

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie



**Tereza Švihálková**

Évoluce endemismu horských druhů živočichů  
Evolution of endemism of mountain animal species

Bakalářská práce

Školitel: **doc. Mgr. Pavel Munclinger, Ph.D.**

Praha, 2022

Děkuji svému školiteli doc. Mgr. Pavel Munclinger, Ph.D. za trpělivost a cenné rady při vypracovávání této bakalářské práce. Velký dík patří také mé rodině a přátelům za jejich podporu.

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

V Praze, dne 25.4. 2022

Tereza Švihálková

## Abstrakt

Horské ostrovy, izolované habitaty obklopené odlišným prostředím nížin, jsou domovem celé řady endemických druhů živočichů. Tyto hot-spoty biodiverzity a endemismu najdeme převážně v tropických oblastech. Výskyt endemitů tak částečně odpovídá obecným makro-ekologickým pravidlům biogeografie. Pro specifičtější vysvětlení původu a evoluce horských druhů živočichů vycházíme obvykle ze dvou teorií – vikarianční a disperzní. Platnost těchto teorií se liší v návaznosti na taxonu, lokalitě a evoluční minulosti, není tedy jednoduše možné je globálně generalizovat. V této bakalářské práci jsou shrnuty předpoklady pro výskyt endemických druhů a poznatky z některých světově významných horských lokalit s velkým počtem endemických živočichů.

**Klíčová slova:** biodiverzita, disperse, endemismus, evoluce, hory, hot-spot, sky islands, vikariance

## Abstract

The mountain islands, isolated habitats surrounded by a distinct lowland environment, are home to a variety of endemic animal species. These hot-spots of biodiversity and endemism can be found mainly in tropical areas. Thus, the occurrence of endemics partially corresponds to the general macro-ecological rules of biogeography. For a more specific explanation of the origin and evolution of mountain animal species, we usually proceed from two theories – vicariate and dispersion. The validity of these theories varies in relation to taxon, locality, and evolutionary past, so it is difficult to generalize them globally. This bachelor thesis summarizes the prerequisites for the occurrence of endemic species and knowledge from some world-important mountain localities with a large number of endemic animals.

**Key words:** biodiversity, dispersal, endemism, evolution, mountain, hotspot, sky islands, vicariance

## Obsah

1. Úvod.....	5
2. Co je endemismus .....	6
2.1. Faktory ovlivňující vznik a vývoj endemických druhů .....	6
3. Horské ostrovy – sky islands .....	8
4. Evoluční teorie vzniku horských endemických druhů .....	10
4.1. Vikarianční teorie .....	11
4.2. Disperzní teorie.....	11
5. Významné horské lokality s výskytem endemických druhů.....	13
5.1. Andy .....	14
5.2. Pantepui .....	16
5.3. Trans-mexický vulkanický pás .....	18
5.4. Hory východoafrického oblouku .....	19
5.5. Himaláje.....	20
5.6. Kinabalu.....	21
6. Taxonomická platnost teorií .....	21
6.1. Arthropoda.....	22
6.2. Amphibia .....	22
6.3. Reptilia.....	23
6.4. Aves .....	23
6.5. Mammalia.....	23
7. Ochrana horských stanovišť a endemických druhů .....	24
8. Závěr .....	25
Použitá literatura .....	27

# 1. Úvod

Horské oblasti jsou celosvětově významnými centry biodiverzity i endemismu živočichů a rostlin. Vysoké hory, které jsou izolované jiným prostředím okolních nížin, jsou nazývány jako *sky islands*, což evokuje podobnost s oceánskými ostrovy. Endemicky nejbohatší území na Zemi se nachází převážně v nižších zeměpisných šířkách – tropech a subtropech.

Díky podobnosti s oceánskými ostrovy, pro které jsou mechanismy vzniku a vývoje diverzity a endemismu relativně dobře popsány, je možné i na *sky islands* aplikovat některá z biogeografických pravidel postulovaných MacArthurem a Wilsonem (1967) a bohatě rozvinutými dalším výzkumem (např. Brown a Lomolino, 1998 nebo Losos a Ricklefs, 2009). Přesnější vysvětlení vzniku a vývoje endemismu a diverzity živočichů nabízejí dvě teorie specifické pro horské regiony – vikarianční a disperzní.

Původ endemických druhů na horách podle vikarianční teorie spočívá v rozdělení populace rozšířeného druhu pomocí fyzické bariéry následované samostatným vývojem vzájemně izolovaných populací, tedy dochází k tzv. alopatrické speciaci. Naopak disperzní teorie nabízí vysvětlení původu endemitů za pomoci migrace z jiné, většinou velmi vzdálené, lokality. S oběma teoriemi poměrně značně souvisí i čtvrtohorní klimatické oscilace, které periodicky ovlivňovaly rozšíření, demografické změny i extinkci živočichů.

Pomocí syntézy poznatků z biogeografie, paleontologie, ekologie, etologie, anatomie, morfologie, molekulárních a fylogenetických analýz a dalších vědních disciplín je dnes snadnější určovat příbuznost druhů a odhalovat jejich evoluční minulost, která má zásadní výpovědní hodnotu pro určení původu a rozšíření dnešních endemických horských druhů živočichů. Díky znalosti evolučního původu konkrétního druhu na dané lokalitě je do jisté míry možné predikovat jeho chování v průběhu současných a budoucích změn způsobených změnou klimatu nebo přímým lidským zásahem.

## 2. Co je endemismus

Definice endemitů, natož endemických areálů, není jednoduchá a mezi vědci jednotná (Crother a Murray, 2011; Aagesen, 2013; Harrison, 2013). V této práci budu pro naše účely vycházet z následujícího tvrzení: jako endemit je označován druh nebo taxon, který se vyskytuje na jediném a většinou malém ohraničeném geografickém území na planetě, na které je velmi dobře adaptován (Fjeldsá a kol., 1999; Naka, 2011; Harrison, 2013). Trochu sporné ale je, co malé území vlastně je, a zda je taxon živočichů na tomto území žijící ještě endemitem nebo už se jedná o široce rozšířeného živočicha. Malé území není nijak přesně definováno, a tak je jeho pojetí subjektivní pro daného výzkumníka. Naproti tomu ostrovní endemismus je o něco lépe definovatelný, jelikož hranice areálu daného endemického druhu jsou jasně dané (Harrison, 2013). Ať už se jedná o oceánský ostrov obklopený vodou, nebo horský masiv uprostřed nížinné krajiny.

Díky jasnému geografickému vymezení a izolovanosti od okolí jsou oceánské i horské ostrovy vhodným prostředím pro studium divergenčních a speciačních procesů endemických linií (McCormack a kol., 2008). Druhy živočichů i rostlin žijících na horských ostrovech vykazují vyšší frekvenci speciací než druhy široce rozšířené (Jetz a kol., 2004), a tak u nich máme i více příležitostí pro výzkum.

Živočichové se liší od rostlin v mnoha ohledech, včetně schopnosti disperze, adaptace na změny vnějšího prostředí, způsobu rozmnožování nebo rychlosti speciace. Bylo by tedy velmi komplikované hledat společný původ a evoluční mechanismy pro rostliny i živočichy. Dále v této práci se proto budu zaměřovat výlučně na živočišné horské endemity.

### 2.1. Faktory ovlivňující vznik a vývoj endemických druhů

Jak už bylo zmíněno v úvodu, výskyt endemických živočichů na horských ostrovech lze částečně predikovat pomocí základních pravidel ostrovní biogeografie popsány MacArthurem a Wilsonem (1967). Podle těchto autorů jsou nejvýznamnějšími faktory určujícími počet druhů na ostrovech velikost samotného ostrova (s rozlohou roste počet druhů), jeho izolovanost a vzdálenost od pevniny (respektive zdrojové populace). Dále tvrdí, že endemická biota na ostrovech, tedy i izolovaných horách, je výsledkem složité dynamiky mezi kolonizací, in situ speciací a lokálním vymíráním. Tato pravidla se dají uplatnit i na vznik a rozšíření horských druhů živočichů (McCormack a kol., 2009; Merckx a kol., 2015), neplatí

však bezpodmínečně, a to mimo jiné z toho důvodu, že v horských oblastech nezáleží pouze na současných ekologických podmínkách, ale také na předešlých geomorfologických a environmentálních procesech (Jetz a kol., 2004; Bryson a kol., 2012; Rahbek a kol., 2019) a současně i na evoluční minulosti a dynamice disperze organismů z nižších poloh nebo jiných hor (McCormack a kol., 2009). S tím vším souvisí i fakt, že různé taxony živočichů mají určité životní strategie, a tudíž reagovaly na změny podmínek v minulosti rozličnými způsoby.

Obecnými faktory predikující bohatost ekosystému a tím i míru endemismu na daném území jsou příkon solární energie, dostupnost vody v krajině, minerální složení a hladina živin v půdě. Tyto faktory podmiňují primární rostlinou produkci a složení vegetace, která přímo ovlivňuje výskyt místních endemických forem živočichů (Harrison, 2013; Rahbek a kol., 2019). Avšak frekvence výskytu ostrovního endemismu se řídí ještě dalšími pravidly, protože například na ostrovech, kde je velká míra endemismu, může současně být poměrně nízký celkový počet druhů.

