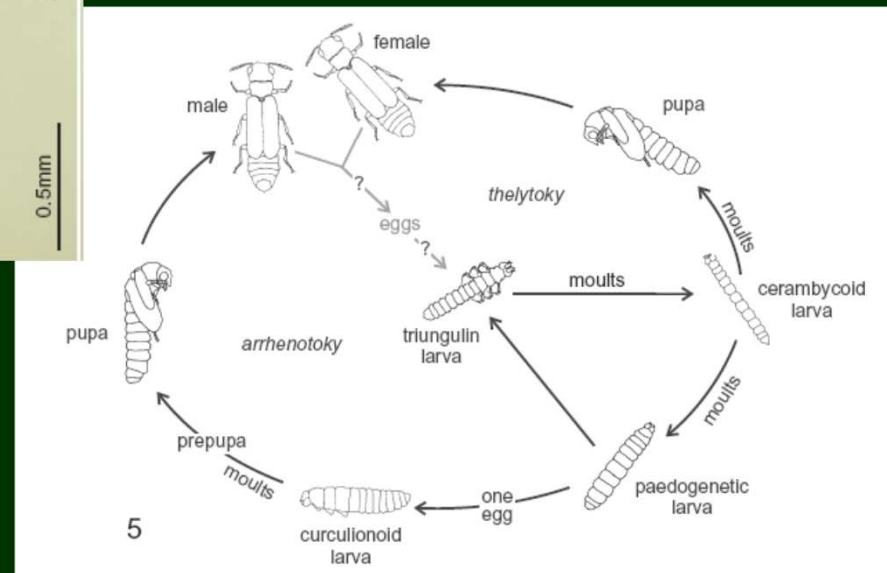
- darwin = změna rozměru za jednotku času $(\ln X_1 - \ln X_2)/t$ (1 darwin = 2.718/1My)
- haldane = změna o jednu směrodatnou odchylku za generaci
- evoluce je **velmi různě rychlá**
- neexistuje žádná obecná teorie rychlosti evoluce, takže
- evoluce nemůže být „příliš rychlá“ ani „příliš pomalá“
- i ta (paleontologicky) nejrychlejší evoluce je zoufale (a záhadně) pomalá z genetického hlediska
- proč je vlastně „evoluce tak málo“?

Stáří druhu I

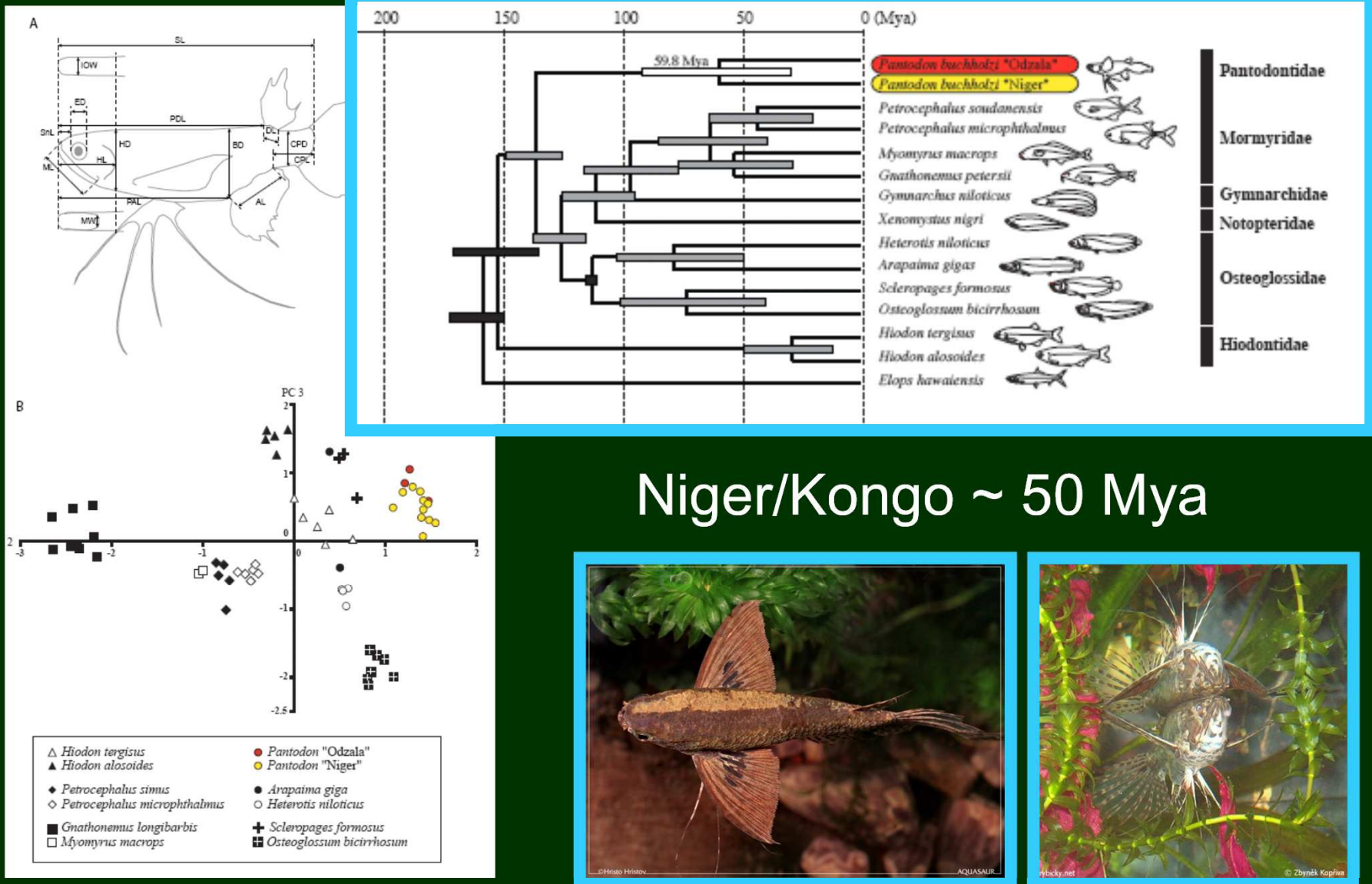
Micromalthus debilis



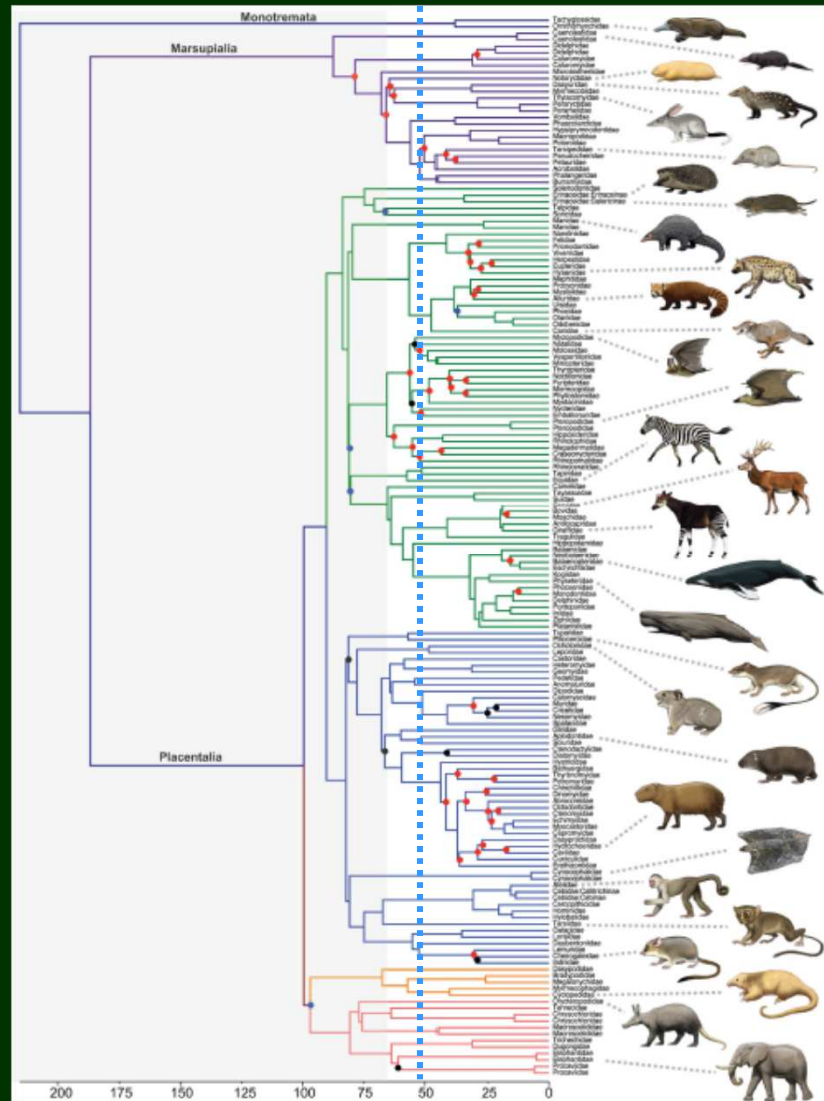
~ 20 My



Stáří druhu II: *Pantodon buchholzi*



Pantodon buchholzi x *savci*

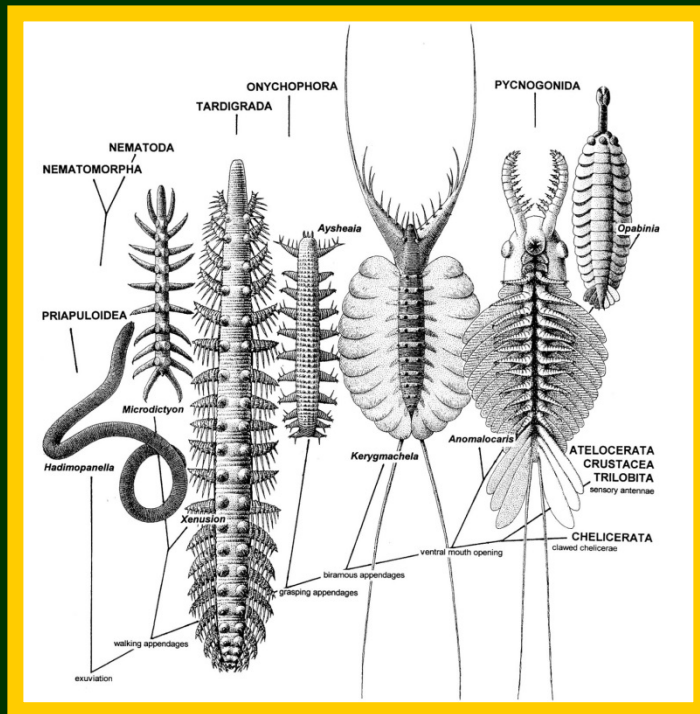


„Živé zkameněliny“

- nápadně staré
- nápadně primitivní
- s nápadně nízkou diverzitou
- ale je to vůbec pravda?



„Živé zkameněliny“



† *Aysheia*

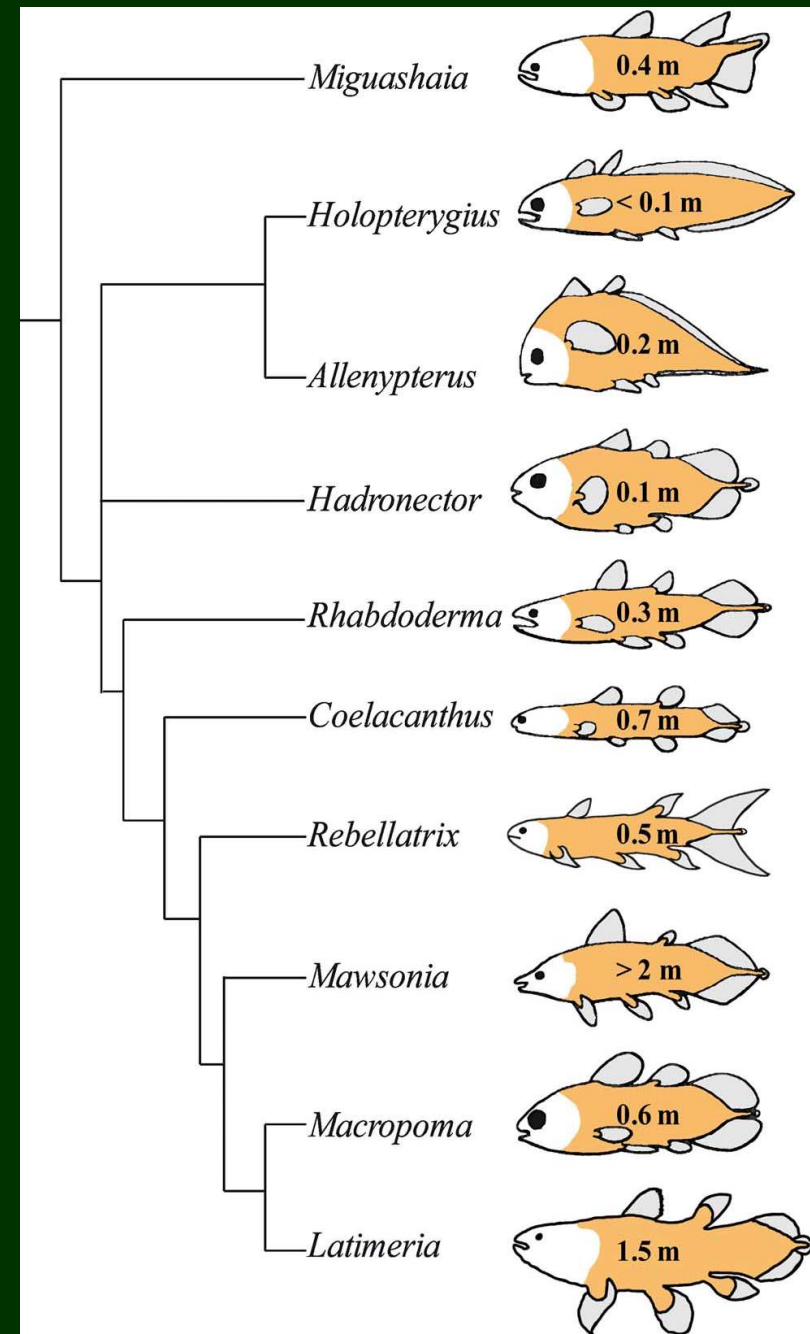
- často založeno jen na zcela povrchní podobnosti
- prvohorní „drápkovci“ žili úplně jinak než recentní, moc se jim nepodobali a někteří jim nebyli ani bezprostředně příbuzní

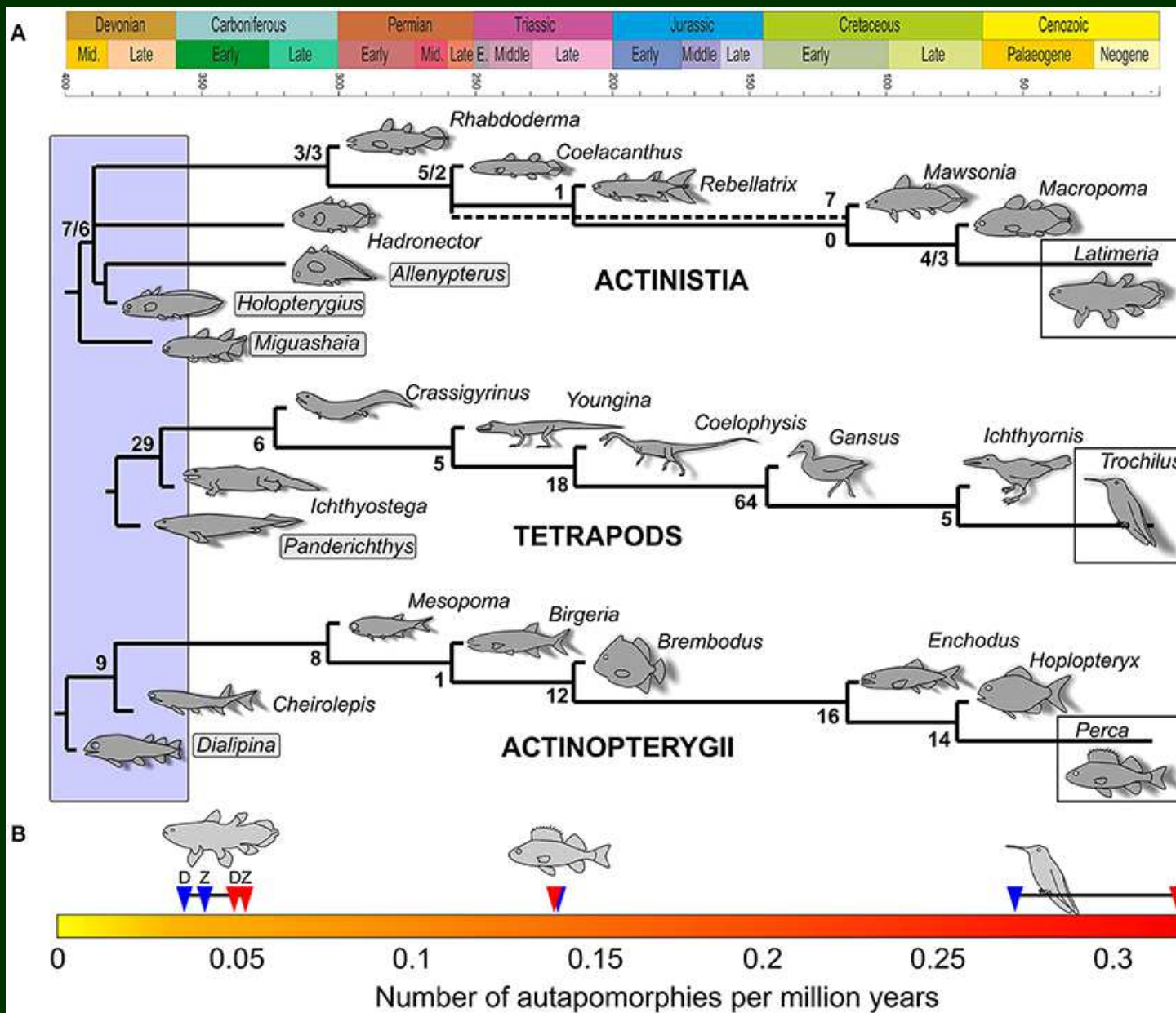


Peripatus

Latimérie jako „živá fosilie“

- 1. zpomalení molekulární evoluce je sporné
- 2. latimérie se nepodobá vymřelým zástupcům Actinistia – tj. morfologická evoluce nebyla pomalá (např. latimérie je větší než většina aktinistií, *Macropoma* měla osifikovaný plynový měchýř, *Latimeria* ho má vyplněný tukem → jiné prostředí)

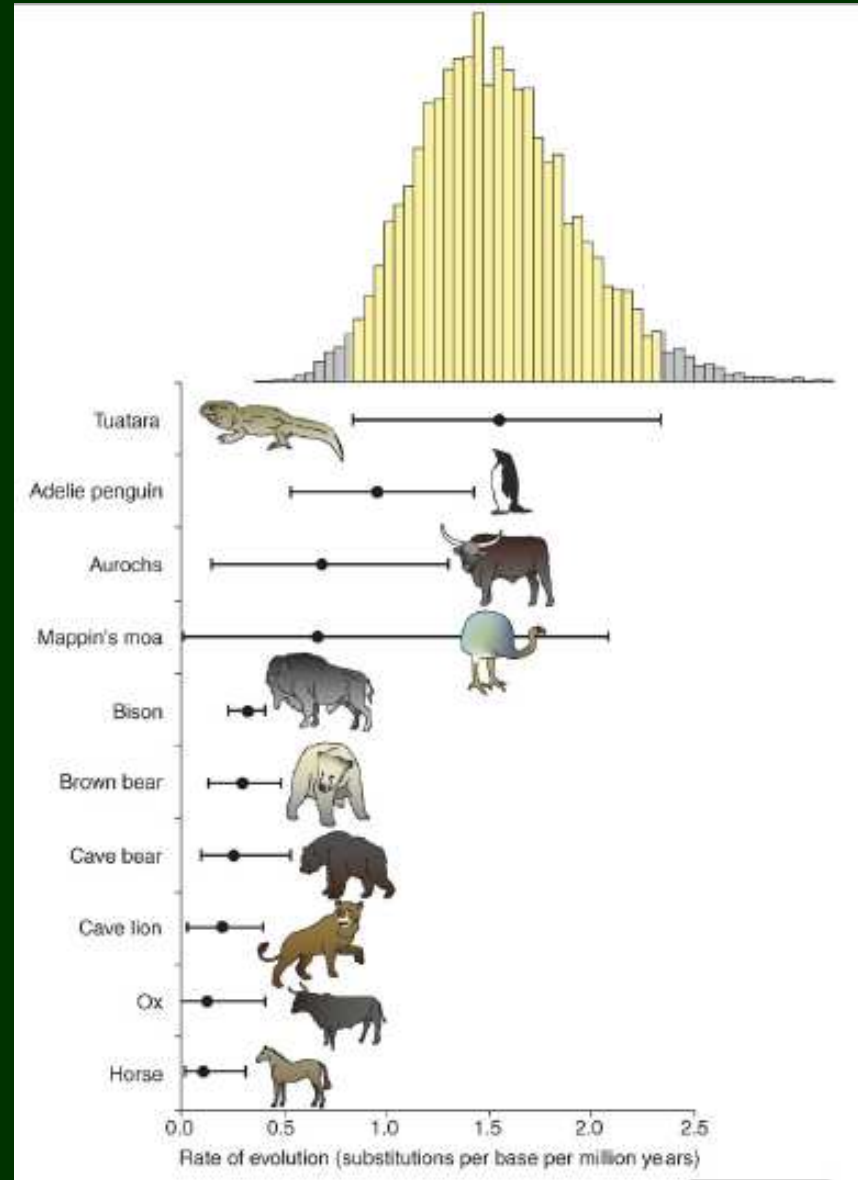




Živé zkameněliny a molekulární evoluce

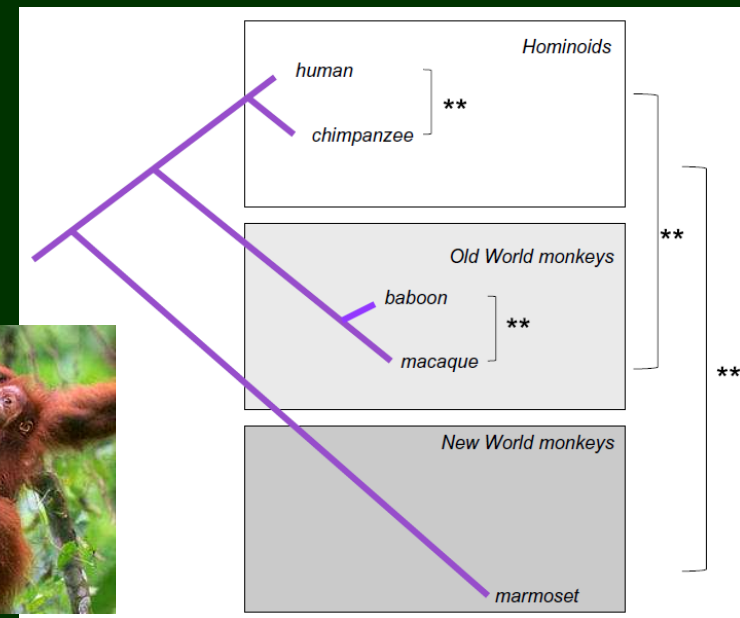
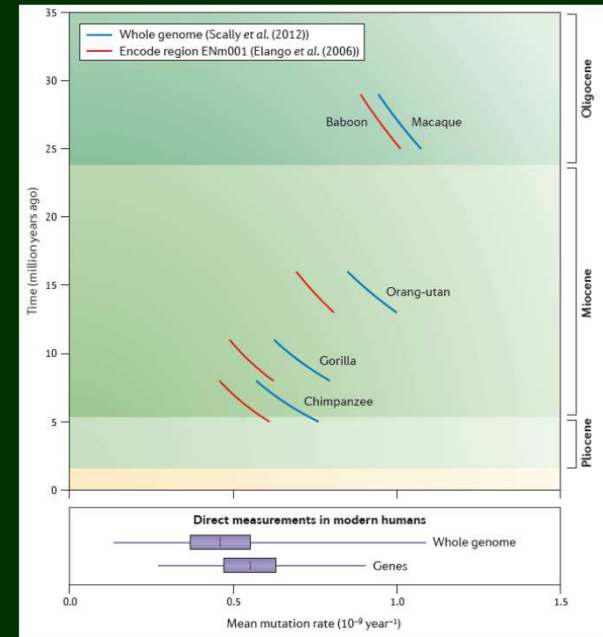


Sphenodon



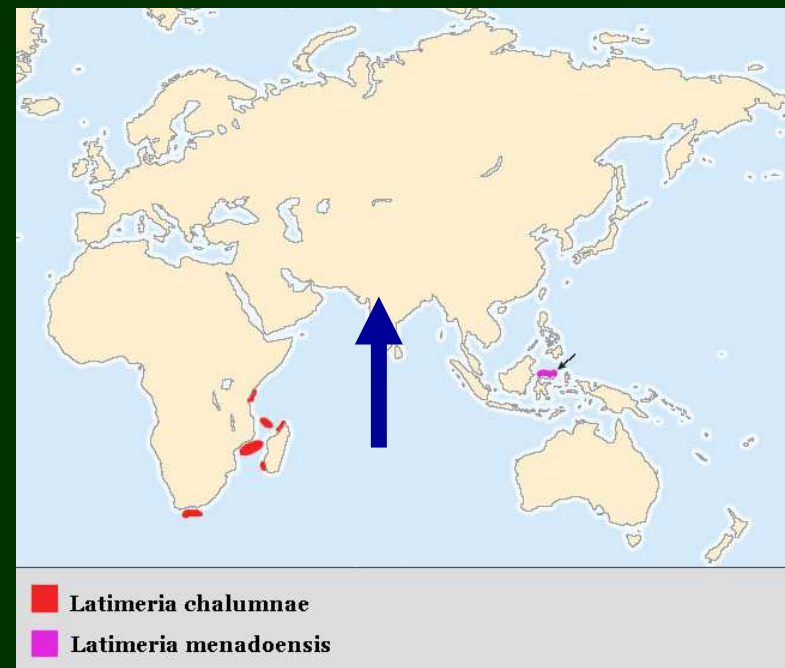
„Hominoid slowdown“

- zpomalená molekulární evoluce u savců: **delfíni, sloni, lidoopi (a lidé)**
- molekulární evoluce odráží demografii (rychlost rozmnožování, délka generace, počet mláďat) spíše než „makroevoluci“

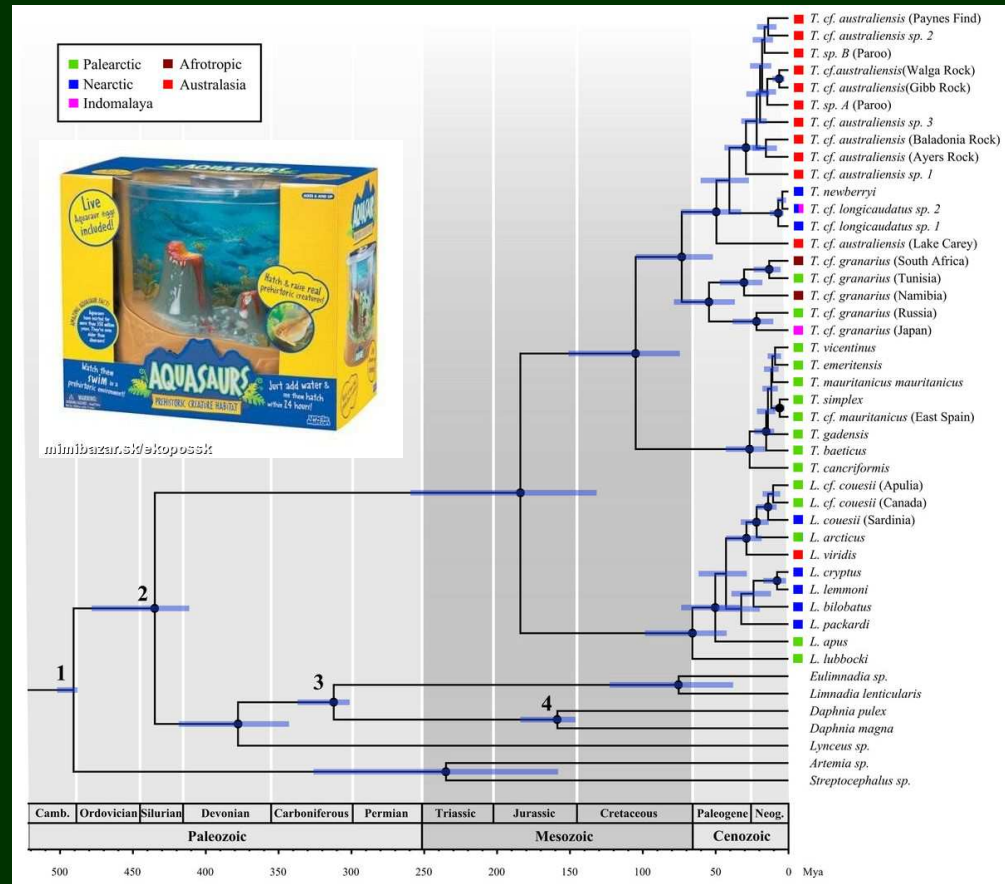


Stáří „živých fosilií“

- *Latimeria*: dva druhy staré ~5 My
- nebo ~30-40 My? (mtDNA: odpovídalo by rozdělení areálů po kolizi Indie s Eurasií)
- všechny dnešní druhy jsou staré maximálně pár milionů let a žádní „současníci dinosaurů“ neexistují

