

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



MUDr. Artem Leščinskij

Rychlost speciace
Speciation rate

Typ závěrečné práce:

Bakalářská práce

Školitel: prof. David Storch, Ph.D.

Praha, 2023

Prohlášení

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

V Praze, 12. 12. 2023

MUDr. Artem Leščinskij

Abstrakt

Rychlost speciace je frekvence, při které se původní druh rozdělí na dva druhy za jednotku času. Protože tuto míru nelze přímo určit, musí být odvozena z fosilního záznamu nebo rekonstruované fylogeneze pomocí vhodného modelu diverzifikace nebo uzlů a větví fylogenetického stromu. Homogenní birth-death model je základní metodou, na které jsou založeny další modely, jako jsou časově-závislé nebo hustotně-závislé modely. Nemodelové metody, jako je statistika DR, node density metrika nebo inverzní délka koncových větví, jsou metody závislé na rekonstruovaných fylogenetických stromech. Mezi složitější metody patří MEDUSA, BAMM, CLaDS, MTBD nebo modely závislé na funkcích. Modely protražované speciace jsou biologicky věrohodnější a popisují speciaci jako postupný proces. Tyto metody mohou odhalit složitější režimy diverzifikace. Vrcholové rychlost určuje očekávanou druhově specifickou míru speciace a je méně závislá na míře rychlosti extinkce a diverzifikace a spíše odpovídá míře speciace. Identifikovatelnost modelu je základním problémem omezujícím odhad rychlosti speciace, ale toto omezení lze částečně překonat novými technikami, jako jsou například přitažené rychlosti.

Klíčová slova:

rychlost speciace, fylogeneze, diversifikace, evoluce, model

Abstract

Speciation rate is a frequency at which an original species splits into two species per unit of time. Since this rate cannot be directly determined, it must be inferred from the fossil record or a reconstructed phylogeny using appropriate diversification model or nodes and branches of a phylogenetic tree. The homogeneous birth-death process is the basic method upon which other models, such as time-dependent or density-dependent models, are based. Non-model methods such as DR statistics, node-density metrics or inversion length of terminal branches, are methods depend on reconstructed phylogenetic trees. More complex methods include MEDUSA, BAMM, CLaDS, MTBD, or trait-dependant models. Protracted-speciation models are biologically more plausible and describe speciation as a gradual process. These methods can detect more complex diversification regimes. Tip rate determines expected species-specific rate of speciation and is less dependent on the rates of extinction and diversification; rather, it corresponds to the rate of speciation. Model identifiability is a fundamental problem limiting the estimation of the speciation rate, but this limitation can be partially overcome by new techniques such as pulled rates.

Keywords:

speciation rate, phylogeny, diversification, evolution, model

Poděkování

Děkuji svému školiteli prof. Davidu Storchovi, Ph.D. za velmi vstřícný přístup a dostatek trpělivosti při vedení práce.

Použité zkratky

| | |
|---------|---|
| BAMM | Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures |
| BiSSE | Binary State Speciation and Extinction |
| BOTHVAR | Both Speciation and Extinction Vary Through Time |
| CLaDS | Cladogenetic Diversification Rate Shift model |
| DDE+E | Density Dependent Exponential plus Ecological Limits |
| dLTT | Deterministický Lineages-Through-Time Plot |
| DR | Diversification Rate |
| ES | Equivalent Splits |
| EXVAR | Time-varying Extinction only |
| FDR | False-Discovery Rate |
| GeoSSE | Geographic State Speciation and Extinction |
| HiSSE | Hidden State Speciation and Extinction |
| LTT | Lineages-Through-Time Plot |
| MCMC | Markov Chain Monto Carlo |
| MEDUSA | Modeling Evolutionary Diversification Using Stepwise Akaike Information Criterion |
| ML | Maximal Likelihood |
| MTBD | Multitypový birth-death model |
| MuSSE | Multiple State Speciation and Extinction |
| ND | Node density metrika |
| PBD | Protrahovaný birth-death model |
| QuaSSE | Quantitative State Speciation and Extinction |
| rjMCMC | Reversible jumps Markov chain Monto Carlo |
| SPVAR | time-varying speciation only |
| SSE | State Speciation and Extinction |
| STRAPP | Species Tree Analysis using Paralogy and Polytomies |
| TB | Inverzní délka koncových větví |

Obsah

| | | |
|---|---|----|
| 1 | Úvod | 1 |
| 2 | Metody stanovení rychlosti speciace | 2 |
| | Fosilní záznam a rekonstruovaný proces..... | 2 |
| | Odhad rychlosti speciace, parametrů modelu a porovnání jednotlivých modelů..... | 3 |
| | Birth-death modely..... | 4 |
| | LTT plot | 7 |
| | Rozptyl rychlosti speciace..... | 9 |
| | Konfidenční interval rychlosti speciace | 10 |
| | Hustotně-závislé modely | 10 |
| | Časově proměnlivé modely | 13 |
| | Vrcholové rychlosti speciace (Tip rates)..... | 14 |
| | DR statistika | 14 |
| | Node density metrika (ND)..... | 15 |
| | Inverzní délka koncových větví (TB)..... | 16 |
| | MEDUSA | 16 |
| | BAMM | 17 |
| | CLaDS a MTBD model..... | 19 |
| | PyRate | 20 |
| | Protrahovaná speciace | 20 |
| | Znakově závislé metody..... | 22 |
| | Co skutečně měříme? | 24 |
| 3 | Rychlosti speciace obratlovců | 26 |
| 4 | Závěr | 30 |
| 5 | Použitá literatura..... | 32 |

1 Úvod

Biologická rozmanitost fascinuje lidi od nepaměti. Již Charles Darwin se svou knihou *O původu druhů* přírodním výběrem položil základní kameny moderní makroekologii, která se snaží příčiny biodiverzity vysvětlit. Tento úkol však naráží na četné problémy již v samotné definici biodiversity (Naeem *et al.*, 2016), nejednoznačné definice druhů a možnosti jejich delimitace (De Queiroz, 2007; Fišer, Robinson, Malard, 2018).

Nedílnou součástí vysvětlení biodiversity je porozumění procesu diversifikace, který biodiversitu tvoří, tedy změny počtu druhů v čase. Avšak samotný popis změny nám však příliš neříká o důvodech této změny - přibývá druhů protože rychleji vznikají nebo protože méně zanikají? Může vznik a zánik druhů spolu souviset, nebo to jsou oddělené procesy, které mají jiné příčiny?

Podstatou biologické evoluce je speciace, tedy vznik nových druhů z druhů již existujících. Speciace je způsobena přerušением genového toku mezi původními populacemi díky vzniku reprodukční bariéry (Baker, 1959). Rychlost speciace je chápána jako frekvence rozdělení druhu na dva za jednotku času, většinou uváděnou za milion let (Ma^{-1}). Toto makroevoluční pojetí je vhodné odlišit od toho mikroevolučního, tedy rychlosti vzniku reprodukční bariéry (Rabosky, 2016b).

Stanovení rychlosti speciace není triviální záležitostí, jelikož tato rychlost musí být odvozena z rychlosti diversifikace, která je dána rozdílem rychlosti speciace a extinkce. Navíc samotné metody, kterými se tyto rychlosti měří, se mohou velmi lišit na základě našich apriorních předpokladů o procesech, které rychlost speciace ovlivňují.

Poznání rychlosti speciace nám pomůže vysvětlit druhovou bohatost na Zemi a její historický vývoj. Navíc, pochopení mechanismů určujících rychlosti speciace může mít dopad na ochranu druhů a případnou predikci doby, za kterou biodiverzita znovu nabyde původních hodnot v případě jejího snížení (Rosenzweig, 2001).

Cílem této práce je popsat metody měření rychlosti speciace od metod nejjednodušších, které jsou často nutné k pochopení metod složitějších. Nezbytnou součástí je zhodnocení přesnosti a limitace těchto postupů. Jako konkrétní aplikace těchto metod bude uvedené krátké shrnutí současných poznatků o rychlosti speciace obratlovců.

2 Metody stanovení rychlosti speciace

Fosilní záznam a rekonstruovaný proces

Dřívější snahy o popsání procesu diversifikace vycházely jen z fosilního záznamu (Raup, 1972, 1985; Sepkoski, 1978), ale nástup kladistiky umožnil odhadovat evoluční proces i pro žijící taxony (Nee, Mooers, Harvey, 1992; Harvey, May a Nee, 1994). Ačkoliv jsou vymřelé taxony ve fosilním záznamu a současné druhy tvořeny stejným evolučním procesem (Kyrpides, Overbeek, Ouzounis, 1999), fylogenetické stromy vytvořené na základě těchto fosilních a molekulárních dat se mohou výrazně lišit (Steeman *et al.*, 2009; Marx a Uhen, 2010; Quental a Marshall, 2010).

První zjevným rozdílem je úroveň – ve fosilním záznamu se pracuje hlavně s vyššími taxony (Lloyd, Young a Smith, 2012), zatímco u molekulárních fylogenezí se pracuje přímo s žijícími druhy. V případě fosilního záznamu navíc lze rekonstruovat skutečnou (i když nekompletní) fylogenezi, z níž je rychlost diversifikace snadno spočítatelná dle pravidel stratigrafie. Rekonstrukce fylogeneze z fosilního záznamu však může mít četné limitace (Raup, 1972). Fosilizační proces lépe zachovává druhy mořské či ty s pevnou schránkou, proto některé taxony jako jsou např. Elasmobranchii, díky jejich dobře zachovalým zubům (Hubell, 1996), mají fylogenetický strom poměrně kompletní. Naopak jiné druhy, jako např. v případě rostlin (Edwards, 1990) či ptáků (Fountaine *et al.*, 2005), mohou mít fosilní záznam značně omezený, ačkoliv nekompletní záznam má na fylogeneze rekonstruované podle fosilního záznamu menší vliv než na molekulární fylogeneze (Silvestro *et al.*, 2014). Zjevnou limitaci představují singletony, tedy taxony, které existují jen v jediném exempláři či v jediné stratigrafické vrstvě. Roli hraje i nepřesná doba vzniku a zániku druhu, což ve fosilním záznamu odpovídá nálezu taxonu v nejhlubší vrstvě a jejímu vymizení ve vrstvě výše uložené. Takto definované stáří druhu však může být zavádějící, jelikož se taxon mohl vyskytovat i mimo uvedený interval, aniž by se zachoval ve fosilním záznamu. Zkreslení může způsobit i variabilita délky stratigrafického intervalu (Foote, 2000). Problematické může být i odlišení několika blízkých příbuzných linií od série anagenetického morfodruhu, tzn. série stejného druhu, která byla nalézána v čase (Mitchell, Etienne a Rabosky, 2019).

Fylogenetická analýza na základě molekulárních dat dokáže poskytnout informaci o historickém vývoji žijících druhů a jejich příbuznosti, nic však neříká o druzích vymřelých a tyto fylogeneze tedy podhodnocují počet dříve existujících větví. Při

rekonstruovaném procesu se postupuje retrospektivně tak, že se na časově kalibrovaných molekulárních fylogenezích žijících kladů testuje model popisující speciální a extinkční události (Nee, May a Harvey, 1994). Tento přístup je zavádějící, jelikož imituje kontinuální nárůst biodiversity, přestože vymřelé klady nejsou zahrnuty (Ricklefs, 2007) a nadhodnocuje vliv korunové skupiny (Quental a Marshall, 2010). Nicméně, i z těchto molekulárních fylogenezí lze usuzovat o rychlosti speciace a extinkce u vymřelých kladů. I když tyto parametry již nejsou přímo dostupné, mohly ovlivnit topologii výsledného stromu a tedy i délky koncových větví (Harvey, May a Nee, 1994; Nee, May a Harvey, 1994). Další limitací molekulární fylogeneze je její neúplnost (nekompletní zahrnutí všech linií) která může výrazně podhodnotit odhad rychlosti speciace a extinkce, ačkoliv tento problém je méně výrazný, pokud fylogeneze obsahuje kompletní záznam časně diversifikovaných linií (Ricklefs, 2007). Je známo, že rekonstruované fylogeneze oproti fosilnímu záznamu poskytují podhodnocenou, a často i nulovou rychlost extinkce (Etienne *et al.*, 2012). Navíc různé diversifikační procesy mohou vytvořit obdobné topologie stromů, což rekonstruovaná fylogeneze nemusí být schopna detekovat (Kubo a Iwasa, 1995). Rekonstruované fylogeneze závisí i na správné kalibraci molekulárních hodin (Nee, Mooers a Harvey, 1992; Linder, Hardy a Rutschmann, 2005), a tedy i modelů molekulární evoluce (Bromham a Penny, 2003), obzvláště pokud jsou výrazně nehomogenní (Sarver *et al.*, 2019).

