

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologická a evoluční biologie



Jan Válek

Fenomén poddruhu z pohledu biologické systematiky a evoluční biologie

The Phenomenon of Subspecies from the Perspective of Biological Systematics and
Evolutionary Biology

Typ závěrečné práce: Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Jaroslav Flegr, CSc.

Praha, 2025

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

Prohlašuji, že jsem při zpracování této práce nevyužil nástroje generativní umělé inteligence v žádné ze zapovězených podob ve smyslu Opatření děkana č. 13/2023.

V Praze dne 17. února 2025

Jan Válek

***Poděkování:** Rád bych na tomto místě poděkoval prof. RNDr. Jaroslavu Flegrovi, CSc. za vedení práce a za všechny podnětné konzultace, rady a připomínky s tím související. Za zázemí potřebné pro vznik této práce pak děkuji své rodině.*

Abstrakt

Ačkoli se termín „poddruh“ hojně objevuje jak v odborných biologických pracích, tak mimo ně, skutečná podstata poddruhů zůstává sporná. Na poddruhy se navíc upíná méně pozornosti než na druhy, pro něž samotné byla během minulých dekad vytvořena celá plejáda definic. Tato práce proto zaprvé dokumentuje historii poddruhu jakožto taxonomické kategorie, jejíž vzestup a pád souvisí s dominancí konceptu biologického versus fylogenetického druhu; zadruhé se soustředí na podstatu vnitrodruhových taxonů z hlediska evoluční biologie. Na základě pohledu na poddruh ve smyslu „polonezávisle se vyvíjející metapopulační linie“ následně implikuje některé důsledky včetně možných směrů teoretického výzkumu.

Klíčová slova: poddruh, biologický druh, fylogenetický druh, zpětnovazebné mechanismy, ekotyp

Abstract

Although the term "subspecies" appears widely in scholarly biological works and outside of them too, the true nature of subspecies remains controversial. Although many definitions for species have been developed over the past decades, less attention has been focused on subspecies. Firstly, this thesis summarizes the history of subspecies as a taxonomic rank, whose rise and fall were dependent on the predominance of the biological versus phylogenetic species concept. Subsequently, this thesis attempts to find the nature of intraspecific taxa from the perspective of evolutionary biology. Based on the view of subspecies as "semi-independently evolving metapopulation lineages", it then implies some consequences, including possible directions for theoretical research.

Keywords: subspecies, biological species, phylogenetic species, feedback mechanisms, ecotype

Obsah

Úvod.....	1
Druhové koncepty	2
Kodifikace vnitrodruhových taxonů.....	5
Historie	8
Kořeny vnitrodruhového názvosloví.....	8
Úpadek poddruhového názvosloví	11
Poddruhy a fylogenetický druhový koncept	16
Evoluční konsekvence poddruhů	21
Poddruhy a geografie	22
Ekotypy a ekologický poddruh.....	25
Poddruhy a genealogie	27
Modelový příklad: poddruhy <i>Panthera tigris</i>	31
Závěr.....	35
Reference.....	37

Seznam zkratk

BSC – biologický druhový koncept

HMW – Handbook of the Mammals of the World

ICN – Mezinárodní kód nomenklatury řas, hub a rostlin

ICNCP – Mezinárodní kód nomenklatury kulturních rostlin

ICZN – Mezinárodní kód zoologické nomenklatury

IUCN – Mezinárodní svaz ochrany přírody

(mt)DNA – (mitochondriální) deoxyribonukleová kyselina

PSC – fylogenetický druhový koncept

RIM – reprodukčně-izolační mechanismy

RPS – poměr polytypických druhů

spp. – druhy

subsp./ssp. – poddruh

Úvod

Snaha definovat druh, základní jednotku taxonomického systému i klíčový pojem v rámci evoluční biologie, se stala nosným tématem velkého množství odborných prací. Naproti tomu poněkud opomíjena zůstává otázka taxonů vnitrodruhových, jež však na představený problém „druhovosti“ přímo navazuje a rozšiřuje jej. Tato práce ji shrnuje ve formě rešerše pro českojazyčné prostředí.

Práce se soustředí zejména na vnitrodruhový taxon nejtypičtější, to jest na poddruh (*subspecies*). Zvláštní pozornost je věnována zejména používání poddruhu v zoologickém názvosloví, a to nejen pro převážně zoologické zaměření autora, ale zejména protože byl poddruhový koncept v rámci živočišné říše uveden do praxe a jeho užívání zde také budí největší množství kontroverzí. Jednu z nejpalcivějších otázek využívání vnitrodruhových taxonů však tento text až na okrajové zmínky záměrně ignoruje, a sice problematiku lidských ras. Tato otázka je totiž natolik komplexní, že by sama vystačila na několik monografií, svými dopady pak zároveň výrazně přesahuje hranice striktně biologické do sféry kulturní, jíž se autor neplánuje blíže zabývat. Studium vnitrodruhových taxonů však teoreticky může přispět i k lepšímu pochopení naší vlastní variability.

Práce je rozdělena do několika nosných kapitol. První kapitola nejprve stručně rekapituluje známé druhové koncepty, neboť zvláště na některých z nich další výklad přímo závisí. Druhá kapitola vysvětluje kodifikaci vnitrodruhových taxonů současnými zoologickými a botanickými nomenklatorickými pravidly. Následující dvě kapitoly shrnují historii poddruhu jako taxonomické jednotky. Vyjma jeho původu demonstrují, nakolik byla popularita poddruhu poplatná době, nakolik ji ovlivňovalo přijetí různých druhových konceptů i jaký je pohled na vnitrodruhovou systematiku v současnosti.

Pátá kapitola chce poskytnout pohled na „poddruhovost“ z hlediska evoluční biologie, tedy jestli mají poddruhy biologický smysl a jaké souvislosti na populační úrovni se s jejich existencí mohou pojít. Práce si neklade za cíl podat vyčerpávající přehled překrývajících se fenoménů týkajících se speciace, vnitrodruhové variability či populační genetiky, jako spíše představit konkrétní fenomény skloňované v souvislosti s poddruhy a v závěru naznačit možné směry dalšího teoretického výzkumu. Snaha realisticky odrazit současnou biodiverzitu je však klíčová i z praktického hlediska a mj. přímo souvisí s biologií ochrany přírody; poslední kapitola představuje jeden z těchto případů.

Druhové koncepty

Druh (*species*) představuje základní jednotku taxonomického systému. Vnitrodruhovému taxonu s druhovou kategorií přímo souvisejí a nelze je definovat bez ohledu na konkrétní druh; jak podotýkají Reydon & Kunz (2021), „vnitrodruhovému taxonu závisí na druhu nejen prakticky, ale i ontologicky“. Tito autoři zároveň upozorňují na další, neméně důležitou skutečnost: dvojice druh a poddruh je v rámci biologické nomenklatury jedinečná tím, že poddruhy evolučně-biologické práce nezřídka chápou jako počínající stádium speciace, zatímco druhy nejsou považovány za evolučního předchůdce rodu.

Druh lze zobecnit jakožto samostatně se vyvíjející metapopulační linii (de Queiroz, 2007). Vyloučí-li se pojetí druhu nominalistické, podle něž druhy objektivně neexistují a jejich vymezení závisí výhradně na taxonomických konvencích, byla vytvořena řada konceptů, jež se snažila definovat druh jakožto objektivně existující entitu. Podle Harrisona (2014) existuje více než dvacet druhových konceptů, jež lze na základě různých proměnných rozdělit do sedmi hlavních kategorií. Podrobná analýza jednotlivých konceptů by přesahovala rámec této práce, a proto jsou zde jednotlivé druhy koncepty představeny pouze ve stručnosti, s určitým přesahem v rámci kapitol následujících. Názvosloví v této práci částečně vychází z Flegra (2009), jenž problematiku druhových definic shrnuje v českém jazyce.

Koncept biologického druhu (*Biological Species Concept*; BSC) představuje klasický druhový koncept, víceméně vztažený pro ostatní druhy koncepty. Opírá se o reprodukčně-izolační mechanismy (RIM). Mayr (1963, str. 19) vymezil biologický druh jakožto „skupiny skutečně nebo potenciálně se křížících přirozených populací, které jsou reprodukčně izolované od jiných takových skupin“. Relativně snadno uchopitelná definice naráží na řadu problémů při praktickém využití. Prvním z nich je její aplikace na alopatrikové populace, kdy reprodukci není bráněno vnitřními mechanismy, ale pouze geografickou bariérou mezi populacemi (Mayrův obrat „*potenciálně se křížících přirozených populací*“ zůstává v tomto ohledu poměrně vágní). Koncept biologického druhu rovněž nezohledňuje neostré hranice mezi jednotlivými druhy, a to včetně genové introgrese, kdy genový tok existuje pouze v určitých částech genomu. Konečně, koncept biologického druhu už ze své podstaty zcela vylučuje nepohlavně se rozmnožující organismy¹ (Harrison, 2014).

¹ Vzácně se dlouhodobě asexuální linie objevují i v rámci živočišné říše; příkladem budiž vířníci ze třídy Bdelloidea.

Koncept vnitrodruhového rozpoznávání (*Recognition Species Concept*) je založen na druhově specifických systémech rozpoznávání partnerů u pohlavně se rozmnožujících organismů. Tímto modelem se zabýval konkrétně Paterson (1985, citováno podle Harrisona (2014)). Příslušný systém rozpoznávání může být založen např. na existenci specifických feromonů, namlouvacích rituálů atd. Koncept vnitrodruhového rozpoznávání měl být jedním z opozičních směrů vůči konceptu biologického druhu. Na rozdíl od něj nezohledňuje jiné typy reprodukčně-izolačních mechanismů a například populace izolované výhradně na základě preference jiných stanovišť nebo prostřednictvím sterility hybridů nepovažuje za samostatné druhy (příkladem budiž polyploidní rostliny). Podle kritiky tak tento pohled nepřináší žádné reálné výhody oproti svému komplexnějšímu předchůdci (Coyne, 1993).

Koncept izolačního druhu (*Isolation Species Concept*) bývá také označován jakožto koncept fenotypové koheze; Templeton (1989, str. 12) druhem rozuměl „nejširší populace jedinců s potenciálem pro fenotypovou kohezi prostřednictvím vnitřních kohezních mechanismů“, kdy tyto kohezní mechanismy určují mantinely pro působení mikroevolučních sil. Na rozdíl od BSC představuje genový tok v rámci konceptu izolačního druhu pouze jeden z kohezních mechanismů. Mechanismy ovlivňující šíření nových genetických variant prostřednictvím genového toku se souhrnně označují jako *genetic exchangeability*; jmenovat lze například prezygotické a postzygotické RIM. Účinek na kohezi má však dle Templetona i charakter obývané niky a limitující faktory pro šíření nových genetických variant genetickým driftem a přirozeným výběrem, tzv. *demographic exchangeability* (včetně ekologických omezení, mutačních omezení, vývojových omezení aj.). Díky tomu je koncept aplikovatelný i na asexuální organismy – u nich převládá *demographic exchangeability*, zatímco u pohlavně se rozmnožujících organismů převládá *genetic exchangeability*.

Koncept fylogenetického druhu (*Phylogenetic Species Concept*; PSC) druhy chápe jakožto nejmenší jednotky identifikovatelné kladistickými metodami, tedy na základě sdílených odvozených znaků – synapomorfii. Na rozdíl od BSC je opět dobře aplikovatelný jak na sexuálně se reprodukcující populace, tak na populace asexuální (Nixon & Wheeler, 1990). Podle kritických názorů však PSC speciaci zobecňuje na pouhou anagenezi konkrétní apomorfie, což může vést k nepraktickému až nerealistickému zvýšení počtu druhů v taxonomických systémech (Mallet, 1995).

Koncept genealogického druhu (*Genealogical Species Concept*) operuje s příbuzností v rámci populací; naopak ignoruje *současné* vlastnosti druhu (např. hybridizace, morfologická podobnost) i pravděpodobnost jeho budoucího přetrvání jakožto samostatné evoluční linie.

Baum & Shaw (1995, str. 289) jako druh konkrétně definují takové výlučné skupiny jedinců, „jejichž členové jsou si navzájem příbuznější než vůči jiným organismům mimo tuto skupinu“. Dvě takové výlučné skupiny se tedy nemohou svým vymezením překrývat (ačkoli mohou být vnořeny v rámci nějakého hierarchického systému). V případě pohlavně se rozmnožujících organismů Baum & Shaw (1995) genealogický druh charakterizují jakožto taxon, jenž s ostatními podobnými taxony sdílí převážně divergentní genealogický vzor (fylogeneze), zatímco jedinci v rámci tohoto taxonu sdílejí „síťový“ genealogický vzor (na bázi předek-potomek). Jinými slovy, poslední společný předek této skupiny existoval později než společný předek kteréhokoli člena této skupiny a kteréhokoli organismu mimo tuto skupinu. Různá rychlost koalescence různých částí genomu je pak příčinou neostrých mezidruhových hranic. Důraz na odlišení genealogických a fylogenetických vztahů kladl již Hennig (1966), který genealogické vztahy označoval za tzv. tokogenetické. Nové druhy podle něj vznikají, když se ve struktuře tokogenetických vztahů vyvinou mezery.

Koncept evolučního druhu (*Evolutionary Species Concept*) představuje jednu z definic, jež se snaží zachytit existenci druhu v čase. Simpson (1961, str. 153) definoval evoluční druh jakožto „linii, která se vyvíjí odděleně od ostatních linií a má vlastní jednotné evoluční role a tendence“, přičemž linií je myšlena „sekvence populací, v rámci níž je udržován vztah předek-potomek“. Oproti BSC evoluční druh zohledňuje anagenezi v průběhu evolučního vývoje, problematickou zejména při interpretaci druhů ve fosilním záznamu, a nevyžaduje existenci morfologických rozdílů, které mohou naopak interpretaci fosilního záznamu z různých důvodů ztěžovat² (Wiley, 1978). Nevysvětluje však příčiny existence odlišných druhů a mechanismy jejich vzniku (Flegr, 2009).

„Genotypic Cluster Definition“ druh definuje jakožto specifický soubor genotypů, jenž je schopen dlouhodobě udržovat svou identitu oproti jiným podobným souborům. Předpokládá, že genový tok a jiné mikroevoluční fenomény druh ovlivňují, nikoli definují jako v případě BSC. Pokud mezi jednotlivými klastry probíhá genový tok, ale zároveň je od sebe účinně separují jiné mikroevoluční mechanismy, jako je stabilizační selekce anebo selekce proti hybridům, lze oba klastry pokládat za samostatné druhy. Z toho přímo vyplývá dynamická, nikoli statická povaha takových druhů (Mallet, 1995).

² Např. i kvůli pohlavnímu dimorfismu

Kodifikace vnitrodruhových taxonů

Biologická nomenklatura využívá větší počet pomocných taxonomických kategorií pod druhovou úrovní, přičemž dominantního postavení mezi nimi nabývá poddruh (*subspecies*; zkráceně *subsp.* nebo *ssp.*). Binomické jméno, jež slouží k jednoznačnému určení konkrétního druhu, v takovém případě doplňuje třetí, tzv. trinomické jméno, jež slouží k jednoznačnému určení konkrétního poddruhu (např. *Apis mellifera carnica*). Vyjma „klasické“ taxonomické kategorie poddruhu jsou v systematice užívány rovněž termíny rasa (zejména u živočichů), varieta (zejména u rostlin) aj.; taxonomické kategorie pod rankem poddruhu se přičemž označují jako infrasubspecifické. Obecně platí, že neexistuje žádná jednoznačná definice všech těchto pojmů. Někteří autoři je považují za synonymní (Reydon & Kunz, 2021), jiní představili jejich podrobné rozčlenění (Askew, 1970). Ve zbytku této práce jsou vnitrodruhové taxony zobecněny v rámci termínu „poddruh“, respektující jeho historický význam jako převládajícího vnitrodruhového taxonu (není-li uvedeno jinak).