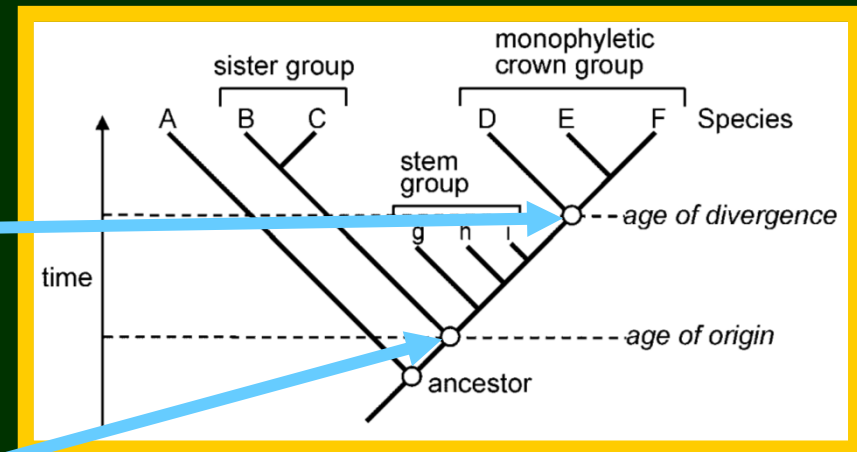


Triops jako „živá zkamenělina“



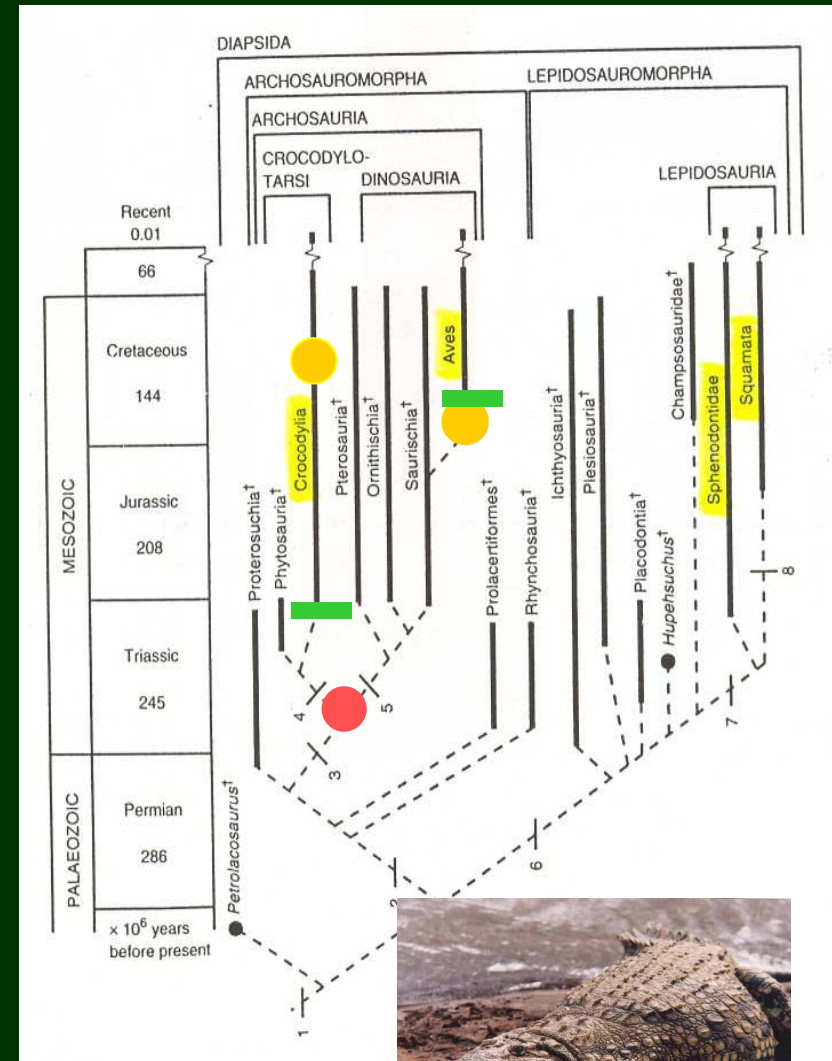
Stáří fylogenetické skupiny

- záleží na pojetí taxonu
- 1. **node-based**: druhy D, E, F, jejich společný předek (*MRCA*) a všichni jeho potomci → *age of divergence*
- 2. **branch-based**: druh D a všechny druhy, které jsou mu bližší než druhu B nebo C → *age of origin*
- obvyklý konflikt mezi paleontologií (1) a genetikou (2)!



Krokodýlové jako „živé fosilie“

- společný předek dnešních krokodýlů žil před 90 My (*AD*)
- krokodýlové jsou sesterská skupina dinosaurů a oddělili se od nich před ~240 My (*AO*)
- ptáci (jedna podskupina dinosaurů) jsou tedy stejně staří (*AO*)
- → krokodýlové (dnešní) jsou mladší než (dnešní) ptáci (*AD*), ale pocházejí ze stejně starého předka (*AO*)
- x starým kmenovým krokodýlům říkáme „krokodýlové“, ale stejně starým kmenovým ptákům říkáme „dinosauři“

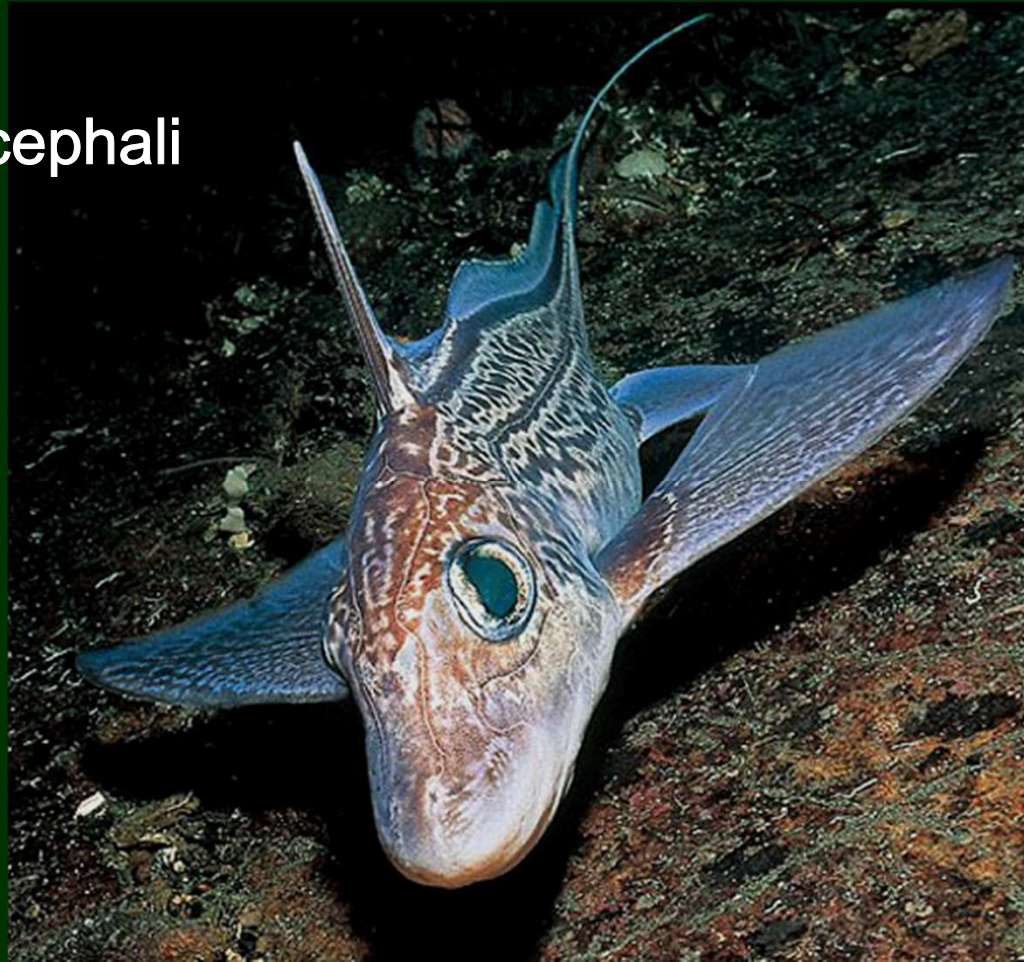


Relikty a „živé fosilie“

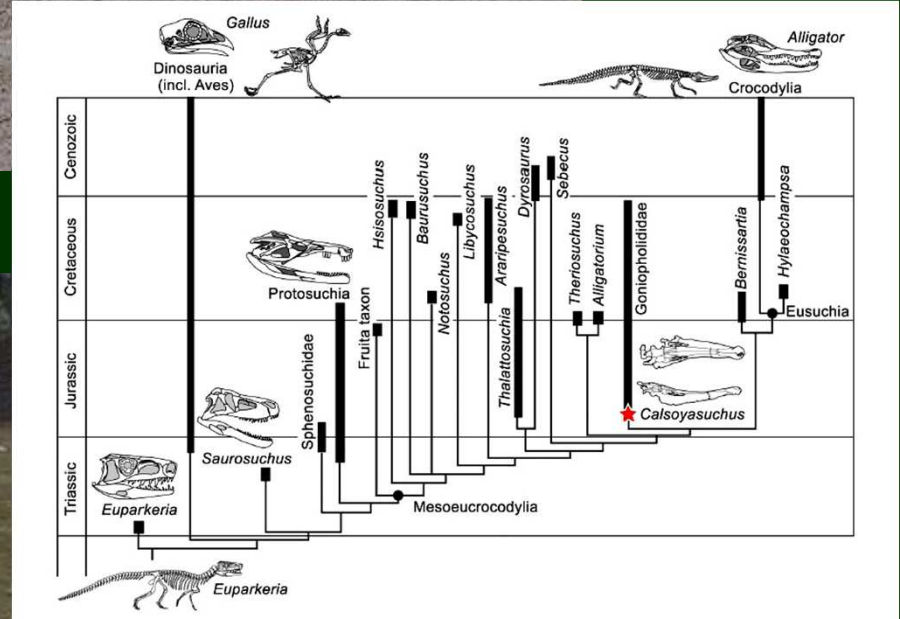
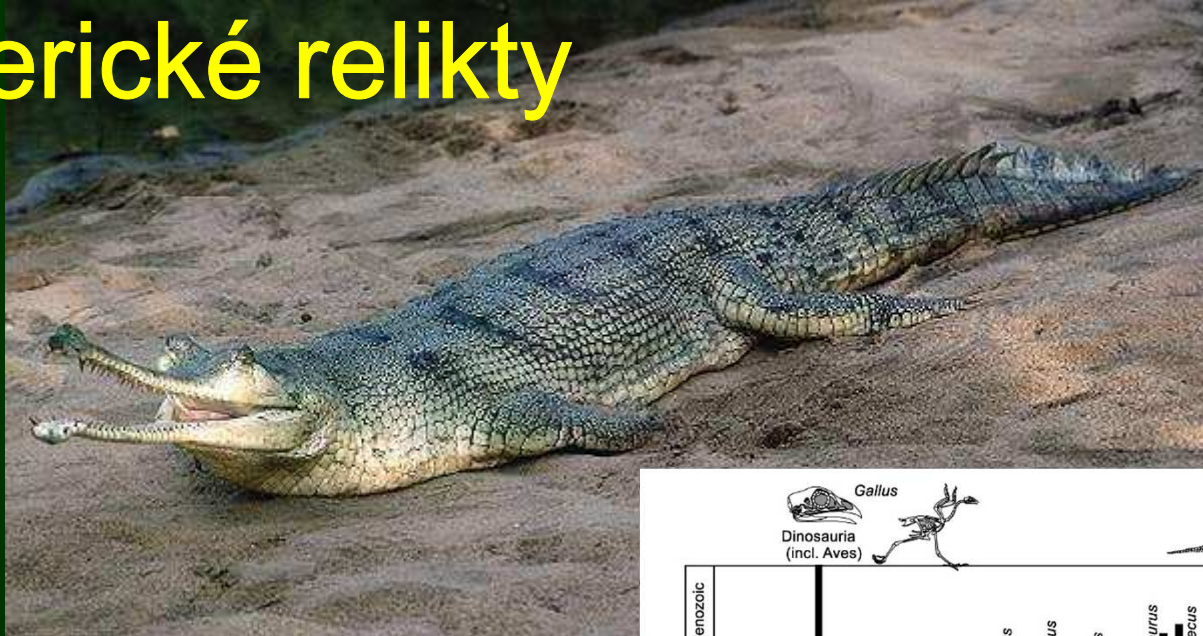
- termíny zcela mlhavé, spíše žurnalistické
- ALE
- „**numerický relik**“ (skupina dříve velká a pestrá, nyní redukovaná)
- „**fylogenetický relik**“ (skupina vždy malá, tj. *má něco s fylogenezí*)

Fylogenetické relikty

Holocephali

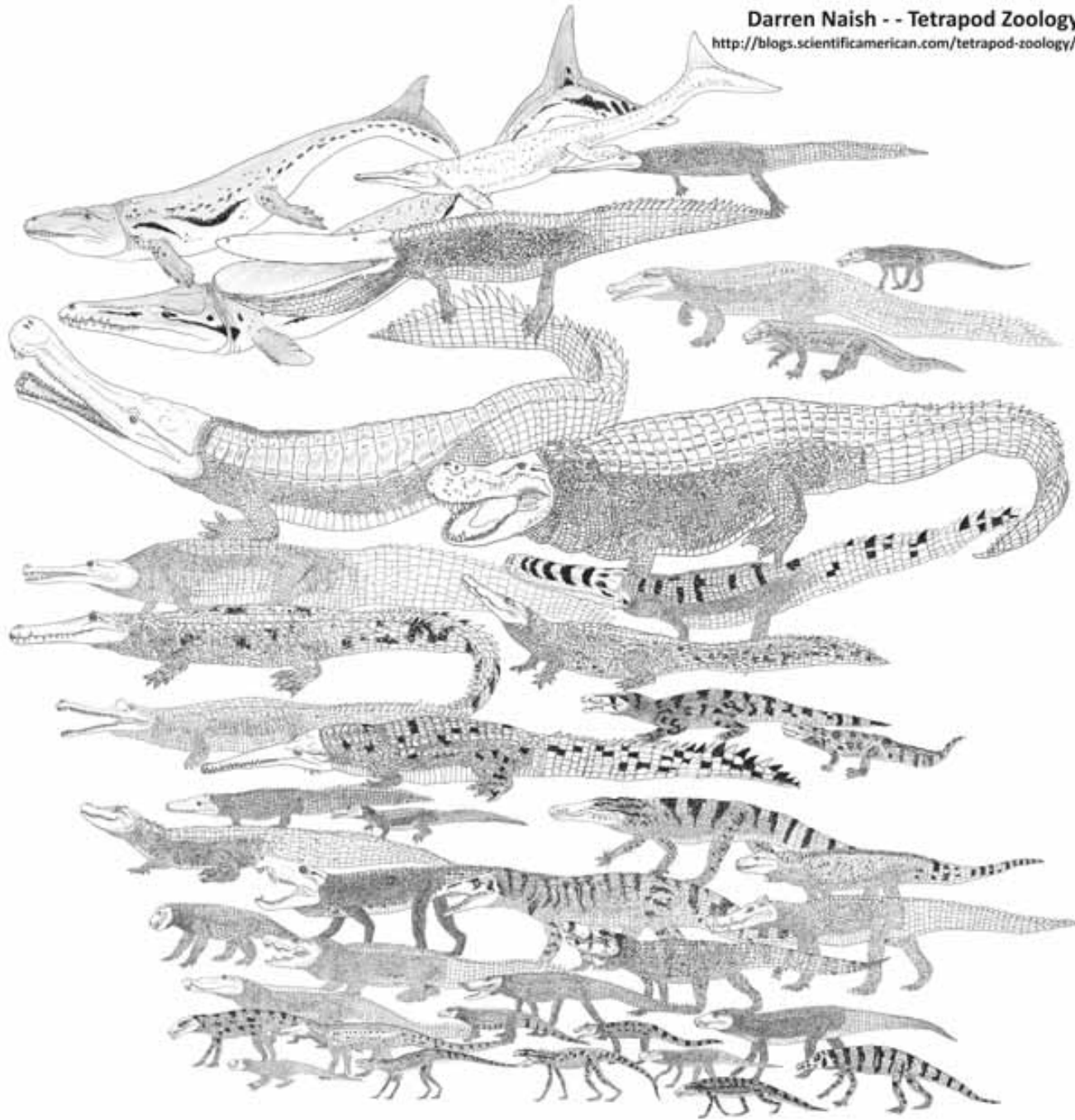


Numerické relikty



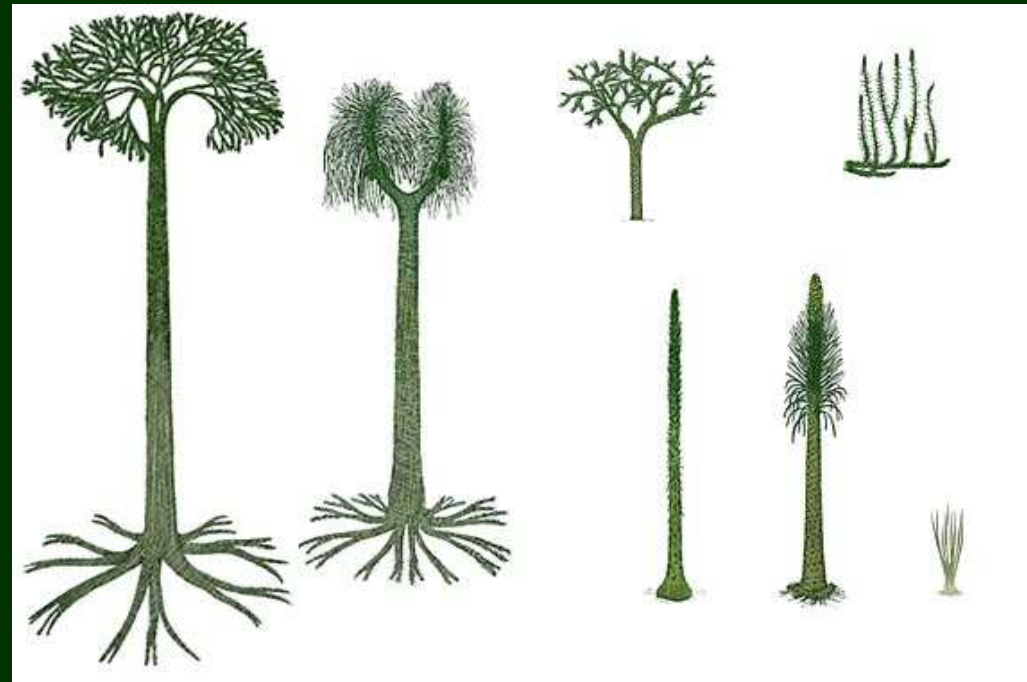
Darren Naish - - Tetrapod Zoology

<http://blogs.scientificamerican.com/tetrapod-zoology/>



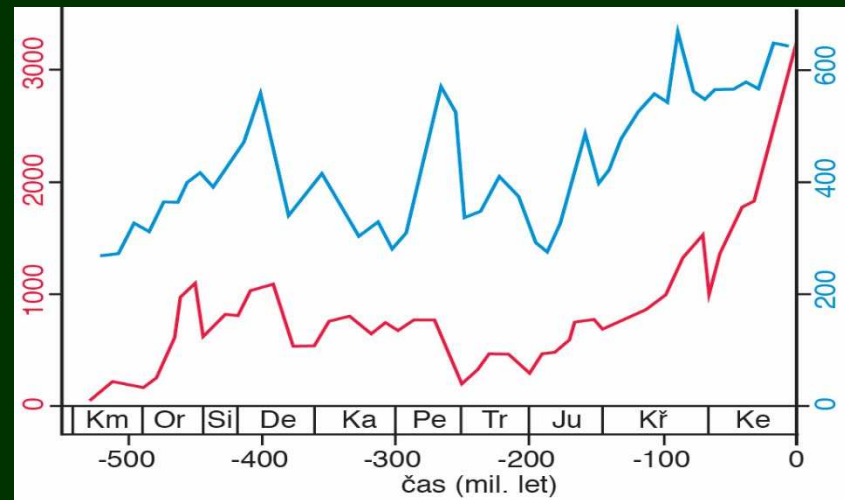
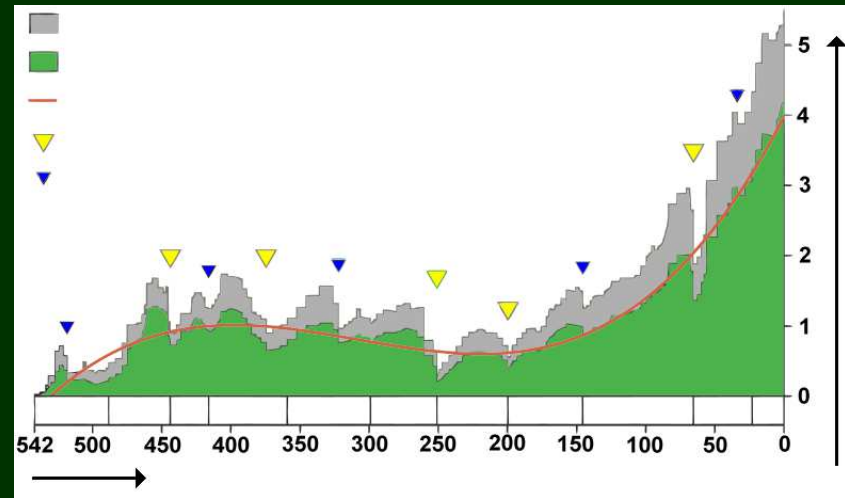
Numerické relikty

Lycophyta (= Lycopodiidae)



Růst biodiverzity

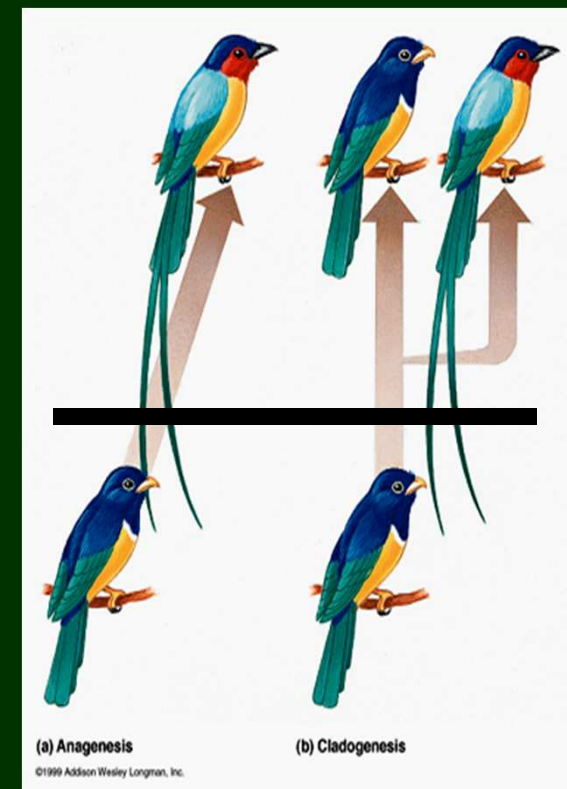
- vcelku rovnoměrný růst počtu „rodů“ od kambria po současnost (možná „provohorní plató“) + masové extinkce
- x není to zčásti artefakt („tah současnosti“)?
- (známe taxon z jednoho bodu v minulosti a ze současnosti – automaticky přidáváme jeho přítomnost do mezery mezi jeho prvním výskytem a současností)



červená křivka: klasika; **modrá křivka:** pouze reálná přítomnost ve fosilním záznamu)

Extinkce (vymírání)

- „smrt posledního jedince“ (tj. u sexuálních organismů „smrt předposledního jedince“)
- pozor na „chronospecies“ v nekompletním fosilním záznamu: **pseudoextinkce** i **pseudospeciace** („**fyletická speciace**“)

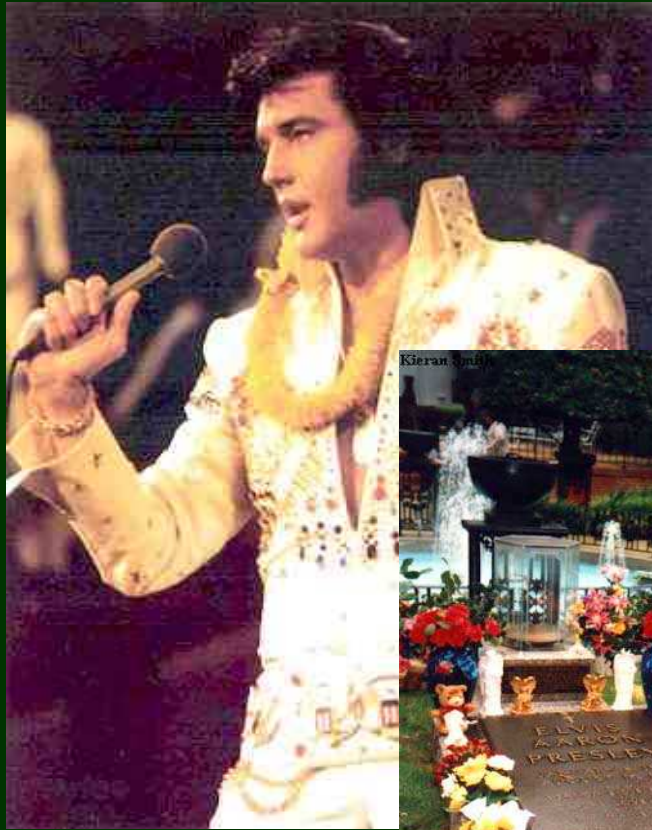


Lazarovské taxony

- druh/taxon, který zmizel z fosilního záznamu („vymřel“), ale byl objeven později (i jako recentní)



Elvisovské taxony

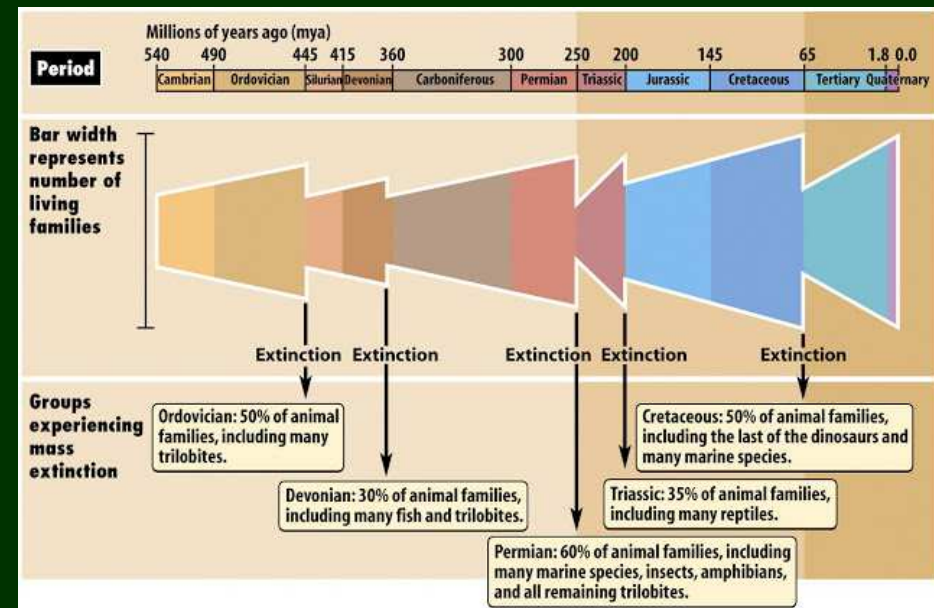
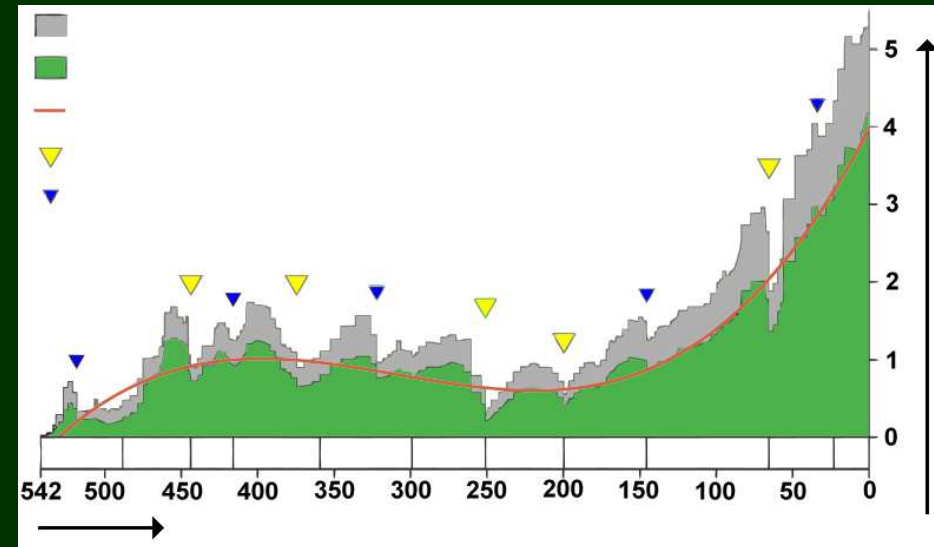


Lobothyris?