Dvěma zřejmě nejdůležitějšími parametry pro vznik a přežití endemitů jsou stabilita a izolovanost daného regionu (Fjeldsá a kol., 1999; Cox a Moore, 2000). Izolace má tendenci narůstat s nadmořskou výškou (Elsen a Tingley, 2015), s tím koreluje poznatek, že frekvence endemismu narůstá s nadmořskou výškou, kdy roste i izolovanost. Tento vztah nárůstu endemismu s nadmořskou výškou samozřejmě platí jen do určité výšky (na nehostinných a ve většině případů i ledem a sněhem trvale pokrytých vrcholcích hor nebudou žít téměř žádní živočichové, tedy ani endemity). Tato hranice výskytu živočichů je specifická pro každou horu. Závislosti výskytu endemitů na nadmořské výšce a izolovanosti odpovídá celoplanetární rozložení endemitů (Steinbauer a kol., 2016; Camacho-Sanchez a kol., 2019). Endemické druhy se tedy budou nejčastěji nacházet při vrcholcích hor, zatímco ne-endemické budou mít flexibilnější rozpětí podél výškového gradientu (Steinbauer a kol., 2016). Toto rozložení dokládají výsledky výzkumu z Guyanské vysočiny, kdy medián výskytu endemických druhů ptáků byl v 1500 m n. m., zatímco u ne-endemických jen ve 1200 m n. m. (Borges a kol., 2018). Nicméně logaritmicke závislost vykazuje míra endemismu i k rozloze areálu a době izolovanosti hory nebo také k míře pestrosti habitatů (Harrison, 2013). Svou roli ve výskytu endemických druhů hrají často i specifické historické události na dané lokalitě (Chettri a kol., 2010). Jde tedy o velmi komplexní souhrn faktorů, které ovlivňují výskyt horských endemických druhů živočichů.

Významnými událostmi v minulosti ovlivňujícími výskyt endemických živočichů na horách byly klimatické změny během čtvrtohor, respektive střídání chladných a srážkově chudých glaciálů s teplejšími a humidními interglaciály. Mnohé taxony živočichů se během tisíců let probíhajících glaciálů adaptovaly na drsné klimatické podmínky. Zlom nastal přibližně před 10 000 lety, kdy došlo k oteplení, které trvá do současnosti. Pro mnoho organismů bylo nutné se opět adaptovat, tentokrát na teplé klima, nebo změnit své stanoviště. Některé druhy severní polokoule zvolily cestu migrace na sever. Jiné druhy se uchýlily právě do vyšších nadmořských výšek, kde panuje chladnější klima. V takovém případě můžeme hovořit o tzv. glaciálních reliktech, tedy organismech, které se na daném území (refugiích) zachovaly z dob ledových. Evoluce endemitů s původem v dobách ledových tedy není dlouhá, avšak i během takto krátké doby izolace se druhy dokázaly natolik diverzifikovat, že mohou být prohlášeny za nový druh či poddruh (Cox a Moore, 2000).

K diferenciaci populací a vzniku nových druhů docházelo v minulosti postupným hromaděním drobných změn, které byly schopné přetrvat (například díky dostatečné izolaci populací). Pokud došlo ke kumulaci několika takových drobných rozdílů, vznikl nový druh (Gálvez-Reyes a kol., 2021), který již není schopen se efektivně rozmnožovat s jiným. Pro identifikaci nového druhu výzkumníci využívají hned několika metod. Asi nejvýznamnější jsou molekulární fylogenetické analýzy, dále také srovnávací anatomie a morfologie (Böbneck a kol., 2016), behaviorální metody a další.

Díky dnešním fylogenetickým analýzám endemických druhů a jejich sesterských taxonů můžeme dokonce odhalit, před přibližně jakou dobou došlo ke speciaci recentních linií. Endemity se mohou více či méně lišit od svých nejbližších příbuzných, přičemž bude nejvíce záležet právě na délce doby před kterou se od sebe druhy izolovaly (Cox a Moore, 2000).

### **3. Horské ostrovy – sky islands**

Vysoké hory můžeme z biogeografického hlediska přirovnat k oceánským a mořským ostrovům. Proto jsou v anglickém jazyce příznačně označovány jako *sky islands*. Jako analogie oceánu pro klasicky uvažované ostrovy jsou tyto sky islands zpravidla ohraničeny nížinami a řekami, které pro horské druhy fungují jako disperzní bariéry, tudíž se populace horských živočichů stávají izolovanými a snadněji může docházet ke speciácím (McCormack a kol., 2009; He a kol., 2019).

Pro zkoumání biodiverzity na izolovaných horských stanovištích můžeme tedy využívat principů a teorií ostrovní biogeografie – jako jsou úvahy navázané na rozlohu území, vzdálenost od zdrojové populace a dalších ostrovů, dále dynamickou interakci biologických a geologických procesů na ostrově (MacArthur a Wilson, 1967). Avšak i v některých výzkumech se ukázalo, že ani tato pravidla neplatí stoprocentně (Steinbauer a kol., 2016; Rull a kol., 2019). Například pro pohoří Pantepui se objevuje pozitivní korelace vzdálenosti od zdroje s biodiverzitou, což je v rozporu se základními pravidly ostrovní biogeografie (Rull a kol., 2019).

Pohoří, a tedy i sky islands, mohou vzniknout několika geomorfologickými procesy – tektonickou a vulkanickou činností, sražením kontinentů a následným vrásněním nebo erozí skalnatých masivů (Cox a Moore, 2000; McCormack a kol., 2009). Takto vzniklé horské ostrovy, které jsou izolované okolními nížinami, zpravidla tvoří komplexní a samostatné ekosystémy, které nabízí celou řadu různých nik na poměrně malém území.

V období glaciálních cyklů probíhajících převážně v pliocénu a pleistocénu fungovaly vysoké hory jako refugia – areály, kde mohla zvířata přežít i při změně okolního klimatu (Obr.1). Horské ostrovy v minulosti, stejně jako i dnes, představovaly relativně dlouhodobě klimaticky stabilní prostředí. Živočichové i rostliny se v návaznosti na změny klimatu mohli posouvat v rámci pár stovek metrů nahoru a dolů za optimálními podmínkami podél výškového gradientu a unikat tak extinkci (Sandel a kol., 2011; He a kol., 2019). Během teplých interglaciálů se chladnomilní živočichové přesouvali na chladnější výše položená stanoviště. V glaciálech naopak sestupovali do nižších nadmořských výšek, protože ve vysokých polohách byla v těchto dobách příliš velká zima. Teplomilné druhy během interglaciálů většinou obývaly nížinná stanoviště a v glaciálech hledaly útočiště na teplejších úbočí hor (Cox a Moore, 2000).

Jak se ukazuje, tak právě tato vysokohorská refugia zřejmě měla význam v procesech vzniku nových endemických druhů živočichů. Jejich role spočívala v tom, že umožňovala druhům dlouhodobě přežít tak, že proces speciace těch živočichů, kteří byli dostatečně mobilní, aby se přesunuli do refugií, nebyl tolik zpomalen ani poznamenán vymíráním, narozdíl od situace v nížinách, které byly silně zasaženy změnami klimatu (Cox a Moore, 2000; Fjeldsá a Bowie, 2008). Zřejmě v důsledku existence refugií dnes najdeme nejvíce reliktních a endemických druhů živočichů s původem v pleistocenních dobách ledových zejména při vrcholcích hor. Takoví živočichové jsou zpravidla dobře adaptováni na chladnější klima a horský biotop, z toho důvodu jsou teplejší a rozdílnou krajinou v nižších polohách izolovaní od

jiných příbuzných linií na jiných horách (pokud tedy nějaké takové linie vůbec existují; Fjeldsá a kol., 2012).

Během fluktuací klimatu nejspíš panovala relativně největší stabilita přírodních podmínek ve středních nadmořských výškách v rámci hory (Fjeldsá a kol., 2012). S tím je pravděpodobně spojen jev nazývaný „mid-domain efekt“, kdy právě ve středních polohách najdeme největší biodiverzitu, která se tam pravděpodobně díky poměrně velké primární produkci a dlouhodobé relativní neměnnosti nahromadila (Brown, 2001; Fjeldsá a kol., 2012; Lei a kol., 2015; Bößneck a kol., 2016; Rahbek a kol., 2019). Navíc ve středních polohách se pravděpodobně budou areály druhů s těžišti i v různých nadmořských výškách nejvíce překrývat (Camacho-Sanchez a kol., 2019). Tento efekt středních poloh je společný pro většinu taxonů (Brown, 2001; Chettri a kol., 2010; Gálvez-Reyes a kol., 2021). Ale jak už to v biologii bývá, ani efekt středních poloh není neporušitelným pravidlem. Například pro ektotermní živočichy mohou být teploty panující ve středních polohách dané hory pod jejich teplotním optimem, a tudíž bude jejich největší diverzita spíš v nižších nadmořských výškách s vyššími teplotami (Wollenberg a kol., 2008; Chettri a kol., 2010; Camacho-Sanchez a kol., 2019).

O sky islands se také hovoří jako o „pumpách“ či „kolébkách“ nebo „muzeích“ druhů (Lei a kol., 2015; Borges a kol., 2018; Hemp, 2018; Mastretta-Yanes a kol., 2018; He a kol., 2019; Rahbek a kol., 2019). Někteří výzkumníci se přou, které z označení je výstižnější. Ale na základě mnou prozkoumaných zdrojů si troufám tvrdit, že všechna označení jsou na místě. Na horách, zejména těch tropických, panují takové podmínky, které urychlují speciaci a tím přispívají k zvýšení druhové diverzity, fungují tedy jako pumpy a kolébky produkující nové druhy, včetně recentních neo-endemitů (Hemp, 2018; Uscanga a kol., 2021; Gálvez-Reyes a kol., 2021). Muzea z hor dělá stabilní a heterogenní prostředí, které dlouhodobě umožňuje druhům přežít in situ navzdory nepříznivým okolním podmínkám.

#### **4. Evoluční teorie vzniku horských endemických druhů**

Pro objasnění výskytu a evoluce horských živočichů se nejčastěji používají dvě hypotézy – vikarianční a disperzní. Tyto teorie jsou už po mnoho desítek let předmětem debat mnoha vědců, kteří polemizují o platnosti jedné nebo druhé hypotézy (Poynton, 1983). Dokonce se ukazuje, že na jednom území pro různé druhy mohou platit různé hypotézy. Jako příklad takové oblasti uvádím jihoamerický region Pantepui (Rull a kol., 2019), kterému se budu ještě později věnovat.

Pravděpodobná platnost jedné nebo druhé teorie je specifická pro danou oblast a taxon živočicha. V páté kapitole proto obě teorie rozebírám podrobněji a uvádím příklady konkrétních lokalit a druhů, pro které by ta či ona teorie mohl platit.