Výše uvedené nedostatky obou postupů proto vedou ke snahám o jejich kombinaci, tedy integraci fosilních a molekulárních dat do společné fylogeneze k získání přesnějšího a méně zkresleného pohledu na makroevoluci (Slater a Harmon, 2013; Hunt a Slater, 2016). Zahrnutí i menšího množství vymřelých taxonů z fosilního záznamu totiž může výrazně zpřesnit odhad rychlosti speciace a extinkce (Didier, Royer-Carenzi a Laurin, 2012; Mitchell, Etienne a Rabosky, 2019). Toto přidání fosilních dat je však nutné provádět obezřetně, jelikož nedostatečné zahrnutí fosilních kladů, které mají žijící potomky v současnosti (nebo zahrnutí kladů jen v podobě stratigrafického rozhraní ve kterém se vyskytuje) může způsobit zhoršený odhad rychlosti speciace (Beaulieu a O'Meara, 2023).

Odhad rychlosti speciace, parametrů modelu a porovnání jednotlivých modelů

Stanovení rychlosti speciace (i extinkce) vychází z vhodného diversifikačního modelu. Pokud existují vhodná data (fylogeneze) a hypotéza o tom, jakým procesem byla tato fylogeneze vytvořena, lze tuto hypotézu formulovat matematickým modelem,

který tato data popisuje, a tím určit pravděpodobnost s jakou daným datům odpovídá. Ačkoliv součástí této hypotézy mohou být přesné hodnoty parametrů, spíše nás zajímá která z množiny hypotéz nejlépe odpovídá datům. Jednotlivé modely s konkrétními parametry tedy představují jednotlivé hypotézy, které lze testovat. Stejně tak lze porovnávat i různé typy modelů (například CRBR s hustotně-závislým modelem), abychom mohli určit, který z modelů lépe popisuje naše data. Nejpoužívanějšími jsou metoda maximální věrohodnosti (Myung, 2003) s hodnocením jednotlivých modelů na základě Akaikeho informačního kritéria (Akaike, 1973; Cavanaugh, 1997). Další běžně používanou metodou je Bayesiánská inference většinou v kombinaci s různými obdobami metody Markovův řetězec Monto Carlo (Metropolis *et al.*, 1953; Hastings, 1970; Geyer, Chain a Carlo, 1991; Stephens, 2000) a použitím Bayesova faktoru (Kass a Raftery, 1995).

Následuje popis hlavních metod určování rychlosti speciace, které se mohou lišit svojí složitostí. Pro jejich pochopení je však nutné předchozí porozumění základním matematickým modelům, ze kterých tyto komplexnější metody vychází.

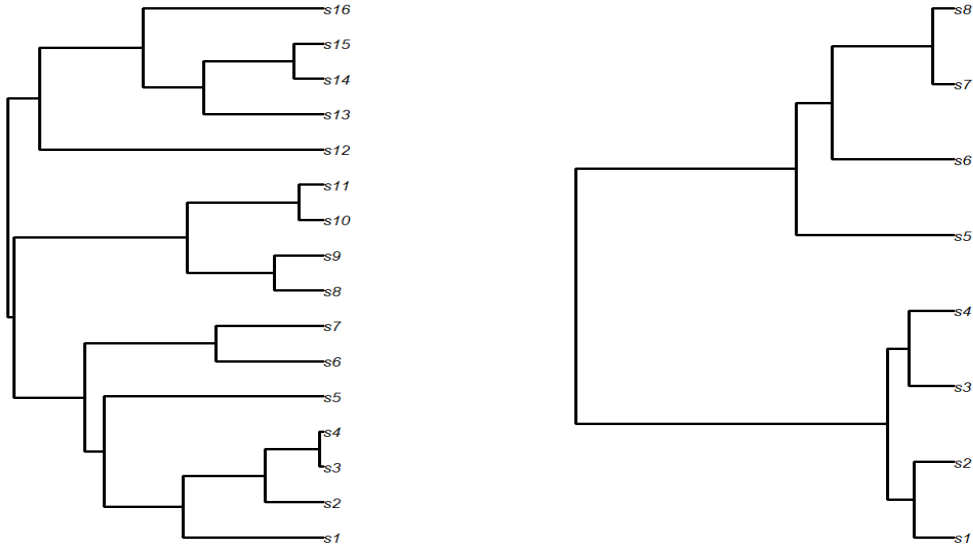
Birth-death modely

V nejjednodušším případě je diversifikační proces popsán konstantní rychlostí speciace λ a konstantní rychlostí extinkce μ , které jsou vlastní každé jednotlivé větvi fylogenetického stromu. Tento model, který je označován jako birth-death model (dále také CRBR), je Markovův proces se spojitým časem a jednotlivé pravděpodobnosti se chovají podle Poissonova procesu. Pravděpodobnost speciace či extinkce tedy nezávisí na předchozím vývoji a tento proces se chová náhodně a skokově. Pokud je fylogenetický strom tvořen na základě birth-death modelu, bude tento strom vždy zakořeněný, nebude obsahovat polytomie, a pokud bude $\lambda > \mu$, bude růst do nekonečna (Kendall, 1949). Jak je patrné z obr. 1, i při stejných parametrech může birth-death model tvořit značně rozlišné topologie stromů a počet koncových větví.

Pokud je N počet druhů v daném čase a Δt se limitně blíží nule, závisí změna počtu druhu na pravděpodobnosti speciační a extinkční události jako

$$\frac{dN}{dt} = N(\lambda - \mu), \quad (1.1)$$

kde λ je rychlost speciace a μ je rychlost extinkce. Tento model předpokládá, že rychlost speciace a extinkce jsou konstantní, tedy se jedná o model homogenní.



Obrázek 1. Dva náhodně vygenerované fylogenetické stromy na základě birth-death modelu a stejných hodnotách parametrů ($\lambda = 0.1$, $\mu = 0$, $t = 20$). Délka každé z větví odpovídá době existence větve než došlo ke speciální události. Vytvořeno za pomoci knihovny geiger (Pennell et al., 2014) v prostředí R.

V nejjednodušším případě tzv. Yuleho modelu ($\mu = 0$) neboli pure-birth modelu, je rychlost diversifikace dána jen rychlostí speciace a počet jednotlivých větví stromu lze po vyřešení rovnice 1.1 popsat jako

$$N(t) = N_0 e^{\lambda t}, \quad (1.2)$$

kde N_0 je počet druhů v čase 0, λ je rychlost speciace a t je čas (Yule, 1924). Úpravou rovnice 1.2 lze získat

$$\lambda = \frac{\ln(N(t)) - \ln(N_0)}{t}. \quad (1.3)$$

Vyplývá z toho, že v případě nulové extinkce lze průměrnou rychlost speciace (tzn. odhad maximální věrohodnosti (Kendall, 1949)) popsat z počtu druhů v dvou časových obdobích. Pro kmenovou skupinu (tzn. za předpokladu, že každá fylogeneze vychází z jediného druhu, tedy $N_0 = 1$) lze rovnici 1.3 dále zjednodušit na

$$\lambda = \frac{\ln(N(t))}{t}. \quad (1.4)$$

Oproti tomu pro korunovou skupinu musíme použít rovnici 1.3, kde $N_0 = 2$. Tento rozdíl je dán definicí kmenové a korunové skupiny. V momentě speciace tvoří skupinu jen jediná větev v případě kmenové skupiny, tedy její sesterská větev není zahrnuta.

Naopak v případě korunové skupiny se již jedná o dichotomii (Magallón a Sanderson, 2001).

Pokud máme kompletní informaci o fylogenezi, kdy známe všechny divergenční časy stromu lze rychlost speciace určit jako

$$\lambda = \frac{N - N_0}{B}, \quad (1.5)$$

kde B je součet délky jednotlivých větví stromu (Kendall, 1949; Wertheim a Sanderson, 2011).

Průměrná doba existence druhu do další speciace je $1/\lambda$ s exponenciální distribucí a v případě existence k druhů je průměrná hodnota rychlosti speciace dána jako $k\lambda$, přičemž průměrná doba pro k druhů do další speciální události odpovídá $1/k\lambda$. Vzhledem k tomu, že vznikem speciální událostí dojde k dichotomickému větvení fylogenetického stromu, délka náhodně vybrané větve d konverguje k (nebo přesně odpovídá)

$$d = \frac{1}{2\lambda} \quad (1.6)$$

(Steel a Mooers, 2010).

Pokud známe počet koncových větví N , stáří stromu t a $N_0 = 2$, lze určit maximálně věrohodný odhad speciace λ_{ML} jako

$$\lambda_{ML} = \frac{\binom{N}{2}}{t}. \quad (1.7)$$

Navíc v případě, že se λ_{ML} rovná λ , tedy skutečné hodnotě speciace, λ_{ML} odpovídá Kendall-Moranovu estimátoru

$$\lambda = \frac{\binom{N}{2}}{t} = \frac{N - 2}{B}, \quad (1.8)$$

kde B je celková délka stromu (Kendall, 1949; Moran, 1951; Baldwin a Sanderson, 1998). Z toho plyne, že při znalosti počtu koncových větví a stáří stromu lze určit rychlost speciace jen na základě těchto hodnot (Nee, 2001; Steel a Mooers, 2010). Přestože je Yulův model stochastický, v případě predikce očekávaného počtu druhů se chová deterministicky. Navíc je použitelný i pro vyšší taxony, než jsou druhy (Nee, 2006). Je nutné si uvědomit, že Yulův model nezahrnuje vliv extinkce a tedy bude skutečnou hodnotu λ podhodnocovat, pokud je extinkce nenulová.

Zjevnou limitací jednoduchých pure-birth a birth-death modelů je také časová homogenita, tedy konstantní rychlost speciace a extinkce v čase a mezi jednotlivými

klady. Pokud však předpokládáme časovou nehomogenitu, homogenní model může sloužit jako nulová hypotéza, která se dát testovat (Raup, 1985).

Na rozdíl od modelu 1.4, Vrba (1987) do počtu druhu zahrnuje vymřelé i žijící druhy.

Tento předpoklad ale má za následek to, že dochází k speciaci druhů i po jejich extinkci (Vrba, 1987). Vyloučením vymřelých druhů a zahrnutím vlivu extinkce, Rosenzweig et al. (1992) tyto problémy reflektuje v upraveném deterministickém RV modelu

$$(\lambda - \mu) = \frac{\ln\left(\frac{N_L}{N_0}\right)}{t}, \quad (1.9)$$

kde levá strana rovnice odpovídá rychlosti diverzifikace μ , N_L je počet žijících druhů v čase t , a N_0 je počet druhů v čase 0. Pokud z fosilního záznamu známe počet vyhynulých druhů N_E a stáří kladu t tak lze vyřešit soustavu diferenciálních rovnic získat rychlost speciace jako

$$\bar{\lambda} = \begin{cases} \frac{\ln\left(\frac{N_L}{N_0}\right)}{t} \left(1 + \frac{N_E}{N_L - 1}\right) & \text{pro } N_L \neq N_0 \\ \frac{N_E}{N_0 t} & \text{pro } N_L = N_0 \end{cases} \quad (1.10)$$

(Rosenzweig a Vetault, 1992). Z této deterministické rovnice lze úpravou získat stochastický model popisující dynamiku pravděpodobnosti $P(N_E, N_L, t)$, která je daná rychlostí speciace a extinkce (Etienne a Apol, 2009).

Navíc některé modely obsahují parametr ρ (neboli vzorkovací frakce), který reflektuje to, že do fylogeneze nebyly zahrnuty všechny žijící druhy (Louca a Pennell, 2020; Helmstetter *et al.*, 2022).