Extinkce normální a masové

„Velká pětka“

- konec ordoviku
- konec devonu
- perm/trias
- konec triasu
- křída/třetihory (K/T)



Příčiny masových extinkcí

- geologická aktivita
- geografické příčiny?
(spojování a rozpad kontinentů)
- klimatické příčiny
- extraterestriální příčiny?
- z biologického hlediska je to skoro jedno: organismy reálně hynou na zmenšení populací a areálů
- na velké maléry se ovšem nelze adaptovat (jsou z hlediska evoluce organismů příliš vzácné)
- zpomalení množení, anebo přímé zabití jedinců???



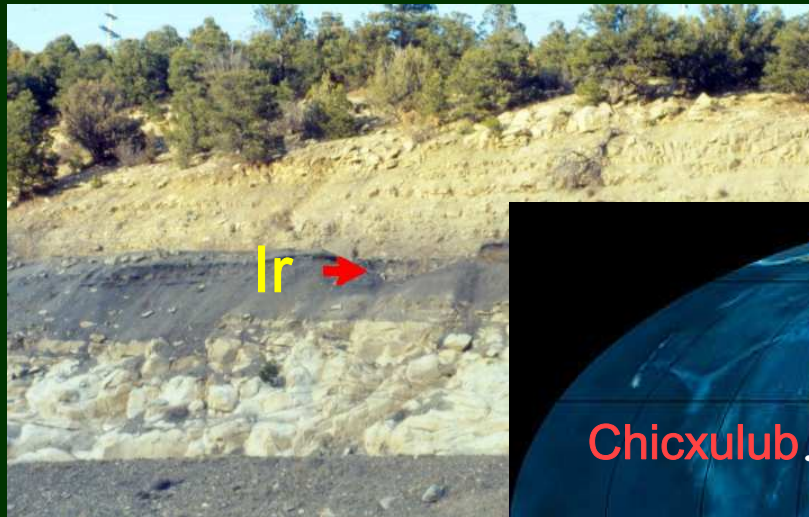
„Velká pětka“

Table 1 | The ‘Big Five’ mass extinction events

Event	Proposed causes
The Ordovician event ⁶⁴⁻⁶⁶ ended ~443 Myr ago; within 3.3 to 1.9 Myr 57% of genera were lost, an estimated 86% of species.	Onset of alternating glacial and interglacial episodes; repeated marine transgressions and regressions. Uplift and weathering of the Appalachians affecting atmospheric and ocean chemistry. Sequestration of CO ₂ .
The Devonian event ^{4,64,67-70} ended ~359 Myr ago; within 29 to 2 Myr 35% of genera were lost, an estimated 75% of species.	Global cooling (followed by global warming), possibly tied to the diversification of land plants, with associated weathering, paedogenesis, and the drawdown of global CO ₂ . Evidence for widespread deep-water anoxia and the spread of anoxic waters by transgressions. Timing and importance of bolide impacts still debated.
The Permian event ^{54,71-73} ended ~251 Myr ago; within 2.8 Myr to 160 Kyr 56% of genera were lost, an estimated 96% of species.	Siberian volcanism. Global warming. Spread of deep marine anoxic waters. Elevated H ₂ S and CO ₂ concentrations in both marine and terrestrial realms. Ocean acidification. Evidence for a bolide impact still debated.
The Triassic event ^{74,75} ended ~200 Myr ago; within 8.3 Myr to 600 Kyr 47% of genera were lost, an estimated 80% of species.	Activity in the Central Atlantic Magmatic Province (CAMP) thought to have elevated atmospheric CO ₂ levels, which increased global temperatures and led to a calcification crisis in the world oceans.
The Cretaceous event ^{58-60,76-79} ended ~65 Myr ago; within 2.5 Myr to less than a year 40% of genera were lost, an estimated 76% of species.	A bolide impact in the Yucatán is thought to have led to a global cataclysm and caused rapid cooling. Preceding the impact, biota may have been declining owing to a variety of causes: Deccan volcanism contemporaneous with global warming; tectonic uplift altering biogeography and accelerating erosion, potentially contributing to ocean eutrophication and anoxic episodes. CO ₂ spike just before extinction, drop during extinction.

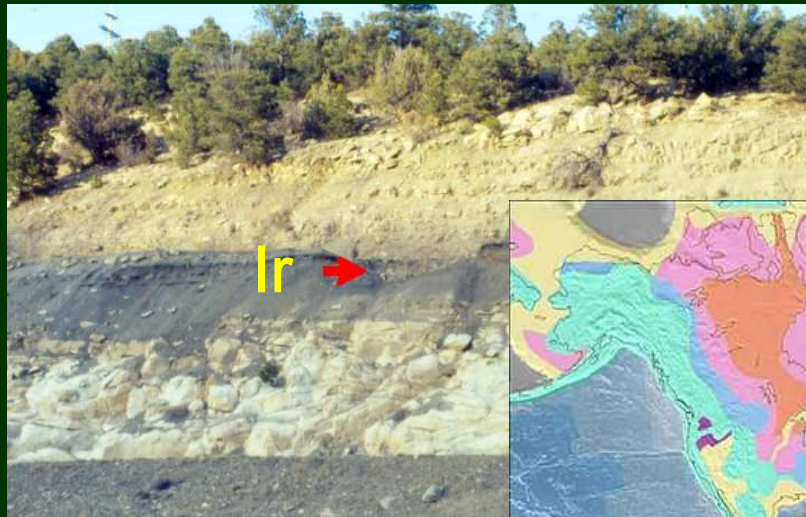
Myr, million years. Kyr, thousand years.

K-Pg (dříve K-T) extinkce



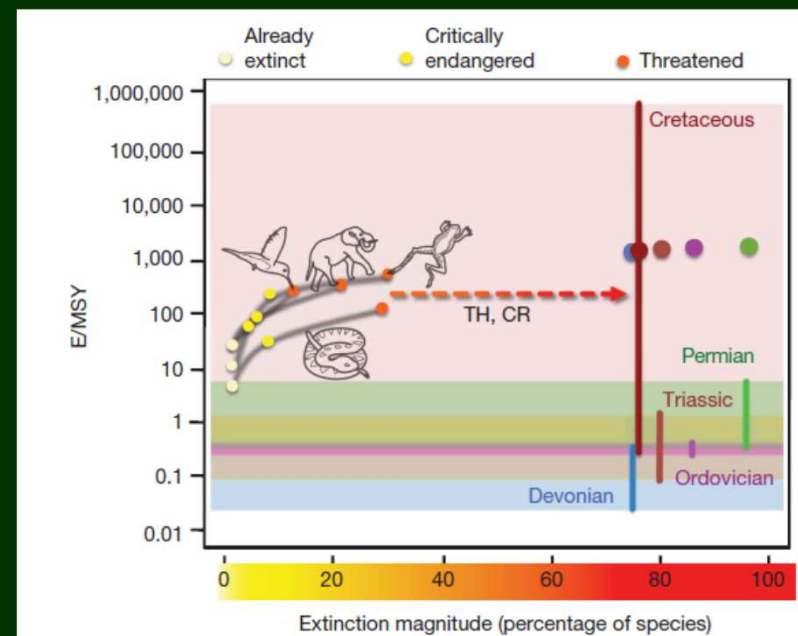
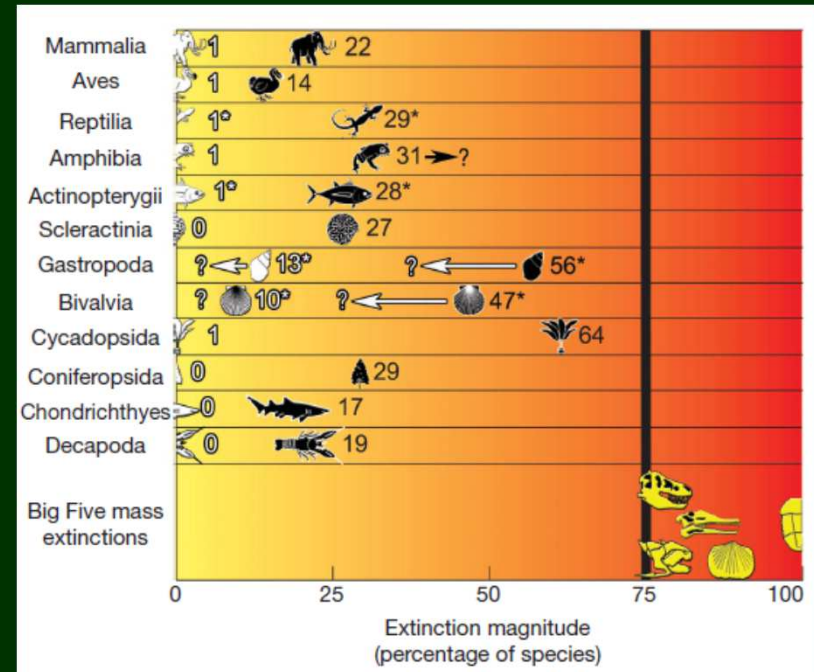
Podkamennaja Tunguska
30. 6. 1908, 7.15 hod.

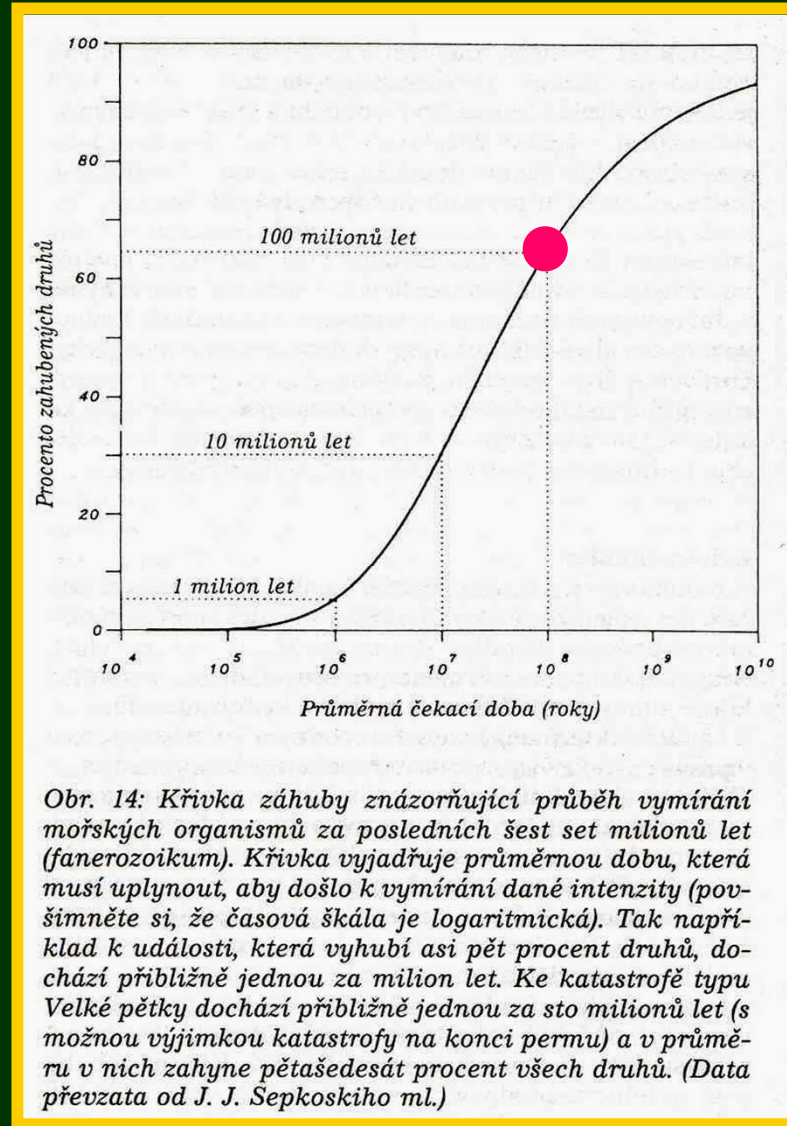
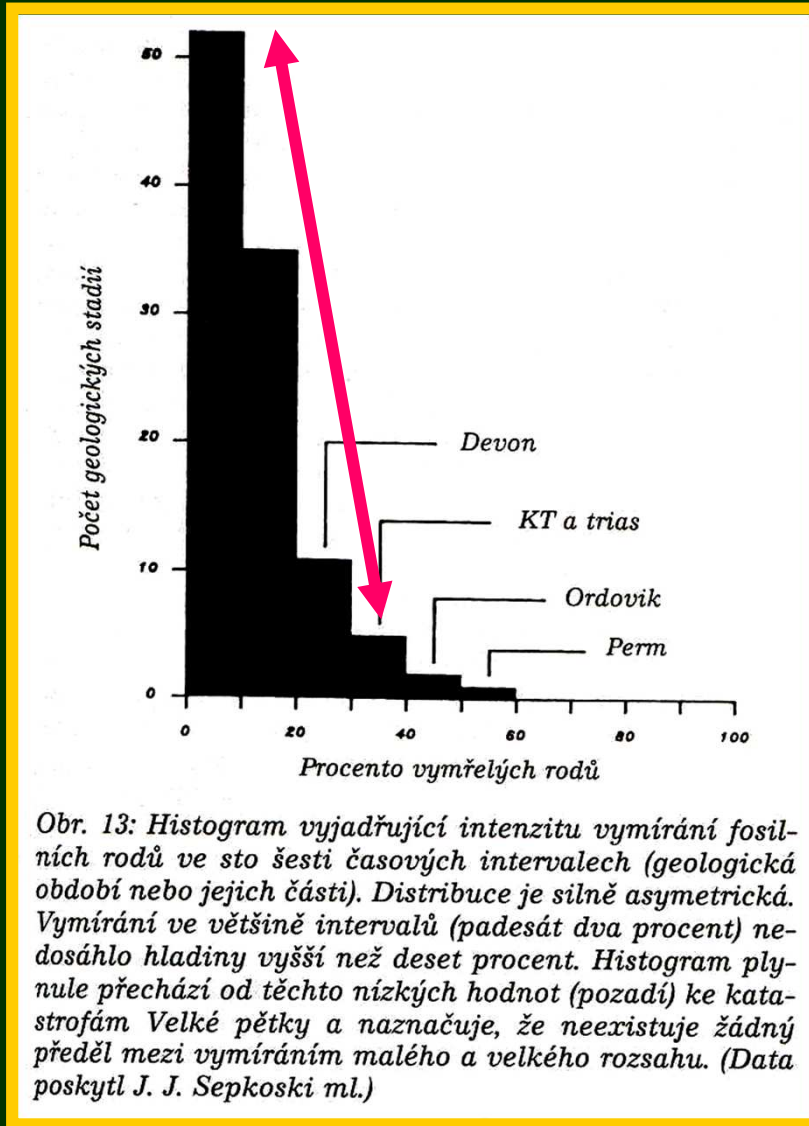
K-Pg (dříve K-T) extinkce



Žijeme v době „6. masového vymírání“?

- nejsme v 6. extinkci (EX, EW za 500 let), ale můžeme se jí přiblížit
- když CR vymřou do 100 let a rychlost extinkcí bude i poté konstantní, dosáhneme 6ME za cca 900–2300 let (když TH... za 240–540 let)

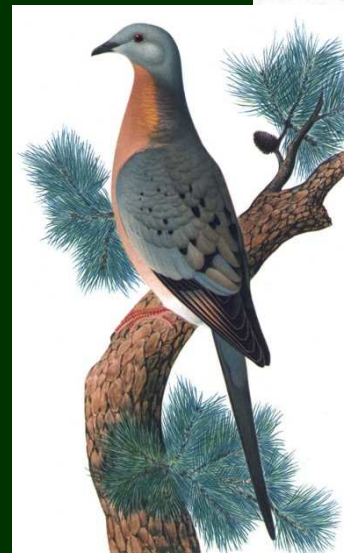
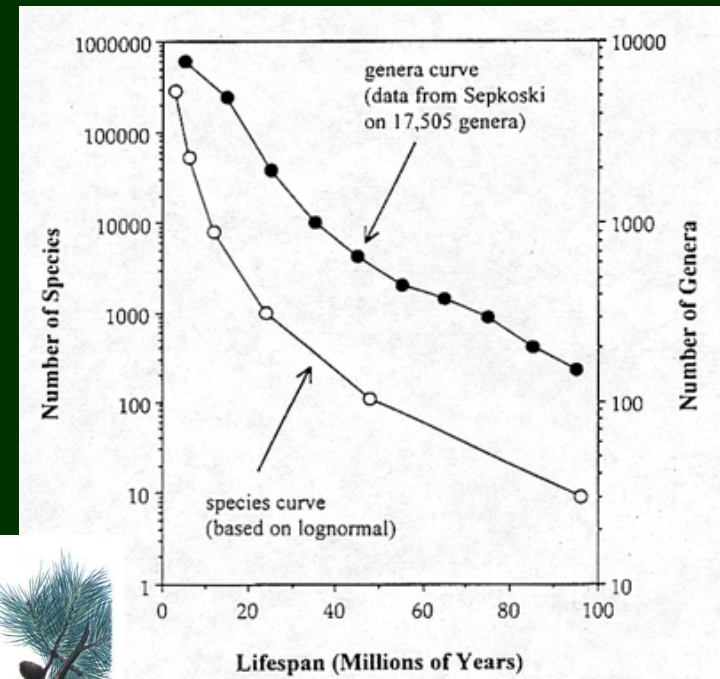




ALE: liší se vlastně masová vymírání od normálního zániku druhů???

Riziko vymřeni

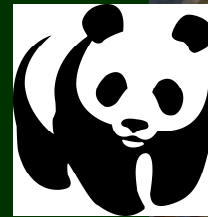
- délka života „rodu“ ve fosilním záznamu je asymetrická: mnohem víc „rodů“ žije dobu kratší než průměr (cca 20M?)
- „*survival of fittest*“ x „*survival of luckiest*“?
- na čem závisí pravděpodobnost vymřeni?
- „specializovanost“? (ale co to je?)
- **velikost populace** x velikost populace je korelovaná s některými biologickými vlastnostmi (→ **druhový výběr**)



Ectopistes migratorius

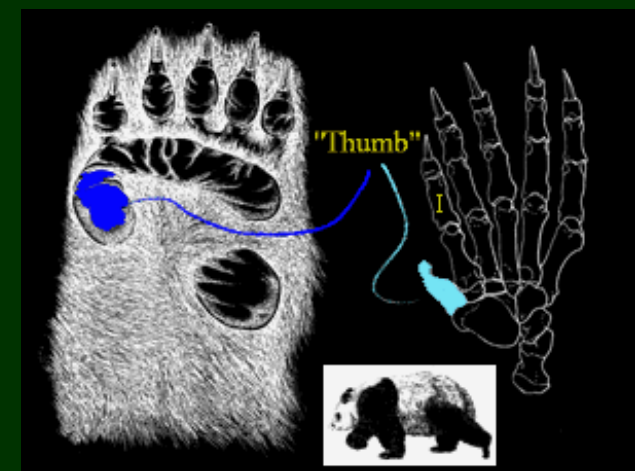
Vymření „za trest“ (*survival of the fittest*)

- „specializovanost“? „slepá ulička evoluce“???
- *Ailuropoda melanoleuca* – 6 horských pásem, cca 2500 jedinců
- velmi nehodnotná strava → nejmenší novorozenci mezi placentály (1/900 matky)
- + hromadné kvetení a umírání bambusů (1 x 40–100 let) + slabé rozmnožovací schopnosti + nízké přežívání mláďat



- x na bambusové dietě úspěšně přežívají 2My, morfologické adaptace („palec“, zuby, lebka), ekologické adaptace (až 38 kg potravy denně, optimalizace foragingu podle okamžitého stavu druhů i jedinců bambusů, výběr snadno průchozích habitatů – 300–500 m denně), modifikace trávicí a kognitivní fyziologie, symbionty
- žádné genetické známky rychlých populačních poklesů (kvetení x konektivita lokalit)
- za 8 My: 2 redukce (poslední 20 kya), 2 expanze, 2 divergence → klimatické oscilace + antropogenní pokles
- populační dynamika slušná, genetická diverzita taky (+ odhady populace byly podhodnoceny)

Ailuropoda melanoleuca



Pravidla extinkcí

- 1. každá fylogenetická linie jednou vymře
- 2. délka života druhu je řádově 10^6 - 10^7 let (???) – nic bližšího nelze říct (mj. vinou taxonomických artefaktů!)
- 3. specifické důvody mohou být velmi různé, obecně záleží především na **velikosti populace a velikosti areálu**
- 4. masové extinkce mohou jakákoli pravidla překrýt

Extinkce a „přízrak selekční minulosti“ („ghost of selection past“)

- „neotropický paradox“
- noční aktivita a kryptické zbarvení novozélandských ptáků (kivi nebo papoušek kakapo) – koexistence s obřími dravými ptáky (*Harpagornis moorei*, *Circus eylesi*)?
- háčky a kotvy na plodech madagaskarské rostliny *Uncarina* – zoochorie (*Aepyornis*)?

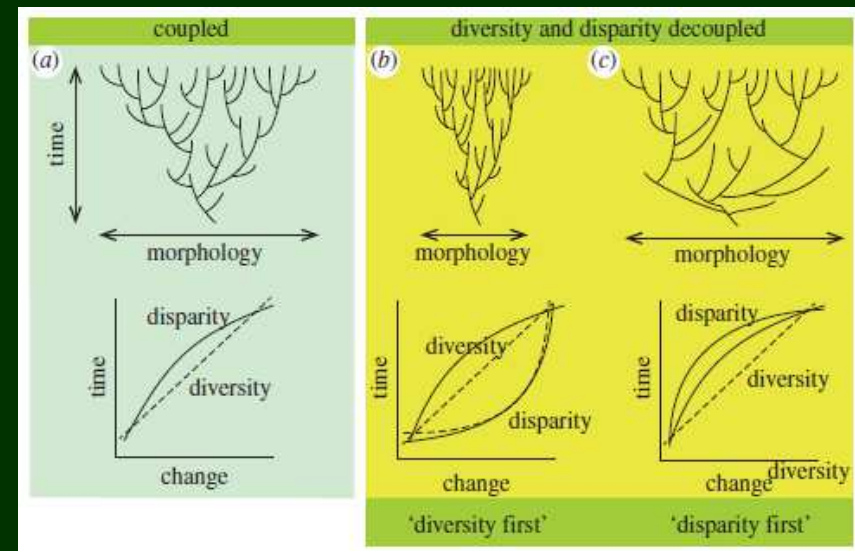


Radiace po masových extinkcích?

- není jasné, *co přesně* se děje **po** masových extinkcích
- nejsme schopni zkoumat změny v rychlosti speciace, ale změny rychlosti *čisté diverzifikace* (tedy „speciace minus extinkce“) → **nedokážeme rozlišit zpomalení speciace od zrychlení extinkce (a naopak)**
- rychlá obnova diverzity: uvolnění prostoru? (omezení konkurence o zdroje? zvětšení populací a tím zmenšení rychlosti vymírání?)

Diverzita x disparita a radiace

- disparita = „diverzita“ tělních plánů a způsobů života
- pozor: ve fosilním záznamu neměříme diverzitu, ale (*pokud vůbec něco*) disparitu (reálný počet druhů těžko zjišťujeme i v recentní biotě!)
- diverzita a disparita jsou obvykle odpojené
- zdá se, že převládá model „*disparity-first*“: nejprve se rychle obsadí eko-morfologický prostor, pak se v různých jeho koutech speciuje



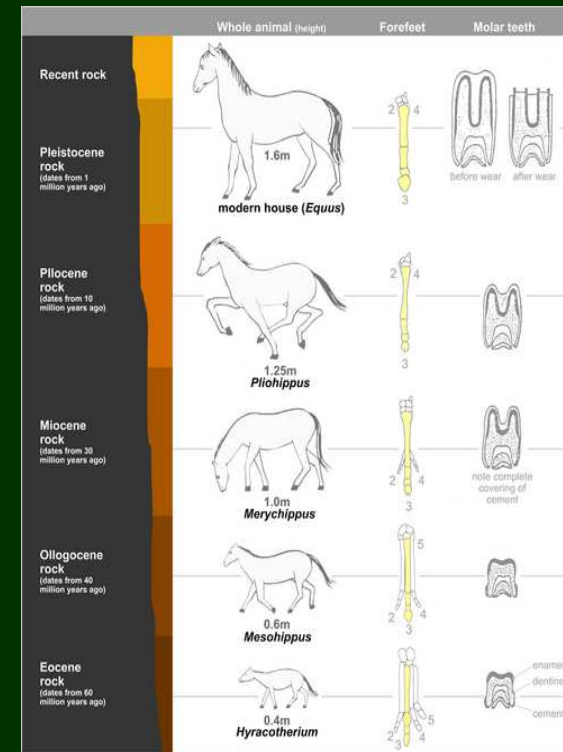
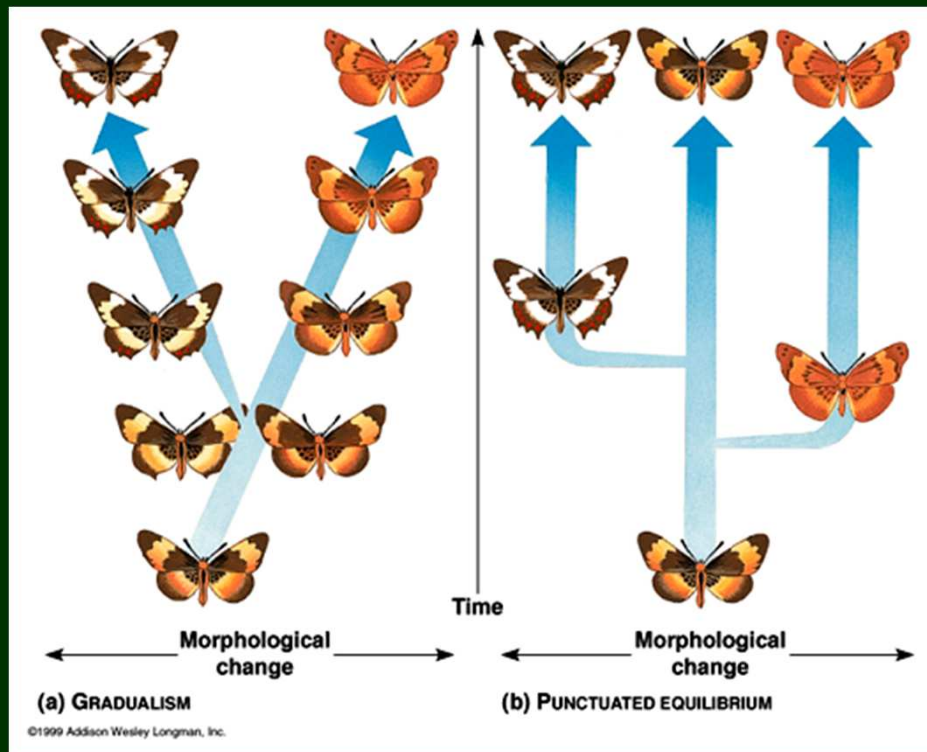
Radiace po masových extinkcích

- vyprávěnky o „věku plazů“, „věku savců“, o savcích „žijících v područí dinosaurů“ apod. nemají žádný smysl – **nikdy nevěřte na kompetici celých velkých taxonů!**
- 1. víme, kolik bylo v juře dinosaurů a kolik savců? (**nevíme**)
- 2. víme, že dinosauři vymřeli? (**víme: nevymřeli**)
- 3. víme, že dnešní skupiny savců vznikly až po „vymření dinosaurů“? (**víme: vznikly dřív**)
- co tedy víme?
- druhohorní dinosauři byli obvykle větší než druhohorní savci
- (*no a co má jako bejt?*)