#### 4.1. Vikarianční teorie

Vikarianční model říká, že ke vzniku nových endemických druhů došlo po předchozím rozdělení původní souvislé populace taxonu v důsledku vytvoření nějaké fyzické bariéry. Takto rozdělené populace se následně vyvíjely ve vzájemné izolaci a náhodou nebo vlivem podmínek prostředí došlo k individuálním adaptacím a speciaci. Nové druhy tedy vznikly z fragmentů původní populace *in situ*, tedy na tomtéž místě, kde žil i jejich předek (Fjeldsá a Bowie, 2008; Steinbauer a kol., 2016), a aniž by na jejich vznik měla vliv například migrace aj. (Poynton, 1983).

V horských regionech mají živočichové zpravidla malé populace i malé areály rozšíření (například přes 50 % obratlovců, a dokonce až 75 % všech živočichů s nejmenšími areály najdeme právě na horách; Fjeldsá a Rahbek, 2006; Fjeldsá a kol., 2012; Rahbek a kol., 2019), jsou tak citliví na fragmentaci krajiny, která nejčastěji vede k vikariančnímu rozdělení populace a následné alopatrické speciaci a vzniku endemických linií (Kessler, 2002).

Jako příklad opakovaných vikariančních událostí mohu uvést dvě sousedící africké hory – Kilimandžáro a Meru, které sdílí mnoho lesních sesterských linií hmyzu (Orthoptera), včetně několika endemitů. Během kvartérních fluktuací klimatu periodicky docházelo k propojení lesa mezi horami, to živočichům závislých na lesním prostředí umožňovalo migrovat, a tak probíhal genetický tok mezi populacemi na obou horách. Postupnou aridizací však vždy došlo k restrikci lesa a vzájemné izolaci hor, během které vznikaly nové druhy (včetně několika endemických linií rovnokřídlých, které se dnes vyskytují pouze na Meru a Kilimandžáru). Tyto nové druhy se během opětovného propojení lesa rozšířili na obě hory. Dnes jsou lesy na obou horách vzájemně odděleny savanou (Hemp, 2018). Jedná se tedy o rozdělení populací a speciace v souladu s vikarianční teorií.

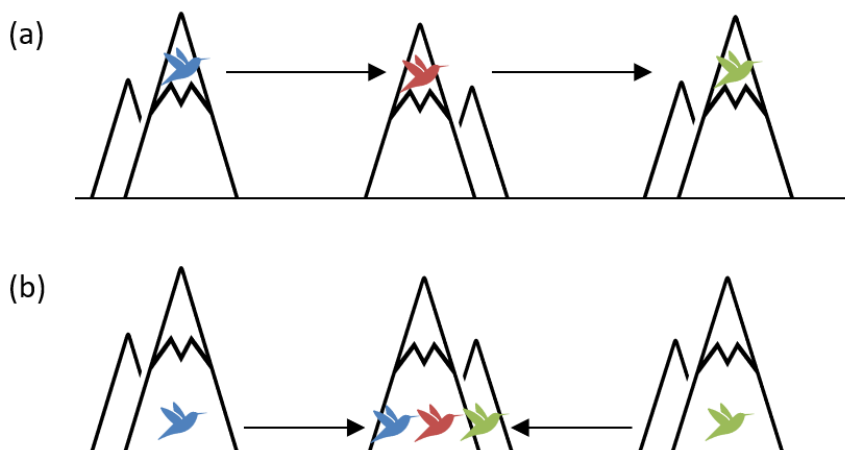
#### 4.2. Disperzní teorie

Disperzní model hovoří o tom, že nový druh může vzniknout tak, že několik jedinců ze vzdálené původní populace překoná nějakou fyzickou bariéru a usídli se na novém neobsazeném stanovišti. Zde poté dojde k samostatnému vývoji linie (Crother a Murray, 2011).

Disperzní teorii je možné ještě rozdělit na dva typy. Prvním typem je kolonizace, kdy předci zkoumaných populací kolonizovali danou horskou lokalitu z jiných blízkých nebo i velmi vzdálených hor. Původní i nové druhy pak většinou obývají stejnou nebo velmi podobnou niku, proto se v této spojitosti mluví o tzv. nikovém konzervatismu. Tento typ disperze zpravidla vede k alopatické speciaci druhu. Například pro andské a himalájské ptactvo bude nejspíš platná právě disperzní teorie následovaná alopatickou speciací, neboť sesterské taxony většinou obývají stejné nadmořské výšky s podobnými habitaty na různých sky islands a je tak pravděpodobné, že se jedná o potomky stejného předka preadaptovaného na horské prostředí (Fjeldsá a kol., 2012), který se do And a Himalájí rozšířil z velké dálky.

O druhý typ disperze se jedná, pokud předci recentních populací přišli z nižších poloh stejné hory, v takovém případě došlo jen k posunu stanoviště o několik set metrů. Hovoříme tedy o tzv. nikovém posunu. K výškovému posunu stanovišť nejvíce docházelo vlivem glaciálních cyklů. Tímto typem disperze nejčastěji dochází k peripatické nebo parapatické divergenci druhu (Mayr a Phelps, 1967; Mayr a Diamond, 1976; Mastretta-Yanes a kol., 2015; Uscanga a kol., 2021).

Z výše zmíněných disperzních variant, podle kterých může dojít k osídlení horských stanovišť, je na globální úrovni častější disperze na dlouhou vzdálenost mezi jednotlivými



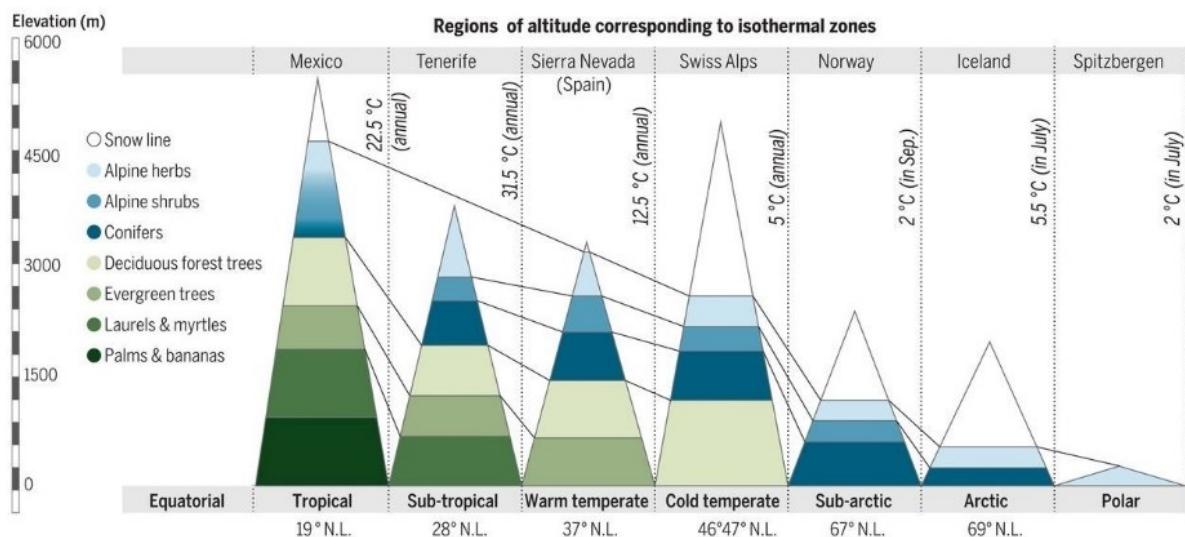
Obr.1 Schéma ilustruje vznik a disperzi horských druhů během glaciálních cyklů: (a) Během interglaciálů jsou populace jednoho druhu od sebe vzájemně izolovány blízko vrcholků hor, jelikož v nižších polohách pro ně panují nepříznivé podmínky (např. příliš vysoká teplota či nevhodná vegetace), které tvoří téměř nepřekonatelnou disperzní bariéru. Tu je možné překonat pomocí schopnosti migrovat na dlouhou vzdálenost mezi jednotlivými obyvatelnými vrcholky hor. Při takové dálkové migraci k cílové destinaci je možné využívat některé další hory na cestě jako tzv. nášlapné kameny (někdy označovány i jako odrazové můstky). (b) Během glaciálů panuje větší konektivita mezi horami a dochází k sestupu organismů do nižších nadmořských výšek, kde může docházet k šíření druhů i na kratší vzdálenosti a k mísení populací.

horami (Uscanga a kol., 2021). Pro podporu teorie disperze na dlouhou vzdálenost hovoří například výzkumy z již zmíněných oblastí Himalájí, And a Pantepui (Rahbek a kol., 2019; Rull a kol., 2019). Ale například oblast Trans-mexického vulkanického pásu, kde měla vliv na rozšíření dnešních endemických druhů jak tektonická aktivita, tak i pozdější doby ledové a meziledové, ukazuje, že zde docházelo k disperzi z okolních hor, ale i z nižších poloh (Obr.1; Mastretta-Yanes a kol., 2015; Mastretta-Yanes a kol., 2018; Uscanga a kol., 2021).

## 5. Významné horské lokality s výskytem endemických druhů

Sky islands, zejména ty v tropických a subtropických oblastech, jsou někdy nazývány jako tzv. *hot-spoty* biodiverzity. Takovéto oblasti zaujímají zhruba 25 % povrchu Země (kromě Antarktidy), a přesto hostí něco kolem 87 % všech světových druhů obojživelníků, ptáků a savců, včetně místních endemitů (Martinelli, 2007; Fjeldsá a kol., 2012; Rahbek a kol., 2019).