V praktické taxonomii využívání vnitrodruhových taxonů vyžaduje určitou formální kodifikaci. V případě eukaryotických organismů se vědecké názvosloví řídí dvěma základními soubory pravidel, a sice *Mezinárodním kódem nomenklatury řas, hub a rostlin (International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants; ICN)* a *Mezinárodním kódem zoologické nomenklatury (International Code of Zoological Nomenclature; ICZN)*. Oba kódy jsou na sobě do určité míry nezávislé, povolují například používat též odborná jména, která již zahrnuje jejich protějšek (například *Batis* je rod pěvce z čeledi Platysteiridae a zároveň rod brukvotvaré rostliny z čeledi *Bataceae*). Různí se i ve svém přístupu k vnitrodruhovým taxonomickým kategoriím, přičemž botanické názvosloví je obecně výrazně méně normativní než názvosloví zoologické (Mallet, 2000). Následující odstavce se tak budou věnovat zejména zoologické nomenklatuře. Je však opětovně důležité podotknout, že ICN a ICZN pouze formalizují způsob užívání vnitrodruhových taxonů a nijak nestanovují, jakým způsobem interpretovat hranice druhů a vnitrodruhovou variabilitu v rámci konkrétních taxonů (Mallet, 2000). Vnitrodruhové taxony jsou respektovány rovněž u organismů prokaryotických (Parker et al., 2019), tato práce se jimi však nebude podrobněji zabývat.

ICN podle Článku 4 uznává pět taxonomických kategorií pod úrovní druhu, a to v následujícím pořadí: „poddruh“ (*subspecies*), „varieta“ (*varietas*), „podvarieta“ (*subvarietas*), „forma“ (*forma*) a „podforma“ (*subforma*). Na základě Článku 24 musí být každá z těchto taxonomických kategorií od druhového jména oddělena příslušnou spojovací zkratkou, přičemž

jednotlivé taxonomické kategorie se mohou sdružovat; ICN konkrétně uvádí poněkud přebujelý příklad „*Saxifraga aizoon* var. *aizoon* subvar. *brevifolia* f. *multicaulis* subf. *surculosa*“. Při povýšení vnitrodruhového taxonu na úroveň druhu a *vice versa* zůstává zachován poslední přívlástek vědeckého jména, ovšem pod podmínkou, že výsledná kombinace není v rozporu s jinými zásadami botanického názvosloví. Vnitrodruhové taxony užívané pro druhy v rámci jednoho rodu mohou být totožné, přípustná je tedy například existence taxonů *Rosa glutinosa* var. *leioclada* a *Rosa jundzillii* f. *leioclada* (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants – Shenzhen Code, 2018).

V případě šlechtěných rostlin se jejich názvosloví navíc řídí Mezinárodním kódem nomenklatury kulturních rostlin (*International Code of Nomenclature for Cultivated Plants*; ICNCP), jenž využívá taxonomické kategorie jako „kultivar“, „skupina“ či „grex“ (Brickell, 2009). Vzhledem ke specifickému využití tohoto kódu mu v této závěrečné práci taktéž není věnována větší pozornost.

ICZN v Článku 45 považuje za základní vnitrodruhový taxon poddruh, přičemž s trinomickým jménem se na základě toho *a priori* nakládá jako s poddruhem, bez nutnosti užití konkrétní zkratky. Vnitrodruhovou variabilitu na infrasubspecifické úrovni lze cíleně vyjádřit využitím termínů aberace, morfa, varieta či forma, resp. jejich ekvivalentními zkratkami (ab., v., f., ...). S taxonem popsáným jako varieta či forma před rokem 1961 se ovšem nakládá jako s poddruhem, pokud autor popisu vysloveně neuvádí, že svým popisem hodlá postihnout infrasubspecifickou variabilitu, případně to z jeho díla předem nevyplývá. Jako infrasubspecifické ovšem takové jméno není vyhodnoceno, jestliže bylo před rokem 1985 přijato buďto jako platné jméno druhu či poddruhu, anebo by šlo o starší homonymum (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999).

Vzorový příklad představuje taxon suchozemského plže *Fruticicola unidentata subtecta* Polinski (1929). Ačkoli byl původně výslovně popsán jako varieta nezasluhující status poddruhu, pozdější jméno *Trichia (Petasina) unidentata subtecta* Klemm (1954) mu již přiznává poddruhový status. Dle pravidel ICZN tak *subtecta* představuje subspecifické jméno a Polinski jeho popisnou autoritu (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999).

Druh nemá mít vymezen pouze jeden poddruh. Pokud dojde k popisu poddruhu, populace odpovídající původnímu typovému exempláři se automaticky stává také poddruhem. V zoologii se takový poddruh podle Článku 47 ICZN označuje jako tzv. nominátní (International Commission on Zoological Nomenclature, 1999). Jako trinomické jméno je

v takovém případě duplikováno původní druhové jméno a jako popisná autorita zůstává zachována popisná autorita příslušného druhu. Například u orangutana bornejského, odb. *Pongo pygmaeus* (Linnaeus, 1760), jenž se dělí na tři poddruhy, je nominátním poddruhem *Pongo pygmaeus pygmaeus* (Linnaeus, 1760). V botanické nomenklatuře je podle Článku 26 ICN ekvivalentem nominátního poddruhu tzv. autonymum (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants – Shenzhen Code, 2018).

Tato obecná pravidla dále doplňuje samostatný přístup některých organizací, z nichž jmenujme konkrétně Mezinárodní svaz ochrany přírody (IUCN). Ten operuje s celkem čtyřmi typy *taxonů*, přičemž ve vyhodnoceních jejich stavu ohrožení jedná se všemi na základě stejných standardů. Těmito *taxonomy* jsou:

1. druh (včetně apomiktických hybridů u rostlin);
2. poddruh;
3. varieta (pouze pro rostliny, v rámci nichž vylučuje „formy, subvariety a kultivary“);
4. geograficky oddělené subpopulace (*geographically separate subpopulations*; „populace, které jsou natolik izolované od ostatních populací téhož druhu, že je genový tok mezi nimi velmi nepravděpodobný“, přičemž „obecně by se seznamy takových subpopulací měly omezit na ty, jež byly dlouhodobě izolovány“) (IUCN, Taxonomic Sources).

Historie

Lze shrnout, že nepanuje jasná shoda na tom, kdy se pojem poddruh poprvé objevil a kdo má dominantní podíl při jeho zavedení do praxe. Různí autoři totiž k problematice vnitrodruhových taxonů přistupovali v různých rovinách, ba odlišné výklady se dokonce mohou objevovat i v rámci příspěvků jednoho autora (Vinarski, 2015a). Následující kapitoly se snaží shrnout původ vnitrodruhového názvosloví a nastínit jeho historii a popularitu, stejně jako cestu k současnému úpadku poddruhu jako taxonomické kategorie. Evoluční kontext je pro přehlednost většinou soustředěn do samostatné kapitoly, stejně jako problematika fylogenetického druhového konceptu – ovšem vzhledem k tomu, že praktická taxonomie jde ruku v ruce s vývojem a aplikací evolučního myšlení, nelze se vyhnout určitým průnikům mezi jednotlivými kapitolami.

Kořeny vnitrodruhového názvosloví

Vnitrodruhová variabilita byla brána v potaz již na samém počátku biologické klasifikace, tedy ještě před obecným přijetím darwinismu, resp. jiných evolučních myšlenek. S tím se však samozřejmě pojí i nerelevantnost těchto taxonů oproti post-darwinovským koncepcím. Například již otec biologické nomenklatury Carl Linné rozpoznával „variety“, jež vyjma geografických forem (více či méně odpovídajících níže představenému geografickému poddruhu) zahrnovaly různé odlišnosti ve zbarvení, monstrozity či patologie. Konkrétně v případě *Homo sapiens* Linné na jednu stranu rozlišoval geografické populace (*americanus*, *asiaticus*), na druhou stranu však mezi variety počítal i jednoznačné abnormality – například Linného varieta *monstrosus alpini* pravděpodobně zahrnuje jedince postižené endemickou strumou, hojně se objevující v alpském horském regionu (Vinarski, 2015a). Interpretace variací jako pouhých změn v náhodných vlastnostech druhu však byla samým jádrem linnéovské systematiky, nikoli důsledkem naivity taxonomů. Druh v linnéovském neevolucionistickém pojetí představoval analogii věčných a neměnných platónských idejí a variace spíše nepodstatné odchylky nedotýkající se této jeho vnitřní podstaty, ale naopak komplikující její odhalení. Spory o identifikaci důležitých znaků definujících druh od náhodných variet, typicky interpretovaných jako důsledek vlivu podmínek prostředí³, zavdaly prvním akademickým sporům mezi „rozdělovači“ („splitters“) a „hromadiči“ („lumpers“), které tak nejenže nejsou pouze současným fenoménem, ale v odlišném kontextu dokonce předcházely evoluční teorii (Vinarski, 2013).

³ Na začátku 19. století tato myšlenka vykristalizovala v podobě lamarckismu.

Termín „poddruh“ podle Vinarského (2015a) jako první použil již Jakob Friedrich Ehrhart, jenž byl také průkopníkem trinomického názvosloví. V práci *Versuch eines Verzeichnisses der um Hannover wildwachsenden Pflanzen* z roku 1780, jež zahrnovala seznam kvetoucích rostlin, kapradin, mechů, řas, lišejníků a hub podle linnéovského systému, Ehrhart na úrovni trinomických jmen rozlišoval u konkrétních druhů tzv. „halbarten“, „scheinarten“ nebo „subspecies“, taxonomickou kategorii nadřazenou varietám. Při utváření názvosloví buďto vycházel z původních Linného pojmenování variet, anebo vytvářel jména vlastní, pokud Linné konkrétní varietu označil pouze řeckým písmenem. Svou aktivitou si Ehrhart mj. sliboval poskytnout kompromis mezi tehdejšími „hromadiči“, které zastupoval samotný Carl Linné, a „rozdělovači“, jejichž představitelem byl například švýcarský přírodovědec Albrecht von Haller (Chater & Brummitt, 1966).

Klasický linnéovský pohled mj. zcela vylučoval spojitou variabilitu v kvantitativních znacích, již v její extrémní podobě zastával Darwin (1860/1951, str. 41), jenž mnil: „Dosud nebyla s určitostí vymezena jasná hranice mezi druhy a poddruhy, tj. formami, které se podle mínění některých přírodovědců velmi blíží druhu, ale nedosahují jeho stupně; nebo zase mezi poddruhy a ostře vyhraněnými odrůdami či mezi slabšími odrůdami a individuálními rozdíly. Tyto rozdíly se vzájemně mísí v nepřetržitou řadu a tato řada nás přivede na myšlenku skutečného přechodu.“

Teprve evoluční kontext proměnil starý pohled na vnitrodruhovou variabilitu, kdy taxony veskrze pasivní začaly být interpretovány jako vyvíjející se jednotky, jež jsou navíc závislé na obývaném areálu (Vinarski, 2013). Sám Darwin (1860/1951, str. 41) však neusiloval žádné formální taxonomické kategorie vymezit. I samotný druh chápal jako čistě normativní entitu, jako „termín, který byl dán libovolně pro snazší dorozumění souboru jedinců vzájemně si velmi podobných, a který se podstatně neliší od termínu odrůda, daného méně vyhraněným a proměnlivějším tvarům. Termín odrůda zase ve srovnání s čistě individuálními rozdíly je také rozhodně použit pouze pro snazší dorozumění“.

Přijetí variability jakožto důsledku evolučního procesu v prostoru umožnilo formulování klasické definice tzv. geografického poddruhu. Podle jedné z neodarwinistických interpretací je poddruh „souhrn lokálních populací druhu obývajících geografickou podoblast jeho areálu výskytu a taxonomicky se lišící od ostatních populací“ (Mayr, 1963, str. 348). Původ geografického poddruhu lze nicméně vysledovat již do 19. století. Například Seeböhm (1888) tvrdil, že ať už v rámci druhu existuje jakákoliv individuální variabilita, pokud ji nelze vymezit geograficky, není možné na základě ní poddruh smysluplně popsat. Samotná myšlenka

geografické speciace rovněž sahá hluboko před novou syntézu; jejím pionýrem byl konkrétně Wagner (1889).

Konsenzuální užívání trinomického názvosloví se postupně prosadilo právě od druhé poloviny 19. století, přičemž na jeho zavedení do zoologické nomenklatury se zasloužila především americká ornitologická komunita. Američtí ornitologové vnitrodruhové taxony užívali od 70. let, zpočátku ještě pod termínem variety (konkrétně např. Coues (1872)) a v roce 1885 praktické používání poddruhů posvětil i výbor pro názvosloví v rámci American Ornithologists' Union. V Evropě byla situace naopak až do relativně pozdního 19. století nepřehledná. Úzkostlivě trvání na Linného binomickém názvosloví přinášelo výrazný rozkol v názorech na klasifikaci: na jedné straně stáli zastánci tradičního pojetí druhu, tedy přírodovědci vesměs ignorující variace, jako byli Otto Finsch, Hans Friedrich Gadow či Gustav Radde; na straně druhé pak „rozdělovači“ prakticky všech zaznamenaných konstantních variací, jako byli Richard Bowdler Sharpe, Jean Cabanis, Nikolaj Aleksejevič Severcov či Tommaso Salvadori, kteří svým počínáním až nerealisticky navyšovali diverzitu tehdy známé avifauny. Teprve americký vliv usnadnil aplikaci trinomického názvosloví i na starém kontinentu, kde se prosadil zejména díky vlivu ornitologa Ernsta Harterta a entomologa Karla Jordana (Stresemann, 1951/1975; Mallet, 2000).

Za zpoždění širšího uznání trinomické nomenklatury mohl podle Seebohma (1888, str. V), jenž komentoval situaci v anglické ornitologické komunitě, i určitý skepticismus vůči evoluční teorii. Komentoval, že „dědičný konzervatismus Angličanů jim z větší části zabránil uvědomit si důležitý fakt, že pokud je evoluční teorie pravdivá, musí vždy existovat druhy, které se vyvíjejí nebo diferencují. Přijali evoluční teorii, ovšem nikoli její nevyhnutelné důsledky. Dědičný progresivismus v americkém myšlení zabránil ornitologům této země dopustit se stejné chyby, a s jejich přístupem je uznání poddruhů stejnou samozřejmostí jako přiznání, že mnoho druhů, dokonce i ty s velmi širokým geografickým rozšířením, nevykazují tendenci dělení na místní rasy. V tomto případě nemůže žádný rozumný člověk pochybovat o tom, že Američané mají naprostou pravdu a většina Angličanů se beznadějně mýlí.“

Nutno nicméně dodat, že samotný americký vliv se původně nezakládal na klasickém darwinismu, ale spíše na lamarkisticky orientovaných evolučních myšlenkách. Variety byly chápány spíše coby výsledek přímého vlivu environmentálních a klimatických faktorů na místní populace, nikoli jako produkt selekce (Jahn et al., 1982). Kromě toho i v relativně pozdním období přetrvávala frakce přírodovědců, jež evoluční myšlenky zcela zavrhovala. Tento přístup však *a priori* nemusel bránit uznání myšlenky druhů s rozlišenými poddruhy, ba dokonce

přinesl minimálně jednu neevoluční alternativu. Německý přírodovědec, pastor a kvůli tomu rovněž kreacionista Otto Kleinschmidt (1870–1954) vytvořil vlastní teorii tzv. *Formenkreis*, jejíž obsah Vinarski (2015a) interpretuje jakožto koncept polytypického druhu (vizte odstavec níže), ale prostý jakéhokoli evolučního obsahu. Na začátku 30. let 20. století se však Kleinschmidtova práce dostala v překladu k anglickým čtenářům (Kleinschmidt, 1930) a ovlivnila i konkrétní evolucionisty. Podle Mayra (1963) byl Kleinschmidt možná prvním přírodovědcem, jenž si uvědomil, že multidimenzionální druh, tj. druh s rozlišovanými poddruhy, se svou skutečnou nebo potenciální kontinuitou alopatrických populací liší od druhů nedimenzionálních, navzájem ostře separovaných; protože multidimenzionální druh zahrnuje mnoho místních „druhů“, lze mu přiřknout povahu vyšší kategorie (onen *Formenkreis*).

Německý přírodovědec Bernhard Rensch zavedl ve 20. letech 20. století pro skupinu geografických ras z nepřerušovaného území termín *Rassenkreis*, zatímco pro velmi podobné druhy, které jsou však odděleny geografickými bariérami a přirozeně se nemohou křížit (= alopatrické druhy), termín *Artenkreis*⁴. Synonymním pojmenováním pro *Artenkreis* se stal superdruh (*superspecies*) (Rensch, 1965). Huxley (1938; 1940) pro Renschův *Rassenkreis* zavedl označení „polytypický druh“⁵, zatímco druhy nevyštěpující poddruhy označoval jako „monotypické“. Jako první rovněž začal rozlišovat klinální variabilitu (bude popsáno později).