Makroevoluce: anageneze, kladogeneze a čas

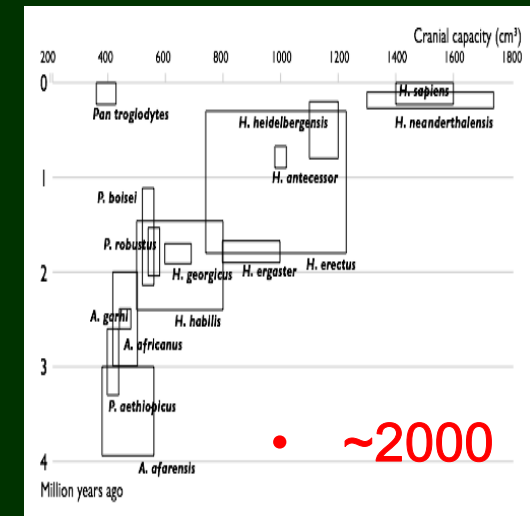
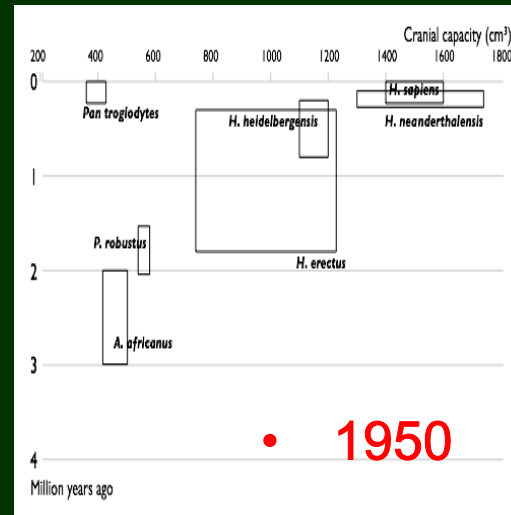
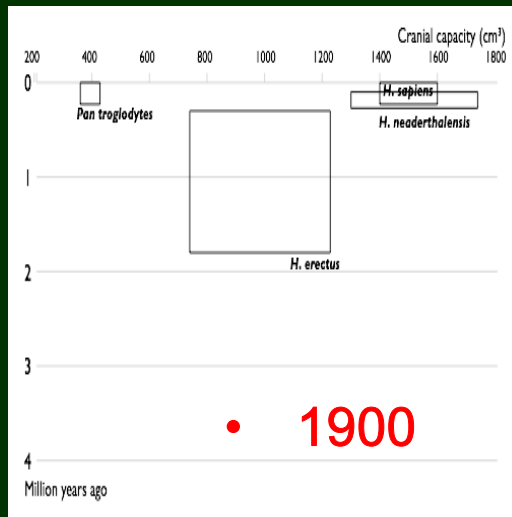


Makroevoluce x mikroevoluce

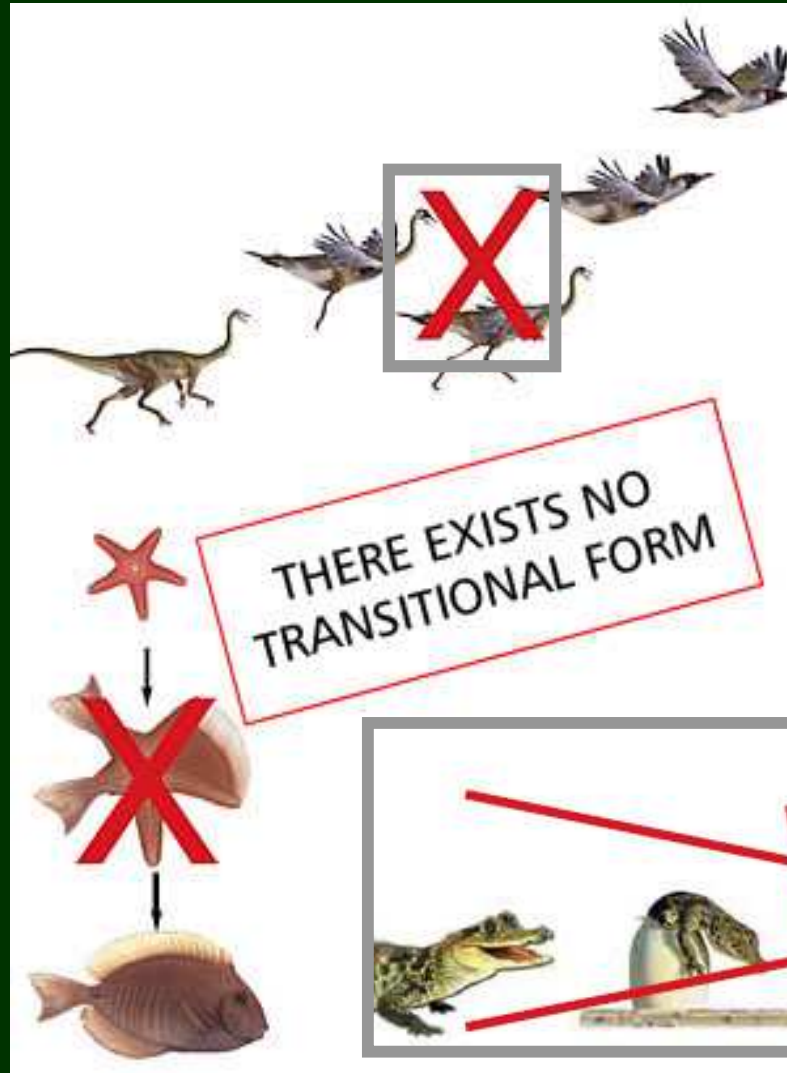
- **mikroevoluce**: evoluční procesy uvnitř druhu = krátkodobé, nedávné, stále probíhající, experimentálně studovatelné (populační genetiky, ekologie, etologie ...)
- **makroevoluce**: evoluční procesy nad úrovní druhu = dávné, jednorázové, neopakovatelné (fylogenetika, paleontologie)
- je makroevoluce prostě součet mnoha mikroevolucí v dlouhém časovém měřítku?
- nebo existují specifické makroevoluční procesy??? (**druhový výběr**?)

Makroevoluce: tradiční téma sporu mezi evolucionisty a kreacionisty

- „neexistují přechodné články“
- opravdu ne?



Evoluční novinky a přechodné články



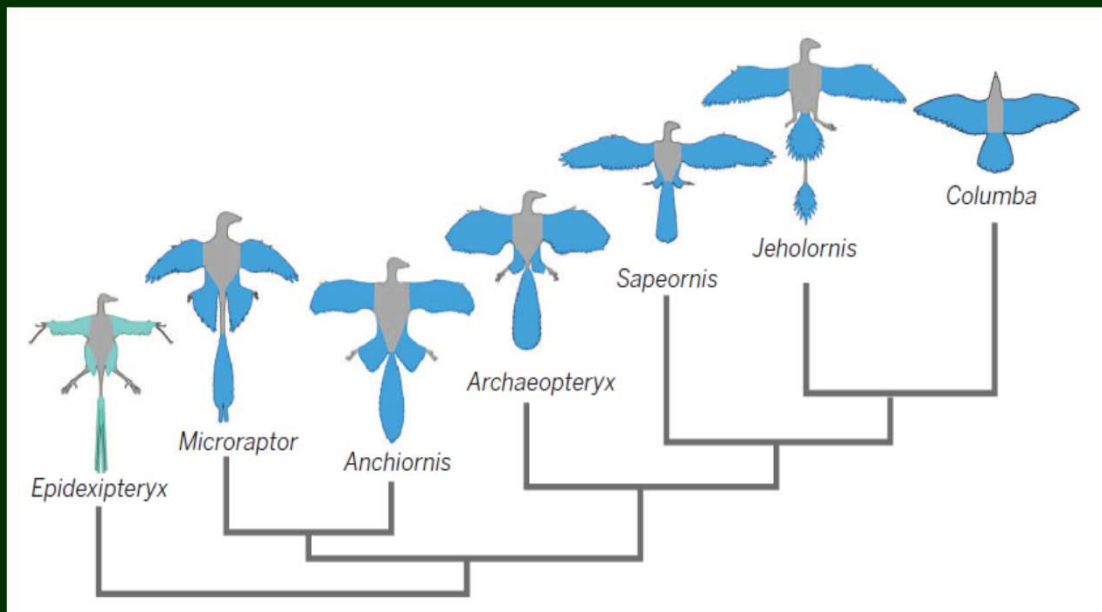
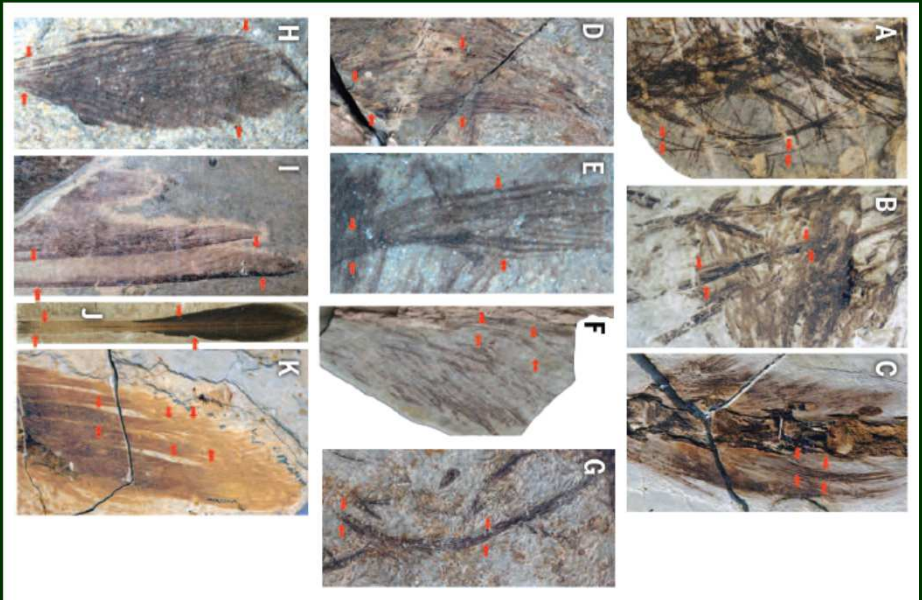
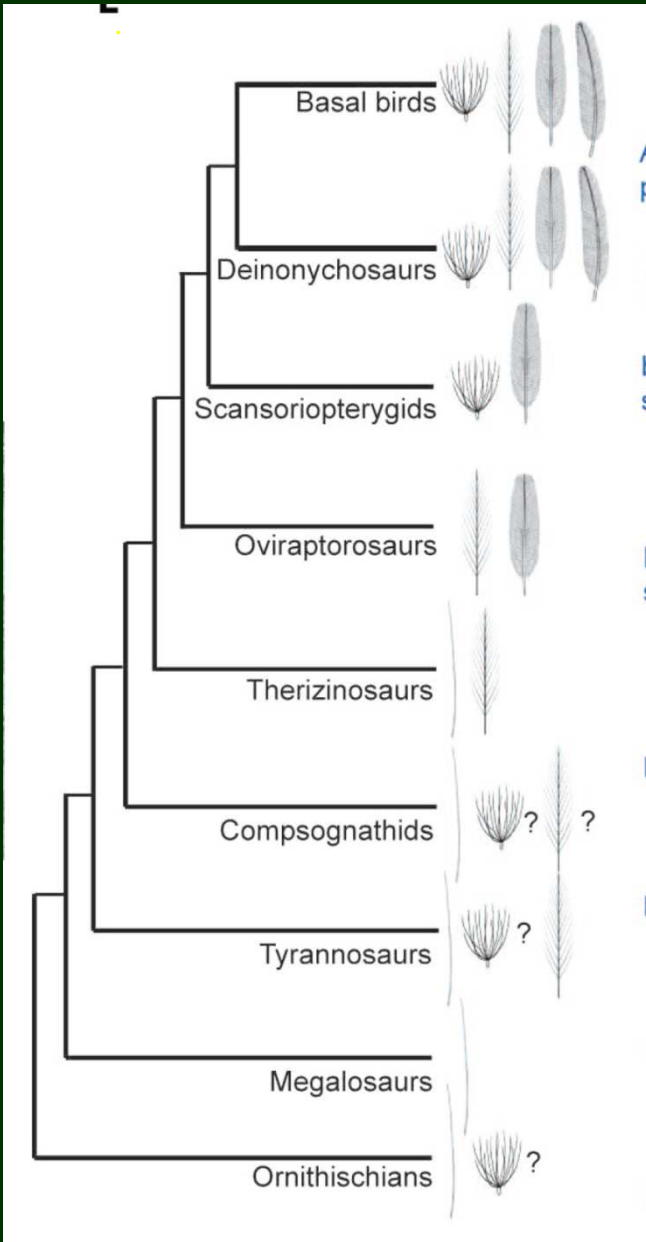
- „přechodný článek“ *není* aritmetický průměr svých potomků!!!



Dinosauři a ptáci:

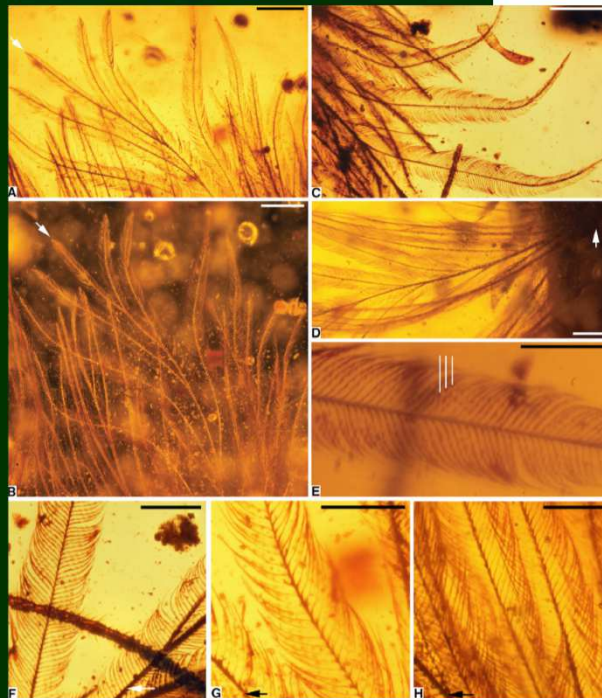
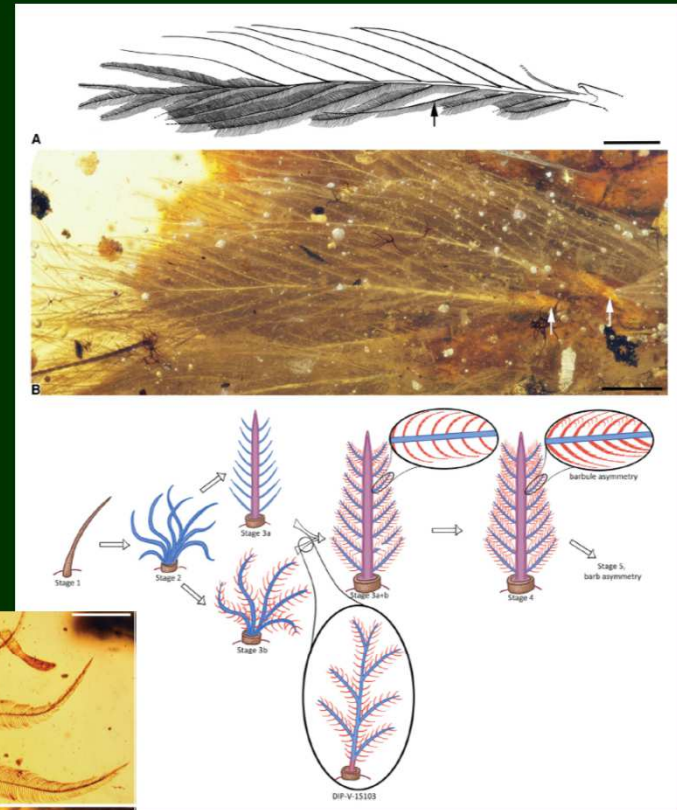
Deinonychus (= „*Velociraptor*“ z JP)





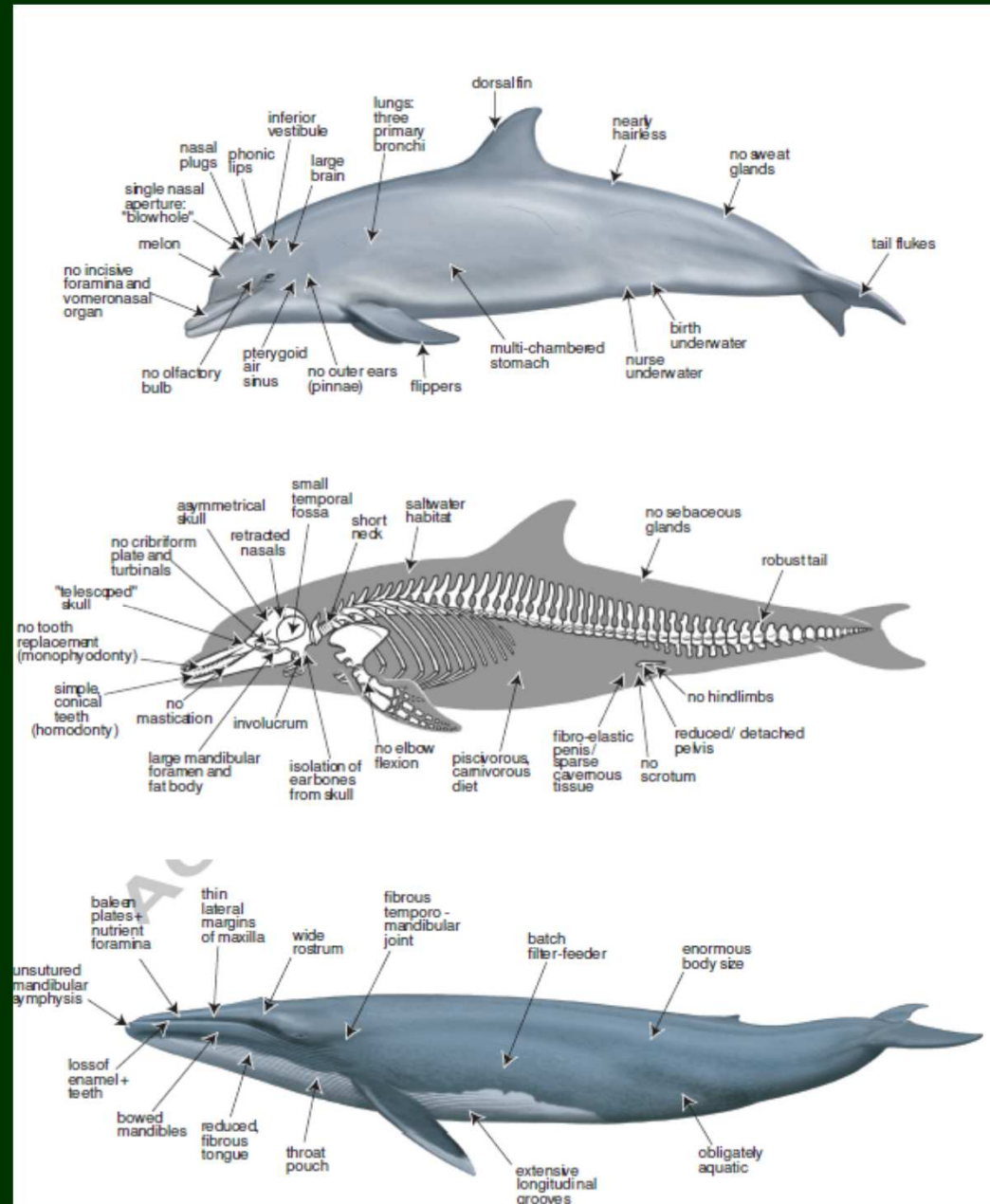


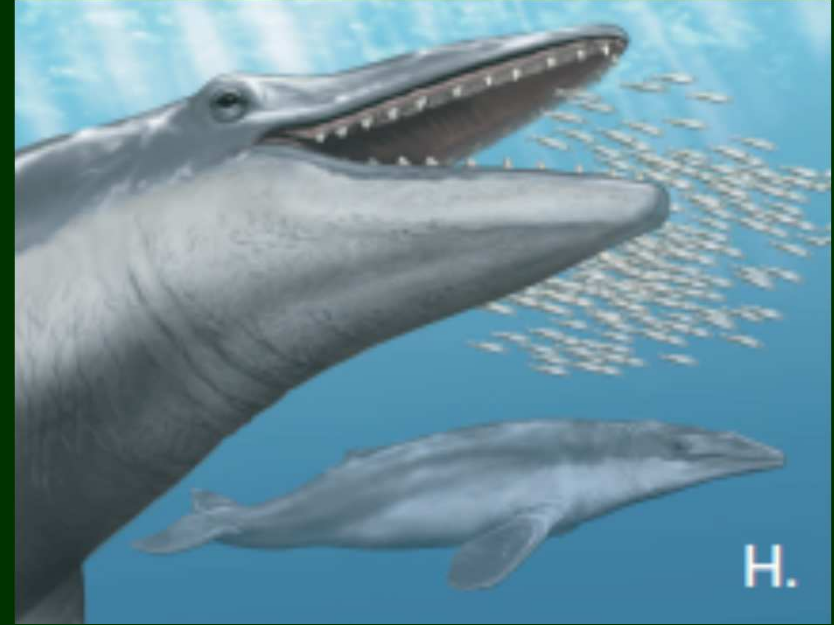
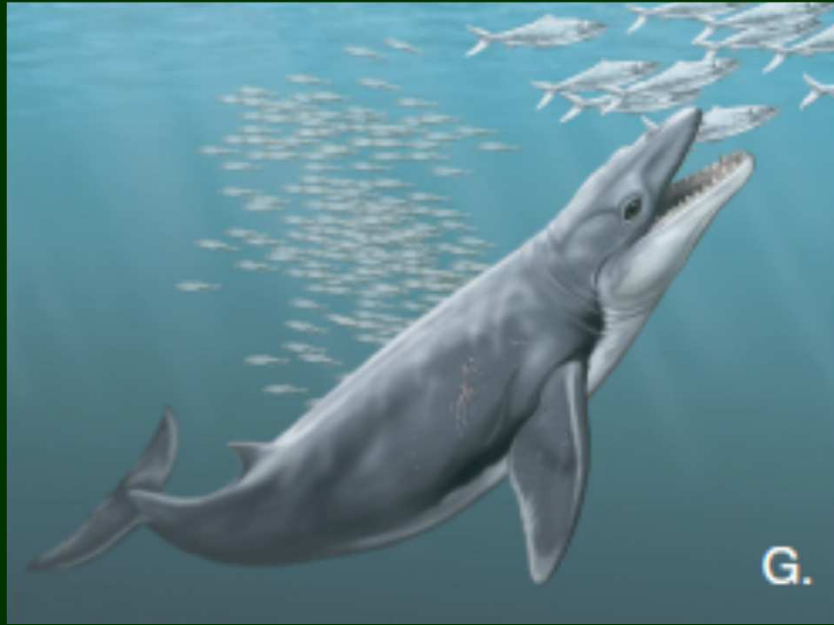
křída (99 Mya),
Myanmar



Vznik kytovců

- jedna z největších anatomických a fyziologických „revolucí“ v evoluci savců
- až donedávna žádné „přechodné články“ – jenom fosilní primitivní kytovci, ale přece kytovci





kytovci jsou
sudokopytníci blízcí
hrochům



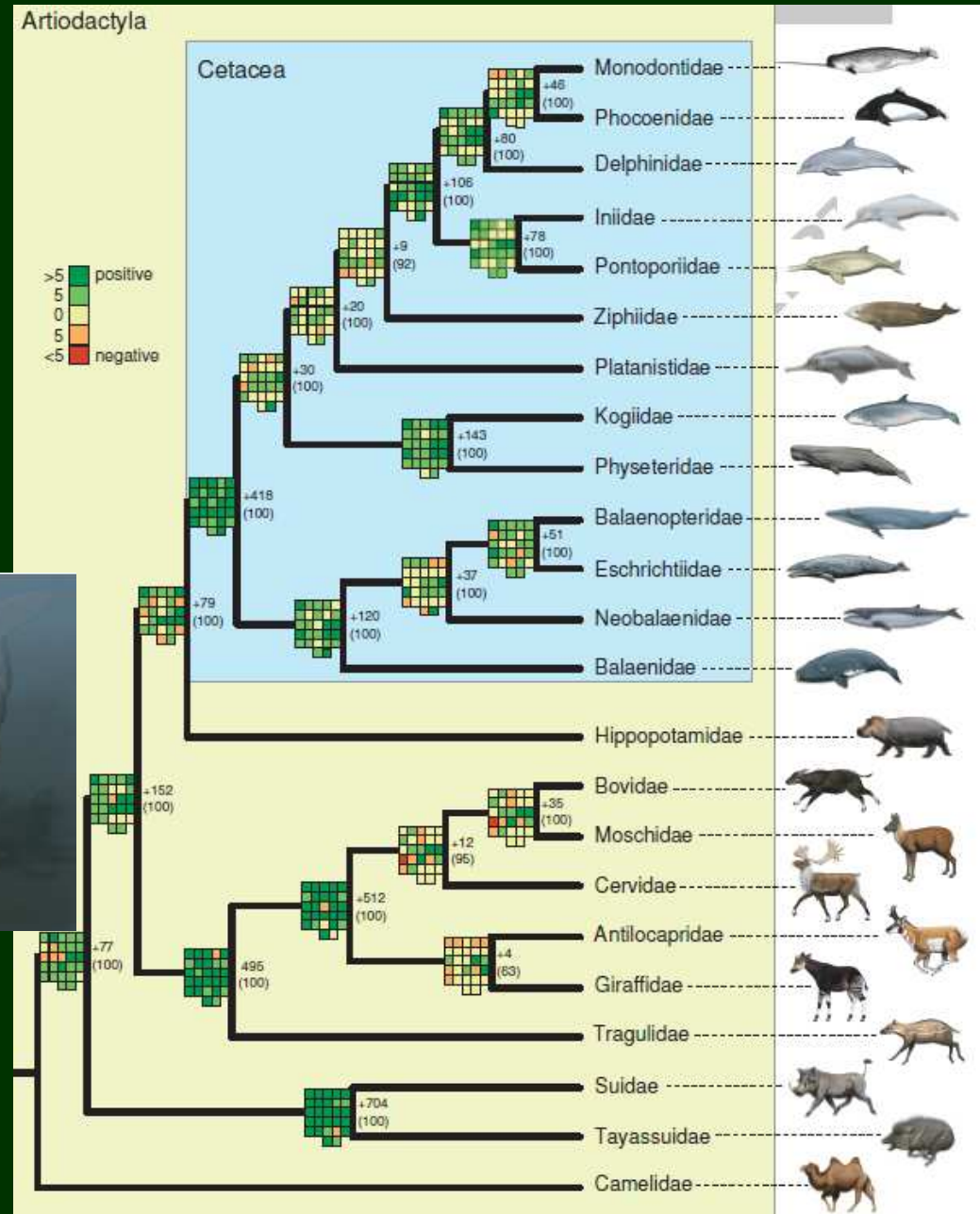
A.