LTT plot

Ačkoliv je pure-birth model v semilogaritmické škále lineární (jak je patrné na obr. 2A), v případě nenulové rychlosti extinkce dochází při t blížící se současnosti k nelineárnímu trendu a asymptotickému vzestupu počtu kladů. Jak je znázorněno na obr. 2B, směrnice této asymptoty je rychlost speciace (Harvey, May a Nee, 1994).

Pokud $P(t, T)$ je pravděpodobnost přežití alespoň jedné větve kladu do doby T od počátku t , pak platí:

$$P(t, T) = \frac{\lambda - \mu}{(\lambda - \mu)e^{-(\lambda - \mu)(T - t)}}. \quad (1.11)$$

Z rovnice 1.11 vyplývá, že

$$\lim_{T \rightarrow t} P(t, T) = 1. \quad (1.12)$$

Jinak řečeno: blíže k době pozorování T bude docházet k nárůstu pravděpodobnosti přežití kladu a tedy i pozorovaný počet druhů se bude následně chovat dle Yuleho modelu (Harvey, May a Nee, 1994). To znamená, že roli hraje i opoždění extinkce za speciací, a tedy relativně menší počet vymřelých taxonů blíže k současnosti (Nee *et al.*, 1994). Navíc délka větví se bude zkracovat blíže k času pozorování T pokud bude docházet k nárůstu extinkční frakce $\varepsilon = \frac{\mu}{\lambda}$ (Pybus a Harvey, 2000).

Vzhledem k tomu, že pozorujeme v čase T jen ty klady, které nevymřely, křivka závislosti pozorovaného počtu druhů se bude lišit od skutečného, tedy dříve existujícího počtu druhů. Jak je patrné z obr. 2C, rozdíl funkce získané extrapolací lineárních částí křivky skutečného počtu druhů a křivky pozorovaného počtu druhů odpovídá

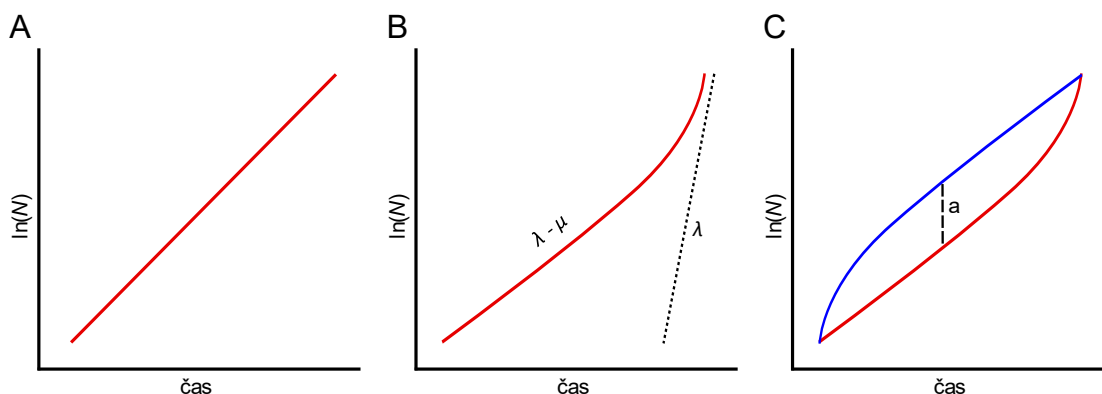
$$a = -\ln\left(\frac{\lambda - \mu}{\lambda}\right) \quad (1.13)$$

(Harvey, May a Nee, 1994).

Z rovnice 1.13 lze navíc úpravou získat

$$\lambda = \frac{\lambda - \mu}{e^{-a}}, \quad (1.14)$$

kde $\lambda - \mu$ je rychlost diverzifikace (Ricklefs, 2007).



Obrázek 2. A, Schéma zobrazující lineární závislost přirozeného logaritmu počtu kladů (N) na čase v případě nulové extinkce (Yulův model); B, V případě nenulové extinkce dochází u recentních kladů k zakřivení lineárního průběhu diverzifikace ($\lambda - \mu$) jeho asymptotickému přiblížení λ (tečkovaná linie). C, Rozdíl a (šrafovaná linie) lineární části křivky pozorovaného počtu druhů (červená křivka) a lineární části křivky skutečného počtu druhu (modrá křivka). Reprodukováno podle (Harvey, May a Nee, 1994; Rabosky, 2010).

Tento jev, který se nazývá přitahování současností (anglicky pull-of-the-present; Nee *et al.*, 1994; Nee, 2006), je čistě teoretický (Etienne a Rosindell, 2011). Pokud se diversifikační proces nechová dle birth-death modelu a není časově homogenní, výsledná křivka LTT plotu může mít i jiný tvar, než jaký je popisován na obr. 2. V některých případech se ale může chovat obdobně jako přitahování současností – díky nárůstu rychlosti speciace u recentních taxonů tento nelineární také průběh bude patrný (Ricklefs, 2007). Tyto odchylky od homogenního procesu lze testovat za použití γ -statistiky, která určuje relativní vzdálenost vnitřních uzlů ke kořeni či vrcholům stromu. Například pokud je fylogeneze kompletní a je výrazně menší než nula, dochází k poklesu rychlosti speciace, jelikož dochází k posunu vnitřních uzlů blíže ke kořeni (Pybus a Harvey, 2000; Ricklefs, 2007). V tom případě by mělo zvážit použití jiného než Yuleho modelu (Revell, Harmon a Glor, 2005). Pokud je ale γ větší než nula, nelze z toho usuzovat o nehomogenitě procesu (Ricklefs, 2007). Navíc γ -statistika je citlivá k pod-parametrizování modelu molekulární evoluce (Revell, Harmon a Glor, 2005). Ačkoliv je přitahování současností přítomné na fylogenezích vyšších taxonů, na fylogenezích druhů je patrné mnohem méně a často dochází naopak k opačnému jevu, tedy k poklesu počtu druhů blíže současnosti svědčící pro pokles rychlosti speciace (Weir, 2006; Rabosky a Lovette, 2008a). Tento efekt může být způsobený malým výběrem z celé fylogeneze (Nee, May a Harvey, 1994), nebo ho může způsobit hustotně-závislá rychlost speciace (Phillimore a Price, 2008).

Dalším jevem, který hraje roli v tvaru LTT křivky, je tzv. tlak minulostí (anglicky push-of-the-past). Klady, které přežívají delší dobu, mají rychlejší speciaci ve svém počátku. Počáteční rychlost diversifikace odpovídá zhruba 2λ , s následným poklesem k rychlosti $\lambda - \mu$ (Budd a Mann, 2018).

Louca a Pennell (2020) popisují tzn. deterministický LTT (dLTT), který odpovídá očekávanému LTT, při četných opakováních simulovaného diversifikačního modelu při stejných rychlostech speciace a extinkce. dLTT je popsitelný množinou více různých modelů o různých parametrech (rychlost speciace a rychlost extinkce) a tato množina se nazývá kongruenční třída (Louca a Pennell, 2020).

Rozptyl rychlosti speciace

Za předpokladu Yuleova modelu, pokud je známé jen stáří kladu T a počet větví kladu N , lze pro rovnici 1.3 určit tzn. Kendallův rozptyl jako

$$\sigma_{\lambda}^2 = \frac{\lambda^2}{N_0(e^{\lambda T} - 1)} \left(\frac{\sinh\left(\frac{\lambda T}{2}\right)}{\frac{\lambda T}{2}} \right)^2, \quad (1.15)$$

kde N_0 je počáteční počet druhů. Naopak v případě kompletní informace o fylogenetickém stromu, tedy včetně znalosti divergenčních časů, lze Kendallův rozptyl popsat jen jako

$$\sigma_{\lambda}^2 = \frac{\lambda^2}{N_0(e^{\lambda T} - 1)} \quad (1.16)$$

(Kendall, 1949; Wertheim a Sanderson, 2011).

Pokud tedy není dostupná informace o divergenčních časech, zvýšení počtu větví stromu (a tedy i vyšší rychlost speciace) výrazně zvyšuje rozptyl. Přesnější určení divergenčních časů (např. podrobnější sekvenací) sice sníží rozptyl speciální rychlosti, ale jen do té doby, dokud přináší další rozlišení taxonů. Stejně tak lze získat validní výsledky i při absenci přesné fylogeneze, postačuje totiž její dostatečná aproximace. Roli hraje i přesnost kalibrace fylogenetického stromu, kdy kalibrace podle starších zkamenělin může poskytovat přesnější odhad speciace (Wertheim a Sanderson, 2011).

Konfidenční interval rychlosti speciace

Z rovnice 1.16 lze odvodit tzn. Kendallův konfidenční interval numerickým řešením rovnice

$$\hat{\lambda} = \lambda \left(1 \pm \frac{1,96}{\sqrt{2e^{\lambda t} - 2}} \right), \quad (1.17)$$

kde $\hat{\lambda}$ je tzn. estimátor maximální věrohodnosti. Oproti tomu, pokud předpokládáme Moranův model, lze získat 95% konfidenční interval

$$\frac{\hat{\lambda}}{1 + \frac{1,96}{\sqrt{n-2}}} < \lambda < \frac{\hat{\lambda}}{1 - \frac{1,96}{\sqrt{n-2}}}. \quad (1.18)$$

Popisovány jsou však i některé další způsoby odhadu rozptylu a konfidenčního intervalu (Hey, 1992; Paradis, 1997).

Hustotně-závislé modely

Jednou z limitací birth-death modelu je i předpoklad, že neexistují žádná omezení diversity (Nee, 2006). Toto omezení je poměrně významné a patrně neodráží makroevoluční procesy, které jsou dány mezidruhovou kompeticí (Rabosky, 2013). I přes toto zjednodušení však může Yulův model být přesnější než některé modely

s nenulovou extinkcí jako v případě Moranova modelu (Hey, 1992; Nee, 2006), který předpokládá určitý maximální počet kladů. Tento počet kladů je udržován konstantní a v případě náhodné extinkce dochází k speciaci jiného náhodného kladu (Moran, 1958; Nee, 2006). Nevýhodou Moranova modelu je, že z něj vyplývá velmi pomalý obrat druhů (Rabosky, 2009).

Představa maximálního počtu kladů v Moranově modelu může odpovídat konceptu nosné kapacity prostředí K . Pokud se počet kladů zvýší a přiblíží se K , díky zvýšené kompetici mezi klady dojde k poklesu rychlosti jejich speciace, což je patrné zvláště u velkých kladů. Tento pokles může být poměrně značný. Například u skupin ptáků, které měly před 2 miliony let 15 a více větví, může dosáhnout tento pokles až na 10 procent původní hodnoty (Phillimore a Price, 2008). V případě malých kladů ale tato hustotní závislost nemusí být významná, a tedy lze použít jednoduché homogenní modely (Raup, 1985). Navíc ne vše, co vypadá jako hustotní závislost, jí opravdu je. Pokles rychlosti speciace může být dán tzv. efektem velkých kladů - poklesem λ u velkých kladů, který je způsoben regresí k průměru. Velké klady totiž mohou být velké jen díky několika náhodným rychlým speciačním událostem v minulosti, například díky adaptivní radiaci, s následným poklesem rychlosti speciace (Phillimore a Price, 2008). Navíc pokud fylogeneze vznikla na základě homogenního procesu, v kombinaci s nekompletní fylogenezí může imitovat hustotně-závislý proces a použitý hustotně-závislý model jen lépe popisuje (fituje) data. Proto jako nulový model pro hustotně-závislý model by měl sloužit spíše časově-závislý, než prostý birth-death model (Rabosky a Lovette, 2008a).