Úpadek poddruhového názvosloví

Přispěla existence nové taxonomické kategorie skutečně k přehlednějším systémům? Praxe ukázala, že se tyto systémy potýkaly s podobnými problémy. Modelový příklad může představovat problematika motýlů (Lepidoptera). Již Lionel Walter Rothschild a Hans Fruhstorfer na konci 19. století a Karl Jordan na počátku 20. století nastolili trend pojmenovat prakticky každou geografickou varietu motýla jako formální poddruh. Braby et al. (2012), shrnující problematiku trinomické nomenklatury u australských motýlů, komentují, že populace poněkud odlišných jedinců z nové lokality se často dočkala subspecifického statusu, typicky však bez reprezentativního množství vzorků, bez zvážení fenotypové variability a bez detailních znalostí areálů výskytu a populační ekologie. Motýli však ve skutečnosti vykazují různorodé kvalitativní (barva skvrn na křídlech, přítomnost/nepřítomnost konkrétního barevného znaku

⁴ V práci zde citované *Artan-kreis* (*sic!*)

⁵ Německé slovo *Kreis* se překládá jako „kruh“, byť Rensch jej uvažoval v možném významu ohraničené oblasti. Překlad do jiných jazyků by však mohl přinášet možné zmatky v důsledku možnosti záměny se speciálním fenoménem tzv. prstencových druhů.

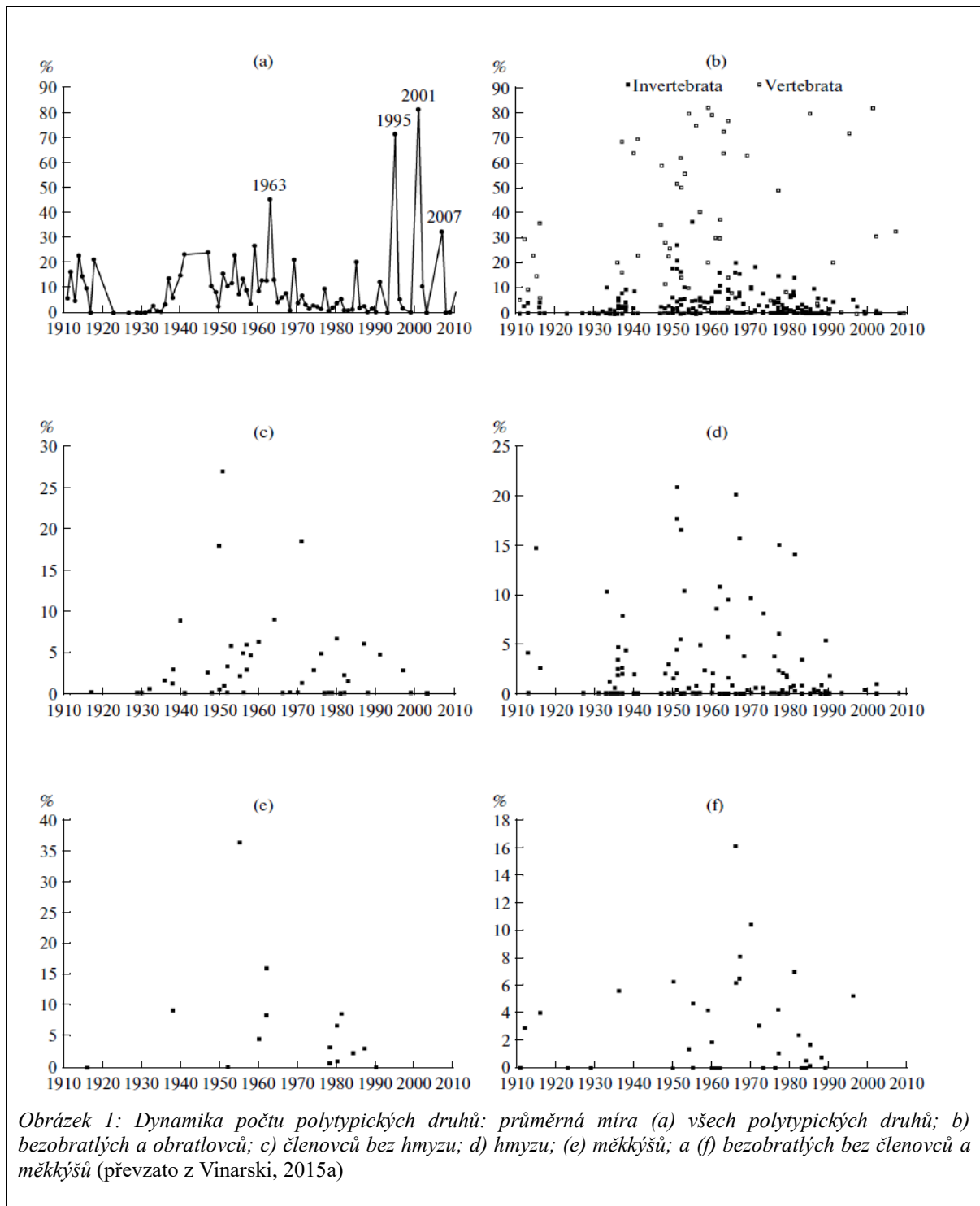
aj.) i kvantitativní (velikost těla, rozměry barevných pruhů a skvrn na křídlech aj.) znaky v důsledku environmentálních faktorů (vč. polyfenismu), genetického polymorfismu i časté existence různých forem mimikry. Následkem aktivity systematiků byl poté přebujelý taxonomický systém (Braby et al., 2012). Popularitu vnitrodruhových taxonů u motýlů je zároveň třeba hledat rovněž v poněkud zemitějších souvislostech; jde o organismy nápadné, esteticky přitažlivé, již po staletí populární mezi sběrateli – a čím více popsanych vnitrodruhových taxonů, tím vyšší hodnoty může potenciální sbírka nabývat (Askew, 1970). Konkrétní případ podobného „účelově“ vytvořeného taxonu, tentokrát znovu z ptačí třídy, může poskytovat sporný, byť stále uznávaný poddruh novozélandské sovky *Ninox albifacies rufifacies* (Buller, 1904), původně popsáný dokonce jako samostatný druh. Fuller (1987) považuje za pravděpodobné, že Bullerovým cílem bylo ve skutečnosti dobře zpeněžit netradiční vzorek vymírajícího – a dnes již vyhynulého – ptáka.

Kvantifikovat popularitu polytypických druhů se v případě zoologické systematiky pokusil Vinarski (2015a). Svou analýzu založil na edicích *Fauna Rossii a Opredeliteli po faune SSSR*, které vydává Zoologický institut Ruské akademie věd a jež zahrnují všechny hlavní skupiny živočichů plus protisty. Sledoval stoletý interval mezi roky 1911 a 2011 a pro jednoznačnost za polytypické druhy považoval pouze ty, u nichž konkrétní přispěvatelé přímo zmiňovali termín poddruh, anebo uváděli trinomická jména těmto druhům podřazená. Z analýzy vyloučil jiné typy vnitrodruhových taxonů („variety“, „morfy“), stejně jako předrecentní vyhynulé subspecie. Popularitu trinomické systematiky opřel na základě hodnoty poměru polytypických druhů (RPS), stanoveného vzhledem k celkovému počtu druhů v jednotlivých svazcích.

Výsledky (obrázek 1) demonstrují skutečnost, že popularita vnitrodruhových taxonů výrazně závisí na studované taxonomické skupině. Průměrná hodnota RPS, stanovená na základě všech svazků vydaných v daném roce, dosahovala vysokých hodnot zvláště v první polovině 60. let 20. století a v letech 1995, 2001 či 2007. Naopak výrazný pokles zažila ve 20. až 30. a 70. až 90. letech 20. století. Tato data mají přímou souvislost s publikováním svazků o obratlovcích, resp. bezobratlých; RPS u různých skupin bezobratlých byl v průměru desetkrát nižší než u obratlovců (s výjimkou konkrétních skupin, jako jsou již zmiňovaní motýli).

Pokud byli ze vstupních dat obratlovci odfiltrováni a ekvivalentní analýza byla provedena výhradně na různých taxonech bezobratlých, popularita polytypických druhů

dosáhla maxima v 50. až 60. letech 20. století (zřejmě pod vlivem vrcholícího neodarwinismu⁶) a postupně klesala na minimální hodnoty od konce 20. století do současnosti.



⁶ Smocovitis (2000) za poslední práci formující moderní evoluční syntézu pokládá Stebbinsovo dílo *Variation and Evolution in Plants* z r. 1950.

Vinarského data dobře korespondují se skutečností, že okolo poloviny 20. století, jež alespoň v rámci zoologického systému představovala „zlatý věk“ trinomické systematiky, se začaly objevovat kritické ohlasy, které praktický užitek poddruhové taxonomie zpochybňovaly. Podle Mayra (1963) poddruh fakticky sloužil jako morfologický druh (tj. druh klasifikovaný na základě morfologické odlišitelnosti) *nižší úrovně*. Například Burt (1954) poukázal na neutěšenou situaci u pytlonošů rodu *Thomomys*, kdy konkrétně u *T. bottae* existovalo více než 150 platných subspecií. Jako poddruhy mohly být na druhou stranu klasifikovány i geograficky výrazně separované populace, jako se tomu dělo u jestřábovitých ptáků z dnešního rodu *Clanga* (Parry et al., 2002) anebo eurasijských čápů rodu *Ciconia* (Hancock et al., 2011).

Kritiku tehdejší praxe trinomického názvosloví přinesli zejména entomologové Wilson & Brown (1953) a na ně navazující Gosline (1954). Wilson a Brown (1953) poukázali hned na několik problémů stávající praxe definování geografických poddruhů. Zaprvé jednotlivé znaky mohou v geografickém měřítku vykazovat nezávislé vývojové trendy; autoři v tomto případě odkazují např. na případ kalifornských populací motýla *Melitaea chalconis* (nyní *Euphydryas chalconis*), u nichž geografické rozložení zbarvení dospělců neodpovídá geografickému rozložení zbarvení larev. Zadruhé, konkrétní znaky mohou podléhat konverencím, kdy například Dice (1940) poukázal na možný polyfyletismus některých poddruhů křečků rodu *Peromyscus*, jejichž zbarvení mohlo být nezávisle selektováno v závislosti na povaze substrátu.

Oba tyto problémy lze považovat spíše za výsledek zavádějící interpretace evoluční historie příslušných populací; zbývající dvě námitky se však již dotýkají smyslu poddruhů jako samostatné taxonomické kategorie. Prvním z nich je jeho aplikovatelnost na mikrogeografické variace, vyštěpující se zejména mezi málo pohyblivými, sesilními či se specifickými izolovanými stanovišti spojenými organismy. Ačkoli formálně lze takové variace dobře definovat (a z hlediska taxonomie popsat), nadměrné množství takto vymezených taxonů prakticky znemožňuje jejich praktické využití a výsledkem je podle Wilsona & Browna (1953) pouze „špičková nomenklatura, která však sama o sobě jen málo pomáhá objasnit povahu geografické variability“. A konečně, kvantitativní kritéria pro rozlišení poddruhů oba autoři ohodnotili jako nejednoznačná a čistě arbitrární. Gosline (1954) doplňuje, že trinomická nomenklatura se téměř výhradně zabývá rozdíly mezi jednotlivými definovanými poddruhy a prakticky ignoruje kontinuum mezi nimi. Poddruh se kvůli tomu stává čistě umělou jednotkou, která mixuje různé fenomény včetně ekotypů nebo klinální variability, a jako takový ztrácí informační hodnotu.

Obě práce doporučily opuštění formálního popisování polytypických druhů založeného na rigidních nomenklatorických zásadách, s možným nahrazením alternativními koncepty (např. neformálním poukázáním na případné zaznamenáníhodné populace ve stylu „*Rana pipiens* z Long Islandu“ aj.).

Naproti tomu význam formálního trinomického názvosloví obhajovali například Mayr (1954) či Durrant (1955). Podle Starretta (1958) představoval spor z 50. let logický důsledek stále se zvyšujícího množství dat a čím dál tím dokonalejších metod jejich zpracování. Tvrdil, že „naše metody analýzy a rostoucí znalosti předbíhají náš systém klasifikace“. Opuštění taxonomické kategorie poddruhu by zároveň podle Starretta (1958) či Mayra (1954) problém hypertrofie systému přesunulo zpět na druhovou úroveň. Diskuse ohledně osudu vnitrodruhové taxonomie se obnovily ještě roku 1982 v periodiku *The Auk*, podle Vinarského (2015a) z nich vyplynulo doporučení nikoli poddruhový rank opustit, ale spíše revidovat jeho teoretický základ i praktické aplikace. Konkrétně např. Monroe (1982) okomentoval poddruh jakožto „velice významnou taxonomickou kategorii, která je nezbytná pro diskusi o evolučních procesech a modelech“. Doporučil ji však využívat pouze za dvou situací: zaprvé pro jasně odlišitelné alopatrikové populace, zadruhé pro situace, kdy došlo k sekundárnímu kontaktu mezi odlišnými populacemi a zóna, v rámci níž jedinci vykazují vlastnosti obou populací, je *relativně* úzká. Sám autor však připouští, že ani za této situace se subjektivnímu přístupu nelze vyhnout.

Předchozí části této práce přímo implikují existenci ranku poddruh i v současném zoologickém (resp. botanickém) systému, krizi poddruhové systematiky v 50. letech navzdory. Taxonomická kategorie poddruhu nebyla nikdy zcela opuštěna, reálně však trinomická nomenklatura zažívá úpadek. Vinarski (2015a) dává tento trend za vinu průsečíku zklamání taxonomů z nenaplnění konceptu polytypických druhů, selektivní aplikace poddruhového ranku (např. vyloučením mikrogeografické variability), nástupu molekulárních metod zpochybňujících relevanci klasických poddruhů a rozmachu fylogenetického druhového konceptu. Poslednímu bodu se bude věnovat následující kapitola.

Poddruhy a fylogenetický druhový koncept

Mayrova koncepce biologického druhu (BSC), jež kladla důraz na proces speciace u pohlavně se rozmnožujících organismů, přinášela problémy při jejím užití u reálných populací. Praktická aplikovatelnost biologického druhového konceptu v rámci systematiky byla obtížná, neboť typický taxonom byl stále odkázán na studium konkrétních fyzických vzorků. Vhled do procesu speciace tak zůstával u většiny taxonomických skupin spíše ve spekulativní rovině. Vzestup hennigovské kladistiky, založené na rozložení sdílených odvozených znaků (synapomorfii), zároveň vyžadoval stanovení terminálních taxonů vhodných pro kladistickou analýzu (Nixon & Wheeler, 1990). Hlavní přínos fylogenetického druhového konceptu (PSC), který se ve své dnešní podobě začal prosazovat zhruba od 80. – 90. let 20. století, spočívá zejména v tom, že na základě studia anageneze lze podle jednoduchých kritérií stanovit soubory populací, které druhem určitě nejsou, konkrétně:

1. „vyšší taxony“, jež nepředstavují nejmenší možný soubor populací identifikovatelný konkrétní apomorfii (morfologickou, respektive genetickou);
2. nositelé znaků odvozených v rámci celkové populace několikrát nezávisle na sobě, kteří by tak utvářeli polyfyla;
3. a monofyletické skupiny populací neodlišitelné podle žádné apomorfie (Nixon & Wheeler, 1990; Flegr, 2009).

Současná systematika založená na molekulární fylogenetice z praktických důvodů rovněž preferuje PSC nad BSC, neboť existence vzájemné izolace je jen stěží odvoditelná analýzou rozdílů nukleotidových sekvencí (Vinarski, 2015a). V důsledku tohoto trendu se 21. století opět nese ve fázi rozdělování taxonů (*splitting*), přičemž konsekvence masivní aplikace PSC bývají označovány jako „taxonomická inflace“ (Isaac et al., 2004). Nové druhy se v takovém případě často rekrutují z původních geografických subspecií⁷, jež byly povýšeny na druhovou úroveň – k čemuž by však nemělo docházet *a priori*, neboť některé morfologicky definované poddruhy, zahrnující např. výsek z jinak souvislé vnitrodruhové variability, nemusí plnit požadavky fylogenetického druhu (a fakticky ani geografického poddruhu, jak bude uvedeno v dalších kapitolách) (Hazevoet, 1996).

⁷ Popisy „nových druhů“ tak ve výsledku často představují spíše důsledek posunu v chápání „druhovosti“, nikoli objev dosud neznámých linií.