Důvodem, proč je právě na těchto horských ostrovech tak velká diverzita i míra endemismu je, že hory poskytují velkou škálu klimatických a přírodních podmínek, které podmiňují altitudinální zonaci, heterogenitu stanovišť a v neposlední řadě i komplexitu celého ekosystému hory nebo pohoří (Obr.2; Jetz a kol., 2004; Rahbek a kol., 2019). I v rámci jednotlivých sousedních horských ostrovů může být velká variabilita, ač je třeba jejich horizontální vzdálenost krátká, a to díky proměnlivému výškovému gradientu (McCormack a kol., 2009). Na vyšších horách také často najdeme více druhů (i endemitů), než na horách o



Obr.2 Grafické znázornění pестrosti altitudinálního gradientu v různých zeměpisných šířkách.

Tropické oblasti nabízí větší rozmanitost vegetačních a klimatických zón než například evropské Alpy. Hory ve větších zeměpisných šířkách, kde panují průměrně nižší teploty, mají totiž už v nižší nadmořské výšce sněhovou hranici (převzato z Rahbek a kol., 2019).

nižší nadmořské výšce, což je zřejmě dáno tím, že vyšší hora zpravidla poskytuje větší škálu různých habitatů (Rull a kol., 2019).

Většina výzkumů zabývajících se biodiverzitou a endemismem, se kterými jsem se ve své rešerši setkala, byla prováděna v tropických nebo subtropických zeměpisných šířkách. Je to dáno nejspíše tím, že tropické a subtropické oblasti jsou mimo výše zmíněné vlastnosti navíc ještě dlouhodobě relativně klimaticky i geologicky stabilní, takže umožňují dlouhodobou persistenci populací, zároveň hory těchto zeměpisných šířek jsou dostatečně izolované od svého okolí tak, aby poskytly vhodné podmínky podporující divergenci organismů, čímž podporují i rozvoj endemismu (Knowles, 2000; Fjeldsá a Bowie, 2008; McCormack a kol., 2009; Fjeldsá a kol., 2012; Mastretta-Yanes et al., 2018; He a kol., 2019; Rahbek a kol., 2019; Uscanga a kol., 2021).

Další hypotézu, proč právě v tropech a subtropech existuje tak velká diverzita, formuloval Janzen (1967, cit. v Fjeldsá a kol., 2012 a Steinbauer a kol., 2016 a Gálvez-Reyes a kol., 2021). Hypotéza říká, že narozdíl od temperátních druhů, které jsou relativně tolerantní ke změnám vnějších podmínek, mají tropické druhy poměrně úzkou termickou toleranci a jiné prostředí, než na které jsou adaptováni pro ně představuje silnou disperzní bariéru.

Vyšší a stabilnější teplota v tropech ovlivňuje i rychlost metabolismu, který má skrze rychlost genetických mutací vliv na frekvenci speciací. K podpoře tropů jako hot-spotů biodiverzity se ještě přidává hypotéza o tom, že druhy v tropech mají obecně menší areály, tím pádem jich může koexistovat více na menším území (Jetz a kol., 2004; Bryson a Riddle, 2012; Fjeldsá a kol., 2012; Rahbek a kol., 2012).

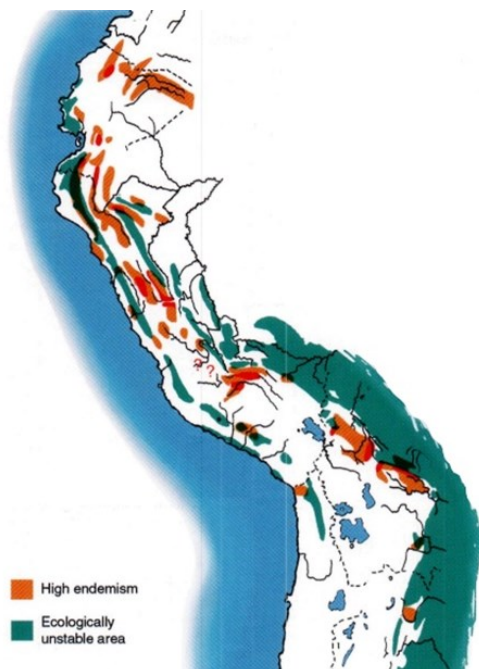
## **5.1. Andy**

Andy se svým obrovským biologickým bohatstvím patří mezi nejvíce biologicky diverzifikované (možná skutečně nejvíce) regiony na planetě (Rahbek a kol., 2019). Jedná se o geologicky staré pohoří z období křídý, které vzniklo subdukcí tichomořské desky pod jihoamerickou.

Pohoří And mělo a má obrovský vliv na veškerou jihoamerickou biotu, neboť Andy ovlivňují mineralogické, hydrologické i enviromentální podmínky ve zbytku kontinentu. Na základě fylogenetických a biogeografických rekonstrukcí se zjistilo, že nové evoluční linie, jak nížinných amazonských druhů, tak i druhy Guyanských vysokých hor – Pantepui, mají svůj

původ právě v Andách (Rahbek a kol., 2019). Svým obrovským latitudinálním rozpětím (okolo 3000 km) andské pohoří představuje severo-jihní koridor pro migraci živočichů a zároveň od sebe dobře odděluje svou východní a převážně suchou západní stranu, přičemž vytváří izolovaná vnitrohorská údolí (Fjeldsá a kol., 1999; Rahbek a kol., 2019).

Nejstarší andské druhy ptáků mají svůj původ v oligocénu a raném miocénu (Fjeldsá a kol., 2012). Většina linií se ale diverzifikovala až v pliocénu a pleistocénu (Fjeldsá a kol., 1999). Otázkou zůstává původ a příčina jejich diverzifikace. Předci nynějších linií z dob oligocénu a miocénu s největší pravděpodobností pocházeli z jižnějších oblastí Jižní Ameriky a mírného pásu v Severní Americe odkud se dostali do And pomocí disperze na dlouhou vzdálenost, přičemž k jejich evoluci mohlo dojít díky novým adaptacím na horské prostředí nebo diferenciací populací v důsledku orogeneze (Fjeldsá a kol., 2012). K nejrecentnějším divergencím linií druhů docházelo během posledního období glaciálních cyklů. K přežití klimatických oscilací živočichové nejspíš využili mikro-refugií And, ve kterých byli chráněni před nepříznivými vlivy, včetně silných jižních polárních větrů (Fjeldsá a kol., 1999). Andská endemická avifauna velmi dobře odpovídá teorii o mikro-refugiích, která za jeden z hlavních prediktorů výskytu endemitů považuje stabilitu ekosystému. Téměř nebo vůbec žádné endemity totiž nenalezneme v nestabilních částech And (Obr.3; Fjeldsá a kol., 1999).



Obr.3 Mapa zobrazuje část pohoří And. Oranžově jsou vyznačeny oblasti s vysokým výskytem endemických živočichů. Zeleně jsou znázorněny nestabilní oblasti, které jsou především v jiho-východní části ovlivněny polárními větry z jihu (převzato z Fjeldsá a kol., 1999).

## 5.2. Pantepui

Pravděpodobně nejvíce zkoumanou oblastí z hlediska výskytu horských endemitů a jejich významným neotropickým centrem speciací jsou vysoká pohoří na severo-východě Jižní Ameriky. Konkrétně provincie v Guyaně známá jako Pantepui, kde se nachází rozlehlý horský komplex. Tato od sebe navzájem nížinami izolovaná pískovcová pohoří, obvykle vysoká něco mezi 1500-3000 m, mají původ už v prekambriu, kdy došlo ke kontinentálnímu driftu mezi guyanským a africkým štítem (Rull, 2004; Rull, 2007; Naka, 2011). Nakonec byla dotvořena během otevírání tropického Atlantiku v pozdní křídě (Rull a kol., 2019). Některé hory v této soustavě se nazývají *tepui*, což je označení pro zdejší stolové hory (Obr.5). Ty vznikli postupnou erozí horského masivu (Rull, 2004; McDiarmid a Donnelly, 2005; McCormack a kol., 2009; Kok a kol., 2018; Rull a kol., 2019). Celé toto horské souostroví je ohraničeno povodími řek Amazonka, Rio Orinoco a Rio Negro (Obr.4; Rull, 2007; Naka, 2011).

Rozdíl v distribuci biodiverzity a endemitů najdeme i v rámci tohoto horského komplexu. Hory při západním jihoamerickém pobřeží jsou izolovanější od svého okolí a od sebe navzájem než hory ve východní části Guyanské vysočiny, které jsou více propojené a umožňují i občasné migrování živočichů. Vzájemně jsou východní a západní strana ještě odděleny údolím (Borges a kol., 2018; Rull a kol., 2019).



Obr.4 Vysoká pohoří v Jižní Americe (GH) ohraničená řekami Amazonka, Rio Orinoco a Rio Negro (převzato z Rull, 2007).

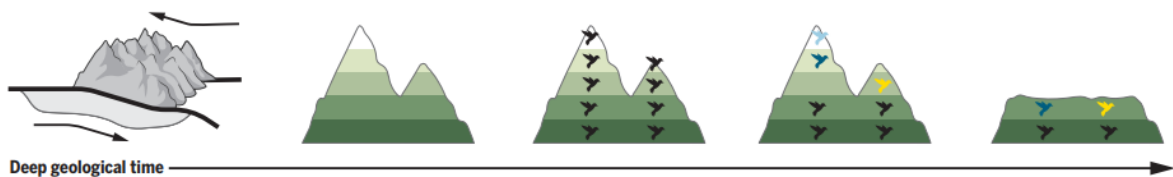


Obr.5 Fotografie jedné z mnoha tepuis v Guyanské oblasti Pantepui. Názorně je zde vidět izolovanost rovného vrcholku hory převážně s křovinou a bylinnou vegetací, dále příkré srázy a okolní svahy a nížiny s mozaikovitou vegetací tropických lesů a savan (převzato z Rull, 2004).

Oblast Pantepui je známá pro svou charakteristickou a velmi pestrou biotu. Unikátní a bohatá je zde především avifauna. Zdejší subtropičtí ptáci jsou dokonale adaptováni na podhorské a horské prostředí vrcholků a úbočích tepuis. Neméně zajímavými skupinami zdejších živočichů, hlavně co se endemických druhů týče, jsou plazi a obojživelníci (Kok a kol., 2018; Rull a kol., 2019). Poměrně málo prozkoumaný je v této oblasti savčí endemismus (Voss a kol., 2013).