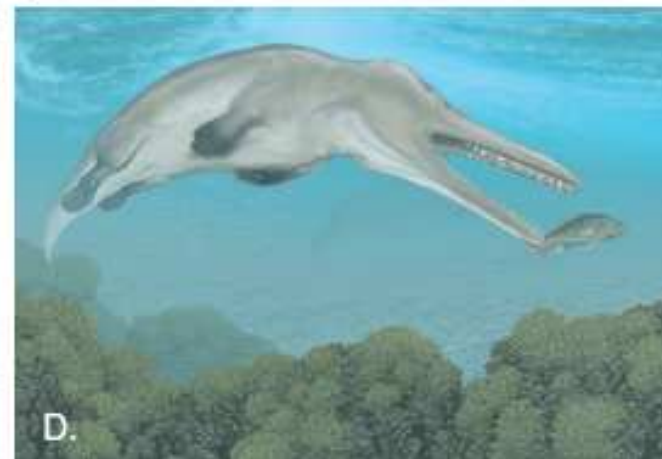
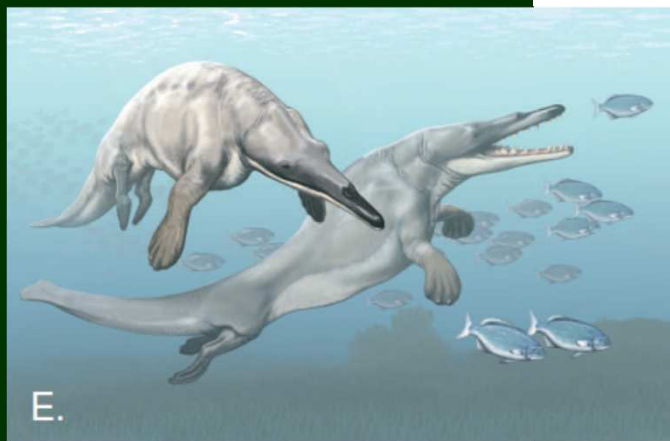


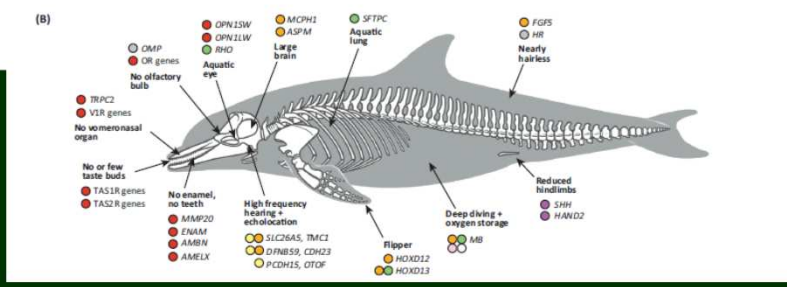
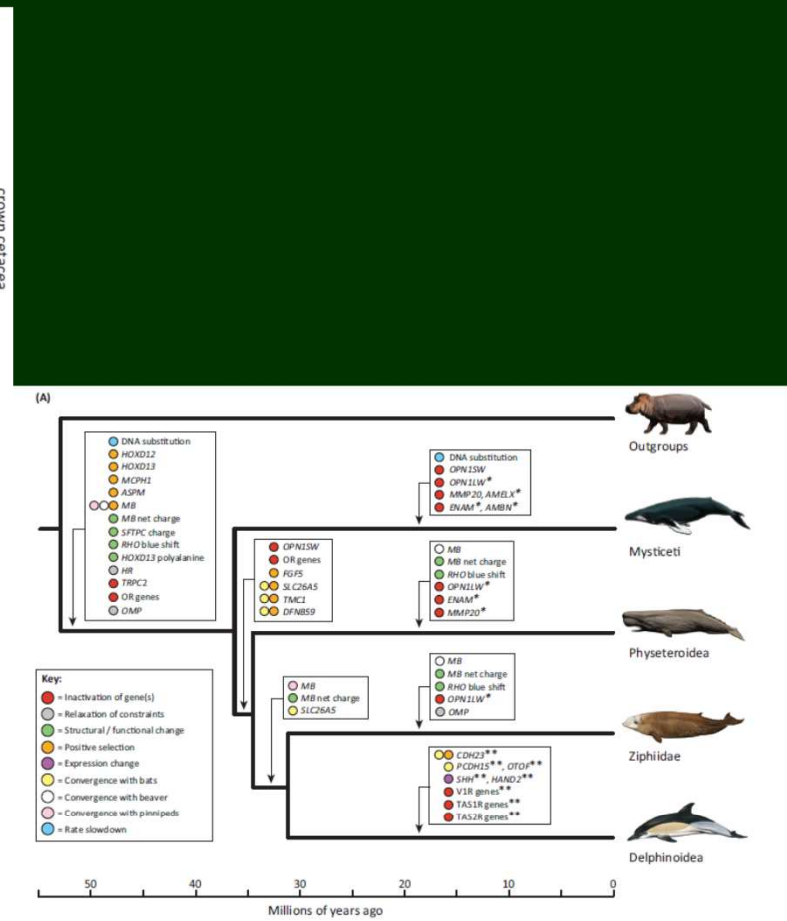
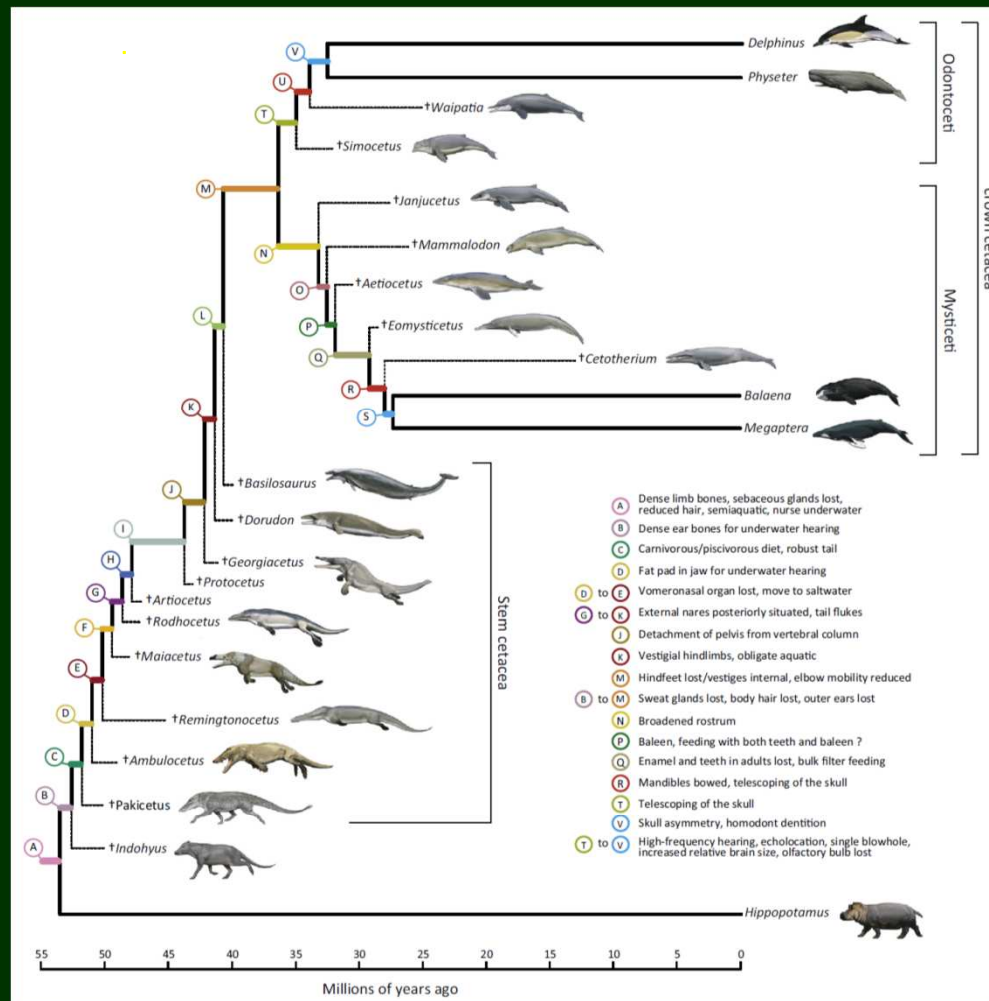
B.



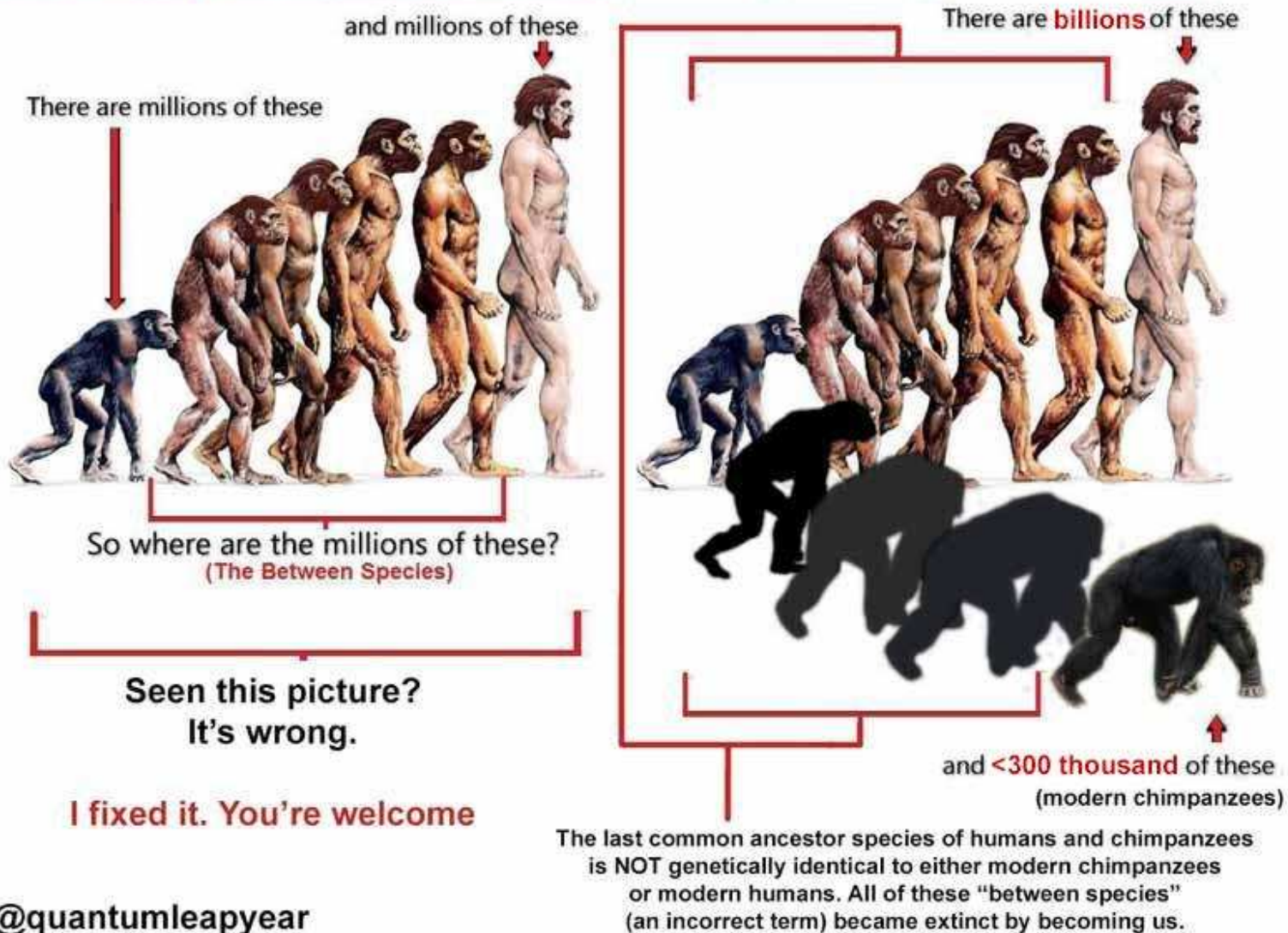
C.







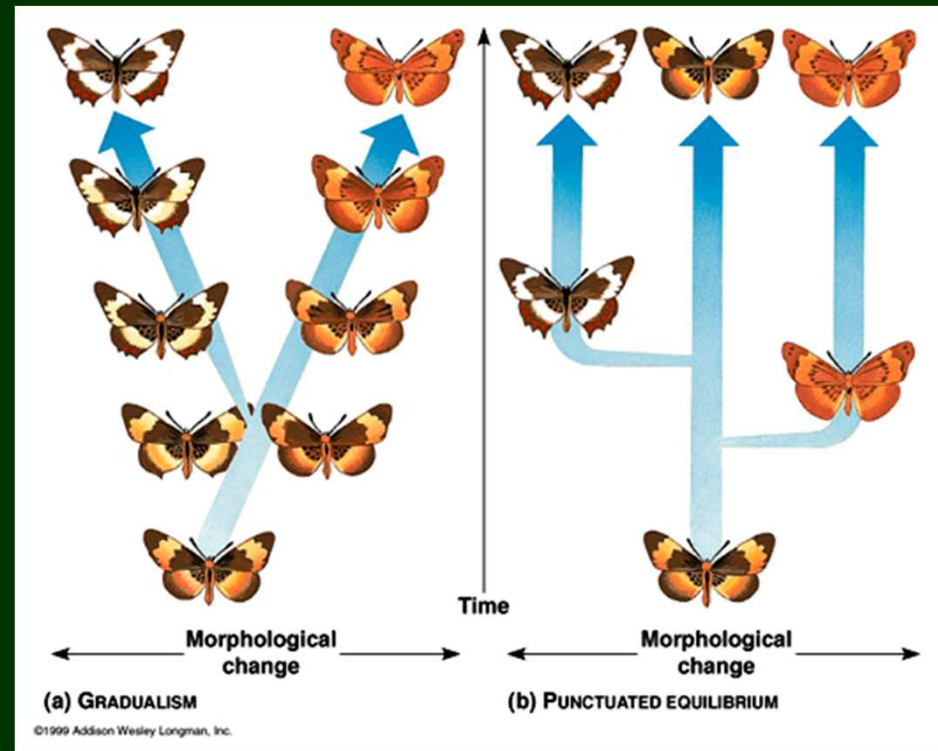
If The Theory of Evolution Were True (and it is) it actually looked like this ↓



- evoluce *není* lineární žebřík od primitivních k pokročilým

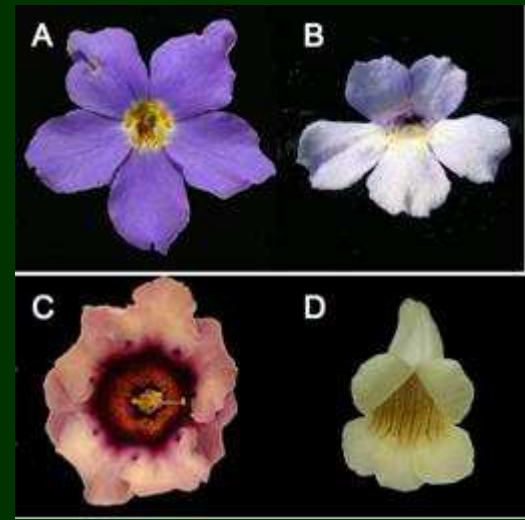
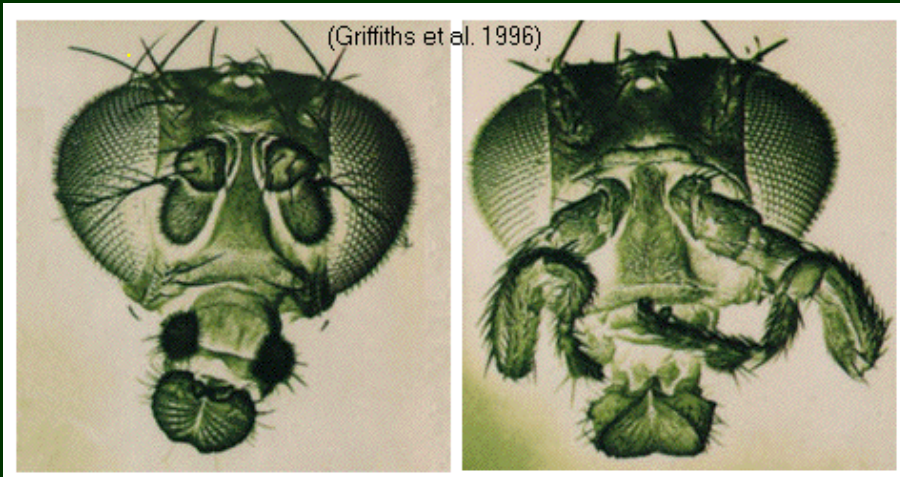
Makroevoluce

- vztah anageneze, kladogeneze a času
- **gradualismus**
- **punktuacionismus**
(= přerušované rovnováhy, *punctuated equilibria*)



„Skoková evoluce“

- myšlenka ne-graduální evoluce se pořád vrací a teorie přerušovaných rovnováh je jenom jedna (poměrně velmi střízlivá) varianta
- saltacionismus
- explozivní modely fylogeneze

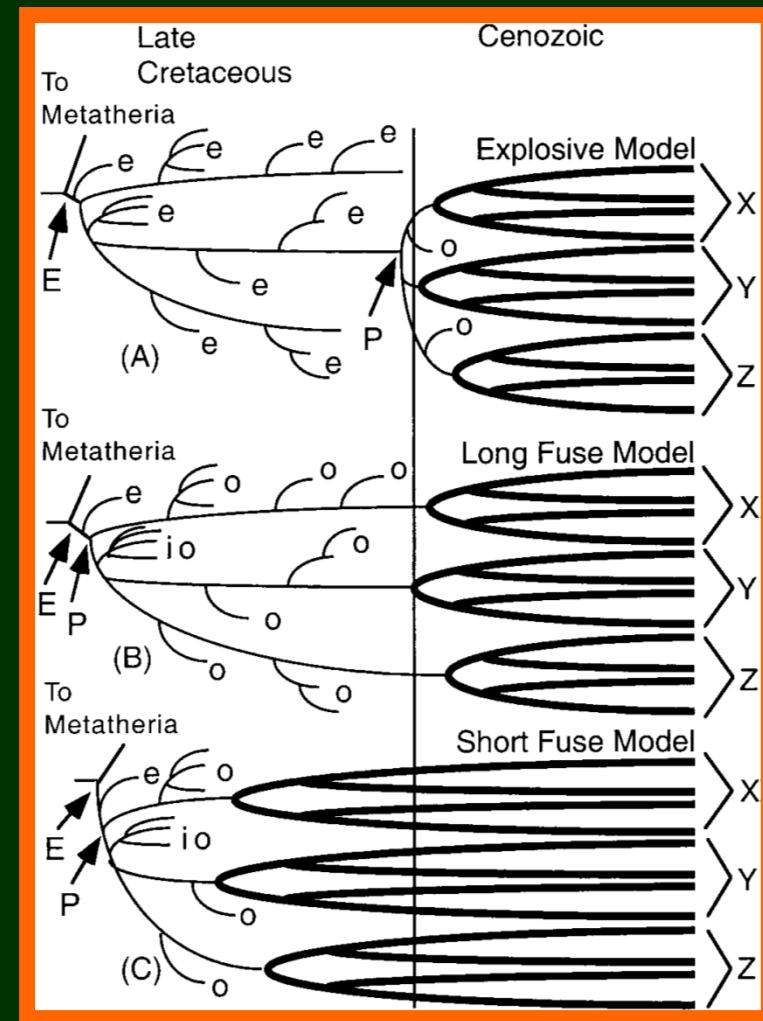


Saltacionismus

- *hopeful monster* (= „nadějná zrůda“): nositel velké skokové (saltační) změny
- saltacionismus „řeší“ problém s postupným vznikem složitých evolučních novinek (tím, že se mu vyhýbá)
- ALE přináší nový problém s reálným fungováním zrud
- (x moderní punktuacionismus nevychází ze saltačních změn, předpokládá úplně obyčejné evoluční změny)

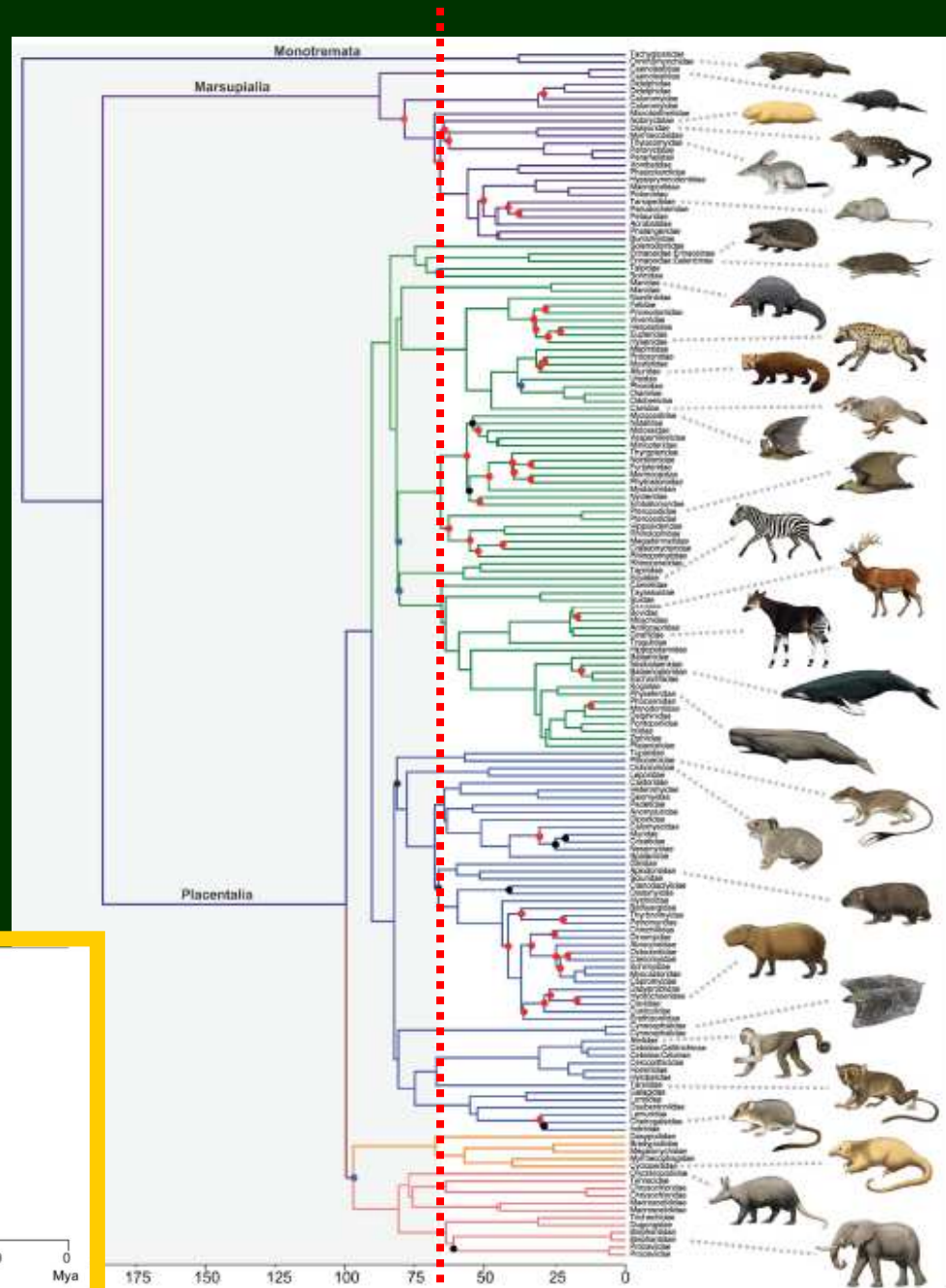
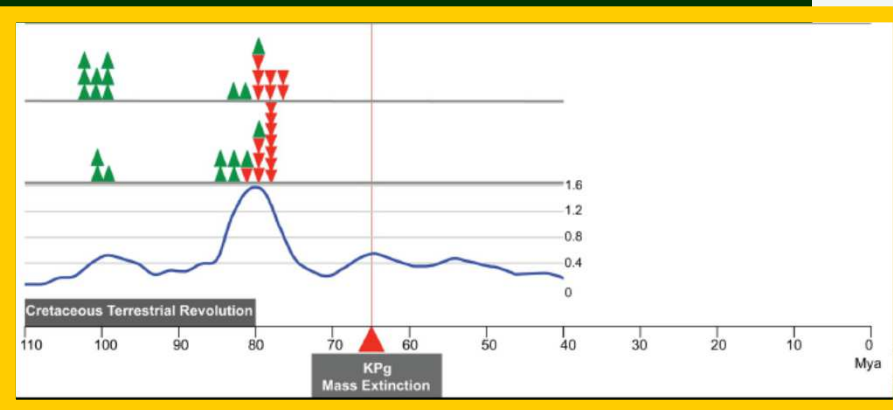
Explozivní objevy nových taxonů

- odrážejí skutečné a správně datované radiace, nebo jde o tafonomické a/nebo taxonomické artefakty?



Evolutione savců na hranici křída a třetihor a třetihor

zrychlení a zpomalení čisté
diverzifikace



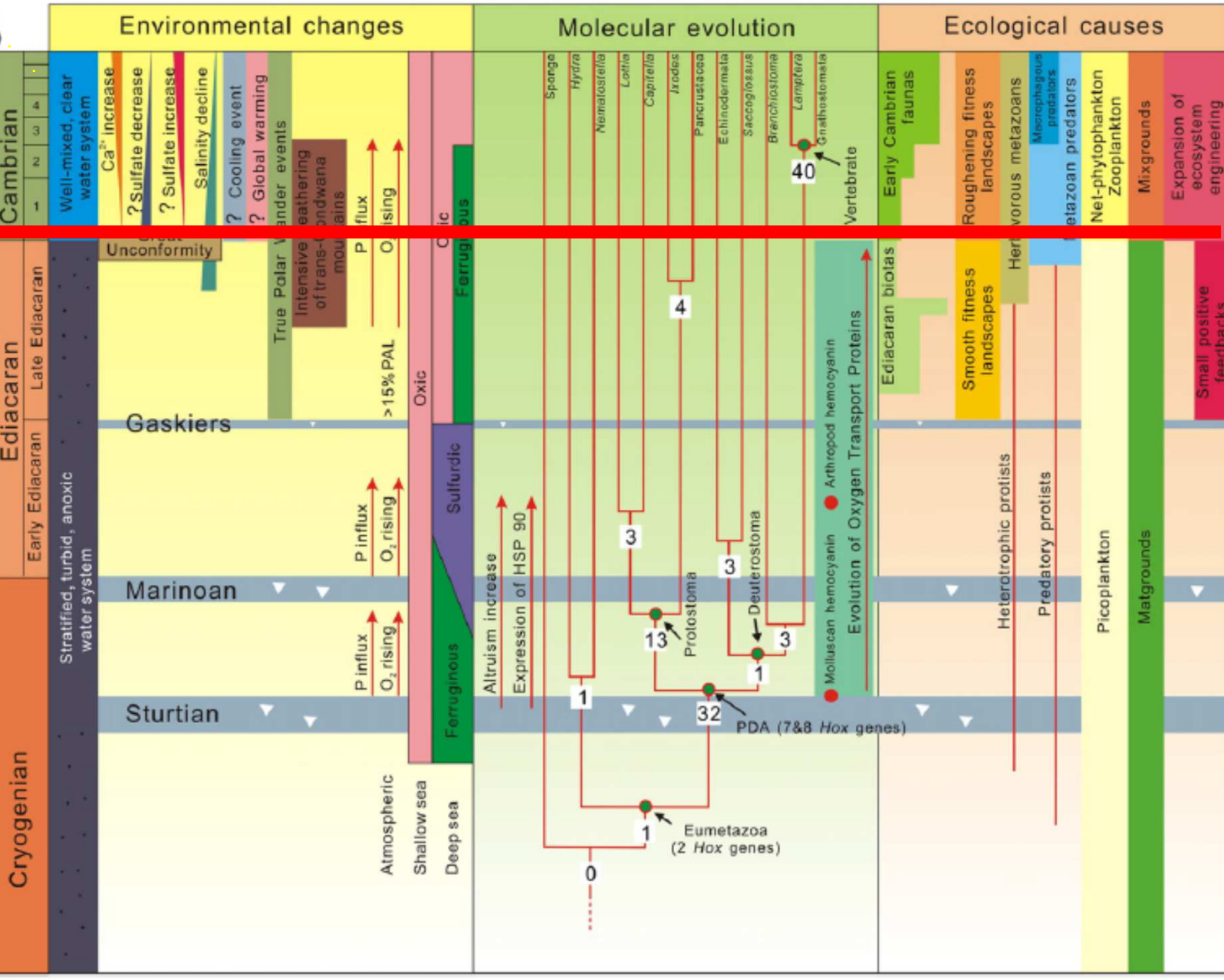
Kambrijská exploze

- vznik velké části dnešních živočišných skupin a „tělních plánů“ 540-550 Mya
- ALE molekulární hodiny odhadují diverzifikaci metazoí na 570-700 Mya
- fylogeneze metazoí nenasvědčuje explozivní minulosti

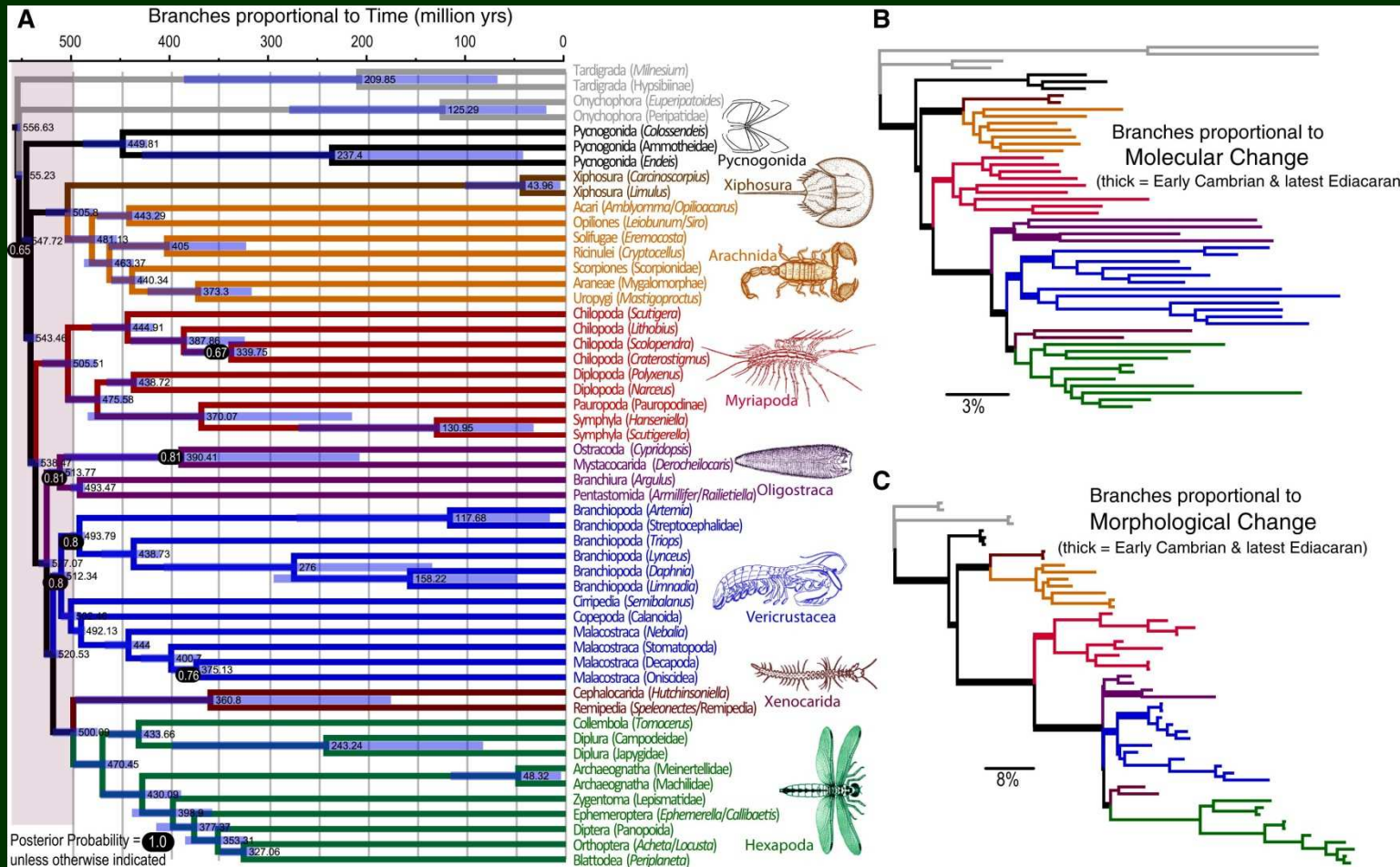


Age (Ma)

850
800
750
700
650
600
580
560
540
520
500

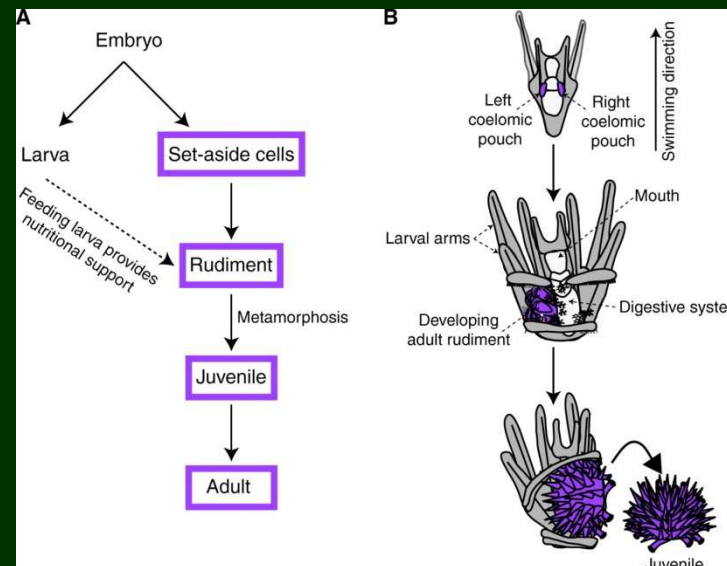


Zrychlení evoluce (morfologické i molekulární)



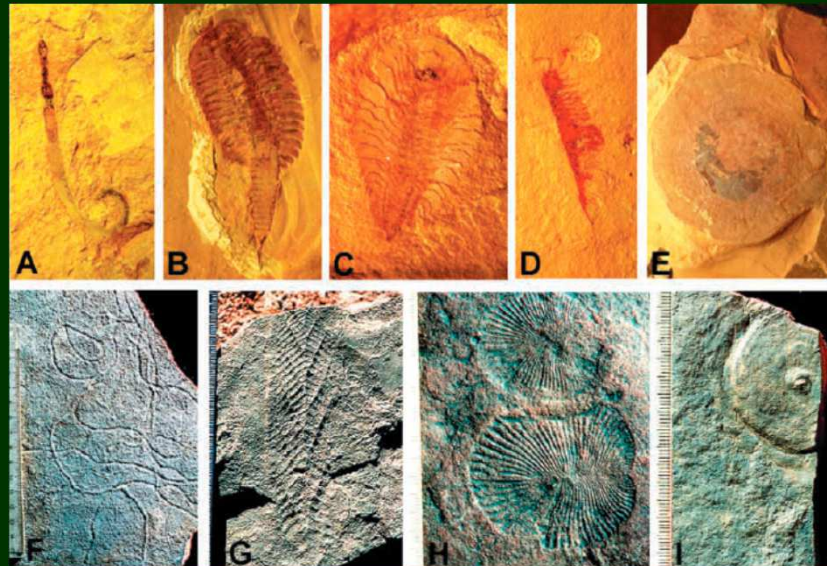
Kde se vzala kambrijská exploze?