Nárůst počtu klasifikovaných druhů může být až bezprecedentní. Například jedna z raných prací se pokusila aplikovat PSC na čeleď rajkovitých (Paradisaeidae), jež pod vlivem BSC zahrnovala 40–42 druhů, z toho 27 polytypických. Při aplikaci PSC se počet samostatných druhů vyšplhal zhruba na 90, což je nárůst o více než 100 % (Cracraft, 1992).

Novější značně kontroverzní případ poskytuje revize turovitých kopytníků (Bovidae), již představili Groves & Grubb (2011). Jednoznačně diagnostikovatelné formy, původně považované za poddruhy, hodnotí tito autoři jako samostatné druhy, přičemž jakožto poddruhy respektují maximálně takové populace, které lze na základě určitého znaku s vysokou pravděpodobností odlišit od ostatních „geografických segmentů“ téhož druhu, nikoli však vždy. Smysl podobných subspecií pak vidí pouze za účelem jejich ochrany; označují je poněkud žertovně jako tzv. „ošklivé poddruhy“ (*ugly subspecies*).

Tato metodologie přinesla masivní zvýšení počtu druhů v rámci čeledi Bovidae. Systém se zároveň promptně dostal do autoritativního sborníku *Handbook of the Mammals of the World* (HMW), jež představený koncept přejímá s jistou mírou obezřetnosti, ale obecně jej pokládá za *nejlepší možný*. Zatímco v roce 2005 tak třetí vydání *Mammal Species of the World* klasifikovalo 143 druhů čeledi Bovidae v 50 rodech, HMW v roce 2011 již klasifikuje 279 druhů v 54 rodech (Wilson & Mittermeier, 2011). K taxonomické revizi se však velmi kriticky postavili Heller et al. (2013) a důrazně nedoporučili její přijetí mj. ze strany IUCN. Vyjma možných negativních praktických důsledků⁸ plynoucích z představených taxonomických změn zpochybňují i použitou metodologii⁹, stejně jako nekonzistenci autorů HMW, kteří při implementacích taxonomických změn nereflektovali nové pohledy na systematiku jiných čeledí. Ačkoli v červenci 2024 IUCN uznával pouze 139 druhů čeledi Bovidae (IUCN, Bovidae - Family), ve světové i české mammalogické literatuře se čeleď Bovidae nyní běžně objevuje již ve své rozšířené podobě (Feldhamer, 2020; Zima & Macholán, 2021)¹⁰.

⁸ Mj. právní problémy s hypotetickými translokacemi inkriminovaných forem, potenciální zneužití „nárůstu biodiverzity“ coby argumentu k omezení finančních prostředků na ochranu přírody etc.

⁹ Samotný identifikovatelný rozdíl v rámci konkrétního znaku podle nich bez širšího kontextu nestačí k vymezení samostatného druhu (tj. zastávají spíše tzv. integrativní taxonomii, představenou na další straně). Údaje v morfometrických tabulkách pro konkrétní druhové komplexy čeledi Bovidae, na nichž byla taxonomická revize založena, se navíc svými hodnotami podle kritiky často překrývaly a nezakládaly se na reprezentativním vzorku populace.

¹⁰ Oba tyto zdroje nicméně uvádí celkem 297 druhů, zatímco Wilson & Mittermeier (2011) celkem 279.

Trend navyšování druhové diverzity navíc alespoň v některých případech podněcuje samotné ochranné snahy, protože status samostatného druhu konkrétní taxon v očích zákonné ochrany staví na vyšší úroveň oproti poddruhům či populacím. Již Hazevoet (1996) varoval, že při aplikaci klasické mayrovské definice vystupují ostrovní formy typicky na úrovni poddruhů nejbližší formy kontinentální, což může přinášet překážky při jejich ochraně. Povýšení na druhovou úroveň se zároveň často týká spíše organismů přitažlivých pro širší veřejnost, například primátů, čímž dochází k další úrovni zkreslení (Isaac et al., 2004). Karl & Bowen (1999) pro takový typ taxonů navrhuje vytvořit samostatnou kategorii „geopolitického druhu“ (*geopolitical species*).

Povýšení vnitrodruhového taxonu na samostatný druh vede k definování dvou druhů, z nichž každý má nižší velikost populace a menší areál rozšíření. Agapow et al. (2004) uvedli, že nárůst počtu druhů v důsledku taxonomické inflace o 48,7 % by vedl ke snížení průměrného počtu dospělých jedinců na druh o 32,8 % (zmenšení areálu výskytu je hůře odhadnutelné). Protože IUCN s oběma těmito proměnnými operuje při vyhodnocení stupně ohrožení, přímým důsledkem zvýšení počtu samostatných druhů je rovněž zvýšení počtu druhů obecně ohrožených. Z tohoto důvodu je sporné, zda navyšování biodiverzity *a priori* zajišťuje její účinnější ochranu.

Tato práce si neklade za cíl podrobně analyzovat makroekologické důsledky související s taxonomickou inflací. Jakožto jeden z nich si lze však ještě představit rozdíl v podílu endemitů a lokalizaci jednotlivých „hotspotů“ biologické rozmanitosti při aplikaci různých druhových konceptů. Při aplikaci PSC se totiž nejvyšší alfa-diverzita endemitních druhů určitého regionu soustředí spíše do malých, izolovaných oblastí na okraji areálu rozšíření druhového komplexu, zatímco při aplikaci BSC spíše do centrálních regionů. Například při využití biologického druhového konceptu žije v Mexiku endemitně asi 101 druhů ptáků, jejichž výskyt se omezuje především na horské oblasti západní a jižní části státu. Při aplikaci fylogenetického druhového konceptu celkový počet endemitních druhů činí asi 249, jež jsou však soustředěny především v horských a nížinatých oblastech západního Mexika (Peterson & Navarro-Sigüenza, 1999). Dopad podobných taxonomických změn, mj. i na opakovaně zmiňovanou legislativní ochranu, je zřejmý.

Za předpokladu dominance PSC nad jinými teoretickými koncepty praktikujících systematiků každopádně čeká formální kategorii poddruhu osud postupného opuštění (Vinarski, 2015a; Vinarski, 2015b). Druhy klasifikované na základě PSC totiž nemá smysl dále rozdělovat na biologicky relevantní jednotky. Reydon & Kunz (2021) však nesouhlasí s názorem, že

tradiční geografický poddruh představuje synonymum pro fylogenetický druh. Tradiční BSC a z něj odvozené poddruhové koncepty se totiž opírají primárně o reprodukční bariéry mezi jednotlivými populacemi, zatímco PSC klasifikuje druhy na základě (ne)podobnosti vlastností a na základě společného původu. Oba koncepty se tak zakládají na velmi odlišných kritériích a podle zmiňovaných autorů jsou navzájem nesouměřitelné.

Někteří autoři nesouhlasí s názorem, že samotný identifikovatelný rozdíl v rámci konkrétního znaku stačí bez širšího kontextu k vymezení samostatného druhu. Taxonomie, jež se při svém vyhodnocení současně opírá o různé typy znaků, např. molekulární, morfologické či ekologické, se označuje jako tzv. integrativní (*integrative taxonomy*). Tento přístup přináší určité oživení vnitrodruhových taxonů.

Například Hawlitschek et al. (2012) se pokusili o aplikaci integrativní taxonomie v případě definice poddruhů hada *Lycodryas sanctijohannis*, jenž se vyskytuje na všech čtyřech hlavních ostrovech Komorského souostroví, nepočítaje menší přidružené ostrůvky. Autoři využili integraci výsledků analýz mtDNA, jaderné DNA a morfologie. Všechny čtyři populace se výrazně odlišovaly podle mitochondriálních markerů, nicméně výsledky analýzy jaderné DNA byly vyhodnoceny jako nejednoznačné a nepříliš statisticky významné. Ačkoli se všechny klady vyznačovaly jedinečnou kombinací jaderných haplotypů, divergence se omezovala pouze na jednu substituci na marker a žádný jednotlivý jaderný marker neposkytl rozlišení všech čtyř kladů. Morfologická analýza prokázala rozdíl ve vzoru loreálních štítků u kladu hadů z Anjouan a Mayotte oproti kladu z Grand Comoro a Mohéli. Všechny čtyři klady se do určité míry odlišovaly zbarvením samců, jež však vykazovalo plynulý přechod mezi jednotlivými ostrovy (menší velikost jedinců z ostrova Grand Comoro poté autoři kladli na vrub spíše ekologickým podmínkám). Ačkoli by dle konceptu fylogenetického druhu mitochondriální markery stačily k vymezení čtyř samostatných druhů, autoři se na základě kombinace mitochondriálních a morfologických dat přiklonili k vymezení dvou samostatných druhů, z nichž každý zahrnoval dva poddruhy (*Lycodryas maculatus maculatus* a *Lycodryas maculatus comorensis* z ostrova Anjouan, resp. Mayotte; *Lycodryas cococola cococola* a *Lycodryas cococola innocens* z ostrova Grand Comoro, resp. Mohéli).

Již Simpson (1945, str. 23) považoval za „žádoucí, aby byly rozlišeny všechny rozlišitelné skupiny“ (ačkoli není nutné, aby všechny vstupovaly do formální klasifikace a dostávaly jména). Vinarski (2015b) na základě Simpsonova tvrzení přišel s relativně nekonvenčním návrhem restaurace vnitrodruhové taxonomie – využíváním většího množství různých vnitrodruhových taxonů, což jinak zůstává zejména v případě zoologické systematiky

tabu. Podle Vinarského by takový krok nezpůsobil významný převrat v praktické taxonomii, protože nová pravidla by byla aplikovatelná pouze na malé množství druhů, převážně těch vysoce variabilních a se širokým areálem rozšíření. Konkrétně navrhuje následující:

1. pro alopatrické nebo parapatrické populace se žádnou až velmi malou genetickou divergencí používat termín poddruh;
2. pro sympatrické populace se žádnou až velmi malou genetickou divergencí používat termín morfotyp;
3. pro alopatrické nebo parapatrické populace se značnou genetickou divergencí používat termín alodruh (*allospecies*);
4. pro sympatrické populace se značnou genetickou divergencí používat termín druh;
5. a pro geneticky stále neprozkoumané populace vykazující fenotypové rozdíly používat termín morfodruh (*morphospecies*).

V rámci představené aplikace na široce rozšířeném holarktickém plži plovatce bahenní (*Lymnaea stagnalis sensu lato*) stanovuje autor *velmi malé* genetické divergence v případě genu pro cytochrom b v rozsahu do 2 %, zatímco *značné* genetické divergence odpovídají alespoň 8% distancím.

Díky tomuto přístupu by se význam poddruhu jakožto formálně poslední (a dílem kvůli tomu kontroverze budící) taxonomické kategorie zoologického systému „rozředit“ ve větším počtu různých vnitrodruhových taxonomických kategorií (Vinarski, 2015b). Autor této závěrečné práce nicméně nepokládá za pravděpodobné, že by se podobný novátorský přístup mohl konsenzuálně uchytit.

Evoluční konsekvence poddruhů

Jak podotýká Remsen (2010), systematika a reálné evoluční procesy bývají navzájem obtížně provázatelné, a snaha aplikovat schémata podobná linnéovské binomické nomenklatuře proto typicky končí ne zcela uspokojivými výsledky – evoluční proces vytvářející kategorizovatelné variace v rámci populací je totiž sám o sobě nekategorický. Otázkou různých přístupů v tomto smyslu zůstává i dříve diskutovaná problematika biologického versus fylogenetického druhu. „Roztřídění“ jednotlivých taxonů je pro praktické účely nutné, nicméně popsání druhu, ať už podle biologického, nebo fylogenetického konceptu, nevyhnutelně nezohledňuje veškeré fenomény evoluční dynamiky s ním spojené. V českojazyčném prostředí tuto problematiku přístupně shrnuje například Zrzavý (2019).

Taktéž pro vnitrodruhové taxony platí, že povaha poddruhů uváděných v taxonomických systémech je čistě normativní a kategorická. Například podle klasického „pravidla 75 %“ (či jeho různých modifikací) musí být 75 % jedinců z populace X odlišitelných od všech, respektive alespoň 99 % jedinců překrývající se populace Y, aby bylo možné kvalifikovat populaci X jako poddruh (Amadon, 1949). I při práci se současnými taxonomickými systémy je navíc třeba mít na paměti, že v rámci nich uváděné poddruhy mohou představovat historický artefakt; platnost historických poddruhů je navíc dle některých autorů jen obtížně testovatelná (Prates et al., 2022). Remsen (2010) shrnul data pro všechny poddruhy v rámci ptačích čeledí Parulidae a Pycnonotidae, jež ve svém seznamu ptáků světa uvádí Dickinson (2003, citováno podle Remsena (2010)), a zjistil, že řada poddruhů svým popisem předchází pokročilejším statistickým metodám i významným monografiím definujícím neodarwinismus. Konkrétně 50 % poddruhů bylo popsáno před první publikací Studentova t-testu z roku 1908, 70 % předchází klíčové populačně-genetické práci R. A. Fishera *The Genetical Theory of Natural Selection* z roku 1930 a 79 % předchází Huxleyho knize *Evolution: The Modern Synthesis* z roku 1942. Data byla v případě obou čeledí podobná, navzdory odlišným vlastnostem druhů v rámci nich klasifikovaných¹¹. Důkladné statistické testování – bez ohledu na PSC – skutečně může zpochybnit hodnotu historických poddruhů, jako se tomu stalo např. u lasicovité šelmy hyrare (*Eira barbara*) (Schiaffini, 2020).

¹¹ Parulidae (lesňáčkovití) jsou novosvětská skupina, žijí především v mírných zeměpisných šířkách a bývají stěhovaví. Pycnonotidae (bulbulovití) jsou starosvětská skupina, žijí především v tropech a neprovádějí rozsáhlé migrace.

Patten (2015) považuje za pozoruhodné, že taxonomická kategorie poddruhu vzbudila takové množství antipatií, když ostatní taxonomické kategorie jsou taktéž zvykové povahy a (snad až na poněkud krajní názory opustit celou hierarchickou klasifikaci) nebudí tolik kontroverzí. Jak však bylo řečeno dříve, výjimečnost poddruhu spočívá v tom, že může být pokládán za evolučního předchůdce druhu.

De Queiroz (2020) dospěl k názoru, že s poddruhem by se nemělo zacházet jako s taxonomickou kategorií, a zvláště ne pak jako „s méněcenným“ druhem. Poddruh je dle něj entitou totožnou jako druh, tedy vývojovou linií na úrovni populace; vhodně zvolená trinomická jména přičemž mohou poukazovat na vnoření neúplně oddělených linií v rámci širší linie. Burbrink et al. (2022) naopak zhodnotili, že vnitrodruhové taxony, jež ještě nepřekročily „horizont události druhu“, nemají filosofické opodstatnění. Za ontologické „jedince“ v taxonomii, tj. za diskrétní nebo samostatné jednotky podobající se jiným takovým jednotkám, ale přesto si udržující nezávislou a jedinečnou identitu, považují pouze druhy. Naddruhové taxonomické kategorie však podle nich mají oproti poddruhům smysl: slouží k pojmenování vzájemně vnořených kladů, jež znázorňují evoluční historii jednotlivých druhů. Reydon & Kunz (2021) cíleně rozlišují mezi poddruhem v podobě uměle vytvořené a čistě praktické taxonomické kategorie bez biologického významu (kterou pro větší přehlednost nazývají „diagnostikovatelnou podskupinou“) a biologicky relevantním poddruhem, tj. podle nich polonezávisle se vyvíjejícími populacemi v rámci svého mateřského druhu.

Zůstává sporné, jestli lze o poddruhu uvažovat jako o *reálné* evoluční jednotce. Pevný teoretický základ, jenž by rozlišoval, jak se „subspeciace“ a koheze v rámci poddruhu liší od speciace a koheze v rámci druhu, totiž vesměs chybí (Burbrink et al., 2022). Nicméně poněvadž i kritici poddruhů v taxonomii považují za nezbytné studium vnitrodruhové variability (Burbrink et al., 2022), další kapitoly se snaží nastínit některé fenomény skloňované v souvislosti s poddruhy.

Poddruhy a geografie

Význam geografického pozadí pro evoluci postřehl již Darwin (1860/1951), jenž za počátek kontinuální vývojové řady považoval právě vnitrodruhové formy. Podotýká také, že vnitrodruhové formy jsou vyštěpovány zejména od geograficky široce rozšířených druhů, jež jsou v rámci svého areálu výskytu vystaveny variabilnějším podmínkám prostředí a jejichž populace zahrnují velké množství jedinců. Ti tak s větší pravděpodobností dávají vzniknout „dobře vyhraněným odrůdám“, nebo, jak se na ně díval, „počínajícím druhům“ (str. 42).