Další možnost, jak reflektovat maximální množství kladů, je jednoduchý logistický model

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N \left(1 - \frac{N}{K}\right), \quad (1.19)$$

kde λ je rychlost speciace, N počet kladů a K je nosná kapacita prostředí. Tento model však nemusí odpovídat empirickým datům. Například v případě ptáků je přesnější exponenciální model

$$\frac{dN}{dt} = \lambda N \frac{1}{N^\alpha}. \quad (1.20)$$

Tento model popisuje časný rychlý pokles rychlosti speciace (Nee, Mooers a Harvey, 1992), ale jen za předpokladu, že počet recentních taxonů dobře odráží počet jejich rodičovských větví (Kubo a Iwasa, 1995). Obdobně jako u rovnice 1.19 rychlost speciace lze vyjádřit logistickou DDE-E funkcí

$$\lambda(t) = \lambda_0 \left(1 - \frac{N_t}{K}\right), \quad (1.21)$$

kde N_t je počet kladů v čase z rekonstruované fylogeneze t a λ_0 je počáteční rychlost speciace (Rabosky, 2006; Etienne *et al.*, 2012). Rovnice 1.21 zabezpečuje lineární pokles rychlosti speciace s velikostí kladu (Rabosky a Lovette, 2008a; Rawlings a Rabosky, 2008). Další model DDX (Rabosky, 2006; Etienne *et al.*, 2012) je

$$\lambda(t) = \lambda_0 N_t^{-x}, \quad (1.22)$$

kde N_t je rychlost speciace v čase t , λ_0 je původní rychlost speciace a x je parametr rychlosti poklesu (Rabosky, 2006). Tento model zabezpečuje časný rychlý pokles rychlosti speciace, který může nastat např. po proběhlé adaptivní radiaci (Rawlings a Rabosky, 2008). DDE-E a DDX (stejně jako Yulův model) však vychází z nerealistických předpokladů, jelikož zcela ignorují vliv extinkce. Navíc předpoklad nulové extinkce ve výsledku snižují konfidenční interval rychlosti speciace (McPeck, 2009). Tento problém řeší model DDE+E, který vychází z modelu 1.16 a zahrnuje i vliv extinkce:

$$\lambda(N) = \max\left(0, \lambda_0 - (\lambda_0 - \mu) \frac{N}{K}\right), \quad (1.23)$$

kde λ_0 je počáteční rychlost speciace při nulové diversitě. Z tohoto modelu vyplývá, že rychlost speciace a extinkce si budou rovny, pokud počet kladů odpovídá nosné kapacitě prostředí. Tento model je přesnější než CRBR modely, a v některých případech i než hustotně-dependentní modely s nulovou extinkcí. Výhodou DDE+E modelu je, že eliminuje vliv přitahování současností. Navíc jeho odhady dávají nenulové hodnoty rychlosti extinkce, což je více v souladu s fosilním záznamem (Etienne *et al.*, 2012).

V případě složitějších logistických modelů lze také předpokládat kromě proměnlivé rychlosti speciace také nekonstantní nosnou kapacitu prostředí a jejich případnou vzájemnou závislost (Marshall a Quental, 2016). To více reflektuje pohled na nosnou kapacitu prostředí jako na stabilní ekvilibrium diversifikační dynamiky než jen jako na konstantní hodnotu, jelikož změna rychlosti speciace může přímo ovlivňovat nosnou kapacitu prostředí (Storch and Okie, 2019). Vzhledem k tomu, že hustotně-závislé modely více odrážejí biologické procesy, měly by být upřednostňovány před konstantními birth-death modely (Etienne *et al.*, 2012).

Časově proměnlivé modely

Základní birth-death model předpokládá konstantní rychlosti speciace a extinkce. Tento předpoklad je však velmi konzervativní a neodpovídá skutečnosti – reálné fylogeneze jsou často heterogenní (Magallón a Sanderson, 2001; Rabosky *et al.*, 2007), což je patrné hlavně u větších kladů (Wiens, 2015). Rychlosti speciace totiž v průběhu fylogeneze podléhají jiným selekčním tlakům a vykazují známky hustotní závislosti nebo znakové závislosti (Rabosky a Lovette, 2008a; Wiens, 2015).

Již (Kendall, 1948) popsal tzv. generalizovaný birth-death model, který předpokládá časovou proměnlivost (Harvey, May a Nee, 1994). V nejjednodušším případě lze rozšířit birth-death model tak, že je rychlost speciace a extinkce funkcí času jako $\lambda(t)$, resp. $\mu(t)$. Pokud $\mu(t) = 0$, lze zapsat

$$\lambda(t) = \frac{d \ln N_t}{dt}, \quad (1.24)$$

kde $\lambda(t)$ odpovídá směrnicí tečny funkce závislosti $\ln N_t$ na čase a N_t je celkové množství rodičovských větví (Kubo a Iwasa, 1995). Časově proměnlivé modely byly využívány i pro popis adaptivní radiace jako

$$\lambda(t) = \lambda_0 + \lambda_1 \delta(t - \tau), \quad (1.25)$$

kde λ_0 je původní konstantní rychlost speciace, λ_1 je aditivní složka rychlosti speciace v případě vzniku adaptivní speciace a δ je Diracova delta funkce, pro kterou platí, že pro $t = \tau$ nabyde hodnoty 1 (dáno integrací v celém oboru \mathbb{R}), a pro $t \neq \tau$ se rovná nule. Výsledkem je, že v čase τ dojde k prudkému, ale krátkodobému nárůstu rychlosti speciace (Kubo a Iwasa, 1995).

Jako další možnost proměnlivé rychlosti speciace v čase lze zavést funkci

$$\lambda(t) = \lambda_0 e^{kt}, \quad (1.26)$$

kde λ_0 je počáteční rychlost speciace a k je faktor určující rychlost změny rychlosti speciace, ačkoliv tento model byl popisován původně jen pro klesající rychlost speciace s exponentem $-k$ (Rabosky a Lovette, 2008b).

Obdobně lze odvodit i model pro proměnlivou rychlost extinkce. Na základě toho, zda je klesající či konstantní rychlost speciace a/nebo extinkce bylo navrženo několik typů modelů. Model SPVAR předpokládá proměnlivou λ a konstantní μ , modele EXVAR je obdobou pro nekonstantní μ a konstantní λ . Naopak model BOTHVAR popisuje proměnlivou rychlost speciace i extinkce (Rabosky a Lovette, 2008b).

Tato exponenciální závislost rychlosti speciace na čase je málokdy biologicky plausibilní (Louca a Pennell, 2020). Další nevýhodou těchto typů modelů je, že

nepředpokládají proměnnou rychlost speciace mezi jednotlivými liniemi a tedy spíše než vlastnosti jednotlivých kladů popisují vlastnosti prostředí (Rabosky a Lovette, 2008b), což ale může být i užitečné, jelikož tyto modely mohou detekovat náhlé geologické či enviromentální události, které mohly vést ke změně rychlosti speciace (Moen a Morlon, 2014).

Vrcholové rychlosti speciace (Tip rates)

Standartní přístup měření rychlosti speciace se zaměřuje na rychlost speciace pro jednotlivé vyšší taxony. V případě, že chceme měřit rychlost speciace pro recentní druhy, musíme měřit speciaci reflektující jejich blízkou evoluční historii, která odpovídá i jejich předpokládané speciační rychlosti v blízké budoucnosti, tedy dobu za jakou očekáváme další speciační událost určitého druhu od současnosti (Title a Rabosky, 2019). Jednou z výhod vrcholových rychlostí speciace je, že minimalizují vliv extinkce. Navíc lze porovnat rychlosti speciace mezi polyfyletickými taxony. Vrcholové rychlosti speciace též umožňují testovat geografickou závislost rychlosti speciace nebo například její závislost na znacích (Title a Rabosky, 2019). Nevýhodou naopak je, že metody které výrazně závisí na délce koncových větví stromu, jako je např. DR statistika či inverzní délka koncových větví, vykazují větší chybu odhadu rychlosti speciace (Title a Rabosky, 2019). Navíc terminální větve jsou výrazně ovlivněné nekompletní fylogenezí (Pybus a Harvey, 2000). Pro metody měřící vrcholové rychlosti speciace jako jsou DR (Diversification rate) statistika, BAMM, ND (node density metrika) či inverzní délka koncových větví, platí, že u všech těchto metod dochází při narůstající extinkční frakci k mírnému podhodnocení λ , což platí obzvlášť při použití metody inverzní délky koncových větví. Nejlepší výsledky tyto modely poskytují pro stromy s více diversifikačními režimy (Title a Rabosky, 2019).

DR statistika

DR (Diversification Rate) statistika je nemodelová metoda, která vychází z evoluční izolace jednotlivých linií pomocí metody ekvivalentního štěpení (ES). Pokud máme zakořeněný fylogenetický strom, u kterého známe celkovou evoluční historii, tedy dobu, která je součtem stáří všech jeho větví od jeho kořene – lze každému druhu přiřadit jeho odpovídající délku evolučního času a tedy i jeho evoluční izolaci. Délka každé rodičovské větve stromu je poměrově rozdělena mezi své dceřiné větve (tzv. hodnota ekvivalentního štěpení). Evoluční čas jednotlivých druhů tvoří součet všech těchto

hodnot (Redding a Mooers, 2006). Jednotlivé evoluční časy proto závisí na množství sesterských větví a vzdáleností větví od kořene. Takto se nadhodnocují více evolučně izolované druhy (Redding a Mooers, 2006).

V případě, že máme zakořeněný fylogenetický strom s dichotomickým větvením a známe délky větví od kořene k externímu uzlu, lze popsat vrcholovou rychlost speciace pro druh i jako $1/ES$:

$$\lambda_{DR_i} = \left(\sum_{j=1}^{N_i} \frac{b_j}{2^{j-1}} \right)^{-1}, \quad (1.27)$$

kde N_i je počet větví od kořene k externímu uzlu i , j je číslo větve, b_j je délka větve j . Vyplývá z toho, že budou nadhodnoceny větve blíže k externím uzlům (Jetz *et al.*, 2012).

V případě stromu Yulova typu se průměrná λ_{DR} pro všechny vrcholové větve blíží skutečné rychlosti speciace (Jetz *et al.*, 2012; Title a Rabosky, 2019). DR je citlivá k stochastické variaci koncových větví a dokáže tedy detekovat i skutečnou heterogenitu rychlostí speciace, ale vykazuje poměrně vysoký rozptyl a střední chybu (Title a Rabosky, 2019). Pro malé velikosti kladů DR poskytuje lepší odhad rychlosti speciace než v případě některých jiných modelů (než např. BAMM, který potřebuje určitou statistickou sílu k prokázání změny), avšak též s poměrně velkým rozptylem. Další výhodou je výpočetní rychlost a tedy i použití na velké fylogeneze (Title a Rabosky, 2019).

Node density metrika (ND)

Tato nemodelová metoda měří počet uzlů od kořene stromu po její vrchol za čas, kde samotný kořen není zahrnut (Freckleton, Phillimore a Pagel, 2008). Za předpokladu zakořeněného fylogenetického stromu lze tedy průměrnou rychlost speciace určité evoluční linie určit jako

$$\lambda_{ND_i} = \frac{N_i}{T}, \quad (1.28)$$

kde N_i je počet uzlů fylogenetického stromu mezi kořenem a druhem i , T je celkový evoluční čas. λ_{ND_i} udává průměrnou rychlost speciace v rámci fylogeneze druhu i za předpokladu nulové extinkce (Freckleton, Phillimore a Pagel, 2008). Při nenulové extinkci bude docházet ke zkracování terminálních větví stromu a tedy možnému zkreslení odhadu rychlosti speciace. Nicméně, i skutečná extinkce není nulová, node-

density metrika měří rychlost speciace a ne rychlost diversifikace (Title a Rabosky, 2019). Pokud určujeme rychlost speciace pro celý klad s více druhy, rychlost speciace bude odpovídat

$$\lambda_{ND} = \frac{\ln(N)}{T} \quad (1.29)$$

(Freckleton, Phillimore a Pagel, 2008).

Nevýhodou je, že ND nedokáže měřit rychlost speciace v případě stromů vzniklých na podkladě hustotně-závislých modelů (Title a Rabosky, 2019).

Inverzní délka koncových větví (TB)

V případě recentní rychlé speciace dochází k rozdělení koncové větve fylogenetického stromu a tím k jejímu zkrácení. Pokud délka větve odpovídá času od poslední speciační události pro náhodnou koncovou větev dle rovnice 1.6, její inverzní funkce odpovídá rychlosti speciace (λ_{TB}):

$$\lambda = \frac{1}{2d}, \quad (1.30)$$

kde d je délka koncové větve (Steel a Mooers, 2010; Title a Rabosky, 2019). Nevýhodou této metody je, že stejně jako v případě ND, tato metoda může být citlivá k vlivu extinkce a tedy nadhodnocovat odhad rychlosti speciace. Navíc inverzní délka koncových větví bude záviset na rychlosti molekulární evoluce (Bromham, Hua a Cardillo, 2016).