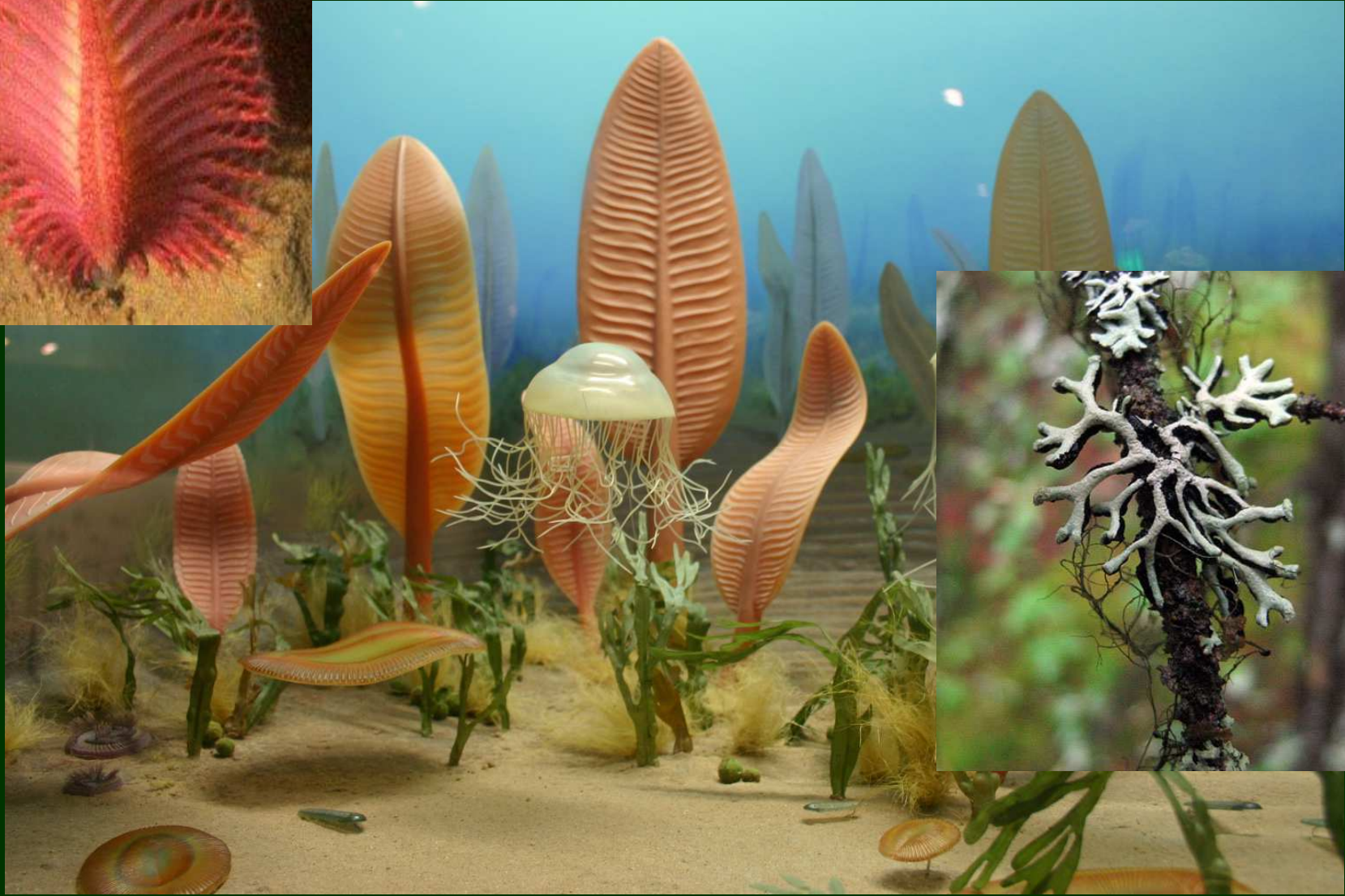
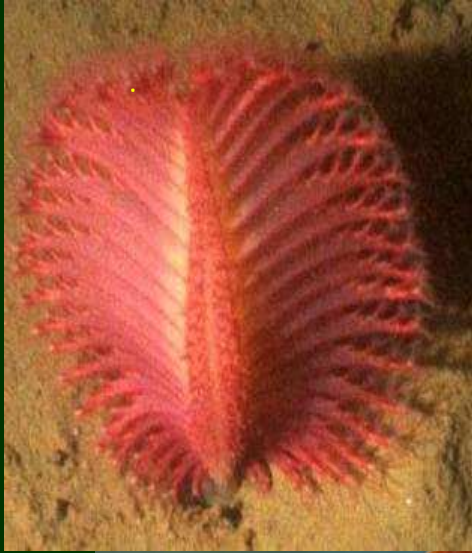
- 1. kreační akt (tj. „načapali jsme Stvořitele při činu“ x První kniha Mojžíšova se o kambriu nezmiňuje)
- 2. ekologické hypotézy (někdy vcelku věrohodné, jindy na hranici fantasmagorie)
- 3. vývojově-biologické hypotézy (často za hranicí fantasmagorie): úplně nový typ ontogeneze (*set-aside cells*)???



„Přední okraj“ exploze: co bylo před kambriem?

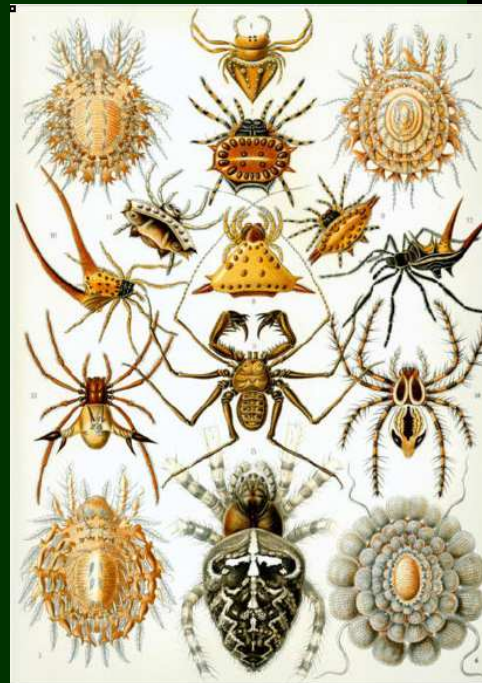
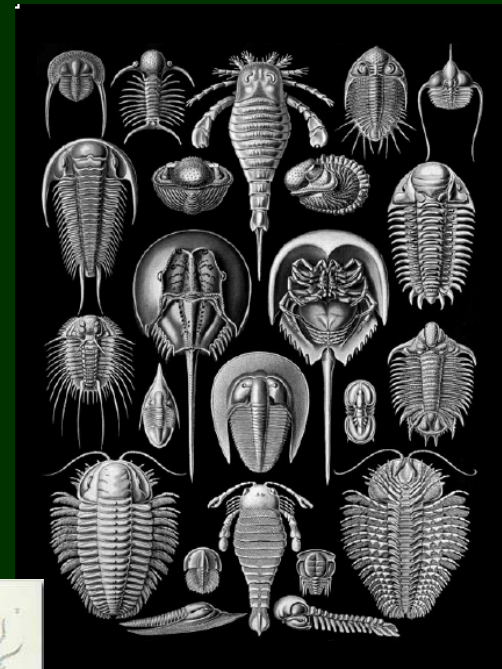
- známe prekambrijskou makrofaunu z období ediakara, ale nevíme, co to je:
- živočichové patřící do (blízkosti) dnešních skupin?
- živočichové, ale kompletně vymřelé skupiny?
- neživočichové („Vendozoa“, „Vendobionta“)?



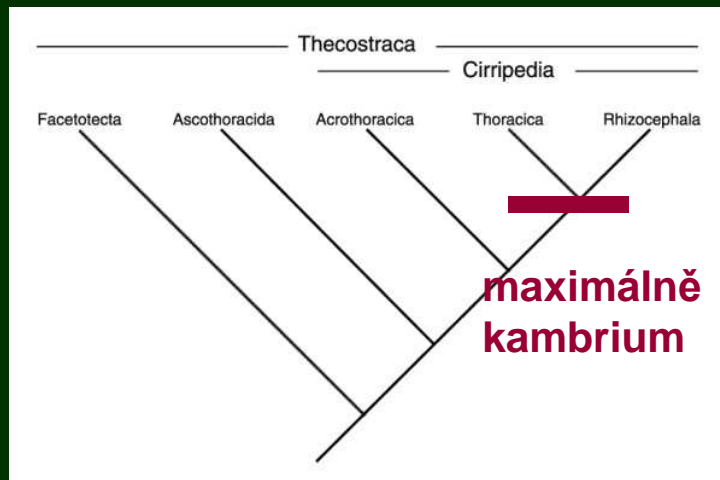
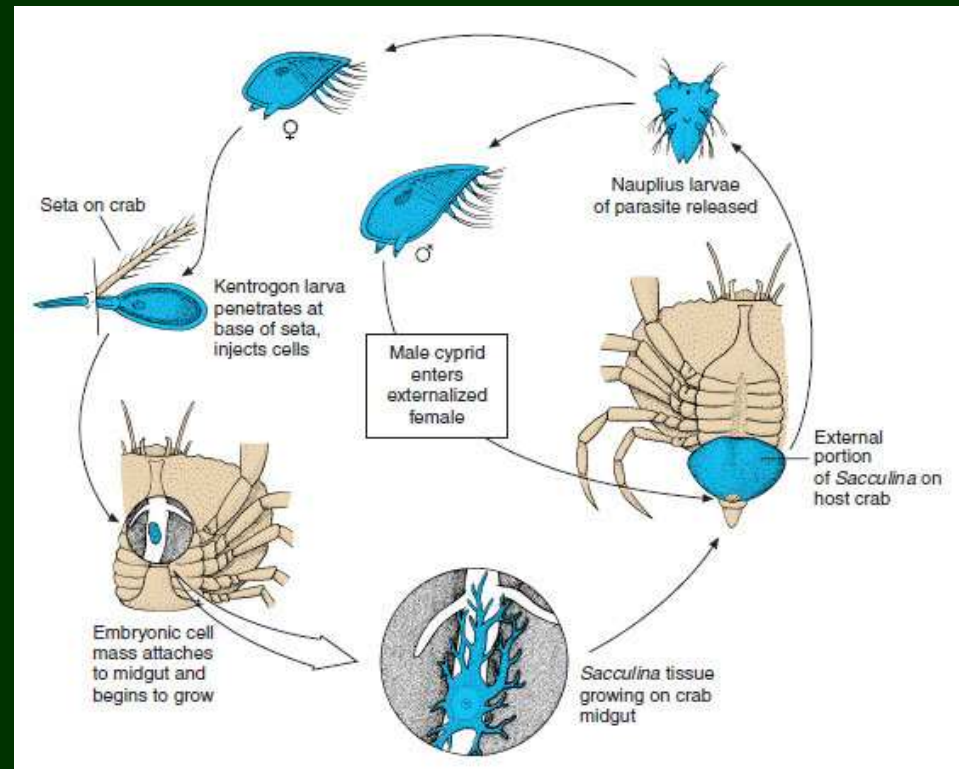


Evoluce „tělních plánů“ a „kambrijská exploze“

- **prý** „tělní plány“ vznikaly explozivně na počátku prvohor a *od té doby nic*
- ALE
- jak se pozná, že dvě zvířata mají *různé* tělní plány?
- jak to pozná paleontolog, který o nich skoro nic neví?



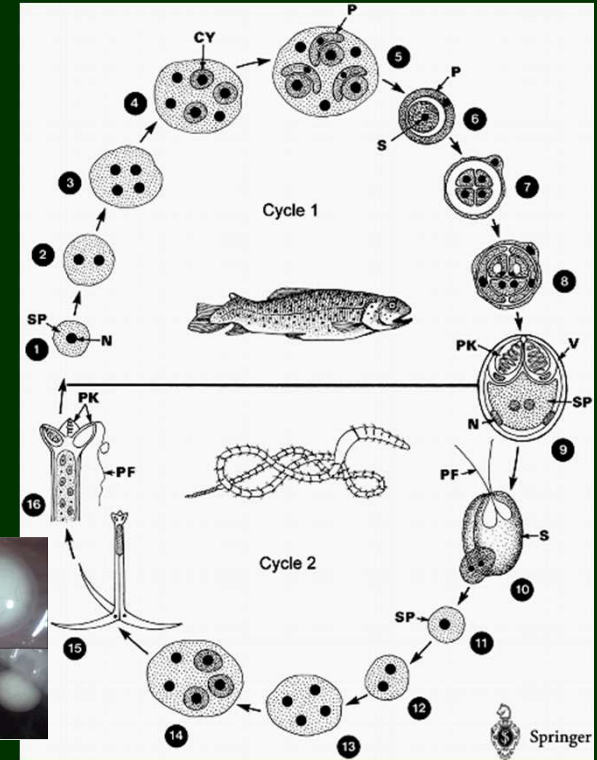
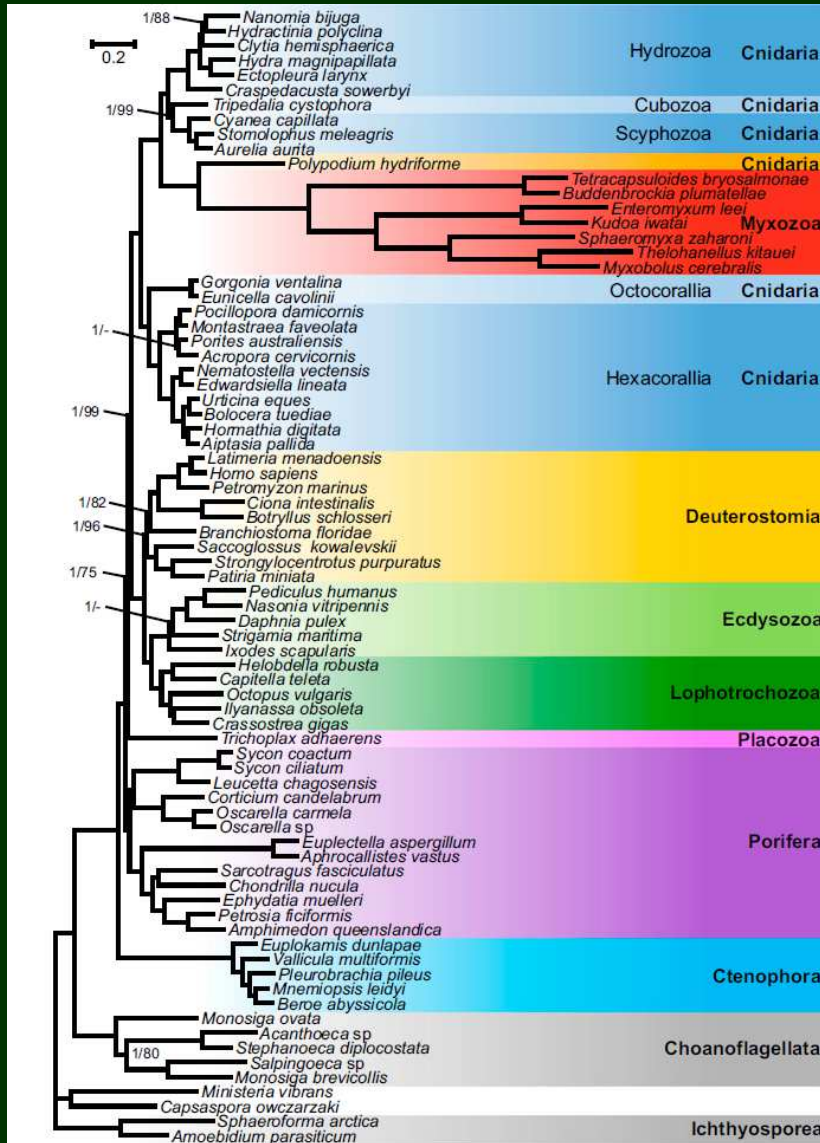
Evolve „tělních plánů“: Rhizocephala



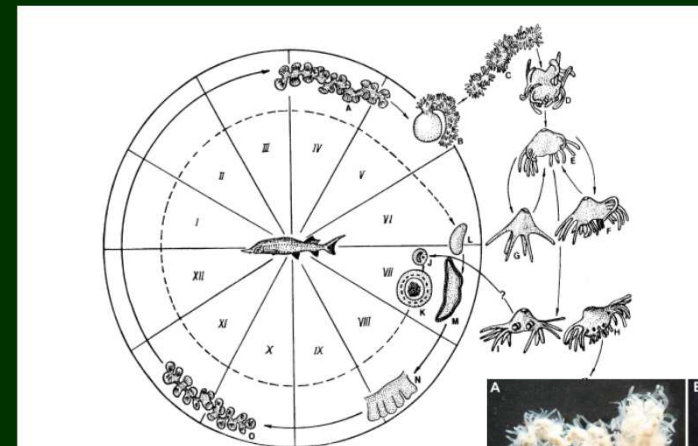
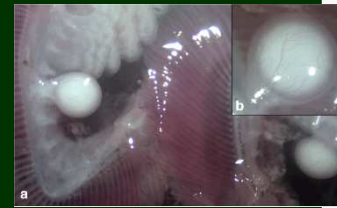
Priscansermarinus (kambrium)

tj. rhizocefalní tělní plán určitě
mladší

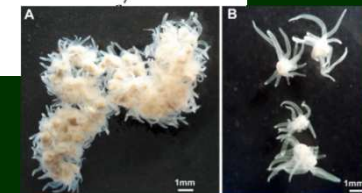
Cnidaria: Myxozoa



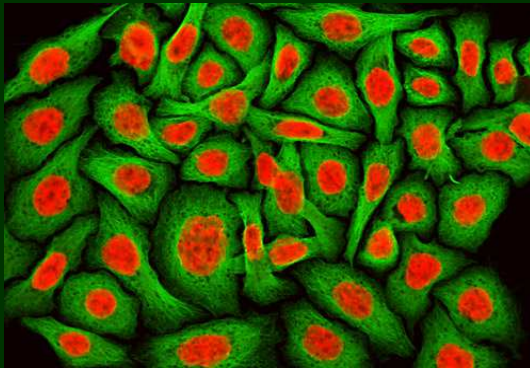
Myxobolus



Polypodium



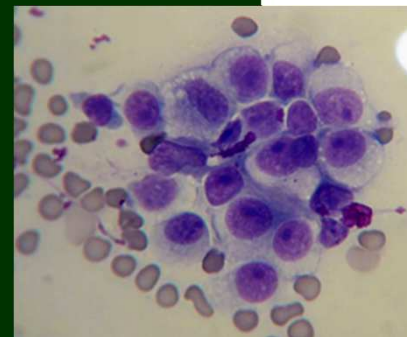
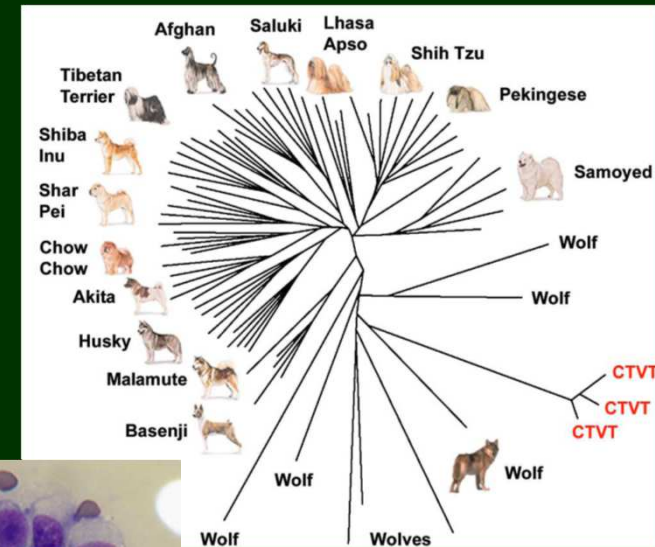
Evoluce „tělních plánů“: „druhotná jednobuněčnost“



HeLA

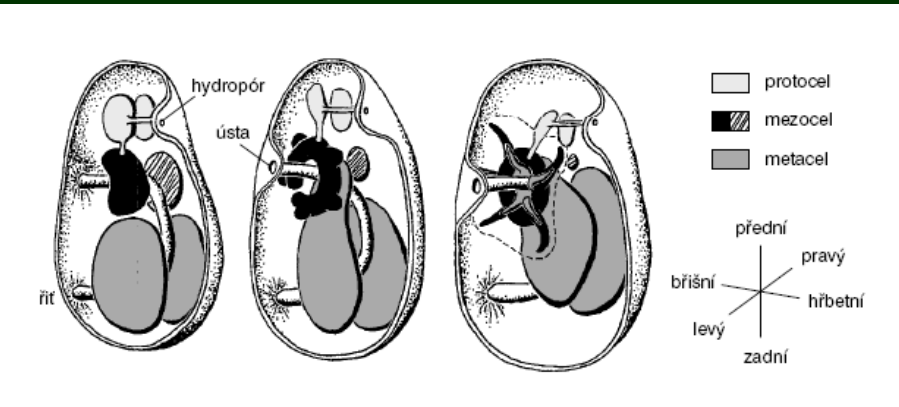
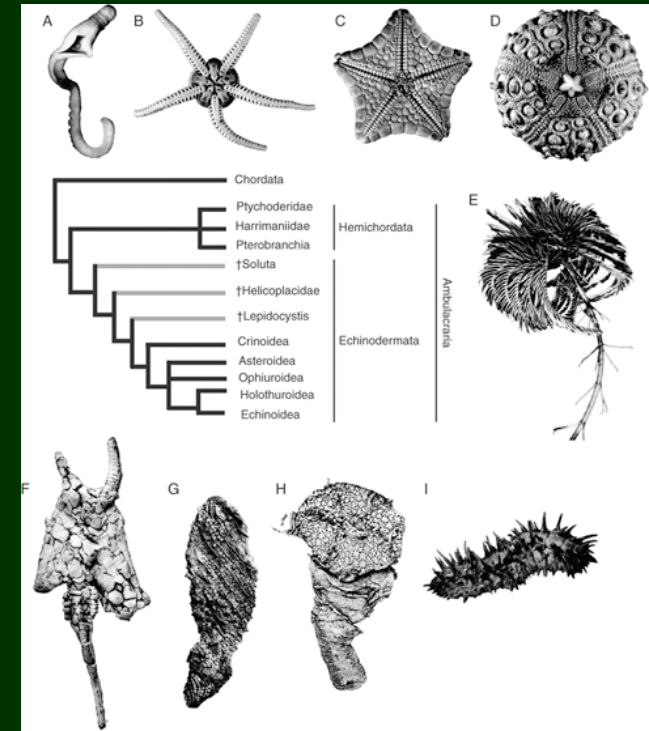


TDFT



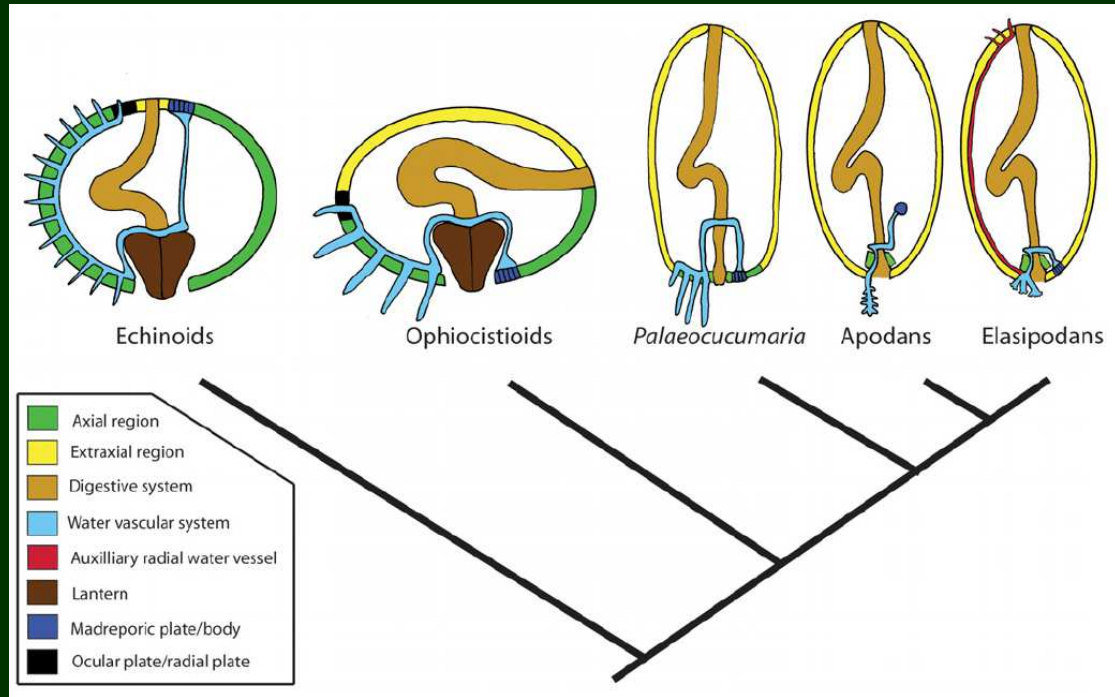
CTVT

Ostnokožci (Echinodermata)



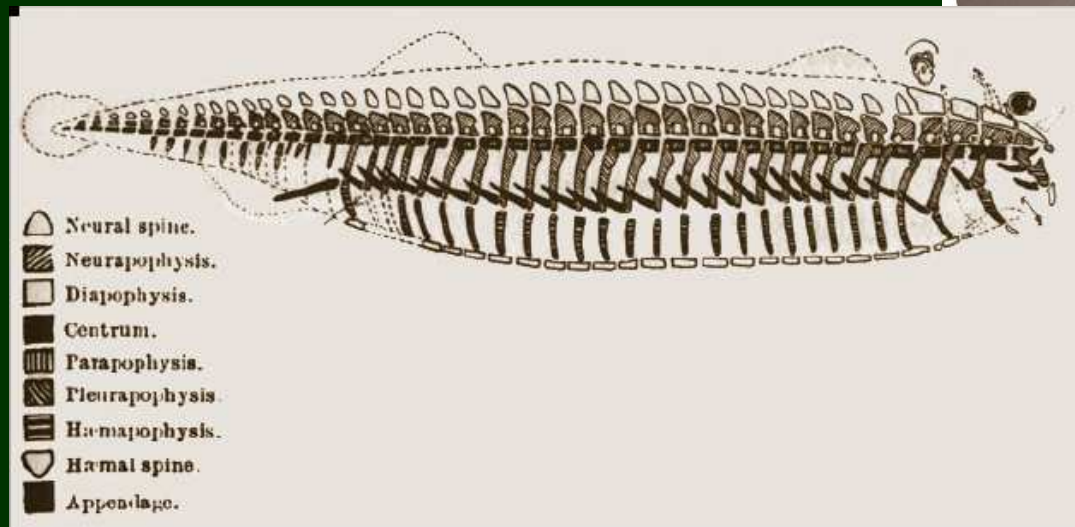
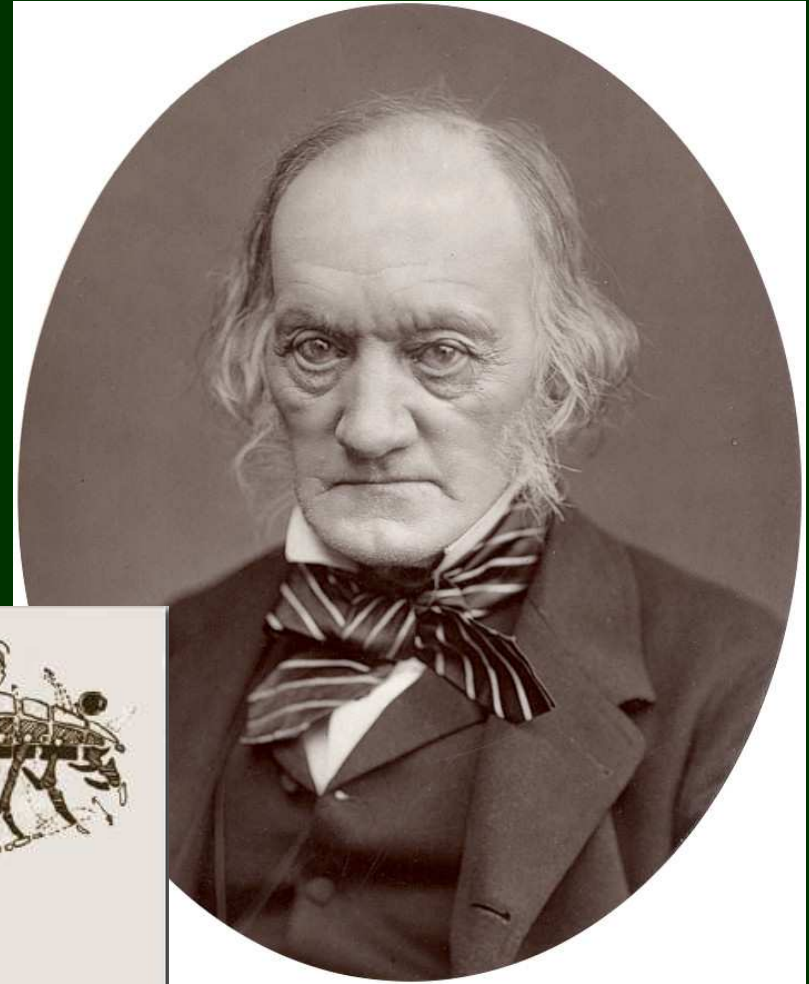
Vznik sumýšů (Holothuroida)

- silur (tj. cca 100 mil. let po kambriu)



Archetyp, *Bauplan*, základní plán...