Zdejší druhy živočichů podporují obě evoluční teorie – vikarianční i disperzní. Soubor druhů, kteří se na tepuis vyskytují, je kombinací druhů, jejichž předkové pocházeli z okolních nížin nebo přicestovali z dalekých hor (Rull, 2007; Rahbek a kol., 2019; Rull a kol., 2019).

Detailnější znění vikarianční teorie, v této oblasti příznačně nazývané teorií „Ztraceného světa“ je, že k rozdělení populací druhů, dříve žijících na souvislém území, došlo erozí Guyanského štítu, po němž zůstaly jen náhorní plošiny (tepuis) a na nich reliktní populace po původním druhu (Obr.6; Rull, 2004). Toto tvrzení podporují data naznačující, že geografické rozdělení druhů je mladší než stáří samotné krajiny (Mayr a Phelps, 1967, Kok a kol., 2018).



Obr.6 Orogeneze a následná eroze Guyanského štítu s vlivem na evoluci tamější fauny.

Nově vzniklé hory nabízí velký gradient volných habitatů, které jsou brzy kolonizovány prvními druhy. Postupně dochází k adaptacím na určité klimatické a vegetační zóny. Pokud dojde k přerušení genového toku napříč zónami, je pravděpodobné, že izolované populace budou speciovat v nové linie. Během postupné eroze hor dochází i k vymírání některých druhů, které přijdou o svůj habitat, na který jsou adaptováni a nejsou schopni se adaptovat na nové prostředí (převzato z Rahbek a kol., 2019).

Druhá varianta vikarianční teorie souvisí s pleistocenními dobami ledovými a meziledovými, kdy široce rozšířená a na chlad adaptovaná fauna byla izolována na tepuis, kde speciovala během teplých interglaciálů (Mayr a Phelps, 1967). Ty byli obecně kratší než glaciály, a tak nemuseli pokaždé poskytnout dostatečně dlouhou dobu pro speciaci před znovu propojením populací během doby ledové (Rull, 2004). Pravděpodobně se ale nebude jednat o teorii, která by platila plošně pro všechny endemické živočichy Pantepui, neboť několik z nich má původ už v dobách před pleistocénem (Rull, 2004; Kok a kol., 2018).

Disperzní teorie říká, že dnešní druhy Pantepui pochází buď z nižších nadmořských výšek stejné oblasti nebo, a to především, z And. V prvním případě nejspíš došlo k adaptaci a diverzifikaci in situ původně nížinných druhů na vyšší nadmořské výšky. Tuto variantu podporují nálezy sesterských druhů mezi endemity tepuis a druhy v nížinách. Jedná se například o neotropické vačice (rod *Marmosops*), které žijí v níže položených horských lesech Pantepui a jejichž předci pocházeli z nížinné Amazonie (Voss a kol., 2013).

Původem andské druhy do Pantepui docestovaly díky své velké disperzní schopnosti a také díky nižším horám, resp. kopcům, které se nacházejí na spojnici And a Guyanských vysokých hor. Takové kopce fungovaly jako tzv. nášlapné kameny (nebo odrazové můstky) při migraci živočichů během glaciálních cyklů. Pro tuto teorii hovoří disjunktivní distribuce sesterských taxonů (Mayr a Phelps, 1967; Kok a kol., 2018).

### **5.3. Trans-mexický vulkanický pás**

V Mexiku najdeme hned čtyři velké horské komplexy, které se španělsky nazývají *sierras*, ty jsou předmětem zájmu vědců ve věci výzkumu výskytu a evoluce tropických horských endemických živočichů a velké biodiverzity. Jedním z těchto významných komplexů je Trans-mexický vulkanický pás (TMVP), nazývaný také jako Neovulkanické pohoří. Pás hor TMVP se rozprostírá napříč jižním Mexikem podél 19. rovnoběžky a jak už jeden z názvů napovídá, jedná se o stále se utvářející vulkanické pohoří sestávající ze souostroví vulkánů, často přesahujících nadmořskou výšku 3000 m (Mastretta-Yanes a kol., 2015; Uscanga a kol., 2021).

K nejmohutnějšímu vyzdvižení pohoří došlo zřejmě před 3-7,5 miliony lety, tedy na přelomu miocénu a pliocénu. V pozdější době, přibližně před 1,5 milionem let, na přelomu pliocénu a pleistocénu, došlo k dalšímu geologickému formování vulkánů, navíc tamější krajinu ovlivnily i kvartérní fluktuace klimatu (Rosen, 1978; Ferrari a kol., 2012). Dnešní geografické rozložení biodiverzity na tomto území je nejspíš proto dáno souhrou historických procesů, jak geologických, tak klimatických.

Původ několika taxonů živočichů TMVP můžeme hledat už před začátkem miocénu. Je pravděpodobné, že endemity napříč mexickými sierras měli společné předky, kteří byli postupně separováni dvěma velkými vikariančními událostmi. Před asi 11 miliony lety nejspíš došlo k fragmentaci populací široce rozšířených předků taxonů a následné divergenci v nové linie, které dnes už ale neexistují. Další epizoda rozdělení populací obývajících oblast dnešního TMVP se udála na přelomu miocénu a pliocénu, kdy došlo k vyzdvižení vulkánů (Rosen, 1978).

V důsledku tektonické aktivity došlo k vikarianci a vzájemné izolaci přeživších populací na jednotlivých sky islands. Recentní druhy vznikaly během pleistocénu, kdy byla podporována speciace během interglaciálů, během nichž byly chladnomilné druhy izolované v refugíích většinou v nadmořské výšce kolem 3000 m (Mastretta-Yanes a kol., 2015). Jediným způsobem, jak v interglaciálu mohly horské druhy překonat bariéru v podobě pro ně nevhodného prostředí v nížinách, byla migrace na velkou vzdálenost mezi jednotlivými horami. V Glaciálech mohlo docházet ke zpětnému kontaktu divergovaných linií, genetickému toku a vytvoření hybridních zón (Obr.1). To vše díky změnám klimatu, které ovlivnily i rozšíření určité vegetace, která je zásadní pro přežití na ni vázaných živočichů (např. pro endemického aligátorce rodu *Barsia* nebo pro endemický rod mexické sojky *Aphelocoma* byla zásadní expanze borovicovo-dubových lesů, které jsou jejich přirozeným habitatem; McCormack a kol., 2008; Bryson a kol., 2012; Bryson a Riddle, 2012; Mastretta-Yanes a kol., 2015).

#### **5.4. Hory východoafrického oblouku**

Ve východní části Afriky nalezneme další ze světově významných horských hot-spotů biodiverzity. Toto východoafrické pásmo vzájemně izolovaných hor dlouhé asi 600 km je převážně vulkanického původu, včetně nejvyššího, dnes už vyhaslého, stratovulkánu Kilimandžára (5895 m). Jedná se o poměrně mladé vulkány utvářené během posledních 5 milionů let.

Endemity afrických hor jsou většinou mladší než třeba v Andách, což souvisí i se stářím samotných hor. Vývoj východoafrických druhů probíhal minulých 5 milionů let, a to nejspíš in situ pod vlivem silné izolace v důsledku aridizace a postupné přeměny krajiny v savanu. Z původních lesních porostů zbyly jen fragmenty ve vlhčích oblastech a na úbočích hor se spodní hranici lesa v nadmořské výšce přibližně 800 m (Fjeldsá a kol., 2012; Cox a kol., 2014). Tato značně fragmentovaná krajina napříč jednotlivými sky islands na východě Afriky poskytuje pestrú heterogenní mozaiku habitatů, které například hostí kolem 1300 druhů ptáků, z toho asi 110 endemických linií (Cox a kol., 2014). K nejvíce speciálním událostem pravděpodobně docházelo na hranici pliocénu a miocénu. I později během pleistocénu zůstaly populace na horských ostrovech izolované a speciovaly. Na rozdíl např. od And nebo Himalájí zřejmě nedocházelo ani k masivnějším migracím (tedy ani genetickému toku) mezi horskými ostrovy, nejspíš kvůli pouštím, které fungovaly jako bariéry, které udržovaly stálou a silnou izolaci (Fjeldsá a Bowie 2008).

Pro objasnění evoluce fauny hor východoafrického pásu je tak nejpravděpodobnější vikarianční teorie následovaná alopatrickou speciací, jejíž čas ale není stejný pro všechny zdejší taxony (Fjeldsá a Bowie, 2008; Hemp, 2018). Pro vikarianční teorii hovoří značná fragmentace krajiny a málo doložených významných disperzních událostí (Fjeldsá a kol., 2012; Cox a kol., 2014).

## 5.5. Himaláje

Himalájské hory jsou jediné ze zde v práci zmiňovaných hor, které neleží přímo v tropické oblasti, geologicky se navíc jedná o poměrně mladé pohoří. Tento horský region má v celoplanetárním měřítku zřejmě nejkomplexnější elevační gradient klimatických a vegetačních pásem – od tropických, přes temperátní až po alpinské (Qu a kol., 2011; Päckert a kol., 2012; Bößneck a kol., 2016). Himalájský pás hor o průměrné výšce kolem 5000 m rozděluje Indický poloostrov a Tibetskou náhorní plošinu, kde už geograficky začíná plaearktický region (Qu a kol., 2011; von Oheimb a kol., 2013).

Himalájský region je charakteristický velmi vysokými a strmými horami i velmi hlubokými údolními. Extrémní výška hřebenů a hloubka údolí představuje pro většinu živočichů velmi silné disperzní bariéry, zároveň slouží i jako refugia před okolními nepříznivými vlivy. Zdejší krajina je členěna do velkého počtu ekologických subregionů, ty byly během pleistocenních dob ledových periodicky propojovány a opět izolovány v dobách meziledových, přičemž centra jednotlivých subregionů fungovala jako refugia (Qu a kol., 2011; Lei a kol., 2015; He a kol., 2019). V geograficky širším pojetí Himalájský region pojímá kolem 50 % všech čínských druhů zvířat, hlavně endemitů (např. pandu velkou, pandu červenou, několik čeledí krtkovitých a jezkovitých), kteří zde přežili díky stálosti podmínek prostředí (He a kol., 2019).