Před dalšími odstavci je vhodné opětovně připomenout, že geografický poddruh byl úzce provázán s mayrovským¹² konceptem biologického druhu, v širším smyslu i s neodarwinismem, zatímco při aplikaci fylogenetického druhového konceptu se geografické poddruhy opouštějí. Níže jsou proto představeny zejména pohledy neodarwinistů, s důrazem na alopatickou speciaci. Někteří novější autoři naproti tomu nesouhlasí ani s dělením specií na alo-, para- a sympatrické, poněvadž je podle nich příliš kategorické (Butlin et al., 2008).

Dobzhansky (1944), jeden z koryfeů neodarwinistické epochy, tvrdil, že „rozdíly mezi rasami (*poddruhy, pozn.*) nemohou přetrvávat, pokud takové rasy obývají stejné území, protože bez reprodukční izolace by docházelo ke vzájemnému křížení, genový tok by postupně smazal vzájemné rozdíly a nakonec by se obě rasy spojily do jediné variabilní populace“. Geografická separace podle Dobzhanského (1941) zároveň přispívá k tomu, že se na charakteristikách těchto ras podílí nejenom selekční tlak v důsledku podmínek biotopu, ale i samotný potenciálně dlouhý proces samostatného vývoje. Díky těmto tezím je Dobzhansky považován za jednoho z průkopníků pohledu na poddruh jako na diachronní jednotku (Reydon & Kunz, 2021). Huxley (1940) zmiňuje i možnost, že se obě populace mohou vyvíjet paralelně; jak bude uvedeno později, tento fenomén lze čekat zejména u poddruhů ekologických. Navzdory těmto starým neodarwinistickým tezím však u reálných populací často stabilně přetrvává částečná reprodukční izolace. V určitých ohledech snad může být tento stav udržovaný i selekcí, pokud mají například hybridní jedinci za určitých okolností vyšší biologickou zdatnost, anebo jestliže náklady vynaložené na hledání partnera vyvažují výhody spojené s vyšší vybíravostí při volbě partnera (Servedio & Hermisson, 2020).

Pro klasický geografický poddruh ve smyslu alopatického druhu ve stádiu zrodu platí, že by jej od zbylých populací měly odlišovat určité fenotypové znaky. Ty však nemají vykazovat kontinuální proměnlivost napříč areálem rozšíření, tj. klinální variabilitu. Je možné, že tento přístup pramení ve vnímání geografické variability našeho vlastního druhu *Homo sapiens*, pro nějž je podle některých autorů výrazná diskrétní geografická variabilita charakteristická (Remsen, 2010). Z výše uvedeného přímo vyplývá, že geografické poddruhy nevykazují sympatrický výskyt (Groves & Grubb, 2011). Úplná či téměř úplná izolace platí zejména pro ostrovní geografické poddruhy, počítaje i „ekologické ostrovy“ v podobě oddělených jezer, horských vrcholů etc. V případě kontinentálních geografických poddruhů se však na okrajích jejich areálů výskytu často objevují zóny, v nichž dochází ke vzájemné

¹² Nutno zdůraznit, že Mayr (1963) poddruh považoval za normativní taxonomickou kategorii spíše než evoluční jednotku.

hybridizaci. Huxley (1940) je označoval jako zóny intergradace, přičemž Mayr (1969) rozlišoval dva různé typy intergradace. Primární intergradaci pokládal *de facto* za synonymum pro klinální variabilitu, vznikající v důsledku adaptivní reakce na spojité rozdíly v klimatických podmínkách. Rozeznávání takových poddruhů je podle Mayra obtížně realizovatelné a také *nerozumné*. Naopak jako sekundární intergradaci označuje Mayr situaci, kdy se areál výskytu dvou poddruhů druhotně protne v konkrétní zóně a dojde zde ke vzniku hybridní populace s výrazně zvýšenou variabilitou, často zahrnující celé spektrum kombinací znaků obou zvažovaných poddruhů.

Již Rensch poukazoval na případ široce rozšířených polytypických druhů obývajících nepřerušovaný areál výskytu, kdy se jejich sousední poddruhy plodně kříží, ale geograficky vzdálené poddruhy jsou již reprodukčně izolovány, případně jejich potomstvo vykazuje sníženou biologickou zdatnost. Tento fenomén ho přivedl k zavedení termínu „Rassenkreis“, jenž je podrobněji představen v kapitole této práce věnující se historii poddruhů (Rensch, 1965). Typický příklad výše uvedeného poskytuje problematika tzv. prstencových druhů (*ring species*), kdy populace určitého druhu začnou směrem svého šíření opisovat kružnici okolo v tomto ohledu vhodné geografické překážky. Polonezávislý vývoj může v takovém případě dospět do stádia, kdy se u koncových populací již objevují reprodukční bariéry, a k uzavření pomyslné kružnice genovým tokem tudíž nedojde. Takový idealizovaný model se ovšem v praxi potvrdil pouze u velmi malého počtu druhů, s větší pravděpodobností se totiž genový tok mezi konkrétními populacemi přeruší již dříve v důsledku změny místních podmínek (Pereira & Wake, 2015). Jedním z nich je severoamerický mločik *Ensatina eschscholtzii*, jenž areálem výskytu obkružuje Velké kalifornské údolí (Pereira & Wake, 2009).

Připomeňme, že Wilson & Brown (1953) ve své filipice proti trinomické nomenklatuře komentovali, že populace konkrétního druhu mohou vykazovat v rámci svého fenotypu nezávislé vývojové trendy. Uvažované poddruhy by tak bylo možné v prostoru vymezit hned několika způsoby. Remsen (2010) však na základě svého dlouholetého výzkumu neotropických ptáků poznamenává, že takové konflikty nevnímá jako příliš běžné, zejména ne v případě kanonické nespojitě neboli diskretní variability (naproti tomu pro klinální variabilitu bývají nezávislé vývojové trendy typické). Jakou mají konkrétní fenotypové znaky selekční hodnotu, však bývá obtížně odhadnutelné. Již Rensch (1965) komentuje, že mohou navzájem korelovat např. kvůli vlivu genetického draftu a/nebo genové pleiotropie.

Specifika vztahu genotypu a geografického rozšíření budou zmíněna později – obecně lze však shrnout, že v případě alopatrie lze očekávat divergence jak na adaptivní, tak na

neutrální úrovni, s významným účinkem genetického driftu. Naopak v případě parapatrie zprostředkovává divergenci populací primárně selekce ze strany lokálních, odlišných podmínek prostředí, zatímco neutrální genetické markery mohou ve velké míře podléhat introgresi (Braby et al., 2012).

Ekotypy a ekologický poddruh

Ekotyp lze charakterizovat jako lokální populaci, jež je „zvláště nápadně přizpůsobena místnímu prostředí“. Termín ekotyp se používá zejména v botanice, zatímco v zoologii slouží k označení téhož jevu spíše pojmenování „ekologická rasa“ (Reydon & Kunz, 2021). Fenomén ekotypů je také spojován spíše s rostlinami než s živočichy, neboť zejména velcí endotermní živočichové – tedy živočichové poutající největší díl lidské pozornosti – vykazují značnou fenotypovou robustnost a tento trend u nich nebývá patrný (Mayr, 1963). Termín ekotyp zavedl Turesson (1922) společně s termínem „ekodruh“, kdy ekodruh představuje soubor ekotypů, jež vznikají dědičným přizpůsobením se konkrétním stanovištím. Dědičný základ populačních rozdílů Turesson prokázal přesazovacími experimenty, na které posléze navázali např. Clausen, Keck a Hiesey, současníci neodarwinistů, již však svou prací moderní evoluční syntézu paradoxně silněji neovlivnili (Núñez-Farfán & Schlichting, 2001). Zvláště do 60. a 70. let 20. století probíhaly četné akademické spory o smysluplnosti ekotypu, zažehnuté zejména tím, že některé později zkoumané fenotypové variace vykazovaly klinální variabilitu. Lowry (2012), jenž historii dobového sporu shrnuje, interpretuje, že ekotypy jejich tehdejší kritici považovali za zavádějící snahu vměstnat vnitrodruhové variace do statických skupin. V odkazu Turessona a jeho následovníků však vnímá ekotypy spíše v podobě „nenáhodného rozdělení dědičně podmíněných variací v kontinuu vzniku druhů“. Mayr (1963) byl toho názoru, že koncept ekotypu trpí shodnými slabinami jako koncept poddruhu, tedy např. častou klinální variabilitou, nejasným vymezením v prostoru či polyfyletismem konkrétních ekotypů. V tomto smyslu kritizuje fakt, že zatímco poddruh vznikl k praktickému rozčlenění vnitrodruhové variability, ekotyp byl od začátku míněn jakožto biologicky smysluplná kategorie.

Geografický poddruh a ekotyp nelze považovat za vzájemně protikladné fenomény, oba dva se naopak svou povahou často překrývají, až rovnají. Geografický poddruh je zároveň ekologickým poddruhem a ekologický poddruh bývá zároveň alespoň mikrogeograficky vymezen (Mayr, 1963; Reydon & Kunz, 2021). Nesouvislý a *malý* areál rozšíření mohou být vodítkem, kdy poddruh nazývat spíše ekotypem (Dobzhansky, 1941). Protože napříč areálem výskytu druhu může být více různých lokalit s podobnými ekologickými podmínkami, u ekologických poddruhů lze také spíše očekávat jejich vzájemnou paralelní evoluci

(Dobzhansky, 1941). Paralelní selektování ekologicky vázaných fenotypů se nicméně v praxi podařilo prokázat jen zřídka, neboť genový tok či neúplné třídění linií takovou evoluční historií zamlžují. Jeden z reálných, nedávno popsáných příkladů představuje např. australský starček *Senecio lautus* (James et al., 2021). Ne každý ekologicky vázaný rys zároveň musí vyplývat z lokálních adaptací, ale původ může mít i ve fenotypové plasticitě – takovou populaci nelze nazývat ekologickým poddruhem. Fenotypovou plasticitu lze očekávat zejména u druhů, jejichž populace jsou propojeny silným genovým tokem, jenž tak může selektovat směrem k vyšší fenotypové plasticitě (Gruber et al., 2013).

Jako ekologický poddruh lze v širším smyslu označit jakoukoli rozpoznatelnou sympatrickou či alopatickou formu bez vnitřních reprodukčních bariér od ostatních populací. Již například Clausen (1951) na několika příkladech demonstruje, že pouze různé způsoby opylování mohou udržovat několik fenotypově odlišných rostlinných forem. Dalším případem je evoluce parazitických linií adaptovaných různým hostitelům. Drès & Mallet (2002) navrhli celý souhrn kritérií, jež podle nich mají tzv. „hostitelské rasy“ plnit. Hostitelskou rasou souhrnně definují jakožto geneticky diferencovanou, sympatrickou populaci parazitů, kteří využívají různé hostitele¹³, přičemž mezi jejich populacemi zároveň stále probíhá genový tok. Očekávají, že sympatrické populace z různých hostitelů v takovém případě vykazují vyšší úroveň genetických divergencí než alespoň některé geograficky vzdálené populace ze stejných hostitelů. Funk (2012) doporučuje z hlediska názvosloví rozlišovat mezi „hostitelskou formou“ a „hostitelskou rasou“, kdy hostitelská forma má označovat takovou populaci, u níž souvislosti s fenotypovou variabilitou zůstávají nejasné. Hostitelské rasy byly studovány zejména na fytofágním hmyzu. Drès & Mallet (2002) jako příklad uvádějí např. populace bázlivce vrbového (*Lochmaea caprea*) na bříze pýřité (*Betula pubescens*) a vrbě jíva (*Salix caprea*) či populace obaleče modřínového (*Zeiraphera griseana*) na modřínu opadavém (*Larix decidua*) a borovici limba (*Pinus cembra*). V rámci vnitřních parazitů živočichů lze zmínit například otázku lidských a prasečích škrkavek *Ascaris lumbricoides* a *Ascaris suum*, u nichž je dlouhodobě diskutována jejich konspecifická povaha (Leles et al., 2012).

Zda hostitelské rasy či jiné ekologicky diferencované populace považovat za poddruhy, anebo již za samostatné druhy, tak závisí opět na dohodě (Reydon & Kunz, 2021). Např. Drès & Mallet (2002) stanovili v takovém případě hranici pro míru genového toku alespoň 1 %.

¹³ Každá hostitelská rasa využívá specifický hostitelský druh, přičemž jedinci hostitelské rasy jsou věrní konkrétnímu hostiteli i napříč různými životními stádii (*host fidelity*).

V případě ekologicky separovaných populací oproti geograficky separovaným populacím lze očekávat spíše jejich opětovné splynutí než zdárné dokončení speciálního procesu, neboť ekologické bariéry bývají labilnější než bariéry geografické (Lowry, 2012). Nicméně, jak bylo opakovaně řečeno, geografický i ekologický poddruh se z velké části významově překrývají, a i zde tak záleží na vkusu jejich posuzovatele. Schemske (2010) navíc upozornil na možnost izolace *ekogeografické*: pokud jsou konkrétní populace izolovány geografickou bariérou, adaptace na konkrétní stanoviště mohou přispět k zachování alopatrického výskytu, i kdyby konkrétní geografická bariéra zmizela. Jinými slovy, geografická bariéra usnadňuje ekologickou speciaci. Rozeznání takové příčiny alopatrie je však zpětně obtížné. Konečně, ekologickou speciaci nelze zaměňovat za speciaci sympatrickou; ačkoli se většina případů sympatrické speciace může zakládat na ekologické speciaci, většina ekologických speciací se nemusí zakládat na sympatrii (Funk, 2012).

Poddruhy a genealogie

Direkt klasické trinomické nomenklatury zasadil zejména nástup molekulárních metod. Patten (2015) uvádí, že je typickou praxí zahrnout status „poddruhu“, pokud studovaná populace nevykazuje oproti jiným studovaným populacím reciproční monofyletismus jednoho či několika neutrálních genetických markerů, unikátních haplotypů či specifických klastrů – nutno nicméně dodat, že při současném celogenomovém sekvenování může být počet markerů velmi vysoký (Bertola et al., 2022). Některé (starší) studie při posuzování poddruhového statusu braly do úvahu i normativní hodnoty p-distancí charakteristických pro studovanou skupinu (Gamauf et al., 2005).

Již například Zink (2004) dospěl k závěru, že asi 97 % ptačích poddruhů není z genetického hlediska relevantní. Třebaže byl konkrétně tento výsledek posléze podstatně korigován (Phillimore & Owens, 2006), nabízí se otázka, jestli je celý prezentovaný metodologický pohled opodstatněný. Jaké genealogické zákonitosti se pojí, bez ohledu na praktický dopad na taxonomické systémy i úvahy nad relevancí konkrétních klasifikovaných poddruhů, s uvažovanou poddruhovou entitou jakožto polonezávisle se vyvíjející linií?

Reydon & Kunz (2021) nahlíží na „reálný“ poddruh ve dvou různých rovinách. Jako tzv. synchronní poddruhy označují (meta)populace, které se vyvíjejí polonezávisle na jiných takových (meta)populacích, přičemž se vyznačují společnými znaky, které demonstrují jejich částečně nezávislý vývoj díky separaci od jiných takových poddruhů. Vyjma synchronních poddruhů má ale podle autorů smysl uvažovat rovněž o poddruzích diachronních. Reydon &

Kunz (2021) nahlíží na druh spíše jako na svazky linií, které se společně odvětvují po divergenci od společného předka s druhem sesterským, přičemž divergence v rámci těchto svazků nemusí být trvalá. Rysy sdílené těmito liniemi představují jejich synapomorfie. Diachronní poddruhy jsou takové části „druhového kladu“, které se od jeho zbytku odlišují evolučně významnými znaky. Zatímco u poddruhů synchronních znaky demonstrují *polonezávislost* metapopulace v současném evolučním procesu v prostoru, u poddruhů diachronních *nezávislou* evoluční trajektorii v čase.