Richard Owen (1804–1892)

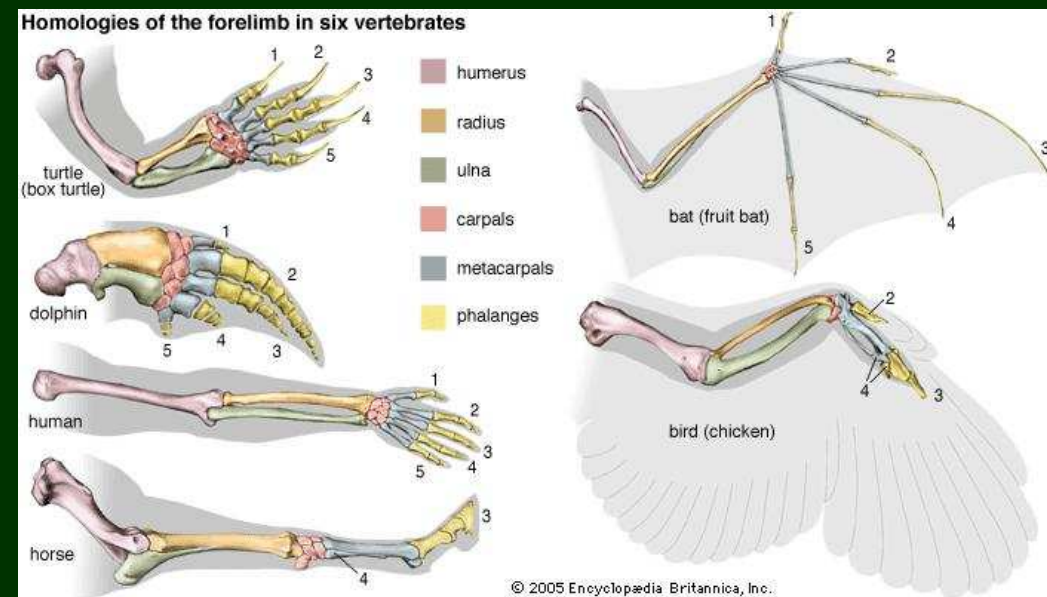


“The skeleton is only a developed, ramified, repeated vertebra; ...the entire man is only a vertebra.”

Homologie x analogie

Homologie: stejný původ (= podobná pozice, vnitřní struktura, ontogeneze, geny...), ale odlišná funkce

Analogie: podobná funkce, ale odlišný původ

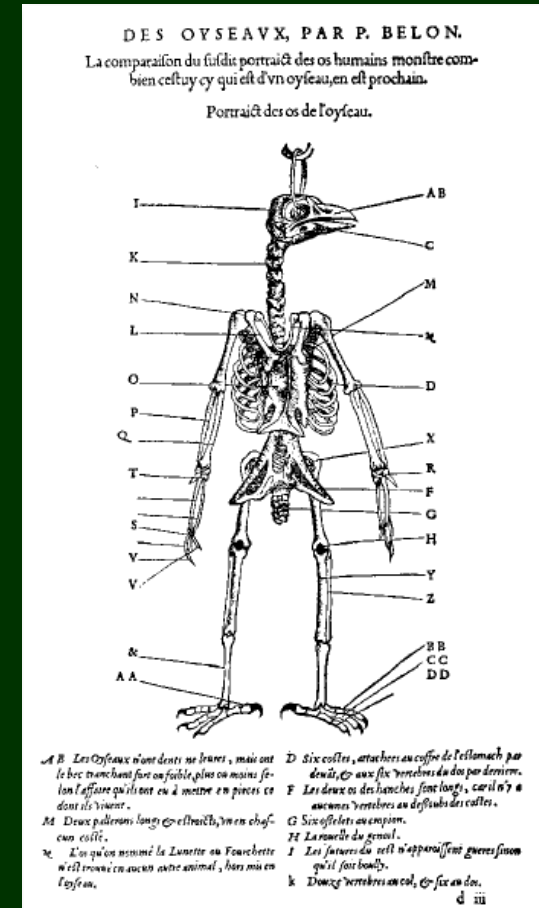
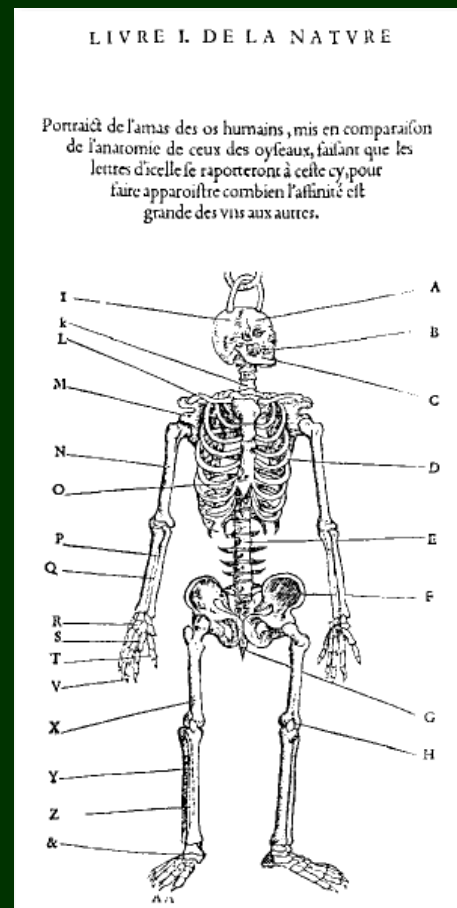


Homologie i analogie jsou morfologické, etologické, ekologické, molekulární...

Homologie před evoluční teorií

Pierre Belon (1555)

- všimněte si:
- organismus rozdělen na konečný počet částí (tj. destrukce jeho jednoty)
- možnost srovnávání díky pozičnímu kritériu – proto nepřírozená poloha
- ALE: ještě mnohem dřív: **Aristoteles**: „delfín je savec“



Vznik analogií: konvergence *gentle giants*



*Rhincodon a
Cetorhinus*



Mysticeti



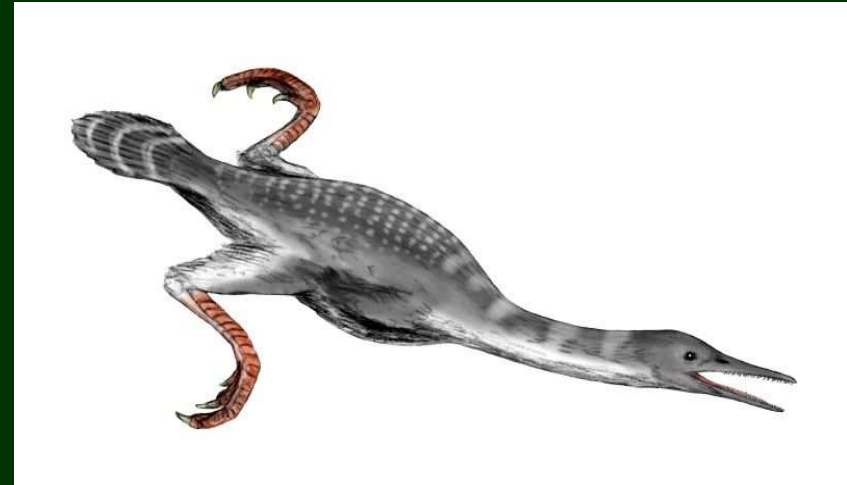
Leedsichthys (jura)

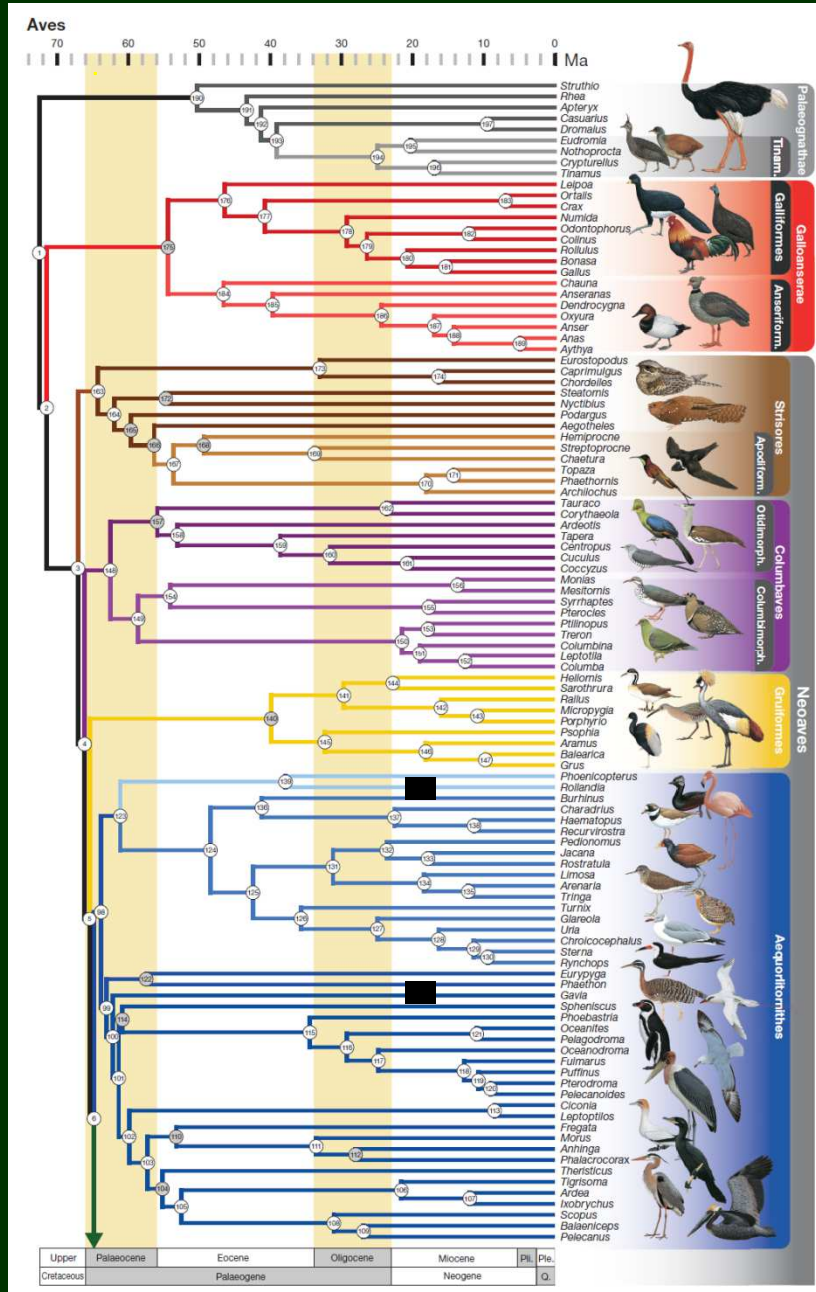


Tamisiocaris (kambrium)

Vznik analogií: konvergence

- → normálně vlastně „homonymie“
- zajímavá začne být, když ji nejsme schopni *a priori* rozlišit (tj. přijdeme na ni až *a posteriori*, konfrontací s fylogenetickou hypotézou)



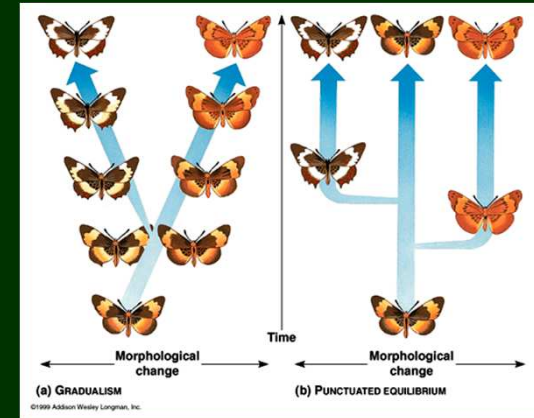


Fylogeneze → konvergence

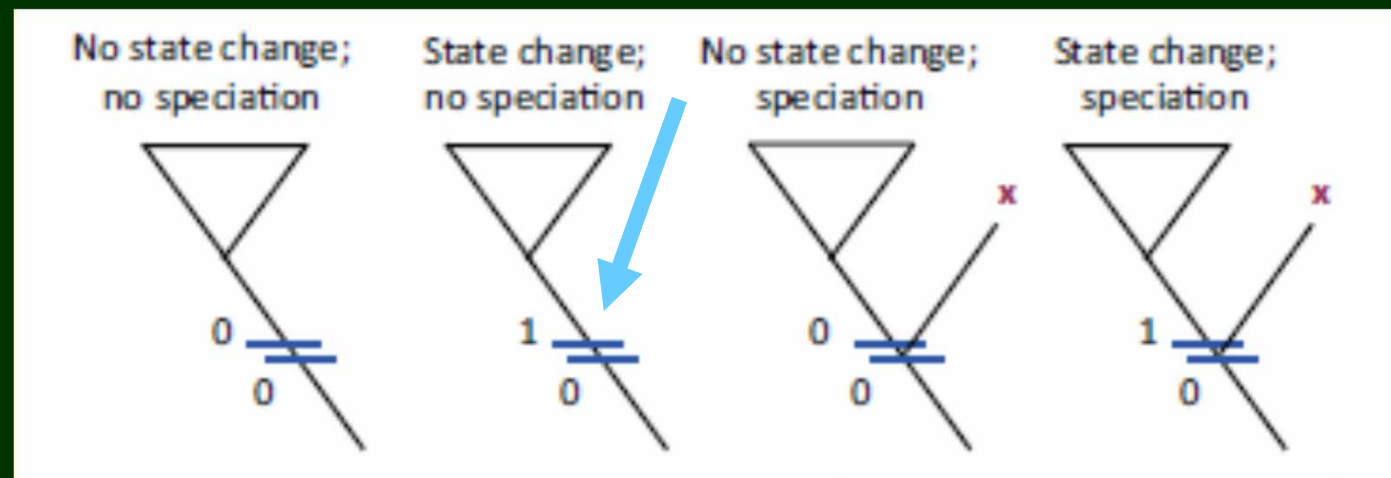
- potáplice jsou příbuzné tučňákům, albatrosům, čápům, volavkám, pelikánům, kormoránům
- potápky jsou příbuzné plameňákům



Gradualismus

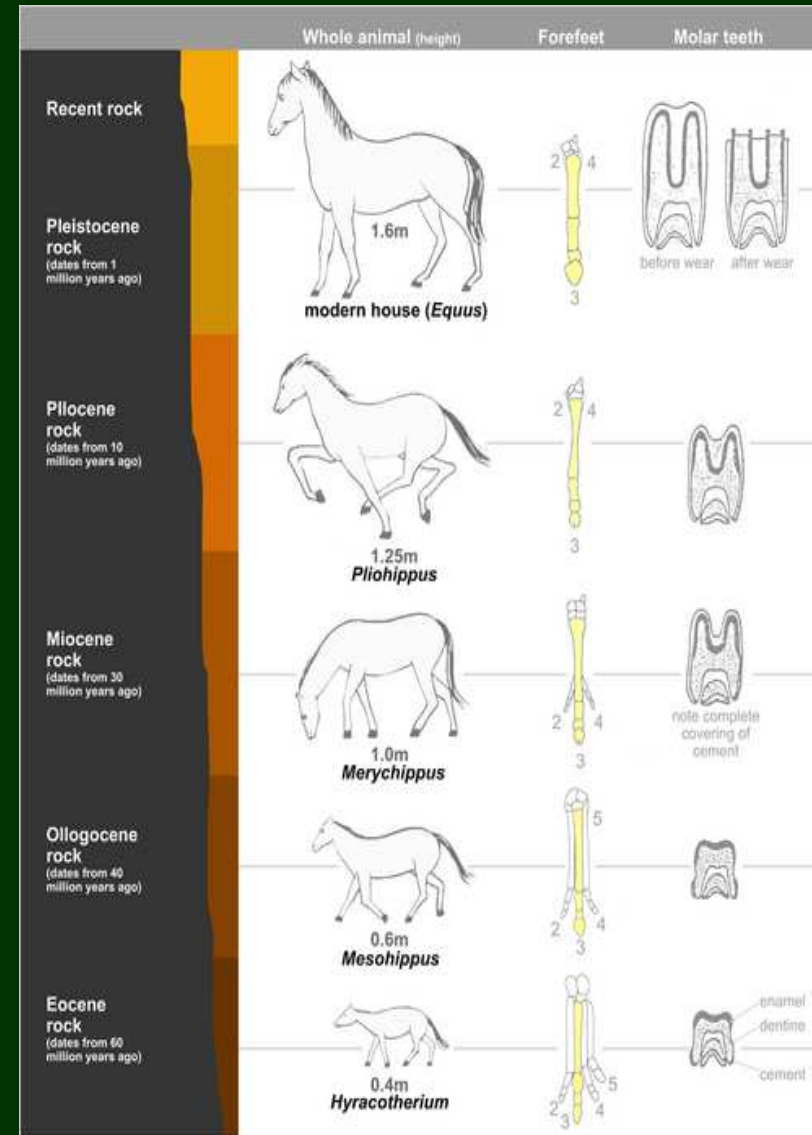


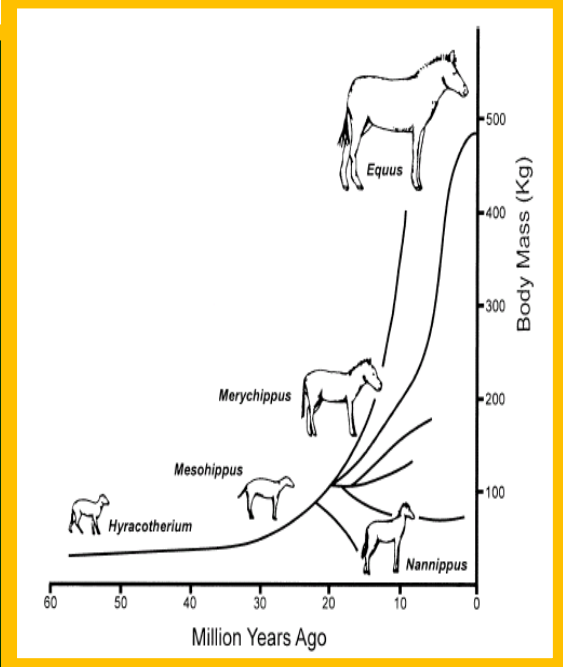
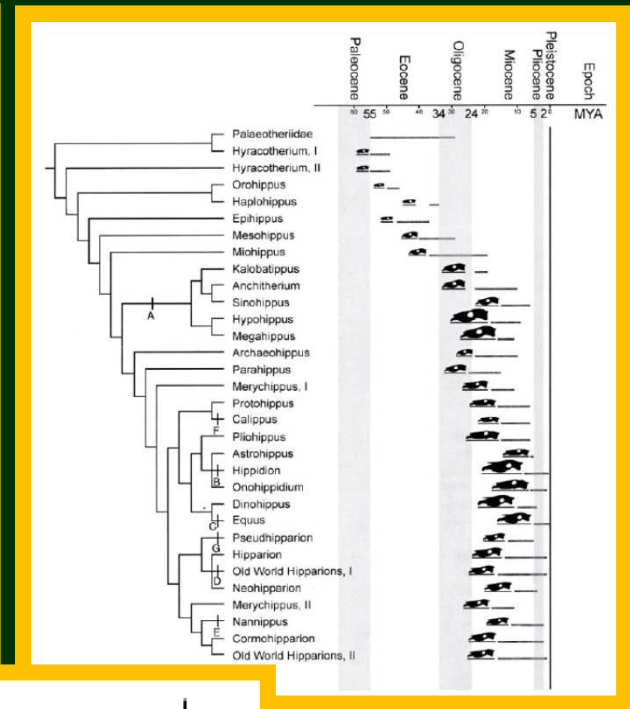
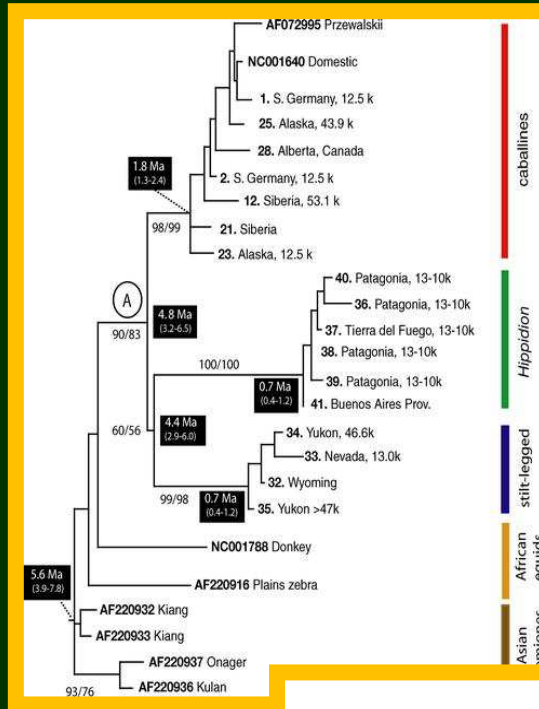
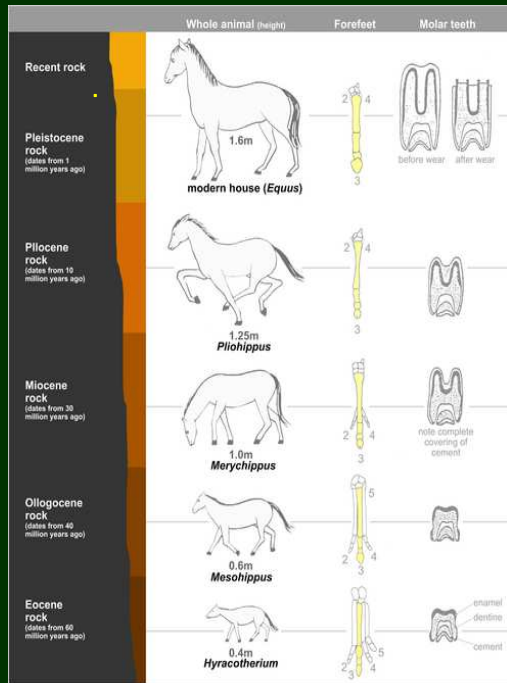
- časové rozložení anagenetických změn je víceméně rovnoměrné
- anagenetické změny nejsou spojeny s kladogenetickými (tj. existuje i „fyletická speciace“)



Anageneze bez kladogeneze?

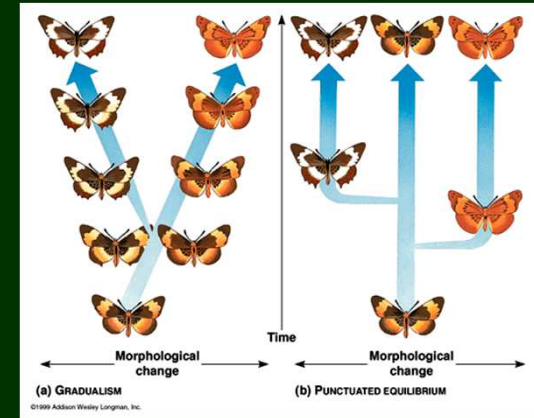
- „**Fyletická speciace**“ = jeden druh se mění v druhý bez štěpné (kladogenetické) události
- Je to vůbec možné?
- lze si představit velké genetické změny ve velké populaci?
- a pokud ne, není zmenšení velikosti populace obvykle spojené s jejím rozpadem, tj. s kladogenezí?)