TB vykazuje poměrně velkou chybu odhadu rychlosti speciace pro simulované stromy, hlavně pak vzniklé na základě CRBD a časově-dependentních modelů (Title a Rabosky, 2019).

MEDUSA

MEDUSA (Modeling Evolutionary Diversification Using Stepwise Akaike Information Criterion) je modelová metoda, která iterativně popisuje fylogenetický strom modelem se souborem parametrů za předpokladu nejnižšího AIC, výsledkem čehož jsou možné rozdílné rychlosti speciace a extinkce pro jednotlivé dceřiné klady. Jako základní model je nalezen model s maximální věrohodností λ a μ . Následně MEDUSA hledá modely o větší komplexitě do té doby, dokud je $AIC < AIC_{krit}$. Komplexita modelu je dána počtem jeho parametrů. Pokud je nalezen model lepší a složitější s jinými hodnotami parametru λ a μ pro dceřiné větve než pro větev rodičovskou, je původní model zamítnut. Obdobným způsobem jsou nalezeny hodnoty

parametrů pro celý fylogenetický strom (Alfaro *et al.*, 2009). Metodu MEDUSA lze použít i pro vyšší taxony (Rabosky, 2018). Tato metoda však nedokáže rozpoznat změnu rychlostí u nevyřešených fylogenezí (Alfaro *et al.*, 2009), navíc simulační studie ukázala, že MEDUSA vykazuje FDR (false-discovery rate) až 30 procent a k tomu poskytuje zkreslené odhady parametrů. Tyto změny jsou nejvíc patrné při nekompletní fylogenezi (May a Moore, 2016).

BAMM

BAMM (Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures) je modelová metoda, která předpokládá změny rychlosti speciace a extinkce mezi klady a v čase. Navíc očekává, že různé větve fylogenetického stromu mohou být formovány na základě jiných diverzifikačních procesů. Pokud je například fylogeneze tvořena na základě prostého birth-death modelu, může například jedna nebo více větví podléhat hustotně závislé speciaci na základě nově uvolněné ekologické niky. Změny těchto rychlostí mezi větvemi fylogenetického stromu probíhají na základě složeného Poissonova procesu, tedy náhodně a skokově. Každý strom je řízen alespoň jedním modelem a tento model je následně děděn dceřinými větvemi. Pokud dceřiná větev začne být řízena procesem jiným, tento nový proces se stává nezávislým na procesu rodičovské větve. BAMM vychází z SPVAR modelu (ale v modifikované podobě odpovídající rovnici 1.26), takže umožňuje pokles i nárůst rychlosti speciace (Rabosky, 2014). Tento model (označovaný jako BAMM 1.0) je však výrazně asymetrický vůči parametru k , který určuje zda rychlost speciace stoupá či klesá, jelikož rychlost speciace nemůže být menší než nula. Proto byl tento model upraven tak, že

$$\lambda(t) = \lambda_0(2 - e^{-kt}) \text{ pro } k < 0. \quad (1.31)$$

Tato funkce je již symetrická okolo λ_0 a pro $k > 0$ konverguje k $2\lambda_0$ což zabraňuje extrémním odhadům rychlostí speciace (Rabosky, 2015b). Navíc novější implementace BAMM již striktně nepředpokládají časovou závislost rychlosti speciace, takže model dokáže přecházet ze stavu časové závislosti rychlosti speciace

$$\lambda(t) = \begin{cases} \lambda_0 e^{kt} & \text{pro } k < 0 \\ \lambda_0(2 - e^{-kt}) & \text{pro } k > 0 \\ \lambda_0 & \text{pro } k = 0 \end{cases} \quad (1.32)$$

a časové nezávislosti $\lambda(t) = \lambda$, tedy stejné rychlosti speciace po celou větev stromu, což je obdoba homogenních birth-death modelů. V případě přechodu z časově-

závislého stavu na homogenní model, je rychlost speciace nastavena na průměr rychlosti speciace od začátku změny stavu po vrcholovou větev:

$$\bar{\lambda} = \frac{1}{T} \int_0^T \lambda(t) dt = \begin{cases} \frac{\lambda_0}{kT} (e^{kT} - 1) & \text{pro } k < 0 \\ \frac{\lambda_0}{kT} (2kT - e^{-kT} + 1) & \text{pro } k > 0 \\ \lambda_0 & \text{pro } k = 0 \end{cases} \quad (1.33)$$

Pokud dojde k přechodu do časově-závislého stavu, dojde k nastavení λ_0 z průměrné rychlosti speciace úpravou rovnice 1.33 (Rabosky, 2015a).

K testování více možných řešení BAMM využívá Markovovy řetězce Monte Carlo s reverzibilním skokem (rjMCMC). Ačkoliv původně probíhala selekce modelu na základě aposteriorních pravděpodobností (Rabosky, 2014), následně se ukázalo jako vhodnější použití Bayesova faktoru, jelikož nezávisí na apriorní pravděpodobnosti (tedy na našich předpokladech). Následná analýza však zjistila, že odhad parametrů pomocí BAMM není příliš závislý na apriorní pravděpodobnosti, i když ta může ovlivnit efektivitu (Mitchell a Rabosky, 2017), což je v souladu s tím, že apriorní pravděpodobnost příliš neovlivňuje odhad parametrů homogenních birth-death modelů (Sarver *et al.*, 2019). Navíc BAMM neupřednostňuje příliš složité modely (Mitchell a Rabosky, 2017). BAMM mění změny parametrů a diversifikační režim v závislosti na velikosti kladu, k čemuž potřebuje dostatečnou statistickou sílu. Z toho vyplývá, že změny v příliš malých kladech nemusí být statisticky signifikantní a tedy ani detekovatelné, nebo se jejich rychlosti speciace mohou podhodnocovat (Rabosky, Mitchell a Chang, 2017). S tím souvisí kritika, že BAMM nedokáže dostatečně odhadovat rychlosti diversifikace (Meyer a Wiens, 2017). Následně se však ukázalo, že to bylo způsobeno příliš malými výběry a tedy i velkými rozptyly při izolované analýze kladů (Rabosky, 2019). Hůře prokazatelné jsou i změny rychlosti diversifikačních procesů, které jsou si časově blízké (Mitchell a Rabosky, 2017; Rabosky, Mitchell a Chang, 2017; Rabosky, 2018). Pro stromy vzniklé na podkladě časově závislých modelů vykazuje BAMM chybu odhadu rychlosti speciace, která je závislá na heterogenitě rychlostí (Title a Rabosky, 2019). BAMM měří vrcholové rychlosti speciace přesněji než některé jiné metody měřící vrcholové rychlosti jako je TD či ND (Title a Rabosky, 2019). Nevýhodou BAMM je, že by neměl být používán pro stanovení parametrů vyšších taxonů, jelikož tyto taxony mohou zahrnovat polytomie a navíc BAMM předpokládá žijící taxony (Rabosky, 2014, 2018). Dokáže však

odhadnout parametry i pro i výrazně nekompletní fylogeneze (Meyer a Wiens, 2017; Rabosky, 2018).

Rozšířím BMM o možnost spojení rekonstruované fylogeneze s paleontologickými daty vznikl tzv. fosilizovaný BMM. Tato metoda kromě rychlosti speciace a extinkce má parametr určující tzv. dobu zachování, který může být i nulový a tím odpovídat dříve popsaným modelům (Mitchell, Etienne a Rabosky, 2019). Fosilizovaný BMM dokáže dobře detekovat pokles rychlosti speciace na úrovni druhů, ale má omezenou schopnost hodnocení dynamiky tohoto poklesu a měl by se používat jen na základní hodnocení dynamiky vymřelých druhů (Černý, Madzia a Slater, 2022).

CLaDS a MTBD model

Model posunu diversifikačních rychlostí (CLaDS) je založen na birth-death modelu, který dokáže detekovat vrcholové rychlosti speciace a extinkce při výraznější heterogenitě rychlostí. V momentě speciace každá z dceřiných větví získá nová rychlost speciace a extinkce, která je obdobná jako je ta rodičovská, ale s přidáním určitého množství náhodné změny. To je navíc ovlivněno trendem α , který předpokládá vývoj vůči rodičovské větvi. Výsledné rychlosti speciace a extinkce jsou vybrány z log-normální distribuce, která je dána směrodatnou odchylkou σ a průměrem $\log(\lambda\alpha)$, resp. $\log(\mu\alpha)$ v případě rychlosti extinkce. Jedná se tedy o čtyř-parametrový model, kde je nutné odhadnout σ , α , λ , μ pro každou z větví. CLaDS bere v potaz i vyhynulé klady a nekompletní fylogenezi (Maliot, Hartig a Morlon, 2019).

Pro méně heterogenní strom je CLaDS stejně robustní jako BMM či DR, pro větší množství menších změn je CLaDS přesnější (Maliot, Hartig a Morlon, 2019), což není překvapivé, vzhledem k výše popsaným limitacím obou metod. Nicméně, pokud je vyšší extinkční frakce a trend α je menší než jedna, CLaDS poskytuje horší výsledky odhadu rychlosti speciace (Maliot, Hartig a Morlon, 2019).

Další možností jak zahrnout heterogenitu rychlostí speciace a extinkce, je použití multitypového birth-death modelu (MTBD). Tento model předpokládá různé diversifikační režimy pro jiné části fylogenetického stromu. Existuje diskrétní množina možných diversifikačních režimů, ze které je nový režim náhodně vybrán, přičemž různé větve stromu mohou mít stejný režim. Tím se MTBD odlišuje od BMM, který předpokládá jedinečnost každého režimu. Pravděpodobnost změny režimu je určena

rychlostí γ . Pokud je γ nízká, přesnost měření speciální rychlosti touto metodou je vysoká (Barido-Sottani, Vaughan a Stadler, 2020).

PyRate

PyRate je počítačový program, který je založen na modelové metodě vycházející z birth-death modelu. Dokáže určovat diversifikační parametry z fosilního záznamu tak, že zahrnuje data ze všech dostupných fosilií, včetně jejich opakovaného výskytu, singletonů (kterých může být až 30 procent) a recentních taxonů. PyRate nepředpokládá časovou homogenitu rychlosti speciace a extinkce, navíc rychlost speciace může být menší než rychlost extinkce. Stejně tak bere v potaz časovou heterogenitu fosilního záznamu a nekompletní fosilní záznam, který může být poměrně výrazný – metoda je schopna správně odhadnout parametry i pokud chybí až 80 procent taxonů. V případě nekompletního fosilního záznamu však stoupá homogenita rychlostí a konfidenční intervaly. Tato metodou používá k odhadu parametrů používá birth-death MCMC (Silvestro *et al.*, 2014; Silvestro, Salamin a Schnitzler, 2014).

Protrahovaná speciace

Dosud popisované modely předpokládaly Poissonův proces, tedy, že ke speciální události docházelo náhle. Analogy toho předpokladu se sice v přírodě dají najít, např. v případě polyploidní speciace u rostlin (Wood *et al.*, 2009), avšak i dříve typicky uváděné náhlé jednogenové speciace (např. změny chiralita plicnatých plžů - tzv. chirální speciace) u ve skutečnosti nemusí vytvořit náhlou účinnou reprodukční bariéru bez změny dalších genů (Richards *et al.*, 2017). Je však nutné si uvědomit, že i protrahované speciace, které probíhají stovky či tisíce let, budou na typické paleontologické škále milionů let zanedbatelné a budou se jevit jako náhlé události. I přesto používání jednoduchých birth-death modelů může výrazně zkreslovat odhad skutečné rychlosti speciace (Etienne a Lambert, 2014). Navíc pokud speciace neprobíhá náhle, samotná topologie stromu se může lišit od toho, který je vytvořen pomocí CRBD (Losos *et al.*, 2016).