Připomeňme, že rozdíl mezi genealogickým a fylogenetickým vzorem divergencí zdůrazňuje například koncept genealogického druhu (Baum & Shaw, 1995) nebo Hennig (1966). Z toho vyplývá, že teprve u zcela reprodukcčně izolovaných populací má smysl hovořit o monofyletismu. U populací vyvíjejících se polonezávisle lze očekávat rozličné topologie jednotlivých genových stromů, a to v závislosti na charakteru genového toku a fenoménu neúplného třídění linií, doprovázenými navíc expanzemi i fragmentacemi areálu rozšíření a sekundárními kontakty mezi jednotlivými populacemi (Remsen, 2010). Neúplné třídění linií může např. vysvětlovat rozložení haplotypů u poddruhů orla proměnlivého (*Nisaetus cirrhatus* pův. *Spizaetus cirrhatus*), jestřábovitého ptáka původem z ostrovů orientální oblasti. Právě tento region charakterizovala výrazná geografická dynamika během kvarterních glaciálních cyklů (Gamauf et al., 2005). Patten (2015) očekává, že za specifickým fenotypem poddruhů mohou stát na lokální úrovni selekčně významné „poddruhové geny“. Ve smyslu tohoto diskurzu navrhl modifikovat fylogenetický druhový koncept tím způsobem, aby poddruh v rámci fylogenetického druhu představoval morfologicky a geograficky vymezitelný klad, jenž tvoří odlišný (neutrální) genetický shluk nebo není recipročně monofyletický ve vztahu k jiným takovým kladům.

Podle mayrovské interpretace má polytypický druh zahrnovat alespoň dva poddruhy (Mayr, 1963). V případě, že se jedna linie výše uvažovaného „druhového kladu“ odliší od jeho zbytku, a budou-li obě skupiny považovány za poddruhy, pak jedna z nich musí být parafyletická. Tolerance parafyletismu, budeme-li vůbec tento termín na populační úrovni respektovat, je tak s tímto konceptem přímo spojena (Reydon & Kunz, 2021). Reálný případ poskytuje sardinský zvěšinec druhu *Cymbalaria muelleri*, u něhož se morfologicky, geneticky i ekologicky rozpoznatelná forma popsána jako *C. muelleri* subsp. *muelleri* odvozuje z tím pádem parafyletického taxonu *C. muelleri* subsp. *villosa*. Představený fenomén se v anglojazyčné literatuře označuje jako anakladogeneze neboli „pučení“ (Carnicero et al., 2019). Flegr (2013) upozorňuje, že při platnosti puntuacionalistické evoluce (tj. pohled na

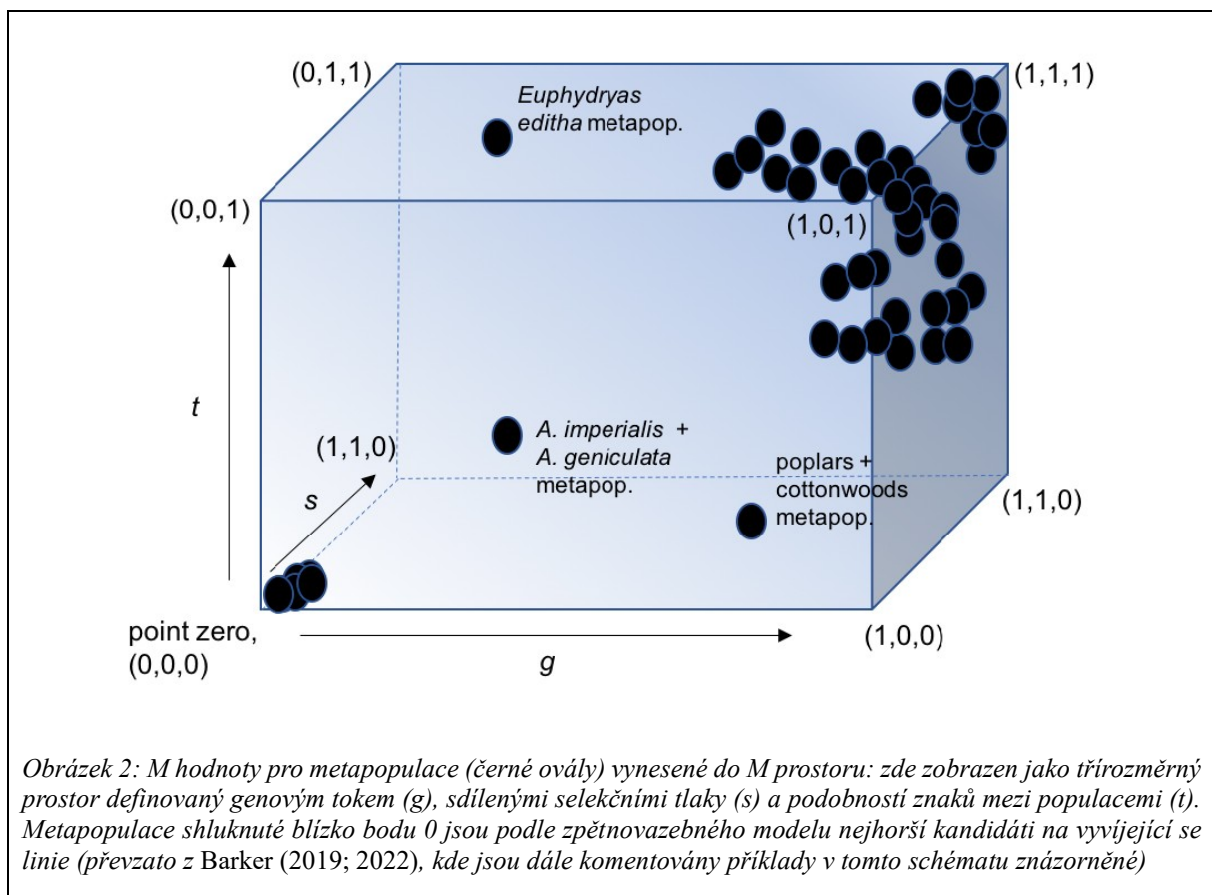
evoluci jako na nespojitý proces po vzoru teorie přerušovaných rovnováh Eldredgeho a Goulda) lze očekávat, že libovolní dva jedinci parafyletického taxonu A mohou sdílet více společných znaků než libovolný jedinec parafyletického taxonu A s libovolným jedincem monofyletického taxonu B, jenž se v rámci taxonu A odvozuje. Někteří jedinci taxonu A jsou navzdory tomu sesterskou skupinou předka taxonu B. Podobnost jedinců v rámci parafyletické skupiny může zajišťovat např. usměrňující selekce působící na diagnostický lokus/znak, neúplné třídění linií či zachování plesiomorfního znaku, jenž byl u odvozené linie ztracen (Baum & Shaw, 1995).

Poddruhy lze v jistém smyslu považovat za „šedou zónu“ během kladogeneze, v rámci níž se dceřiné linie navzájem rozrůžňují v konkrétních „druhových“ rysech, jako jsou specifické apomorfie, reciproční monofyletismus, reprodukční bariéry, ekologická diferenciacce atd. Možné konflikty mezi různými druhovými koncepty mohou pramenit z toho, že považují za směrodatnou zejména jednu z těchto vlastností, ačkoli ty se během speciace mohou odvozovat v různém pořadí (de Queiroz, 2007). Zvrat speciace, při němž dojde ke zpětné syngenezi, byl zaznamenán zvláště u krátce divergovaných linií, typicky separovaných jen ekologicky. Příklad poskytují například koljušky *Gasterosteus aculeatus* z Enos Lake (Taylor et al., 2006) či sympatrické pěnkavky *Camarhynchus* spp. z ostrova Floreana (Kleindorfer et al., 2014). Případ krkavců (*Corvus corax*) pak demonstruje, že ke zvratu speciace může dojít dokonce i po 1 až 2 milionech letech vzájemné izolace (Kearns et al., 2018). Jeden z alternativních druhových konceptů považuje za druh pouze takové (meta)populace, u nichž je pravděpodobnost zpětné syngeneze se sesterskou linií *rozumně* blízká nule (Kollár et al., 2022).

Templeton (1989) dokončení speciace chápal jako proces, kterým se v populaci vyvinou nové dědičné systémy kohezních mechanismů; resp. jako proces, během něhož dojde ke genetické asimilaci změn v rámci *genetic exchangeability* a *demographic exchangeability* do vnitřních kohezních mechanismů. Jde o jistou analogii waddingtonovské genetické asimilace v rámci fenotypu. Zajímavou myšlenku přinesl Barker (2019; 2022), podle něhož identitu vyvíjejících se linií zajišťuje mechanismus zpětné vazby. Jeho koncept vychází z konkrétních proměnných ovlivňujících kohezi jednotlivých populací. Konkrétně homogenizaci populací mohou zajišťovat např. genový tok, paralelní selekční tlaky, ale i sama *podobnost* vlastností. Interakce širokého spektra rozličných proměnných má v průběhu času zpětnovazebně ovlivňovat jak hodnoty vlastní, tak hodnoty ostatních proměnných. Například genový tok probíhající v čase t_1 mezi populacemi ve skupině X vede k výměně alel mezi těmito populacemi. Tyto populace jsou si tak v čase t_2 podobnější než populace mimo zvažovanou skupinu X, takže mohou být následně vystaveny podobným selekčním tlakům v čase t_3 . Další

homogenizace v důsledku podobných selekčních tlaků může přispět k vyšším hodnotám genového toku v čase t_4 etc.

Velikost a frekvence účinku proměnných v jednotlivých populacích podle Barkera ovlivňují celkovou tzv. M hodnotu (*metapopulation feedback cohesion*), jež může být vynesena v rámci vícerozměrného M prostoru, jehož osy odpovídají zahrnutým proměnným (obrázek 2). M hodnoty metapopulací představujících samostatně se vyvíjející linie¹⁴ by v takovém případě mohly vytvářet samostatné, neostře ohraničené shluky v M prostoru. Autor si od svého přístupu slibuje budoucí potenciálně lepší testování povahy *vyvíjejících se linií*, snad včetně linií *vyvíjejících se polonezávisle*. Také jejich definice se totiž potýká minimálně s jedním problémem: ke genové introgresi někdy dochází i u morfologicky, etologicky a ekologicky odlišných linií, taxonomicky klasifikovaných i na úrovni rodu. Ty lze těžko považovat za shodné, ale vzhledem k výše uvedenému v krajnosti ani za zcela nezávislé (Prates et al., 2022).



¹⁴ Barker (2019) stanovil alespoň tři základní podmínky, jež by vyvíjející se linie měly vymezovat. Zaprvé, M hodnota musí být různá od průsečíku os reprezentujících proměnné, kde jsou všechny jejich hodnoty nulové. Zadruhé, pro metapopulaci představující samostatně se vyvíjející linie by mělo platit, že pokud by z ní byla vyčleněna jakákoliv jedna populace, nedošlo by k výraznému zvýšení M hodnoty. A zatřetí, ekvivalentně by mělo platit, že pokud by ke zvažované metapopulaci byla přidána jiná populace, hodnota M by klesla.

Modelový příklad: poddruhy *Panthera tigris*

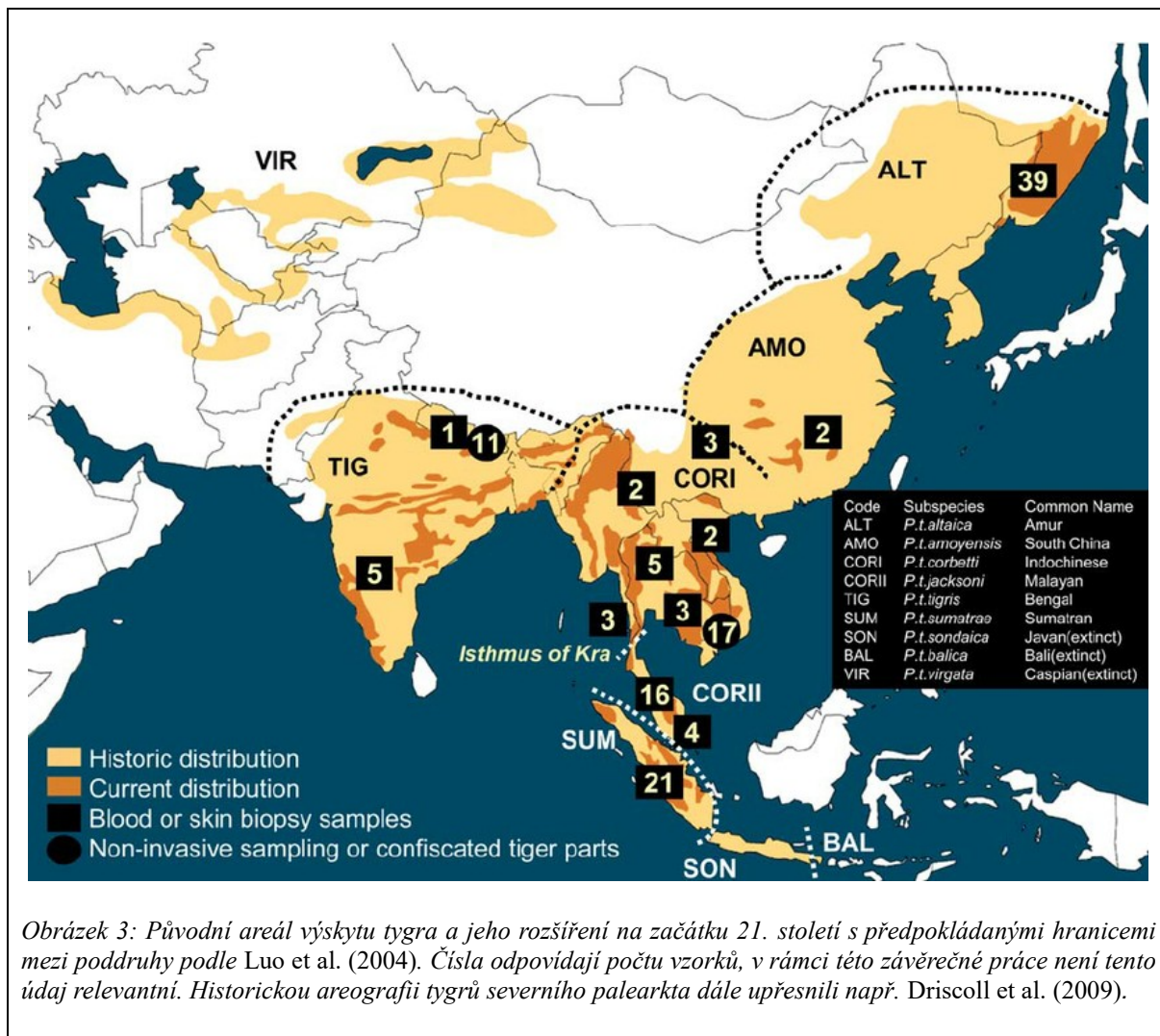
Poslední část této práce se věnuje konkrétnímu případu, v němž hraje ústřední roli problematika vnitrodruhových taxonů – a sice čerstvě diskutovanou otázku klasifikace recentních poddruhů u tygra (*Panthera tigris*), s krátkým komentářem představujícím ekvivalentní problematiku blízce příbuzného lva (*P. leo*). Tygru se v tomto případě dostává dominantní pozornosti již z toho důvodu, že obecné názvy jeho poddruhů jsou široce známy i napříč laickou veřejností – příkladem budiž tygr indický či usurijský.

Tygr obývá rozsáhlý a zároveň alespoň částečně nespojitý areál výskytu (mj. protínající biogeograficky dynamický region Sundalandu) a jeho variabilní populace tak mohou sloužit jako zajímavý příklad geografických, resp. ekologických poddruhů. Modelový případ tygra zároveň ilustruje nejednotné pohledy na vnitrodruhovou variabilitu při použití různých metodik (morfologie, různé molekulárně-fylogenetické analýzy, kombinovaný přístup), ovšem o to významnější praktické dopady s tím spojené: celkem tři tradiční subspecie tygra byly v průběhu 20. století vyhubeny a budoucnost dalších poddruhů zůstává nejistá, jejich samotná definice je tudíž klíčová pro ochranu tygra coby ohroženého druhu.

Tradiční taxonomie ve 20. století rozeznávala celkem osm recentních subspecií tygra (*Panthera tigris*) s rozšířením od Zakavkazska až po Velké a Malé Sudy (obrázek 3):

1. *P. t. tigris* (tygr indický či bengálský; Přední Indie);
2. *P. t. virgata* (tygr turanský či kaspický; od Zakavkazska přes západní a střední regiony Asie až po Tarimskou pánev) – vyhuben;
3. *P. t. altaica* (tygr sibiřský či usurijský; oblast povodí Amuru);
4. *P. t. sondaica* (tygr jávský; Jáva) – vyhuben;
5. *P. t. amoyensis* (tygr čínský; Čína);
6. *P. t. balica* (tygr balijský; Bali) – vyhuben;
7. *P. t. sumatrae* (tygr sumatránský či sumaterský; Sumatra);
8. *P. t. corbetti* (tygr indočínský či Corbettův; jižní Čína, Zadní Indie, Malajský poloostrov).