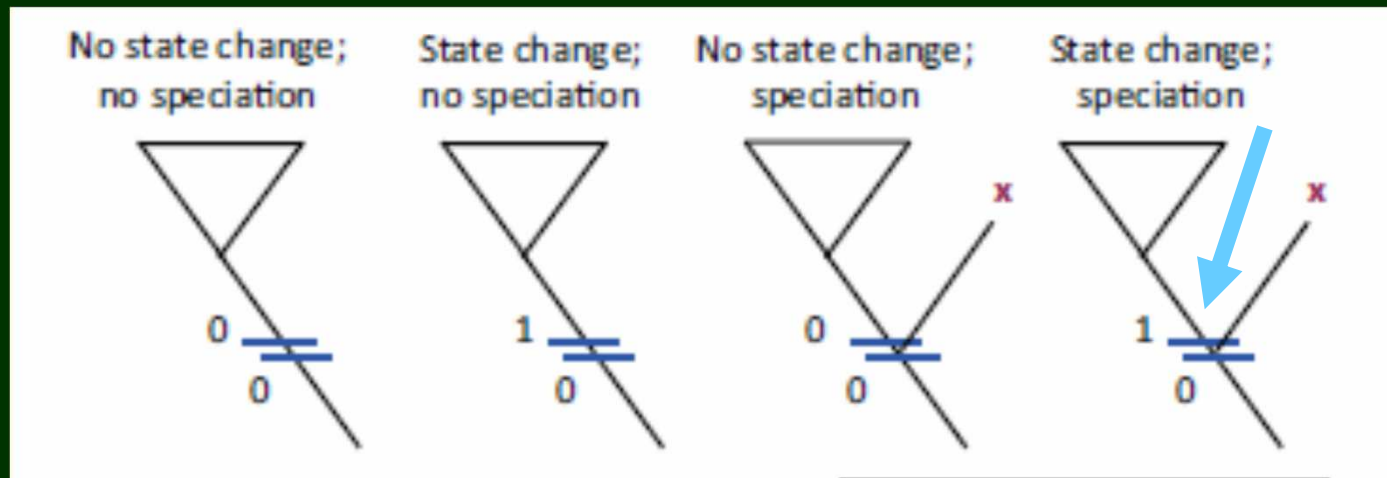


- nic nenasvědčuje tomu, že by dlouhá nepřerušovaná anageneze existovala

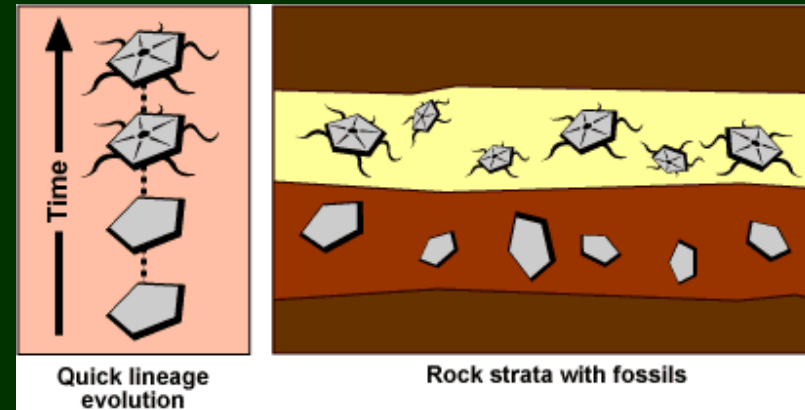
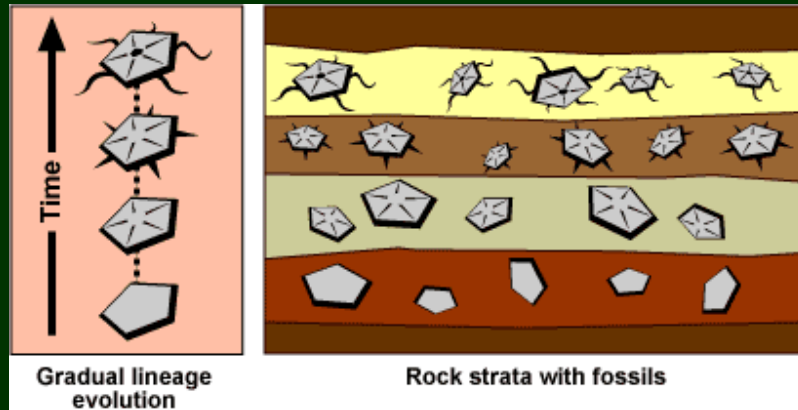
Přerušované rovnováhy



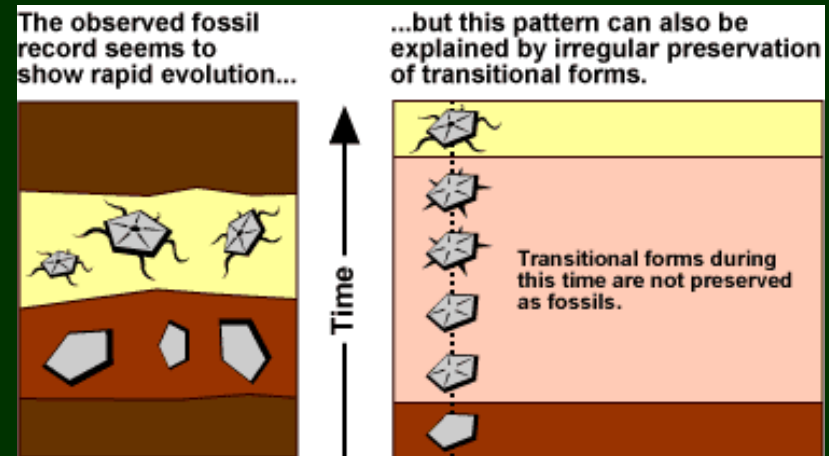
- okamžiky velkých anagenetických změn jsou proloženy dlouhými periodami stazigeneze
- **anageneze spojená s kladogenezí** (anagenetické změny v malých periferních populacích v průběhu speciace)



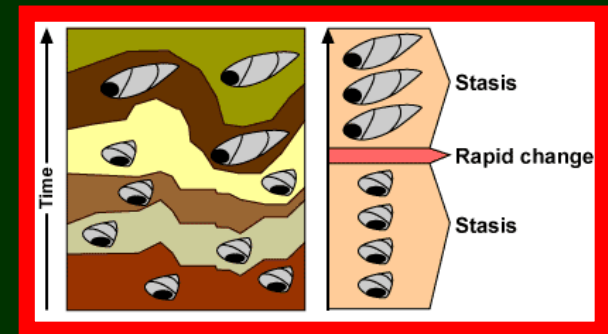
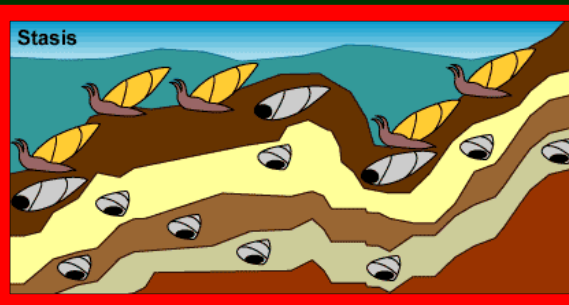
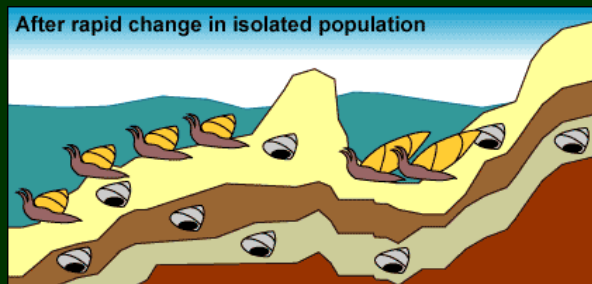
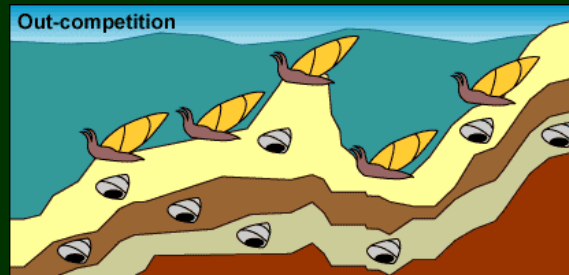
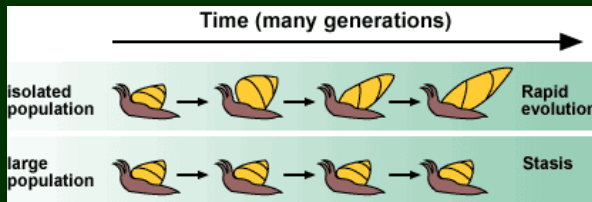
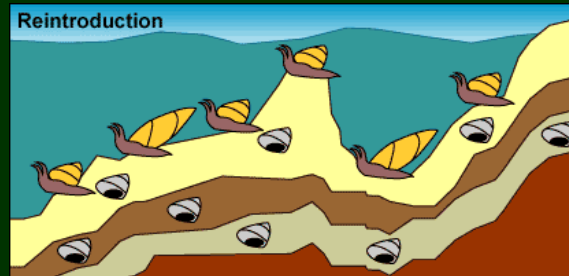
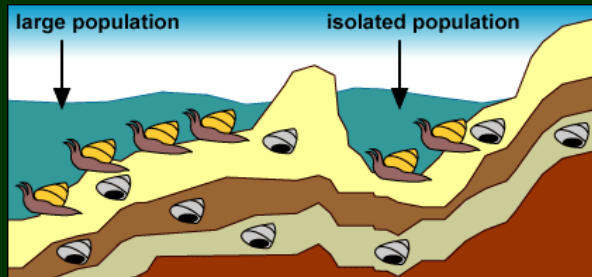
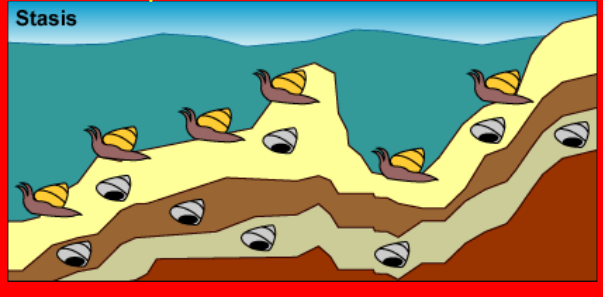
Přerušované rovnováhy?



- graduální evoluce x přerušovaná evoluce?
- x diskontinuální fosilní záznam



Peripatrická speciace a „přerušované rovnováhy“



Gradualismus, anebo přerušované rovnováhy?

- fosilní záznam umožňuje obojí (často jen rozdíl v měřítku!)
- populační a evoluční biologie spíše podporují punktuacionismus
- jistě občas platí obojí, záleží na kvantitativním poměru

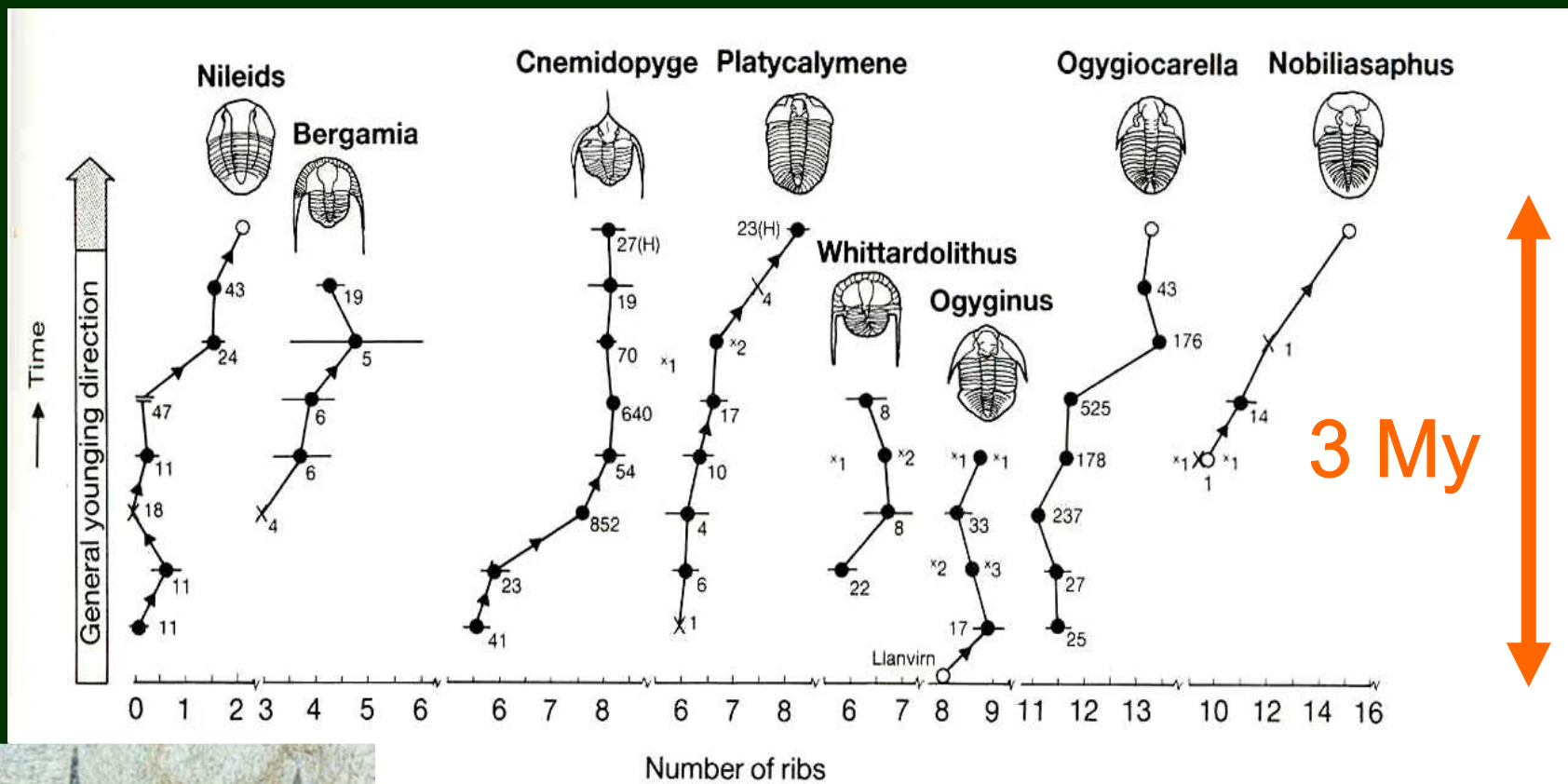


Figure 19.8 Gradual evolution in Sheldon's study of Ordovician Welsh trilobites. In eight lineages, the pattern of change is gradual rather than punctuated. Time goes up the page (total time span 3 million years) and the biometric variable (number of ribs) is on the bottom. From Sheldon (1987).

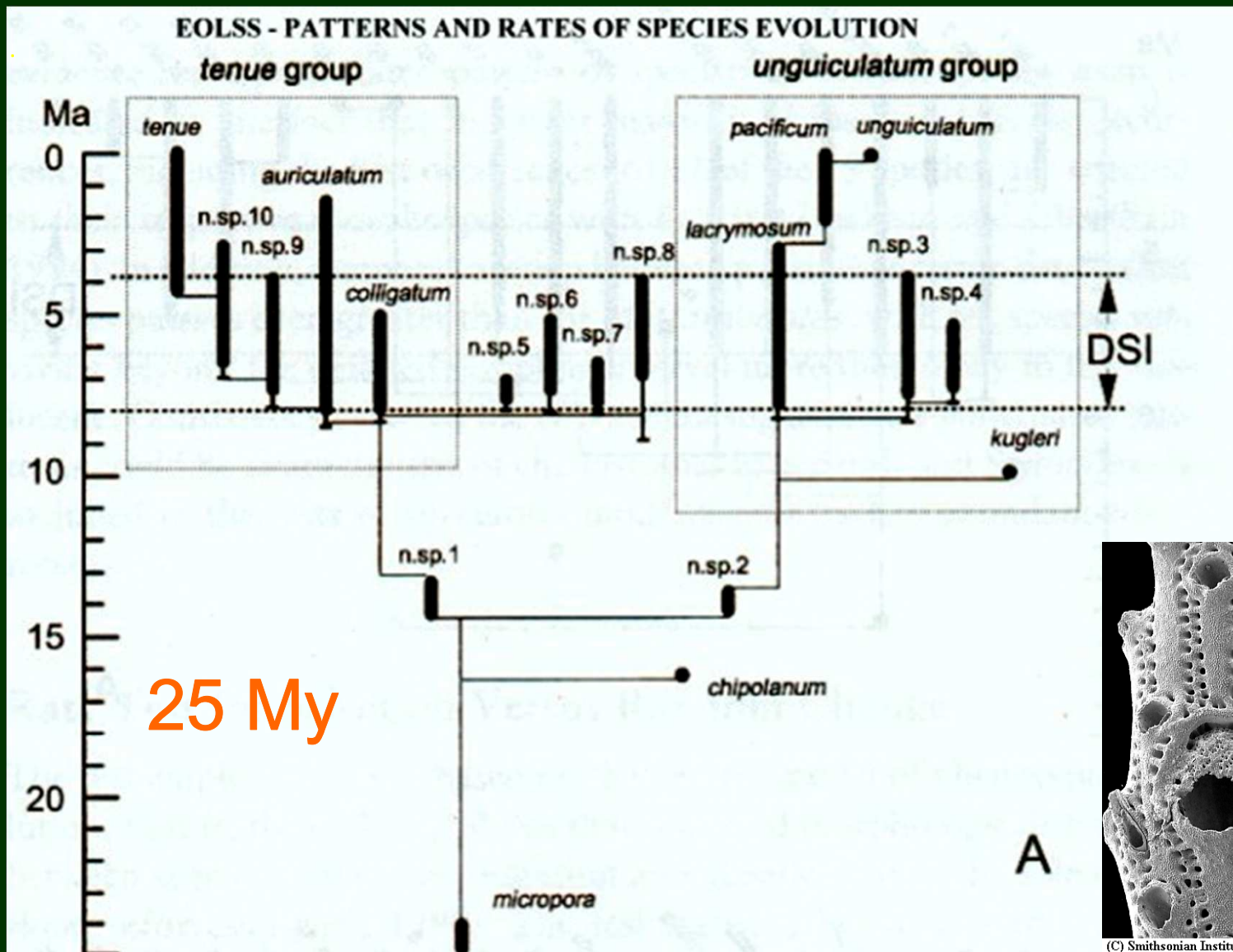


Fig. 6. Punctuational speciation in the bryozoan *Metrarabdotos*. The fossils show that *Metrarabdotos* radiated dramatically between 8 and 4 million years ago, and several species arose apparently rapidly, within the Dominican Sampling Interval (DSI), a particularly well sampled sequence. Based on the work of Cheetham and Jackson.

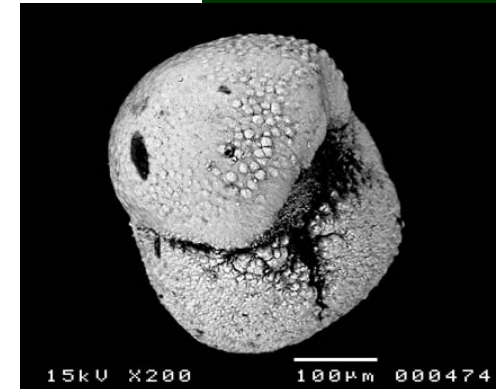
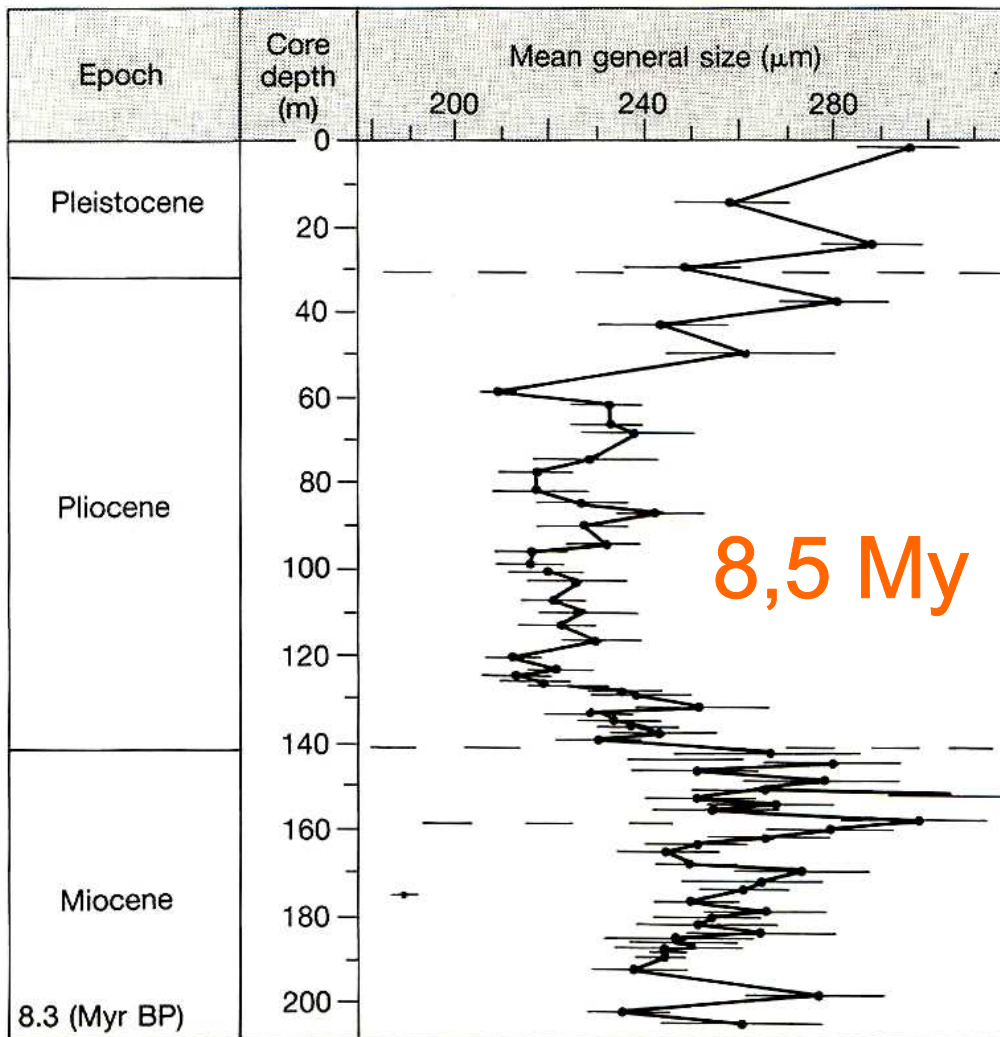
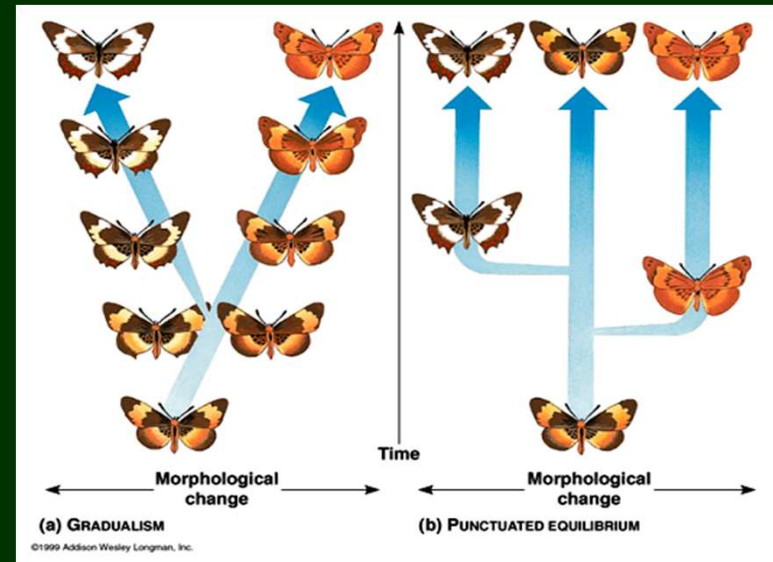


Figure 21.5 Evolutionary changes in body size in the foraminiferan lineage *Globorotalia conoidea*–*G. inflata*. (The same lineage is classified as *G. conoidea* in the Miocene, but *G. inflata* from the Pleistocene.) Note the two rounds of increased size, with a decrease between in the Pliocene. From Malmgren and Kennett (1981).

Evoluční trendy



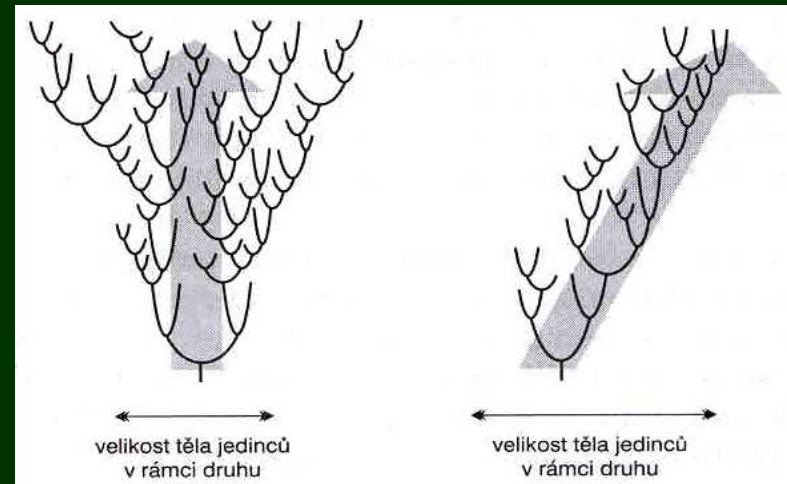
- gradualismus existenci dlouhodobých trendů předpokládá
- přerušované rovnováhy: nové a odlišné druhy vznikají speciálními událostmi, které jsou časově izolované stazigenezí
- tak KDE se berou **dlouhodobé trendy**???
- (... pokud ovšem existují...)

Mikroevoluce x makroevoluce

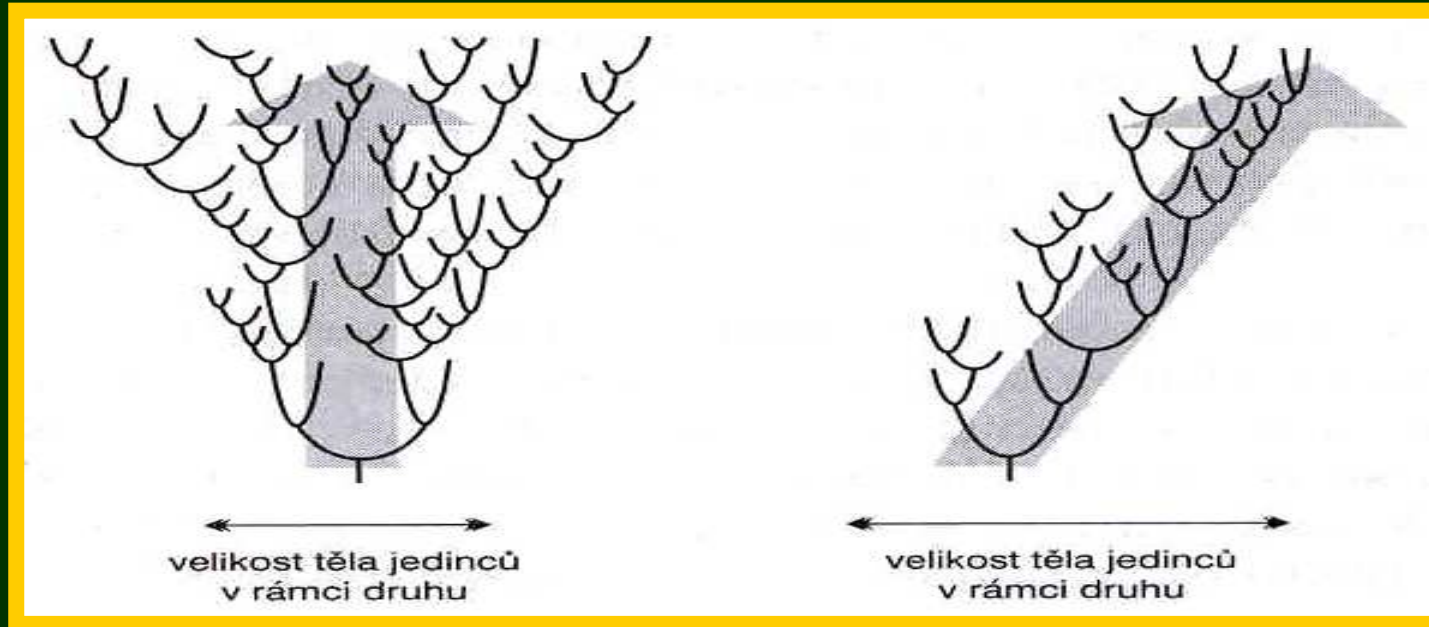
- je makroevoluce jenom extrapolace mikroevolučních dějů ve velkém měřítku?
- nebo existují specifické makroevoluční procesy?
- **druhový výběr** – jediný skutečný rozdíl mezi mikro- a makroevolucí

Druhový výběr (*species selection*)

- **přirozený výběr** pracuje na úrovni genů a jedinců v populacích – podporuje jedince (a jejich geny), kteří dokážou málo umírat a hodně se množit
- **druhový výběr** pracuje na úrovni druhů ve fylogenetických skupinách – podporuje druhy, které dokážou málo vymírat a hodně speciovat



Druhový výběr



- Vlastnost (např. velikost těla) může v makroevoluci převládnout proto, že **druhy s velkými jedinci lépe speciují nebo lépe odolávají extinkci než druhy s malými jedinci,**
- **ALE NE** proto, že **se velcí jedinci uvnitř druhů lépe množí než malí jedinci**

Druhový výběr

- patrně málo efektivní:
- 1. vlastnosti podporující speciaci obvykle také zvyšují riziko extinkce
- 2. druh existuje miliony let → bylo k dispozici málo času pro úspěšnou selekci (cca 700 My mnohobuněčného života)
- 3. řádově nižší kompetice (druhů je míň než jedinců uvnitř jednoho druhu)
- ALE
- 1. lze si představit **rozpor** mezi oběma výběry (zvětšování těla x populační charakteristiky?)
- 2. **kolektivní vlastnosti**, které jedinec vůbec nemá (polymorfismus, populační hustota, velikost areálu, množství hnízdišť, invazivnost, poměr pohlaví) – pokud by běžně **přežívaly speciace**...

Makroevoluce závěrem

- potřebujeme speciální makroevoluční vysvětlení nebo je makroevoluce jenom mikroevoluce v paleontologickém měřítku?
- 1. pokud platí gradualismus, speciální makroevoluce netřeba
- 2. pokud platí přerušované rovnováhy, pak záleží na tom, zda funguje druhový výběr
- což záleží na tom, zda existují vlastnosti (a) kolektivní a zároveň (b) „dědičné“ (= přežívající speciaci)
- tedy: muselo by být splněno příliš mnoho, o čem nic nevíme → **zatím** berme makroevoluci jako extrapolaci mikroevoluce