Rozšířením standartního birth-death modelu vznikne tzn. protrahovaný birth-death model (PBD). Tento model předpokládá, že speciace probíhá delší dobu. Navíc rozlišuje dva typy druhů – tzv. dobrý druh, který má ukončenou speciaci, a tzv. incipientní druh, tedy jakýsi quasispecies, u kterého speciace stále probíhá (Rosindell *et al.*, 2010). Dokud není ukončená speciace, oba tyto stavy se pozorovateli jeví jako

totožné. Pokud dojde k speciaci tzv. dobrého druhu rychlostí λ_1 , vytvoří se tím incipientní druh, který dále pokračuje v procesu speciace rychlostí λ_2 . Tento vzniklý incipientní druh může obdobně dát vzniknout dalšímu incipientnímu druhu s rychlostí speciace λ_3 . Žijící incipientní druh je považován za dobrý druh, pokud je potomek vymřelého dobrého druhu. Pro specifický případ $\lambda_3 = \lambda_1$ je očekávaný počet druhů dán jako

$$N(t, T) = N_0 \left(e^{(\lambda_1 t)} - \frac{e^{\lambda_1 t} - e^{-\lambda_2 t}}{1 + \frac{\lambda_2}{\lambda_1} e^{(\lambda_1 + \lambda_2)(T-t)}} \right), \quad (1.34)$$

kde t je počátek vzniku stromu a T je moment sledování (současnost) a N_0 je počáteční množství větví. Pravá strana rovnice 1.34 má dvě zjevné komponenty - složku odpovídající standartnímu Yuleho modelu a složku, který růst stromu zpomaluje tím víc, čím víc se t blíží T . Rovnice 1.34 odpovídá Yuleho modelu jen tehdy, pokud $\lambda_2 = \infty$, což bude odpovídat okamžitému dokončení speciace. Obdobně, ale podstatně náročněji, lze zavést i protrahovaný birth-death model (Etienne a Rosindell, 2011). V důsledku toho, že některé incipientní druhy vyhynou dříve, než dokončí speciaci, λ_2 neodpovídá době skutečnému trvání speciace (Etienne a Rosindell, 2011). Lze spočítat průměrnou dobu trvání speciace τ pro specifický případ $\lambda_3 = 0$

$$\tau = \frac{1}{\lambda_2 + \mu_2} \quad (1.35)$$

a pro $\mu_2 = 0$

$$\tau = \frac{1}{\lambda_3} \log \left(1 + \frac{\lambda_3}{\lambda_2} \right), \quad (1.36)$$

kde μ_2 je rychlost extinkce dobrého druhu z protrahovaného birth-death modelu. Důležitou vlastností takto popsaných modelů protrahované speciace je, že dokáží predikovat pokles rychlosti diversifikace na LTT křivce nebo v některých případech popisovat nebalancované stromy (Etienne a Rosindell, 2011). Z protrahovaného birth-death modelu vyplývá, že pozorovaný počet druhů je podhodnocen vůči skutečnému počtu druhů, jelikož druhy nejsou dobře rozlišitelné, dokud neproběhne dostatečná doba k vytvoření reprodukční izolace (Lambert, Morlon a Etienne, 2015). Přestože tyto modely mohou být nepřesné v odhadu některých parametrů, odhad rychlosti dokončení speciace vykazuje jen malý rozptyl a zkreslení (Etienne a Lambert, 2014). Vzhledem k tomu, že věrohodnost PBD se určuje jen obtížně, byla vymyšlena tzv. LME aproximace, založená na koalescenčním bodovém procesu (Lambert, Morlon a Etienne,

2015). Tato metoda dělá zjednodušení v tom, že se za dobrý druh považuje jen ten, který má již dokončenou speciaci a tedy tato aproximace podhodnocuje skutečný počet druhů. I přes toto zjednodušení poskytuje LME aproximace jen malý rozptyl skutečné hodnoty parametrů (Simonet *et al.*, 2018).

Znakově závislé metody

Některé klady tvoří druhy rychleji a snadněji než jiné, což může být způsobené tím, že mají vlastnost, která je v něčem zvýhodňuje - například umožňuje snadnější osidlování nových ekologických nik. Jiným případem jsou vlastnosti prostředí, které mohou způsobovat rychlejší speciaci či extinkci.

V případě, že chceme zkoumat vlastnost kladu či prostředí, která ovlivňuje rychlost speciace, lze rozšířit birth-death model různými způsoby. Pokud předpokládáme nulovou extinkci, lze úpravou Yuleho modelu lze získat tzv. Yulův model s kovariáty jehož úpravou lze získat

$$\lambda_i = \frac{1}{1 + \exp(\mathbf{x}_i^T \boldsymbol{\beta})}, \quad (1.37)$$

kde λ_i je rychlost speciace pro druh i , \mathbf{x}_i^T je transponovaný vektor n znaků pro druh i , a $\boldsymbol{\beta}$ je vektor $n+1$ parametrů. Tento model nezávisí na čase a studovaná vlastnost může být spojitá i diskrétní (Paradis, 2005). Značnou nevýhodou oproti jiným modelům je definice λ – nejedná se o přesnou hodnotu rychlosti speciace, ale o pravděpodobnost speciační události, která může nabývat jen hodnot od nule do jedné (Paradis, 2005).

Další možností je zahrnout kromě různých rychlostí speciace či extinkce i možnost přechodu mezi jednotlivými stavy sledovaného znaku. Ty popisují tzv. SSE modely. V nejjednodušším případě modelu BiSSE je to stav binární – tedy přítomnost či nepřítomnost sledovaného znaku q . Pro každý stav znaku existuje pravděpodobnost přechodu tohoto stavu na stav jiný a tomu odpovídající rychlost speciace a extinkce. Pro takto definovaný model platí, že množství linií se znakem v jednotlivých stavech odpovídá soustavě obyčejných diferenciálních rovnic

$$\begin{aligned} \frac{dN_0}{dt} &= \lambda_0 N_0 - \mu_0 N_0 - q_0 n N_0 + q_1 N_1 \\ \frac{dN_1}{dt} &= \lambda_1 N_1 - \mu_1 N_1 - q_1 N_1 + q_0 N_0. \end{aligned} \quad (1.38)$$

Jinak řečeno, změna počtu druhů s jednotlivými stavy je dána příbytkem nových druhů a úbytkem druhů starých a dále příbytkem či úbytkem druhů, které změnilly stav znaku. (Maddison, Midford a Otto, 2007).

Existují i modely rozšiřující základní předpoklad binárního stavu. V případě sledování znaku s více než jen dvěma stavy lze použít MuSSE (Fitzjohn, 2012). Pokud chceme sledovat kvantitativní znak, lze použít QuaSSE (Fitzjohn, 2010). V případě zkoumání biogeografických vlivů lze použít model GeoSSE (Goldberg, Lancaster a Ree, 2011).

Sledovaný znak nemusí být nutně příčinou jiné rychlosti speciace pro jednotlivé stavy znaku, ale může se jednat jen o asociaci (Maddison, Midford a Otto, 2007). Existuje pravděpodobnost, že existuje další, námi nesledovaný znak, který se také podílí na změně diversifikačních parametrů. To předpokládá model HiSSE, který kromě normálního znaku reflektuje i znak skrytý (Beaulieu a O'Meara, 2016). Za zmínku stojí, že i rozšířená verze BAMM umožňuje sledovat vliv znaku na diversifikační parametry (Rabosky *et al.*, 2014).

Nevýhodou BISSE je, že jeho schopnost detekovat rychlost speciace závisí na stavu kořene a nevyrovnanosti jednotlivých rychlostí (Gamisch, 2016). Ačkoliv BiSSE bylo vyčítáno, že k adekvátnímu odhadu parametrů vyžaduje rozsáhlé fylogeneze o stovkách druhů a výraznou asymetrii speciálních rychlostí (Maddison, Midford a Otto, 2007; Davis, Midford a Maddison, 2013), bylo to nejspíše způsobené nadhodnocením chyby II. typu. K prokázání vlivu stavu postačí, aby počet druhů byl větší než 30. Pokud je však potřeba mít přesnější odhady jednotlivých rychlostí, je nutné zahrnout větší počet druhů (Gamisch, 2016). Je však nutné být na pozoru, jelikož SSE modely příliš snadno prokazují vliv neutrálních znaků, které nemají vliv na speciaci či extinkci (Rabosky a Goldberg, 2015). Navíc BiSSE poskytuje horší výsledky u fylogenezí s klesající diversifikací, vzhledem k tomu, že může detekovat neexistující rozdíly rychlostí speciace (Simpson *et al.*, 2018). Jako reakce na tyto nedostatky SSE metod byl vyvinut STRAPP (Rabosky a Huang, 2016), permutační test, který dokáže odhalit vliv znaků na rychlost speciace a extinkce extrahované z BAMM. Jeho nevýhodou však je, že je omezen heterogenní fylogeneze a k detekci potřebuje mít velkou fylogenezi. Navíc v případě diskrétních stavů dokáže rozlišit jen mezi dvěma vlastnostmi (Rabosky a Huang, 2016). Jako další reakce byla vyvinuta nemodelová metoda FiSSE vycházející z DR statistiky zkoumající vliv binárních vlastností. Na rozdíl od

detekce změn extinkce, tato metoda poskytuje robustní odhady rychlosti speciace i při konstantní diversifikaci. Autoři této metody doporučují její používání v kombinaci s jinými SSE metodami jako dodatečnou kontrolu výsledků (Rabosky a Goldberg, 2017).

Co skutečně měříme?

Ačkoliv je teoretický rozdíl mezi rychlostí speciace a diversifikace jasný, v případě jednotlivých modelů tyto pojmy mohou splývat. V případě Yuleho modelu se jedná o identitu – pokud máme rekonstruovanou fylogenezi, u které se předpokládá, že vznikla na základě Yuleho procesu, rychlost diversifikace odpovídá rychlosti speciace. Je ale nutné si uvědomit, že molekulární fylogeneze, u kterých se extinkce jeví jako nulové, mohou ve skutečnosti mít ve své historii masové extinkce, které mohou imitovat časnou rychlou diversifikaci (Crisp a Cook, 2009; Rabosky, 2010). Navíc pro malé klady je odhad extinkce často nulový (Bokma 2008; Purvis 2008).

V případě birth-death modelů, kde rychlost extinkce není nulová, je mezi rychlostí diversifikace a speciace vhodné rozlišovat jen pokud jsme tyto procesy schopni relevantně změřit. Když je extinkční frakce velmi malá, diversifikační proces je dán hlavně λ a rychlost extinkce lze zanedbat. Kromě toho, pokud nemáme dostupná fosilní data, samotná molekulární fylogeneze poskytuje jen nepřesný odhad rychlosti extinkce a tedy i rychlosti diversifikace. Je to dáno tím, že dochází k narůstajícímu rozptylu rychlosti diversifikace při narůstající extinkční frakci (Rabosky, 2010). Tento nálezný je obzvláště patrný při velké heterogenitě diversifikačních rychlostí, což je typické pro velké fylogeneze (Rabosky, 2010, 2016a; Beaulieu a O'Meara, 2016).

Pokud máme simulované fylogenetické stromy, u kterých známe skutečnou rychlost λ a μ , lze tyto parametry odhadnout jednotlivými metodami. V případě nárůstu ε u BAMM, ND, TB dochází k exponenciálnímu růstu absolutní střední chyby rychlosti diversifikace, zatímco u rychlosti speciace se výrazněji nemění. Z toho vyplývá, že spíše než celkovou rychlost diversifikace popisují tyto metody hlavně rychlost speciace (Title a Rabosky, 2019). Je nutné si ale uvědomit, že simulované stromy se mohou lišit od stromů reálných, které mohou být zatíženy různými zkresleními jako je například nekompletní fylogeneze, nebo odchylkami od Poissonova procesu (Title a Rabosky, 2019).