Předek mnoha himalájských linií ptáků je nížinný a teplomilný lesní druh, který postupně expandoval z jižnějších oblastí Asie přes čínské vnitrozemí směrem na sever. Tato kontinuální populace byla fragmentována úbytkem pralesů během suchých období v pleistocénu. Během humidních období ale docházelo k rekolonizacím taxony ze severu, které se mimo jiných míst usídlily i v subalpínských himalájských lesích. Tyto události zpětné kolonizace nám umožňují pozorovat novější druhy na hřebenech hor a ty staré v teplých údolích. Fylogenetické analýzy potvrzují výše zmíněné tvrzení – sesterské taxony himalájských

druhů dnes tedy najdeme v palearktické tajze na severo-východě Číny a v nížinách jiho-východní subtropické části Asie (Päckert a kol., 2012; Lei a kol., 2015).

V Himalájích je dobře pozorovatelný mid-domain efekt, kdy nejvíce endemických druhů najdeme ve vyšších a středních nadmořských výškách, zatímco neendemictí živočichové žijí níže (Chettri a kol., 2010; Lei a kol., 2015).

## **5.6. Kinabalu**

Kinabalu je nejvyšší horou Bornea a Malajsie, je vysoká 4,095 m a nachází se ve východní Malajsii ve státě Sabah. Tato osamělá žulová hora vznikala od pliocénu až po raný pleistocén, je tedy přibližně 6 milionů let stará, zatímco její okolí je pískovcové a pochází z dřívějšího období – eocénu až raného miocénu. Hora je charakteristická svým stabilním a humidním klimatem a vysokou primární produkcí, načež se váže i velká druhová rozmanitost a bohatý výskyt endemických druhů rostlin i živočichů. V roce 2000 byla proto zapsána na seznam světového dědictví UNESCO (Merckx a kol., 2015; Camacho-Sanchez a kol., 2019).

Zdejší biota je převážně mladšího původu než samotná hora. Živočichové na Kinabalu jsou potomky preadaptovaných linií z jiných hor a přimigrovaných druhů z lokálních nížin, které se adaptovaly in situ. Několik endemických druhů se vyskytuje striktně jen na Kinabalu, několik dalších i na jiných relativně blízkých horách. Nejvíce endemických druhů můžeme najít při vrcholu hory – jedná se především o reliktní populace, které jsou v dnešní době velmi ohrožené globální změnou klimatu (Merckx a kol., 2015; Camacho-Sanchez a kol., 2019).

Z předešlého odstavce tedy vyplývá, že k osídlení Kinabalu a evoluci endemických živočichů došlo v souladu se zněním disperzní teorie. Kinabalu je navíc nejvyšší horou mezi Himalájemi, Novou Guineou a Austrálií, takže v minulosti, stejně jako i dnes, mohla sloužit jako „nášlapný kámen“ při dálkové disperzi živočichů.

## **6. Taxonomická platnost teorií**

Různé taxony živočichů mají odlišné ekologické nároky, jinou toleranci ke změnám prostředí i jiné disperzní schopnosti. Proto například na obojživelníky s malou schopností disperse, malými geografickými areály a velkou závislostí na vodě a teplotě budou mít změny klimatu větší vliv, než třeba na dobře mobilní endotermické ptáky a savce (Harrison, 2013). Z těchto

důvodů je třeba i v případě evolučních teorií přistupovat k jednotlivým taxonům zvířat individuálně.

## **6.1. Arthropoda**

Členovci jsou ideálními živočichy pro výzkum evolučních mechanismů, protože jsou charakterističtí rychlou evoluční schopností podmíněnou krátkým životním cyklem s efektivním rozmnožováním, velkou populační hustotou a lepší přizpůsobivostí na abiotické změny prostředí v krátkém čase (Hemp, 2018). Navíc je pro výzkumníky relativně snadnější shromáždit dostatečné množství vzorků členovců pro robustní analýzu, než je tomu například u savců (Gálvez-Reyes a kol., 2021). Členovci slouží i jako bioindikátor pro větší druhy zvířat (např. savce, plazy), které mohou být v tomto případě náchylnější na extinkci v izolaci. Například řád rovnokřídlých (Orthoptera), na kterém byl prováděn výzkum ve východní Africe na horách Kilimandžáro a Meru, je evolučním modelem i pro jiné tamější taxony (Hemp, 2018).

V rámci skupiny členovců najdeme velkou rozmanitost životních strategií. Mimo jiné vlastnosti se některé skupiny, jako například Diptera, Coleoptera nebo Hemiptera, vyznačují vysokou disperzní schopností, na rozdíl třeba od skupin Collembola či Arachnida, ty jsou na druhou stranu často tolerantnější k různým prostředím (Gálvez-Reyes a kol., 2021). Většina skupin hmyzu je tedy i při své malé velikosti schopna disperze na dlouhou vzdálenost, přitom je ale velmi závislá na rostlinné vegetaci (Rahbek a kol., 2019). Při určování evoluční teorie je tedy vždy nutno přistupovat k dané skupině individuálně.

## **6.2. Amphibia**

Obojživelníci, jakožto ektotermičtí živočichové, jsou většinou adaptováni na velmi úzkou škálu teplotních a klimatických podmínek. Tudíž i jejich altitudinální rozšíření bude převážně v jedné klimatické zóně typické pro danou linii. Obojživelníci jsou navíc úzce vázáni na vodní prostředí, což může být dalším limitujícím faktorem při případné disperzi. Většina obojživelníků se též nevyznačuje nikterak dobrými disperzními schopnostmi (v porovnání třeba s ptáky a savci; McDiarmid a Donnelly, 2005).

Dnešní endemičtí obojživelníci na horách se v minulosti pravděpodobně aktivně moc nešířili na dlouhé vzdálenosti, ale spíš byli oběťmi vikariančních událostí nebo jejich předci pocházeli z přilehlých nížin. Takovou situaci dokládají některé druhy obojživelníků v Pantepui (McDiarmid a Donnelly, 2005).

### 6.3. Reptilia

Pro plazy budou platná podobná disperzní omezení a mechanismy vedoucí ke speciaci jako pro obojživelníky. Rovněž se totiž jedná o ektotermní živočichy s malou termickou tolerancí a menší vagilitou (McDiarmid a Donnelly, 2005).

Pro diverzitu plazů je doložena negativní korelace s nadmořskou výškou, neboť jejich diverzita pozitivně koreluje spíše s teplotou, která s nadmořskou výškou zpravidla klesá. Například v Himalájích je největší diverzita plazů mezi 500-1000 m n. m., naopak žádné druhy nenajdeme nad 3000 m (Chettri a kol., 2010).

Stejně jako pro obojživelníky, tak i pro endemické plazy na horách je pravděpodobnější speciace v důsledku nějaké vikarianční události nebo příchodu předků z blízkých nížin, než v důsledku disperze na dlouhou vzdálenost (McDiarmid a Donnelly, 2005).

### 6.4. Aves

Ptáci jsou zřejmě jednou z nejvíce zkoumaných skupin živočichů, alespoň co se biogeografických výzkumů týká. Díky letu jsou ptáci schopní migrovat i na velmi dlouhé vzdálenosti. To jim umožňuje překonávat disperzní bariéry a osidlovat i vzdálené habitaty. Například výše zmíněné druhy ptáků Pantepui, které často mají svůj původ ve vzdálených Andách (Mayr a Phelps, 1967). Dalším důkazem velké disperzní schopnosti ptáků mohou být rovněž již zmíněné endemické ptačí druhy v Himalájích a Číně (Päckert a kol., 2012; Lei a kol., 2015). Pochopitelně tedy bude pro ptáky častější platnost disperzní teorie.

Většina endemických ptačích druhů na horách má dnes velmi malý areál rozšíření (Fjeldsá a kol., 2012). U horských druhů ptáků totiž může v procesu speciace docházet k rozpadu areálu druhu, jelikož se jednotlivé linie adaptují na úzké pásy habitatu typické pro danou nadmořskou výšku (Rahbek a kol., 2019).

### 6.5. Mammalia

Pro savce není ustanovena jednotná teorie, která by vysvětlovala rozložení jejich diverzity na horách (Camacho-Sanchez a kol., 2019), což je zřejmě dáno i tím, že savčí životní strategie jsou velmi různorodé a najít obecnou teorii alespoň pro většinu z nich je velmi obtížné, navíc jsou savčí druhy, na rozdíl třeba od ptačích, méně prozkoumané (Brown, 2001; Voss a kol., 2013).

Savci jsou, v porovnání s například obojživelníky nebo plazy, většinou relativně velcí terestričtí živočichové (výjimkou mohou být třeba netopýři), kteří mají málo početné populace, z toho důvodu mohou někdy být více ohroženi vymíráním. Na druhou stranu jsou většinou poměrně tolerantní ke krátkodobým změnám klimatu.

Na rozdíl od herpetofauny je u savců celkem pravděpodobná platnost disperzní teorie, a to díky již zmíněné poměrně velké toleranci savců vůči prostředí a schopnosti aktivně migrovat i na velké vzdálenosti. Rovněž bude nejspíš platit i vikarianční teorie, kdy byly populace rozděleny fyzickou bariérou a následně speciovaly odděleně na místě. Příkladem takového savce je dlouhoocasý krtek (*Scaptonyx fuscicaudus*), vyskytující se na sky islands v jiho-západní Číně, jehož disperzní schopnosti jsou poměrně špatné, a tak se po rozdělení původní populace během glaciálních cyklů vyvíjel samostatně in situ (He a kol., 2019).