Diference se týkaly zbarvení (mj. včetně povahy ikonického pruhovaného vzoru), délky srsti, v řadě případů i konkrétních kraniálních charakteristik. Poddruhy tygra mj. vystupují coby příklad Bergmannova pravidla, kdy se jejich velikost zvětšuje směrem k vyšším zeměpisným šířkám (Mazák, 1980; Mazák, 1981).



Cracraft et al. (1998) na základě srovnání kompletních sekvencí pro cytochrom b získaných z exemplářů forem *tigris*, *altaica*, *sumatrae* a *corbetti* dospěli k závěru, že ostrovní poddruh *sumatrae* se na genetické úrovni diagnosticky odlišuje od relativně uniformních pevninských populací. S odkazem na tyto výsledky a fylogenetický druhový koncept představili jako možné řešení rozeznávat dva samostatné druhy tygrů, *P. sumatrae* a *P. tigris*. Odlišný pohled naopak přinesla novější studie Luo et al. (2004), jež vycházela ze třech různých molekulárních markerů (mtDNA; alelické varianty v jaderném genu *DRB* pro MHC II glykoproteiny; a hypervariabilní lokusy s krátkými tandemovými repeticemi). Ačkoli genetické variace nebyly výrazné, autoři potvrdili signifikantní difference mezi pěti tradičně klasifikovanými (žijícími) poddruhy. Pro systematiku tygra zůstává studie významná i skutečností, že doporučila vydělit populace *P. t. corbetti* ze severní Indočíny a Malajského poloostrova do vlastního poddruhu *P. t. jacksoni* (česky tygr malajský), čímž se počet přežívajících poddruhů tygra zvýšil na šest.

Konkrétní studie se soustředily rovněž na srovnání vyhubených subspecií tygra s jejich žijícími protějšky. Mazák & Groves (2006) srovnávali kraniologické znaky vyhynulých ostrovních poddruhů *balica* a *sondaica* spolu s přežívajícím ostrovním poddruhem *sumatrae* a pevninským poddruhem *corbetti* (resp. *jacksoni*). Ssp. *balica* vyhodnotili jako totožný se ssp. *sondaica*, zatímco ssp. *sondaica* jakožto rozlišitelný od ssp. *sumatrae* (a ssp. *sumatrae* rozlišitelný od ssp. *corbetti*). Pro poddruhy *sumatrae* a *sondaica* navrhli autoři v duchu fylogenetického druhového konceptu druhový status. Další kraniometrická analýza následně interpretovala ssp. *sumatrae* jakožto hybrid sundských a pevninských populací (Mazák, 2010). Analýza archaické mtDNA nicméně tyto závěry nepodpořila a ukázala na blízký příbuzenský vztah všech forem ze Sundských ostrovů oproti formám pevninským, s předpokládanou nedávnou kolonizací Sund během posledního glaciálu (Xue et al., 2015).

Srovnání archaické mtDNA je k dispozici i pro ssp. *virgata*, přičemž návazná fylogeografická analýza nasvědčuje skutečnosti, že tygři kolonizovali Střední Asii (ssp. *virgata*) a ruský Dálný východ (ssp. *altaica*) teprve v posledních 10 000 letech a tento areál výskytu zůstal spojený až do období před asi 200 lety, kdy začalo přirozené prostředí tygrů ustupovat lidské činnosti (Driscoll et al., 2009).

Všech devět subspecií zahrnuli do komplexní studie Wilting & kol. (2015), kteří při fylogenetické analýze využili kombinaci kraniodontálních charakteristik, vlastností srsti, preferovaných ekologických nik a sekvence mtDNA. Výsledkem bylo opět rozdělení na dvě dobře rozlišitelné monofyletické skupiny, pevninskou a sundskou, pro něž autoři studie navrhuji trinomická jména *P. t. tigris*, resp. *P. t. sondaica* (jenž byl tak *sensu lato* „vzkříšen“). Celogenomové sekvenování naopak opětovně ukázalo na existenci šesti rozlišitelných kladů, jež odpovídají šesti žijícím poddruhům (Liu et al., 2018). K podobným závěrům došli rovněž Armstrong et al. (2021), kteří analyzovali sekvence poddruhů *tigris*, *altaica*, *jacksoni* a *sumatrae*.

Všechny populace tygrů si zůstávají relativně blízce příbuzné a může docházet k jejich křížení. Podle některých hypotéz populace tygra prošla efektem hrdla lahve během pleistocénu, snad v důsledku supererupce vulkánu Toba před asi 73,5 tisíci lety. Ten se nachází na území dnešní severní Sumatry, refugium tak mohl tygrům poskytnout region jižní Číny a okolí, odkud posléze rychle expandovali (Wilting et al., 2015). Navzdory těmto skutečnostem lze však celkovou tygří populaci rozdělit do několika klastrů, na nichž se již projevil jak vliv genetického driftu, tak selekce podmíněné prostředím. Nejranější divergence od společného předka

současných poddruhů mohla proběhnout jen před asi 67 tisíci lety (Liu et al., 2018), či snad jen v posledních 20 tisících letech (Armstrong et al., 2021).

Všechny tyto výsledky otevírají praktické, respektive etické problémy. Je například otázkou, zda a k jakým poddruhům tygra přistupovat jako k nezávislým, evolučně významným jednotkám (*evolutionarily significant units*; ESU). Ryder (1986) tímto termínem označoval vnitrodruhové jednotky vykazující oproti jiným vnitrodruhovým jednotkám genetické vlastnosti *významnější* pro současné a budoucí generace daného druhu, přičemž jejich identifikaci vnímal jako klíčovou zejména pro plánování *ex situ* chovných programů. V případě tygrů bývá běžnou praxí vyloučit z chovných programů hybridní formy jednotlivých poddruhů, ovšem mají tyto kroky skutečné opodstatnění v kontrastu k potenciálně zbytečnému omezení genofondu již tak nepočetné celkové populace? Výše prezentované výzkumy také naznačují, že vyhynulé populace klasifikované pod tradičními trinomickými jmény *virgata*, *balica* a *sondaica* nemusely představovat „svěbytné“ formy oproti stále žijícím poddruhům *altaica*, resp. *sumatrae*. Tím se – alespoň hypoteticky – otevírá možnost reintrodukcí (Wilting et al., 2015).

Závěrem lze doplnit, že v případě velkých kočkovitých šelem postihla podobná situace rovněž lva (*Panthera leo*), u něhož tradiční systematika taktéž rozpoznávala řadu recentních subspecií (*P. l. leo*, *P. l. senegalensis*, *P. l. azandica*, *P. l. nubica*, *P. l. bleyenberghi*, *P. l. krugeri*, *P. l. melanochaita*, *P. l. persica*), molekulárně-fylogenetická data však konsensuálně vymezují pouze dva hlavní klady *P. leo*. Klad jižní zahrnuje populace z východní a jižní Afriky, zatímco klad severní zahrnuje populace ze západní a střední Afriky a Indie (indická populace původně představovala součást ssp. *persica*, Mazák (1980) pro ni vyčleňoval samostatné trinomické jméno *P. l. goojratensis*). Revidovanou taxonomií následně využívá i IUCN, jenž jižní klad označuje trinomickým jménem *P. l. melanochaita* a severní klad trinomickým jménem *P. leo leo*. Celogenomové sekvenování pohled na fylogenezi lvů nicméně opět proměnilo, resp. zpřesnilo, když potvrdilo výše uvedenou základní dichotomii, nicméně jako rozlišitelné klady rozeznává rovněž populace ze západní plus střední Afriky a Indie, resp. východní a jižní Afriky (Bertola et al., 2022).

Závěr

Práce si kladla za cíl shrnout problematiku vnitrodruhových taxonů v taxonomii a evoluční biologii. Potřeba logicky rozdělit vnitrodruhovou variabilitu se ukázala být prakticky tak stará jako taxonomie sama, stejně jako spory, jaké entity zasluhují klasifikovat na úrovni samostatného druhu. Nejznámější, ačkoli nikoli nejstarší vnitrodruhovou taxonomickou kategorií je poddruh (*subspecies*), a to především díky jeho vlivu v zoologické systematice. I dnes zde představuje formálně jedinou taxonomickou kategorii pod úrovní druhu. Zoologické poddruhy začaly být postupně užívány od druhé poloviny 19. století, přičemž na jejich zavedení do praxe se podílela zejména ornitologická komunita.

Právě v zoologii, kde byl poddruhu určen takto krucióální význam, lze také jeho užívání vyhodnotit jako nejvíce kontroverzní, jak demonstrují například akademické spory na toto téma z 50. či 80. let 20. století. Stručně shrnuto, poddruh začal být užíván, aby systémy nebyly zahlceny nadměrným množstvím samostatných druhů, zavedením poddruhů se však celý problém přesunul pouze o úroveň níže. Evoluční kontext sice umožnil pohlížet na poddruh jako na druh ve stádiu zrodu, tedy počáteční stádium speciace, ale ani v takovém případě se při vymezení poddruhů nelze vyhnout normativnímu, subjektivitou zatíženému výsledku. Jako otázku dvou přístupů lze shrnout i současný problém týkající se taxonomie založené na konceptu biologického versus fylogenetického druhu. Stanovení, odkdy je již druh druhem, záleží v praxi vesměs na konsensu.

Spory o využívání poddruhu do jisté míry zakrývají zajímavé konsekvence vnitrodruhové variability, na které tento koncept pomáhá upozornit. Pokud se k poddruhu přistupuje jakožto k *polonezávislé* metapopulační linii, jeho ostré vymezení je již ze své podstaty nemožné, protože se v takovém případě připouští *určitá* míra genového toku. Poddruh je fenomén mikroevoluční a vzhledem k populační úrovni nemá smysl uvažovat o jeho monofyletismu. Při posuzování „poddruhovosti“ jsou z tohoto důvodu problematické i analýzy založené na neutrálních genetických markerech, byť nástup molekulárně-fylogenetických analýz založených na celogenomovém sekvenování umožňuje počet markerů navýšit a lépe přispět k pochopení populační dynamiky. Poddruhy si tak mohou zachovat svůj význam spíše pro zdůraznění specifických fenotypových znaků diskrétní povahy, které jsou udržovány v rámci většího či menšího segmentu areálu výskytu druhu. Tyto znaky mohou mít souvislost rovněž s parazitismem, způsobem opylování a jinými ekologickými fenomény. Lze je považovat za potenciálně adaptivní a mohou poukazovat na možné kohezní mechanismy

odehrávající se v rámci příslušné populace prostřednictvím specifického selekčního tlaku. Platí, že by neměly být výsledkem fenotypové plasticity.

Problematika poddruhů se tak jako uroboros vrací zpět k již klasické problematice definice druhů, resp. problematice speciací, přičemž obě témata podstatně přesahují zamýšlený rámec této práce. Výše uvedený pohled na poddruhy však přesto přináší konkrétní spekulace a myšlenky, které mohou být inspirující pro další rešerše, respektive výzkum. V genocentricky zaměřené době poukazuje na význam fenotypových znaků, které mohou v polonezávisle se vyvíjející metapopulaci souviset s její kohezí, snad i prostřednictvím zpětnovazebných mechanismů. Živé organismy interagují s okolím svým fenotypem a je-li např. konkrétní fenotypový znak *důsledkem* konkrétního selekčního tlaku, je následně i *příčinou* další koheze populace. Evoluční podstatu poddruhů tak lze spatřovat v nestabilních pokusech o odštěpování specificky adaptovaných dceřiných druhů. Druhy mohou být při takovém narativu chápány jako méně labilní poddruhy udržované dalšími kohezními mechanismy, zejména s ohledem na reprodukční nekompatibilitu. Právě výzkum podobných zpětnovazebných mechanismů a jejich dopadu např. na vývoj navzájem *ostře* oddělených (množin?) druhů, stejně jako problematika zvratu speciace mohou představovat zajímavé výzvy pro další teoretické práce.

Problémy při praktické aplikaci takového pohledu na poddruhy jsou několikerého druhu, od samotné obtížné uchopitelnosti přes přecenění či nedocenění konkrétních fenotypových znaků až po vzájemně konfliktní rozložení těchto znaků (může se týkat spíše klinálně variabilních než diskrétních znaků). Poddruhy uznávané v současných taxonomických systémech také pro evoluční studia často nemusí být relevantní, jednoduché opuštění tohoto ranku se na druhou stranu již od poloviny minulého století ukazuje být obtížně prosaditelným úkolem. Autor této práce se v současnosti kloní k názoru, že poddruh by tak měla být spíše *inspirující* taxonomická kategorie. Protože však formální systematika ovlivňuje mj. zákonnou ochranu, dopady studia vnitrodruhové variability na taxonomii nelze zanedbat. Případ systematiky tygra např. přináší dilema, zda jít cestou homogenizace celkové populace, anebo se tomuto kroku vyhnout – aplikace různých výzkumných přístupů může přinést různá doporučení. Závěrem lze podotknout, že současná environmentální krize se nedotýká pouze úbytku počtu druhů, ale i specifických vnitrodruhových populací, které mohou demonstrovat zajímavé ekologicko-evoluční souvislosti výše představené.

Reference

1. Agapow, P.-M., Bininda-Emonds, O. R., & Crandall, K. A. (2004). The impact of species concept on biodiversity studies. *The Quarterly Review of Biology* 79(2). doi:10.1086/383542
2. Amadon, D. (1949). The seventy-five per cent rule for subspecies. *The Condor* 51(6). doi:10.2307/1364805
3. Armstrong, E. E., Khan, A., & Taylor, R. W. (2021). Recent evolutionary history of tigers highlights contrasting roles of genetic drift and selection. *Molecular Biology and Evolution* 38(6). doi:10.1093/molbev/msab032
4. Askew, R. (1970). Intraspecific categories in insects. *Biological Journal of the Linnean Society* 2(3). doi:10.1111/j.1095-8312.1970.tb01870.x
5. Barker, M. (2019). Species and other evolving lineages as feedback systems. *Philosophy, Theory, and Practice in Biology* 11(013). doi:10.3998/ptpbio.16039257.0011.013
6. Barker, M. (2022). We are nearly ready to begin the species problem. V J. Wilkins, I. Pavlinov, & F. Zachos, *Species Problems and Beyond: Contemporary Issues in Philosophy and Practice*. Boca Raton: CRC Press.
7. Baum, D. A., & Shaw, K. L. (1995). Genealogical perspectives on the species problem. V P. Hoch, & A. Stephenson, *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics*. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
8. Bertola, L., Vermaat, M., & Lesilau, F. (2022). Whole genome sequencing and the application of a SNP panel reveal primary evolutionary lineages and genomic variation in the lion (*Panthera leo*). *BMC Genomics* 23(1). doi:10.1186/s12864-022-08510-y
9. Braby, M., Eastwood, R., & Murray, N. (2012). The subspecies concept in butterflies: has its application in taxonomy and conservation biology outlived its usefulness?. *Biological Journal of the Linnean Society* 106(4). doi:10.1111/j.1095-8312.2012.01909.x
10. Brickell, C. (2009). International Code of Nomenclature for Cultivated Plants. *Scripta Horticulturae* (10).
11. Burbrink, F., Crother, B., & Murray, C. (2022). Empirical and philosophical problems with the subspecies rank. *Ecology and Evolution* 12(7). doi:10.1002/ece3.9069
12. Burt, W. (1954). Mammalogy: The subspecies category in mammals. *Systematic Zoology* 3(3). doi:10.2307/2411582
13. Butlin, R. K., Galindo, J., Grahame, J. W. (2008). Sympatric, parapatric or allopatric: the most important way to classify speciation? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363(1506). doi:10.1098/rstb.2008.0076