Louca a Pennell (2020) ukázali, že zásadní nevýhodou časově-dependentních modelů je jejich neurčitelnost, tedy určení jednoznačných parametrů modelu jen na

základě žijících druhů. Existuje totiž nekonečné množství modelů (kongruenční třída) s různými parametry, které mohou popisovat rekonstruovanou fylogenezi. Kvůli tomu není možné určit skutečnou (jednoznačnou) diversifikační dynamiku (Louca a Pennell, 2020). Tento zásadní nedostatek lze eliminovat, pokud je předem zvolené určité omezení - například v podobě zahrnutí fosilních dat nebo znalosti očekávaných parametrů modelů (Louca a Pennell, 2020). Jako další způsob řešení Louca a Pennell (2020) zavádí tzn. přitažené rychlosti (anglicky pulled rates) λ_p , μ_p , r_p . Přitažená rychlost speciace λ_p je určena jako

$$\lambda_p(t) = \lambda(t)(1 - E(t)), \quad (1.39)$$

kde E je pravděpodobnost, že linie nebude zahrnuta do fylogeneze. Z rovnice 1.39 vyplývá, že λ_p se bude rovnat rychlosti speciace tehdy, pokud bude rychlost extinkce nulová (a tedy i nulová pravděpodobnost existence nezahrnutých linií). Narůstající extinkce a tedy i množství nezahrnutých linií způsobí snížení λ_p (Louca *et al.*, 2018; Helmstetter *et al.*, 2022). Přitažená rychlost speciace λ_p tedy odpovídá takové rychlosti speciace, která tvoří dLTT pro danou kongruenční třídu za předpokladu, že je kompletní fylogeneze a je nulová extinkce (Louca a Pennell, 2020). Tato omezení však platí hlavně pro kvantitativní určení parametrů. Pro kvalitativní změny (dynamika rychlosti speciace) se různé modely ze stejné kongruenční třídy chovají obdobně, a je tedy možné tyto změny detekovat v podobě náhlých událostí. Navíc chyby odhady parametrů jsou nejmenší u recentních druhů a u nich lze tedy rychlost speciace určit poměrně přesně. Naopak určení trendu rychlosti speciace u recentních druhů není spolehlivé (Kopperud, Magee a Höhna, 2023). Rozptyl rychlosti speciace je u jednotlivých modelů z kongruenční třídy výrazně menší než u rychlosti extinkce a tedy i přesnost určení rychlosti speciace je vyšší než u rychlosti extinkce, což je ve shodě předchozími pracemi (Title a Rabosky, 2019; Kopperud, Magee a Höhna, 2023).

3 Rychlosti speciace obratlovců

Rozdíly speciálních rychlostí mezi jednotlivými skupinami obratlovců jsou poměrně značné, například ptáci (Aves) mají až dvojnásobnou průměrnou rychlost speciace oproti obojživelníkům (Amphibia) nebo rybám (Osteichthyes; Marin a Hedges, 2016). V tabulce 1 jsou uvedeny vybrané skupiny obratlovců se stanovenou rychlostí speciace. Tato tabulka není vyčerpávající a má hlavně za cíl doplnit předchozí text o stanovení rychlosti speciace a případně demonstrovat rozdíly mezi různými metodami. Z této tabulky je patrné, že existují znaky či vlastnosti prostředí, které mohou ovlivňovat rychlost speciace. Tyto rozdíly mohou být výrazné. Za zmínku například stojí významný rozdíl rychlosti speciace mezi pevninskými ($0,064 \text{ Ma}^{-1}$) a galapážskými druhy ($0,36 \text{ Ma}^{-1}$) čeledi Testudinidae (Román-Palacios a Wiens, 2018). Zajímavý je i rozdíl mezi rychlostmi speciace u ptáků nového a starého světa (Pulido-Santacruz a Weir, 2016). Vliv zeměpisné šířky na jednotlivé taxony není jednoznačný a může být i kladově specifický. Kennedy *et al.* (2014) prokázal, že rychlost speciace podřádu pěvců Tyrani vykazuje latitudinální gradient λ_{DR} , kde jsou rychlosti speciace menší při rovníku. Naopak jejich sesterská skupina Passeri má λ_{DR} blízké $0,2 \text{ Ma}^{-1}$ ve všech zeměpisných šířkách mimo druhy nacházející v mírném pásmu Severní Ameriky (Kennedy *et al.*, 2014). Obdobně Pyron (2013) popsal, že rychlost speciace je u obojživelníků u v tropech vyšší než v mírném pásmu (Pyron a Wiens, 2013). Tyto rozdíly ale mohou být dány i použitou metodou. Například Rabosky *et al.* (2015) demonstroval, že vliv zeměpisné šířky na rychlost speciace ptáků je patrný jen při použití časově-konstantního BAMM modelu, kdy pro tropy byla stanovena rychlost speciace $0,17 \text{ Ma}^{-1}$ a pro mírné pásmo $0,21 \text{ Ma}^{-1}$. Pokud však tato limitace není zahrnuta, američtí tropičtí ptáci mají λ_{BAMM} $0,139 \text{ Ma}^{-1}$, a v rychlosti speciace se nijak výrazně neliší od ptáků mírného pásma, kteří mají λ_{BAMM} $0,140 \text{ Ma}^{-1}$ s téměř shodným rozložením individuálních rychlostí speciace (Rabosky, Title and Huang, 2015).

Jako příklad závislosti rychlosti speciace na znaku lze uvést vliv aposematismu u některých druhů žab. Pomocí BiSSE se zjistilo, že aposematické druhy mají až 2,2krát větší rychlost speciace než ty druhy, které mají kryptické zbarvení (Santos *et al.*, 2014).

Podrobný výčet jednotlivých znaků a analýza těchto vztahů však přesahuje rozsah této práce.

Tabulka 1. Vybrané práce popisující rychlost speciace různých skupin obratlovců, které jsou stanovené různými metodami.

| Autor | Taxon | Metoda | Rychlost speciace λ (Ma^{-1}) | Poznámka |
|---------------------------------------|-----------------|---------------|---|--|
| Kirchhoff <i>et al.</i> (2017) | Myliobatoidei | ClaSSE | 0,037 | platí pro sladkovodní i mořské druhy; brakické druhy mají rychlost speciace nižší. |
| Sorenson <i>et al.</i> (2014) | Galeomorphii | MuSSE | 0,042 | pelagické druhy |
| | | | 0,048 | šelfové druhy |
| | | | 0,053 | hlubokomořské druhy |
| Rabosky <i>et al.</i> (2013) | Osteichthyes | BAMM | 0,078 - 0,14 | Většina druhů |
| Rabosky (2020) | Osteichthyes | BAMM | 0,121 | Mořské druhy |
| | | DR | 0,155 | Mořské druhy |
| | | BAMM | 0,216 | Sladkovodní druhy |
| | | DR | 0,257 | Sladkovodní druhy |
| Pyron (2013) | Amphibia | GeoSSE | 0,0565 | druhy tropického pásma |
| | | | 0,0379 | druhy mírného pásma |
| Rabosky <i>et al.</i> (2014) | Sphenomorphinae | BAMM | 0,104 | |
| Marin <i>et al.</i> (2016) | Amphibia | BAMM | 0,078 | druhy tropického pásma |
| | | | 0,083 | druhy mírného pásma |
| Liedtke <i>et al.</i> (2016) | Bufonidae | BAMM | 0,15 | |
| García-Rodríguez <i>et al.</i> (2021) | Amphibia | FisSE | 0,087 | vysoká topografická |

| | | | | |
|--|--------------------|--------|---------------|---|
| | | | | komplexita |
| | | | 0,074 | nízká topografická komplexita |
| Rodrigues a Diniz-Filho (2016) | Testudines | BAMM | 0,059 | |
| Alencar <i>et al.</i> (2016) | Vipaeiridae | BAMM | 0,09 | |
| Lee <i>et al.</i> (2016) | Elapidae | BAMM | 0,146 | |
| Singhal <i>et al.</i> (2022) | Squamata | CLaDS | 0,018 – 0,424 | |
| Giles a Arbuckle (2022) | <i>Bradypodion</i> | BAMM | 0,115 | |
| | Chamaeleonidae | BAMM | 0,058 | po vyřazení rodu <i>Bradypodion</i> |
| Eo a DeWoody (2010) | Aves | CRBD | 1,04 | |
| Burns <i>et al.</i> (2014) | Geospizinae | BAMM | 0,6 | vrchol adaptivní radiace |
| Rabosky, Title, Huang (2015) | Aves | BAMM | 0,14 | |
| Rolland a Salamin (2016) | Aves | ClaSSE | 0,064 | generalisté |
| | | | 0,2 | specialisté |
| Marin a Hedges (2016) | Aves | BAMM | 0,15 | |
| Sun <i>et al.</i> (2017) | Anseriformes | BAMM | ~0,3 | |
| Harvey <i>et al.</i> (2017) | Aves | DR | 0,16 | americké druhy |
| | | BAMM | 0,14 | americké druhy |
| Inostroza-Michael <i>et al.</i> (2018) | Furnariidae | QuaSSE | 0,26 | druhy se středně velký rozšířením |
| | | | 0,01 | druhy s malým nebo velkým relativním rozšířením |
| Maliet, <i>et al.</i> (2019) | Aves | CLaDS | 0,15 | |
| Cai <i>et al.</i> (2020) | <i>Zosterops</i> | BAMM | 0,8 | |
| Vallejos-Garrido <i>et</i> | Sigmodontinae | CLaDS | 0,14 – 2,2 | |

| | | | | |
|-------------------|---------------------|--------|--------|------------------------|
| <i>al.</i> (2023) | | | | |
| Rabosky (2014) | <i>Cetacea</i> | BAMM | ~0,13 | |
| Salamin (2016) | Mammalia | ClasSE | 0,063 | generalisté |
| | | | 0,184 | specialisté |
| Marin (2016) | Mammalia | BAMM | 0,136 | druhy tropického pásma |
| | | | 0,142 | druhy mírného pásma |
| Scott (2022) | <i>Homo sapiens</i> | MiSSE | 0,2516 | |
| | Primates | | 0,3104 | |

4 Závěr

Stanovení rychlosti speciace je klíčové k porozumění procesu diversifikace, proto k je jejímu adekvátnímu určení nezbytné pochopení použité metodologie. Ačkoliv je problematika velmi široká, v této práci byly popsány nejdůležitější a nejpoužívanější metody a jejich vzájemné vztahy a rozdíly.

Výběr metody by měl záviset na konkrétní výzkumné otázce, studovaných taxonech a datech, které jsou k dispozici. Způsoby odhadu λ jsou velice různorodé a mohou poskytovat rozdílné výsledky na základě vstupních předpokladů o probíhajícím diversifikačním procesu. Je nutné si uvědomit, že použité modelové a nemodelové metody jsou jen aproximací reality, kterou lze popsat více různými způsoby. Názorným příkladem je odhad parametrů speciace a extinkce molekulárních fylogenezí, kdy stejný diversifikační proces může být popsán několika různými způsoby a různými hodnotách parametrů λ a μ . Extrémním příkladem je stanovení hodnot pro skupinu Gnathostomata, kde může být diversifikační proces popsán $\lambda = 5,05 \text{ Ma}^{-1}$ a $\mu = 5,04 \text{ Ma}^{-1}$, stejně tak i pomocí prostého Yuleho modelu, kdy $\lambda = 0,059 \text{ Ma}^{-1}$ a $\mu = 0 \text{ Ma}^{-1}$ - hodnota rychlosti speciace je v druhém případě skoro 86krát menší (Alfaro *et al.*, 2009). Volba vhodného modelu tedy spočívá ve správném použití statistických metod, kterými dokážeme kvalitu obou modelů zhodnotit. V některých případech se však různé modely mohou jevit statisticky ekvivalentní, přestože jejich biologická interpretace může výrazně odlišná. Navíc je nutné si uvědomit, že se metodologie vyvíjí poměrně rychle a použití jednoduchých postupů se již nemusí jevit jako dostačující. Dříve udávaná rychlost diversifikace v předchozích pracích ve skutečnosti nejspíše odpovídá hlavně rychlosti speciace (Title a Rabosky, 2019). Louca a Pennell (2020) navíc demonstrovali, že výsledky předchozích prací, které popisovaly rychlost speciace a jiné diversifikační parametry, mohou být značně zavádějící až mylné, jelikož nehomogenní modely, které popisují diversifikační dynamiku, nejsou určitelné jen na základě molekulární fylogeneze (Louca a Pennell, 2020). Oproti tomu práce zkoumající závislost rychlosti speciace na znacích pomocí SSE metod vychází z jiných předpokladů jako je nezávislost rychlosti speciace na čase a předpoklad rozdílu mezi jednotlivými klady. Z toho vyplývá, že rozdíly rychlostí speciace mezi jednotlivými skupinami mohou být věrohodné, ačkoliv se nemusí jednat o skutečnou rychlost speciace (Helmstetter *et al.*, 2022). Výsledky prací založených na měření vrcholových rychlostí speciace jsou poměrně přesné, jak je například vidět na konzistentních výsledcích rychlosti speciace

ptáků pomocí BAMM a DR (vizte práce v tabulce 1). Tyto práce by se však neměly pokoušet popisovat trend. Louca a Pennell (2020) uvádí, že tato změna paradigmatu může být prospěšná, jelikož budoucí práce se mohou zaměřit na skutečně určité parametry jako jsou přitažené rychlosti (Louca a Pennell, 2020). Vzhledem k výše zmíněným důvodům se jeví integrace molekulární fylogeneze a fosilních dat jako poměrně zásadní k přesnějšímu hodnocení diversifikační dynamiky na zemi v minulosti.