## 7. Ochrana horských stanovišť a endemických druhů

Jak zde bylo již zmíněno, na dnešní podobu horských stanovišť a na jejich faunu mají velký vliv jak globální, tak i lokální události specifické pro danou oblast s různým dopadem na jednotlivé taxony živočichů (Jetz a kol., 2004; Bryson a kol., 2012). Pro porozumění současným a budoucím evolučním procesům a areálům rozšíření endemitů je tedy nutné znát i historický kontext jejich vývoje (Jetz a kol., 2004; Fjeldsá a kol., 2012). Zároveň je pro pochopení historických procesů nutná znalost těch recentních (McCormack a kol., 2008; Zrzavý a kol., 2017). Mimo jiné i proto je velmi důležité přijetí hypotézy hor jako kolébky pro nově vznikající endemické druhy i muzea biodiverzity organismů, neboť to ukazuje, jak významné oblasti to v dlouhodobém kontextu jsou (Lei a kol., 2015; Mastretta-Yanes a kol., 2018; Uscanga a kol., 2021; Gálvez-Reyes a kol., 2021).

Místa, která můžeme nazývat hot-spoty biodiverzity, sice zabírají velmi malou část Země, ale zároveň jsou domovem mnoha druhů, včetně těch, které nikde jinde na planetě nenajdeme (He a kol., 2019). A právě endemické druhy jsou zpravidla úzce svázané se svým habitatem, který je často něčím výjimečný, a ne příliš rozlehlý. Horské druhy jsou většinou velmi dobře adaptovány na svá stanoviště, zároveň jsou ale citlivé na změny podmínek, které mohou vést až k jejich vymření (Waters a kol., 2020). Právě proto je pro endemity ztráta takového habitatu, kterou mimo některých přirozených jevů způsobuje i člověk, často fatální. Například ve východní části Afriky rapidně ubývá přirozené prostředí ohrožených druhů kvůli oteplování klimatu, urbanizaci a expandujícímu zemědělství (Cox a kol., 2014). Dalšími

negativními vlivy ze strany člověka, které působí na horské druhy živočichů, je zavlečení invazních druhů, odlesňování a ve větší míře i turistika (Martinelli, 2007).

Asi nejvýraznějším nebezpečím pro horské druhy je dnešní měnící se klima, což je také částečně důsledkem lidské činnosti. Jen zvýšení teploty o pouhých několik stupňů Celsia vede k posunu horské vegetace do vyšší nadmořské výšky (McCormack a kol., 2009) a k tání vysokohorských ledovců, jak je možné pozorovat například na nejvyšší africké hoře Kilimandžáro. Za nějaký čas už se chladnomilné organismy žijící při vrcholcích hor nebudou mít kam posouvat a nadobro zmizí, jak k tomu docházelo i během minulých interglaciálů (Fjeldsá a kol., 2012; Merckx a kol., 2015; Elsen a Tingley, 2015; Rahbek a kol., 2019).

Zvláštní pozornost by proto měla být věnována zkoumání horských hot-spotů biologické diverzity a endemismu, zvláště pokud má lidstvo zájem na tom, aby tato druhově bohatá místa i se svými ohroženými druhy přetrvala navzdory nepříznivým podmínkám. Díky dokonalému pochopení fungování horských regionů a evolučním mechanismům, vedoucím ke vzniku a přežívání endemických druhů živočichů na horách, je snad možné podniknout kroky pro zachování co největší biodiverzity.

## **8. Závěr**

Z načerpaných informací usuzuji, že ani o jedné z evolučních teorií pro vznik a evoluci endemismu není možné říct, zda je správná, či nikoliv. Ale spíš je na místě snaha o určení konkrétní teorie platné pro daný taxon živočichů na konkrétní horské lokalitě. Někdy dokonce nastává situace, kdy pro jeden taxon nebo lokalitu mohou být platné obě teorie současně.

Potencionální platnost jedné nebo druhé hypotézy je vždy třeba vztahovat k dané lokalitě a živočichovi, jehož původ je nutné zkoumat s přihlédnutím k jeho specifickým vlastnostem, především k jeho disperzním schopnostem a životní strategii.

Pro přesnější odhalení původu a evolučních mechanismů horských živočichů jsou nutné další studie z různých lokalit. Dle mého názoru by bylo velmi vhodné provést další výzkumy tak, aby na dané lokalitě bylo možné porovnat výskyt a evoluční minulost různých řádů živočichů. Většina studií, ze kterých jsem vycházela ve své rešerši, byla většinou zaměřena pouze na nějaký druh. Teorie popsané v takových výzkumech by bylo dobré porovnat s jinými výzkumy napříč druhy z různých vyšších taxonů, nicméně pro některé takové taxony záznamy stále chybí nebo nejsou dostatečně robustní. Nejvíce výzkumů se zaměřením na původ

endemických horských druhů je prováděno na ptačích populacích, ale velmi málo dat jsem našla například pro savce nebo obojživelníky.

Sky islands jsou skutečně významnými centry biodiverzity a z lidského pohledu i jistě krásnými místy. Tyto ostrovy by proto, dle mého souzení, měli podléhat nejvyššímu stupni ochrany, neboť jejich zničení by bylo fatální pro mnoho druhů endemických živočichů.

## Použitá literatura

- Aagesen, L., Szumik, C., & Goloboff, P. (2013). Consensus in the search for areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 40(11), 2011-2016. <https://doi.org/10.1111/jbi.12172>
- Borges, S. H., Santos, M. P. D., Moreira, M., Baccaro, F., Capurucho, J. M. G., & Ribas, C. (2018). Dissecting bird diversity in the Pantepui area of endemism, northern South America. *Journal für Ornithologie*, 159(4), 1073-1086. <https://doi.org/10.1007/s10336-018-1576-6>
- Böðneck, U., Clewing, C., & Albrecht, C. (2016). Exploring high-mountain limnic faunas: discovery of a novel endemic bivalve species (Sphaeriidae). *Invertebrate Systematics*, 30(6), 588-597. <https://doi.org/10.1071/IS15043>
- Brown, J. H. (2001). Mammals on mountainsides: elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 10(1), 101-109. <https://doi.org/10.1046/j.1466-822x.2001.00>
- Brown, J. H., & Lomolino, M. V. (1998). *Biogeography* (2nd ed). Sinauer Associates.
- Bryson R. W., & Riddle, B. R. (2012). Tracing the origins of widespread highland species: a case of Neogene diversification across the Mexican sierras in an endemic lizard. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(2), 382-394. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01798.x>
- Bryson, R. W., García-vázquez, U. O., & Riddle, B. R. (2012). Relative roles of Neogene vicariance and Quaternary climate change on the historical diversification of bunchgrass lizards (*Sceloporus scalaris* group) in Mexico. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 62(1), 447-457. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.10.014>
- Camacho-sanchez, M., Hawkins, M. T. R., Tuh Yit Yu, F., Maldonado, J. E., & Leonard, J. A. (2019). Endemism and diversity of small mammals along two neighboring Bornean mountains. *PeerJ*, 7, e7858-e7858. <https://doi.org/10.7717/peerj.7858>
- Cox, C. B., & Moore, P. D. (2000). *Biogeography: an ecological and evolutionary approach* (6th ed). Blackwell.
- Cox, S. C., Prys-jones, R. P., Habel, J. C., Amakobe, B. A., & Day, J. J. (2014). Niche divergence promotes rapid diversification of East African sky island white-eyes (Aves: Zosteropidae). *Molecular Ecology*, 23(16), 4103-4118. <https://doi.org/10.1111/mec.1284>
- Crother, B. I., & Murray, C. M. (2011). Ontology of areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 38(6), 1009-1015. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02483.x>
- Elsen, P. R., & Tingley, M. W. (2015). Global mountain topography and the fate of montane species under climate change. *Nature Climate Change*, 5(8), 772-776. <https://doi.org/10.1038/nclimate2656>
- Ferrari, L., Orozco-esquivel, T., Manea, V., & Manea, M. (2012). The dynamic history of the Trans-Mexican Volcanic Belt and the Mexico subduction zone. *Tectonophysics*, 522-523, 122-149. <https://doi.org/10.1016/j.tecto.2011.09.018>

- Fjeldsø, J., & Bowie, R. C. K. (2008). New perspectives on the origin and diversification of Africa's forest avifauna. *African Journal of Ecology*, 46(3), 235-247. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2028.2008.00992.x>
- Fjeldsø, J., & Rahbek, C. (2006). Diversification of tanagers, a species rich bird group, from lowlands to montane regions of South America. *Integrative and Comparative Biology*, 46(1), 72-81. <https://doi.org/10.1093/icb/icj009>
- Fjeldsø, J., Bowie, R. C. K., & Rahbek, C. (2012). The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43(1), 249-265. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113>
- Fjeldsø, J., Lambin, E., & Mertens, B. (1999). Correlation between endemism and local ecoclimatic stability documented by comparing Andean bird distributions and remotely sensed land surface data. *Ecography (Copenhagen)*, 22(1), 63-78. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00455.x>
- Gálvez-Reyes, N., Arribas, P., Andújar, C., Emerson, B. C., Piñero, D., & Mastretta-Yanes, A. (2021). Dispersal limitations and long-term persistence drive differentiation from haplotypes to communities within a tropical sky-island: Evidence from community metabarcoding. *Molecular Ecology*, 30(24), 6611-6626. <https://doi.org/10.1111/mec.16195>
- Harrison, S. (S. P.). (2013). *Plant and animal endemism in California*. University of California Press. <https://doi.org/10.1525/9780520954731>
- He, K., Gutiérrez, E. E., Heming, N. M., Koepfli, K., Wan, T., He, S., Jin, W., Liu, S., & Jiang, X. (2019). Cryptic phylogeographic history sheds light on the generation of species diversity in sky-island mountains. *Journal of Biogeography*, 46(10), 2232-2247. <https://doi.org/10.1111/jbi>
- Hemp, A. (2018). Broken bridges: The isolation of Kilimanjaro's ecosystem. *Global Change Biology*, 24(8), 3499-3507. <https://doi.org/10.1111/gcb.14078>
- Chettri, B., Bhupathy, S., & Acharya, B. K. (2010). Distribution pattern of reptiles along an eastern Himalayan elevation gradient, India. *Acta Oecologica (Montrouge)*, 36(1), 16-22. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.09.004>
- Janzen, D. H. (1967). Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. *The American Naturalist*, 101(919), 233-249. <https://doi.org/10.1086/282487>
- Jetz, W., Rahbek, C., & Colwell, R. K. (2004). The coincidence of rarity and richness and the potential signature of history in centres of endemism. *Ecology Letters*, 7(12), 1180-1191. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00678.x>
- Kessler, M. (2002). The elevational gradient of Andean plant endemism: varying influences of taxon-specific traits and topography at different taxonomic levels. *Journal of Biogeography*, 29(9), 1159-1165. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00773.x>