14. Carnicero, P., Schönswetter, P., & Garcia-Jacas, N. (2019). Is there a need for accepting paraphyletic taxa? A case study in the sardinian endemic *Cymbalaria muelleri* (Plantaginaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 191(3). doi:10.1093/botlinnean/boz052
15. Clausen, J. (1951). *Stages in the Evolution of Plant Species*. Ithaca: Cornell University Press.
16. Coues, E. (1872). *Key to North American Birds: Containing a Concise Account of Every Species of Living and Fossil Bird at Present Known from the Continent North of the Mexican and United States Boundary*. Salem: Naturalists' agency.
17. Coyne, J. (1993). Recognizing species. *Nature* 364(6435).
18. Cracraft, J. (1992). The species of the birds-of-paradise (Paradisaeidae): applying the phylogenetic species concept to a complex pattern of diversification. *Cladistics* 8(1). doi:10.1111/j.1096-0031.1992.tb00049.x
19. Cracraft, J., Feinstein, J., Vaughn, J., & Helm-Bychowski, K. (1998). Sorting out tigers (*Panthera tigris*): mitochondrial sequences, nuclear inserts, systematics, and conservation genetics. *Animal Conservation* 1(2). doi:10.1111/j.1469-1795.1998.tb00021.x
20. Darwin, C. (1953). *O vzniku druhů přírodním výběrem neboli uchováním prospěšných plemen v boji o život*. (E. Hadač, & A. Hadačová, Překl.) Praha: Nakladatelství Československé akademie věd. (Originál byl publikován v roce 1860 s názvem *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*)
21. de Queiroz, K. (2007). Species concepts and species delimitation. *Systematic Biology* 56(6). doi:10.1080/10635150701701083
22. de Queiroz, K. (2020). An updated concept of subspecies resolves a dispute about the taxonomy of incompletely separated lineages. *Herpetological Review* 51(3).
23. Dice, L. (1940). Ecologic and genetic variability within species of *Peromyscus*. *The American Naturalist* 74(752). doi:10.1086/280889
24. Dickinson, E. C. (2003). *The Howard & Moore Complete Checklist of the Birds of the World*. London: Christopher Helm.
25. Dobzhansky, T. (1941). The race concept in biology. *The Scientific Monthly* 52(2).
26. Dobzhansky, T. (1944). On species and races of living and fossil man. *American Journal of Physical Anthropology* 2(3). doi:10.1002/ajpa.1330020303
27. Drès, M., & Mallet, J. (2002). Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 357(1420). doi:10.1098/rstb.2002.1059

28. Driscoll, C. A., Yamaguchi, N., & Bar-Gal, G. K. (2009). Mitochondrial phylogeography illuminates the origin of the extinct Caspian tiger and its relationship to the Amur tiger. *PLoS ONE* 4(1). doi:10.1371/journal.pone.0004125
29. Durrant, S. (1955). In defense of the subspecies. *Systematic Zoology* 4(4). doi:10.2307/2411673
30. Feldhamer, G. A. (2020). *Mammalogy – Adaptation, Diversity, Ecology* (5. vyd.). Baltimore: Johns Hopkins University Press.
31. Flegr, J. (2009). *Evoluční biologie* (2. vyd.). Praha: Academia.
32. Flegr, J. (2013). Why *Drosophila* is not *Drosophila* any more, why it will be worse and what can be done about it? *Zootaxa* 3741(2). doi:10.11646/zootaxa.3741.2.8
33. Fuller, E. (1987). *Extinct Birds*. New York: Facts on File.
34. Funk, D. (2012). Of “host forms” and host races: terminological issues in ecological speciation. *International Journal of Ecology*. doi:10.1155/2012/506957
35. Gamauf, A., Gjershaug, J.-O., & Rørvik, N. E. (2005). Species or subspecies? The dilemma of taxonomic ranking of some South-East Asian hawk-eagles (genus *Spizaetus*). *Bird Conservation International* 15(1). doi:10.1017/S0959270905000080
36. Gosline, W. (1954). Further thoughts on subspecies and trinomials. *Systematic Zoology* 3(2). doi:10.2307/2411844
37. Groves, C., & Grubb, P. (2011). *Ungulate Taxonomy*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
38. Gruber, K., Schöning, C., & Otte, M. (2013). Distinct subspecies or phenotypic plasticity? Genetic and morphological differentiation of mountain honey bees in East Africa. *Ecology and Evolution* 3(10). doi:10.1002/ece3.711
39. Hancock, J., Kushlan, J., & Kahl, M. (2011). *Storks, Ibises and Spoonbills of the World*. London: Christopher Helms.
40. Harrison, R. G. (2014). Species and speciation. V J. Losos, *The Princeton Guide to Evolution*. Princeton & Oxford: Princeton University Press.
41. Hawlitschek, O., Nagy, Z., & Glaw, F. (2012). Island evolution and systematic revision of Comoran snakes: why and when subspecies still make sense. *PLoS ONE* 7(8). doi:10.1371/journal.pone.0042970
42. Hazevoet, C. (1996). Conservation and species lists: taxonomic neglect promotes the extinction of endemic birds, as exemplified by taxa from eastern Atlantic islands. *Bird Conservation International* 6(2). doi:10.1017/S0959270900003063
43. Heller, R., Frandsen, P., Lorenzen, E. D., & Siegmund, H. R. (2013). Are there really twice as many bovid species as we thought? *Systematic Biology* 62(3). doi:10.1093/sysbio/syt004
44. Hennig, W. (1966). *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press.

45. Huxley, J. (1938). Clines: an auxiliary taxonomic principle. *Nature* 142(3587). doi:10.1038/142219a0
46. Huxley, J. (1940). *The New Systematics*. London: Oxford University Press.
47. Chater, A., & Brummitt, R. (1966). Subspecies in the works of Friedrich Ehrhart. *Taxon* 15(3). doi:10.2307/1216635
48. International Botanical Congress. (2018). *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants – Shenzhen Code*. Glashütten: Koeltz Botanical Books.
49. International Commission on Zoological Nomenclature. (1999). *International Code of Zoological Nomenclature*. London: International Trust for Zoological Nomenclature, c/o Natural History Museum.
50. Isaac, N., Mallet, J., & Mace, G. (2004). Taxonomic inflation: its influence on macroecology and conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 19(9). doi:10.1016/j.tree.2004.06.004
51. IUCN. *Bovidae - Family*. Ziskáno 10. 7. 2024, z www.iucnredlist.org: <https://www.iucnredlist.org/search?taxonomies=100491>
52. IUCN. *Taxonomic Sources*. Ziskáno 9. 7. 2024, z www.iucnredlist.org: <https://www.iucnredlist.org/resources/tax-sources>
53. Jahn, I., Löther, R., & Senglaub, K. (1982). *Geschichte der Biologie. Theorien, Methoden, Institutionen, Kurzbiographien*. Jena: Fischer.
54. James, M., Arenas-Castro, H., & Groh, J. (2021). Replicated evolution of parapatric ecotypes. *Molecular Biology and Evolution* 38(11). doi:10.1093/molbev/msab207
55. Karl, S., & Bowen, B. (1999). Evolutionary significant units versus geopolitical taxonomy: molecular systematics of an endangered sea turtle (genus *Chelonia*). *Conservation Biology* 13(5). doi:10.1046/j.1523-1739.1999.97352.x
56. Kearns, A., Restani, M., & Szabo, I. (2018). Genomic evidence of speciation reversal in ravens. *Nature Communications* 9(1). doi:10.1038/s41467-018-03294-w
57. Kleindorfer, S., O'Connor, J. A., & Dudaniec, R. Y. (2014). Species collapse via hybridization in Darwin's tree finches. *The American Naturalist* 183(3). doi:10.1086/674899
58. Kleinschmidt, O. (1930). *The Formenkreis Theory of the Progress of the Organic World*. (F. Jourdain, Překl.) London: H.F. & G. Witherby.
59. Kollár, J., Pouličková, A., & Dvořák, P. (2022). On the relativity of species, or the probabilistic solution to the species problem. *Molecular Ecology* 31(2). doi:10.1111/mec.16218
60. Leles, D., Gardner, S., & Reinhard, K. (2012). Are *Ascaris lumbricoides* and *Ascaris suum* a single species? *Parasites & Vectors* 5(1). doi:10.1186/1756-3305-5-42
61. Liu, Y.-C., Sun, X., & Driscoll, C. (2018). Genome-wide evolutionary analysis of natural history and adaptation in the world's tigers. *Current Biology* 28(23). doi:10.1016/j.cub.2018.09.019

62. Lowry, D. (2012). Ecotypes and the controversy over stages in the formation of new species. *Biological Journal of the Linnean Society* 106(2). doi:10.1111/j.1095-8312.2012.01867.x
63. Luo, S.-J., Kim, J.-H., & Johnson, W. (2004). Phylogeography and genetic ancestry of tigers (*Panthera tigris*). *PLoS Biology* 2(12). doi:10.1371/journal.pbio.0020442
64. Mallet, J. (1995). A species definition for the modern synthesis. *Trends in Ecology & Evolution* 10(7). doi:10.1016/0169-5347(95)90031-4
65. Mallet, J. (2000). Subspecies, semispecies, superspecies. V S. Levin, *Encyclopedia of Biodiversity*. San Diego: Academic Press.
66. Mayr, E. (1954). Notes on nomenclature and classification. *Systematic Zoology* 3(2). doi:10.2307/2411842
67. Mayr, E. (1963). *Animal Species and Evolution*. Cambridge: Harvard University Press.
68. Mayr, E. (1969). *Principles of Systematic Zoology*. New York: McGraw-Hill.
69. Mazák, J. (2010). Craniometric variation in the tiger (*Panthera tigris*): implications for patterns of diversity, taxonomy and conservation. *Mammalian Biology* 75(1). doi:10.1016/j.mambio.2008.06.003
70. Mazák, J., & Groves, C. (2006). A taxonomic revision of the tigers (*Panthera tigris*) of Southeast Asia. *Mammalian Biology* 71(5). doi:10.1016/j.mambio.2006.02.007
71. Mazák, V. (1980). *Velké kočky a gepardi*. Praha: SZN.
72. Mazák, V. (1981). *Panthera tigris*. *Mammalian Species*(152). doi:10.2307/3504004
73. Monroe, B. (1982). A modern concept of the subspecies. *The Auk* 99(3). doi:10.1093/auk/99.3.608
74. Nixon, K., & Wheeler, Q. (1990). An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6(3). doi:10.1111/j.1096-0031.1990.tb00541.x
75. Núñez-Farfán, J., & Schlichting, C. (2001). Evolution in changing environments: the "synthetic" work of Clausen, Keck, and Hiesey. *The Quarterly Review of Biology* 76(4). doi:10.1086/420540
76. Parker, C., Tindall, B., & Garrity, G. (2019). International Code of Nomenclature of Prokaryotes. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*.
77. Parry, S., Clark, W., & Prakash, V. (2002). On the taxonomic status of the Indian spotted eagle *Aquila hastata*. *Ibis* 144(4). doi:10.1046/j.1474-919X.2002.00109.x
78. Paterson, H. (1985). The recognition concept of species. V E. Vrba, *Species and Speciation*. Pretoria: Transvaal Museum.
79. Patten, M. (2015). Subspecies and the philosophy of science. *The Auk* 132(2). doi:10.1642/AUK-15-1.1
80. Pereira, R., & Wake, D. (2009). Genetic leakage after adaptive and nonadaptive divergence in the *Ensatina eschscholtzii* ring species. *Evolution* 63(9). doi:10.1111/j.1558-5646.2009.00722.x

81. Pereira, R., & Wake, D. (2015). Ring species as demonstrations of the continuum of species formation. *Molecular Ecology* 24(21). doi:10.1111/mec.13412
82. Peterson, A., & Navarro-Sigüenza, A. (1999). Alternate species concepts as bases for determining priority conservation areas. *Conservation Biology* 13(2). doi:10.1046/j.1523-1739.1999.013002427.x
83. Phillimore, A., & Owens, I. (2006). Are subspecies useful in evolutionary and conservation biology? *Proceedings: Biological Sciences* 273(1590). doi:10.1098/rspb.2005.3425
84. Prates, I., Doughty, P., & Rabosky, D. (2022). Subspecies at crossroads: the evolutionary significance of genomic and phenotypic variation in a wide-ranging Australian lizard (*Ctenotus pantherinus*). *Zoological Journal of the Linnean Society* 197(3). doi:10.1093/zoolinlean/zlac076
85. Remsen, J. (2010). Subspecies as a meaningful taxonomic rank in avian classification. V K. Winker, & S. Haig, *Ornithological Monographs No. 67*. The American Ornithologists' Union.
86. Rensch, B. (1965). Geographic races in zoology. *International Social Science Journal* XVII(1).
87. Reydon, T., & Kunz, W. (2021). Classification below the species level: when are infraspecific groups biologically meaningful? *Biological Journal of the Linnean Society* 134(1). doi:10.1093/biolinlean/blab067
88. Ryder, O. (1986). Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies. *Trends in Ecology & Evolution* 1(1). doi:https://doi.org/10.1016/0169-5347(86)90059-5
89. Seebohm, H. (1888). *The Geographical Distribution of the Family Charadriidae*. London: H. Sotheran & Co.
90. Servedio, M., & Hermisson, J. (2020). The evolution of partial reproductive isolation as an adaptive optimum. *Evolution* 74(1). doi:10.1111/evo.13880
91. Schemske, D. (2010). Adaptation and the origin of species. *The American Naturalist* 176(S1). doi:10.1086/657060
92. Schiaffini, M. I. (2020). Are subspecies (of *Eira barbara*) real? *Journal of Mammalogy* 101(5). doi:10.1093/jmammal/gyaa105
93. Simpson, G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the AMNH* (85).
94. Simpson, G. (1961). *Principles of Animal Taxonomy*. Columbia University Press: New York.
95. Smocovitis, V. (2000). George Ledyard Stebbins (1906–2000). *Nature* 404(6778). doi:10.1038/35007195
96. Starrett, A. (1958). What is the subspecies problem? *Systematic Zoology* 7(3). doi:10.2307/2411972

97. Stresemann, E. (1975). *Ornithology From Aristotle to the Present*. (H. Epstein, & C. Epstein, Překl.) Cambridge, Massachusetts; London, England: Harvard University Press. (Originál byl publikován v roce 1951 s názvem *Die Entwicklung der Ornithologie von Aristoteles bis zur Gegenwart*)
98. Taylor, E., Boughman, J., & Groenenboom, M. (2006). Speciation in reverse: morphological and genetic evidence of the collapse of a three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) species pair. *Molecular Ecology* 15(2). doi:10.1111/j.1365-294X.2005.02794.x
99. Templeton, A. R. (1989). The meaning of species and speciation: a genetic perspective. V D. Otte, & J. A. Endler, *Speciation and its Consequences*. Sunderland: Sinauer Associates.
100. Turesson, G. (1922). The species and the variety as ecological units. *Hereditas* 3. doi:10.1111/j.1601-5223.1922.tb02727.x
101. Vínarski, M. (2013). Проблема изменчивости в классической и неклассической систематике [Problema izmenčivosti v klasičeskoj i něklassičeskoj sistěmatike]. *Историко-биологические исследования [Istoriko-biologičeskije issledovanija]* 5(2).
102. Vínarski, M. (2015a). The fate of subspecies category in zoological systematics. 1. The history. *Biology Bulletin Reviews* 5(5). doi:10.1134/S2079086415050060
103. Vínarski, M. (2015b). The fate of subspecies category in zoological systematics. 2. The present. *Biology Bulletin Reviews* 5(5). doi:10.1134/S2079086415050072
104. Wagner, M. (1889). *Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung*. Basel: B. Schwabe.
105. Wiley, E. (1978). The evolutionary species concept reconsidered. *Systematic Biology* 27(1). doi:10.2307/2412809
106. Wilson, D., & Mittermeier, R. (2011). *Handbook of the Mammals of the World* (Sv. Hoofed Mammals). Barcelona: Lynx.
107. Wilson, E., & Brown, W. (1953). The subspecies concept and its taxonomic application. *Systematic Zoology* 2(3). doi:10.2307/2411818
108. Wilting, A., Courtiol, A., & Christiansen, P. (2015). Planning tiger recovery: understanding intraspecific variation for effective conservation. *Science Advances* 1(5). doi:10.1126/sciadv.1400175
109. Xue, H.-R., Yamaguchi, N., & Driscoll, C. (2015). Genetic ancestry of the extinct Javan and Bali tigers. *Journal of Heredity* 106(3). doi:10.1093/jhered/esv002
110. Zima, J., & Macholán, M. (2021). *Systém a fylogeneze savců*. Praha: Academia.
111. Zink, R. (2004). The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society of London* 271(1539). doi:10.1098/rspb.2003.2617
112. Zrzavý, J. (2019). Biologický druh, biodiverzita – a co teď s tím. *Živa*(5).