- Knowles, L. L. (2000). Tests of Pleistocene speciation in montane grasshoppers (genus *Melanoplus*) from the sky islands of western North America. *Evolution*, 54(4), 1337-1348. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00566.x>
- Kok, P. J. R., Ratz, S., Macculloch, R. D., Lathrop, A., Dezfoulian, R., Aubret, F., & Means, D. B. (2018). Historical biogeography of the palaeoendemic toad genus *Oreophrynella* (Amphibia: Bufonidae) sheds a new light on the origin of the Pantepui endemic terrestrial biota. *Journal of Biogeography*, 45(1), 26-36. <https://doi.org/10.1111/jbi.13093>
- Lei, F., Qu, Y., Song, G., Alström, P., & Fjeldså, J. (2015). The potential drivers in forming avian biodiversity hotspots in the East Himalaya Mountains of Southwest China. *Integrative Zoology*, 10(2), 171-181. <https://doi.org/10.1111/1749-4877.12121>
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). *The Theory of Island Biogeography Revisited* (Course Book). Princeton University Press. <https://doi.org/10.1515/9781400831920>
- Martinelli, G. (2007). Mountain biodiversity in Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(4), 587-597. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000400005>
- Mastretta-yanes, A., Moreno-letelier, A., Piñero, D., Jorgensen, T. H., & Emerson, B. C. (2015). Biodiversity in the Mexican highlands and the interaction of geology, geography and climate within the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Journal of Biogeography*, 42(9), 1586-1600. <https://doi.org/10.1111/jbi.12546>
- Mastretta-yanes, A., Xue, A. T., Moreno-Letelier, A., Jorgensen, T. H., Alvarez, N., Piñero, D., & Emerson, B. C. (2018). Long-term in situ persistence of biodiversity in tropical sky islands revealed by landscape genomics. *Molecular Ecology*, 27(2), 432-448. <https://doi.org/10.1111/mec.14461>
- Mayr, E., & Diamond, J. M. (1976). Birds on islands in the Sky: Origin of the montane avifauna of Northern Melanesia. *Proceedings of the National Academy of Sciences – PNAS*, 73(5), 1765-1769. <https://doi.org/10.1073/pnas.73.5.1765>
- Mayr, E., & Phelps, W. H. (1967). The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 321.
- McCormack, J. E., Bowen, B. S., & Smith, T. B. (2008). Integrating paleoecology and genetics of bird populations in two sky island archipelagos. *BMC Biology*, 6(1), 28-28. <https://doi.org/10.1186/1741-7007-6-28>
- McCormack, J. E., Huang, H., Knowles, L. L., Clague, D. A., Gillespie R. G. (2009). SKY ISLANDS. In: Huang, H. *Encyclopedia of Islands*, 839. <https://doi.org/10.1525/j.ctt1pn90r.203>
- McDiarmid, R. W., & Donnelly, M. A. (2005). The herpetofauna of the Guayana Highlands: amphibians and reptiles of the Lost World. In: Donnelly, Maureen A., *Ecology and Evolution in the Tropics: A Herpetological Perspective*. A54

- Merckx, V. S., Heniks, K. P., Beentjes, K. K., Mennes, C. B., Becking, L. E., Peijnenburg, K. T., Afendy, A., Arumugam, N., de Boer, H., Biun, A., Buang, M. M., Chen, P. -ping, Chung, A. Y., Dow, R., Feijen, F. A., Feijen, H., Feijen-van Soest, C., Geml, J., Geurts, R., et al. (2015). Evolution of endemism on a young tropical mountain. *Nature (London)*, 524(7565), 347-50. <https://doi.org/10.1038/nature14949>
- Naka, L. N. (2011). Avian distribution patterns in the Guiana Shield: implications for the delimitation of Amazonian areas of endemism. *Journal of Biogeography*, 38(4), 681-696. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02443.x>
- Päckert, M., Martens, J., Sun, Y. -hua, Severinghaus, L. L., Nazarenko, A. A., Ting, J., Töpfer, T., & Tietze, D. T. (2012). Horizontal and elevational phylogeographic patterns of Himalayan and Southeast Asian forest passerines (Aves: Passeriformes). *Journal of Biogeography*, 39(3), 556-573. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02606.x>
- Poynton, J. C. (1983). The dispersal versus vicariance debate in biogeography. *Bothalia*, 14(3/4), 455-460. <https://doi.org/10.4102/abc.v14i3/4.1193>
- Qu, Y., Luo, X., Zhang, R., Song, G., Zou, F., & Lei, F. (2011). Lineage diversification and historical demography of a montane bird *Garrulax elliotii* – implications for the Pleistocene evolutionary history of the eastern Himalayas. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 174-174. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-174>
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Antonelli, A., Colwell, R. K., Holt, B. G., Nogues-Bravo, D., Rasmussen, C. M. Ø., Richardson, K., Rosing, M. T., Whittaker, R. J., & Fjeldså, J. (2019). Building mountain biodiversity: Geological and evolutionary processes. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 365(6458), 1114-1119. <https://doi.org/10.1126/science.aax0151>
- Rahbek, C., Borregaard, M. K., Colwell, R. K., Dalsgaard, B., Holt, B. G., Morueta-holme, N., Nogues-bravo, D., Whittaker, R. J., & Fjeldså, J. (2019). Humboldt's enigma: What causes global patterns of mountain biodiversity? *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 365(6458), 1108-1113. <https://doi.org/10.1126/science.aax0149>
- Rosen, D. E. (1978). Vicariant Patterns and Historical Explanation in Biogeography. *Systematic Zoology*, 27(2), 159-188. <https://doi.org/10.2307/2412970>
- Rull, V. (2004). An evaluation of the Lost World and Vertical Displacement hypotheses in the Chimantá Massif, Venezuelan Guayana. *Global Ecology and Biogeography*, 13(2), 141-148. <https://doi.org/10.1111/j.1466-882X.2004.00073.x>
- Rull, V. (2007). The Guayana Highlands: A Promised (but Threatened) Land for Ecological and Evolutionary Science. *Biotropica*, 39(1), 31-34. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00215>
- Rull, V., Vegas-Vilarrúbia, T., Huber, O., & Señaris, C. (2019). Biodiversity of Pantepui: The Pristine" Lost World" of the Neotropical Guiana Highlands. Academic Press.

- Sandel, B., Arge, L., Dalsgaard, B., Davies, R. G., Gaston, K. J., Sutherland, W. J., & Svenning, J. C. (2011). The Influence of Late Quaternary Climate-Change Velocity on Species Endemism. *Science (American Association for the Advancement of Science)*, 334(6056), 660-664. <https://doi.org/10.1126/science.1210173>
- Steinbauer, M. J., Field, R., Grytnes, J., Trigas, P., AH-Peng, C., Attorre, F., Birks, H. J. B., Borges, P. A. V., Cardoso, P., Chou, C. -hung, De Sanctis, M., de Sequeira, M. M., Duarte, M. C., Elias, R. B., Fernández-Palacios, J. M., Gabriel, R., Gereau, R. E., Gillespie, R. G., Greimler, J., et al. (2016). Topography-driven isolation, speciation and a global increase of endemism with elevation. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1097-1107. <https://doi.org/10.1111/geb.12469>
- Uscanga, A., López, H., Piñero, D., Emerson, B. C., Mastretta-yanes, A., & Parmakelis, A. (2021). Evaluating species origins within tropical sky-islands arthropod communities. *Journal of Biogeography*, 48(9), 2199-2210. <https://doi.org/10.1111/jbi.14144>
- Von Oheimb, P. V., Albrecht, C., Riedel, F., Bössneck, U., Zhang, H., & Wilke, T. (2013). Testing the role of the Himalaya Mountains as a dispersal barrier in freshwater gastropods (*Gyraulus* spp.). *Biological Journal of the Linnean Society*, 109(3), 526-534. <https://doi.org/10.1111/bij.12068>
- Voss, R. S., Lim, B. K., Díaz-Nieto, J. F., & Jansa, S. A. (2013). A New Species of *Marmosops* (Marsupialia: Didelphidae) from the Pakaraima Highlands of Guyana, with Remarks on the Origin of the Endemic Pantepui Mammal Fauna. *American Museum Novitates*, (3778), 1-27. <https://doi.org/10.1206/3778.2>
- Waters, J. M., Emerson, B. C., Arribas, P., & Mcculloch, G. A. (2020). Dispersal Reduction: Causes, Genomic Mechanisms, and Evolutionary Consequences. *Trends in Ecology & Evolution (Amsterdam)*, 35(6), 512-522. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2020.01.012>
- Wilson, E. O., & MacArthur, R. H. (1967). *The theory of island biogeography* (Vol. 1). Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wollenberg, K. C., Vieites, D. R., van der Meijden, A., Glaw, F., Cannatella, D. C., & Vences, M. (2008). Patterns of Endemism and Species Richness in Malagasy Cophyline Frogs Support a Key Role of Mountainous Areas for Speciation. *Evolution*, 62(8), 1890-1907. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00420.x>
- Zrzavý, J., Burda, H., Storch, D., Begall, S., & Mihulka, S. (2017). *Jak se dělá evoluce: labyrintem evoluční biologie* (Vydání čtvrté, v českém jazyce druhé). Argo.