5 Použitá literatura

- Akaike, H. (1992) 'Information Theory and an Extension of the Maximum Likelihood Principle', in B.N. Petrov and F. Csaki (ed.) *Proceedings of the 2nd International Symposium on Information Theory*. Budapest, Akademia Kiado, pp. 610–624. doi: 10.1007/978-1-4612-0919-5_38.
- Alencar, L. R.V., Quental, T. B., Grazziotin, F. G., Alfaro, M. L., Martins, M., Venzon, M., Zaher, H. (2016) 'Diversification in vipers: Phylogenetic relationships, time of divergence and shifts in speciation rates', *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Elsevier Inc., 105, pp. 50–62. doi: 10.1016/j.ympev.2016.07.029.
- Alexander Pyron, R., Wiens, J. J. (2013) 'Large-scale phylogenetic analyses reveal the causes of high tropical amphibian diversity', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 280(1770). doi: 10.1098/rspb.2013.1622.
- Alfaro, M. E., Santini, F., Brock, C., Alamillo, H., Dornburg, A., Rabosky, D. L., Carnevale, G., Harmon, L. J. (2009) 'Nine exceptional radiations plus high turnover explain species diversity in jawed vertebrates', *Proceedings of the National Academy of Sciences*. National Academy of Sciences, 106(32), pp. 13410–13414. doi: 10.1073/PNAS.0811087106.
- Baker, H. G. (1959) 'Reproductive Methods as Factors in Speciation in Flowering Plants', *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 24(0), pp. 177–191. doi: 10.1101/sqb.1959.024.01.019.
- Baldwin, B. G., Sanderson, M. J. (1998) 'Age and rate of diversification of the Hawaiian silversword alliance (Compositae)', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 95(16), pp. 9402–9406. doi: 10.1073/pnas.95.16.9402.
- Barido-Sottani, J., Vaughan, T. G., Stadler, T. (2020) 'A Multitype Birth–Death Model for Bayesian Inference of Lineage-Specific Birth and Death Rates', *Systematic Biology*, 0(0), pp. 1–14. doi: 10.1093/sysbio/syaa016.
- Beaulieu, J. M., O'Meara, B. C. (2016) 'Detecting hidden diversification shifts in models of trait-dependent speciation and extinction', *Systematic Biology*, 65(4), pp. 583–601. doi: 10.1093/sysbio/syw022.
- Beaulieu, J. M., O'Meara, B. C. (2023) 'Fossils Do Not Substantially Improve, and May even Harm, Estimates of Diversification Rate Heterogeneity', *Systematic Biology*, 72(1), pp. 50–61. doi: 10.1093/sysbio/syac049.
- Bromham, L., Penny, D. (2003) 'The modern molecular clock', *Nature Reviews Genetics*, 4(3), pp. 216–224. doi: 10.1038/nrg1020.
- Budd, G. E., Mann, R. P. (2018) 'History is written by the victors: The effect of the push of the past on the fossil record', *Evolution*, 72(11), pp. 2276–2291. doi: 10.1111/evo.13593.
- Burns, K. J., Shultz, A. J., Title, P. O., Mason, N. A., Barker, F. K., Klicka, J., Lanyon, S. M., Lovette, I. J. (2014) 'Phylogenetics and diversification of tanagers (Passeriformes: Thraupidae), the largest radiation of Neotropical songbirds', *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Elsevier Inc., 75(1), pp. 41–77. doi: 10.1016/j.ympev.2014.02.006.
- Cai, T., Shao, S., Kennedy, J. athan D., Alström, P., Moyle, R. G., Qu, Y., Lei, F., Fjeldså, J. (2020) 'The role of evolutionary time, diversification rates and dispersal in determining the global diversity of a large radiation of passerine birds', *Journal of Biogeography*, (February 2019), pp. 1–14. doi: 10.1111/jbi.13823.
- Cavanaugh, J. E. (1997) 'Unifying the derivations for the Akaike and corrected Akaike information criteria', *Statistics and Probability Letters*, 33(2), pp. 201–208. doi: 10.1016/s0167-7152(96)00128-9.
- Černý, D., Madzia, D., Slater, G. J. (2022) 'Empirical and Methodological Challenges to the Model-Based Inference of Diversification Rates in Extinct Clades', *Systematic Biology*, 71(1), pp. 153–171. doi: 10.1093/sysbio/syab045.

- Crisp, M. D., Cook, L. G. (2009) 'Explosive radiation or cryptic mass extinction? interpreting signatures in molecular phylogenies', *Evolution*, 63(9), pp. 2257–2265. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00728.x.
- Davis, M. P., Midford, P. E., Maddison, W. (2013) 'Exploring power and parameter estimation of the BiSSE method for analyzing species diversification', *BMC Evolutionary Biology*, 13(1). doi: 10.1186/1471-2148-13-38.
- Didier, G., Royer-Carenzi, M., Laurin, M. (2012) 'The reconstructed evolutionary process with the fossil record', *Journal of Theoretical Biology*. Elsevier, 315, pp. 26–37. doi: 10.1016/j.jtbi.2012.08.046.
- Edwards, D. (1990) 'Constraints on Silurian and Early Devonian phytogeographic analysis based on megafossils', *Geological Society Memoir*, 12(1), pp. 233–242. doi: 10.1144/GSL.MEM.1990.012.01.22.
- Eo, S. H., DeWoody, J. A. (2010) 'Evolutionary rates of mitochondrial genomes correspond to diversification rates and to contemporary species richness in birds and reptiles', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1700), pp. 3587–3592. doi: 10.1098/rspb.2010.0965.
- Etienne, R. S., Haegeman, B., Stadler, T., Aze, T., Pearson, P. N., Purvis, A., Phillimore, A. B. (2012) 'Diversity-dependence brings molecular phylogenies closer to agreement with the fossil record', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1732), pp. 1300–1309. doi: 10.1098/rspb.2011.1439.
- Etienne, R. S., Apol, M. E. F. (2009) 'Estimating speciation and extinction rates from diversity data and the fossil record', 63(1), pp. 244–255. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00537.x.
- Etienne, R. S., Morlon, H. and Lambert, A. (2014) 'Estimating the duration of speciation from phylogenies', *Evolution*, 68(8), pp. 2430–2440. doi: 10.1111/evo.12433.
- Etienne, R. S., Rosindell, J. (2011) 'Prolonging the Past Counteracts the Pull of the Present : Protracted Speciation Can Explain Observed Slowdowns in Diversification Prolonging the Past Counteracts the Pull of the Present : Protracted Speciation Can Explain Observed Slowdowns in Diversification', (May 2014). doi: 10.1093/sysbio/syr091.
- Fišer, C., Robinson, C. T., Malard, F. (2018) 'Cryptic species as a window into the paradigm shift of the species concept', *Molecular Ecology*, 27(3), pp. 613–635. doi: 10.1111/mec.14486.
- Fitzjohn, R. G. (2010) 'Quantitative traits and diversification', *Systematic Biology*, 59(6), pp. 619–633. doi: 10.1093/sysbio/syq053.
- Fitzjohn, R. G. (2012) 'Diversitree: Comparative phylogenetic analyses of diversification in R', *Methods in Ecology and Evolution*, 3(6), pp. 1084–1092. doi: 10.1111/j.2041-210X.2012.00234.x.
- Foote, M. (2000) 'Origination and extinction components of taxonomic diversity: general problems', *Paleobiology*, 26(sp4), pp. 74–102. doi: 10.1666/0094-8373(2000)26[74:oaecot]2.0.co;2.
- Fountaine, T. M. R., Benton, M.J., Dyke, G. J., Nudds, R. L. (2005) 'The quality of the fossil record of Mesozoic birds', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1560), pp. 289–294. doi: 10.1098/rspb.2004.2923.
- Freckleton, R. P., Phillimore, A. B., Pagel, M. (2008) 'Relating traits to diversification: A simple test', *American Naturalist*, 172(1), pp. 102–115. doi: 10.1086/588076.
- Gamisch, A. (2016) 'Notes on the statistical power of the binary state speciation and extinction (BiSSE) model', *Evolutionary Bioinformatics*, 12(Table 1), pp. 165–174. doi: 10.4137/EBO.S39732.
- García-Rodríguez, A., Martínez, P. A., Oliveira, B. F., Velasco, J. A., Pyron, R. A., Costa, G. C. (2021) 'Amphibian speciation rates support a general role of mountains as biodiversity pumps', *American Naturalist*, 198(3), pp. 68–79. doi: 10.1086/715500.
- Geyer, C. J., Chain, M., Carlo, M. (1991) 'Markov Chain Monte Carlo Maximum Likelihood', in *Computing Science and Statistics, Proceedings of the 23rd Symposium on the Interface*. Interface Foundation of North America, pp. 156–163.

- Giles, S. A. W., Arbuckle, K. (2022) ‘Diversification dynamics of chameleons (Chamaeleonidae)’, *Journal of Zoology*, 318(4), pp. 241–252. doi: 10.1111/jzo.13019.
- Goldberg, E. E., Lancaster, L. T., Ree, R. H. (2011) ‘Phylogenetic inference of reciprocal effects between geographic range evolution and diversification’, *Systematic Biology*, 60(4), pp. 451–465. doi: 10.1093/sysbio/syr046.
- Harvey, M. G., Seeholzer, G. F., Smith, B. T., Rabosky, D. L., Cuervo, A. M., Brumfield, R. T. (2017) ‘Positive association between population genetic differentiation and speciation rates in New World birds’, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 114(24), pp. 6328–6333. doi: 10.1073/pnas.1617397114.
- Harvey, P. H., May, R. M., Nee, S. (1994) ‘Phylogenies Without Fossils’, *Evolution*, 48(3), pp. 523–529. doi: 10.1111/j.1558-5646.1994.tb01341.x.
- Hastings, W. K. (1970) ‘Monte Carlo Sampling Methods Using Markov Chains and Their Applications’, *Biometrika*, 57(1), p. 97. doi: 10.2307/2334940. Helmstetter, A. J. *et al.* (2022) ‘Pulled Diversification Rates, Lineages-Through-Time Plots, and Modern Macroevolutionary Modeling’, *Systematic Biology*, 71(3), pp. 758–773. doi: 10.1093/sysbio/syab083.
- Hey, J. (1992) ‘Using Phylogenetic Trees to Study Speciation and Extinction’, *Evolution*, 46(3), p. 627. doi: 10.2307/2409633.
- Hubell, G. (1996) ‘Using Tooth Structure to Determine the Evolutionary History of the White Shark’, in *Great White Sharks*. Elsevier, pp. 9–18. doi: 10.1016/B978-012415031-7/50004-5.
- Hunt, G., Slater, G. (2016) ‘Integrating Paleontological and Phylogenetic Approaches to Macroevolution’, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47(1), pp. 189–213. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-112414-054207.
- Inostroza-Michael, O. *et al.* (2018) ‘Interspecific geographic range size–body size relationship and the diversification dynamics of Neotropical furnariid birds’, *Evolution*. Society for the Study of Evolution, 72(5), pp. 1124–1133. doi: 10.1111/evo.13481.
- Jetz, W., Thomas, G. H., Joy, J. B., Hartmann, K., Mooers, A. O. (2012) ‘The global diversity of birds in space and time’, *Nature*, 491(7424), pp. 444–448. doi: 10.1038/nature11631.
- Kass, R. E. and Raftery, A. E. (1995) ‘Bayes Factors’, *Journal of the American Statistical Association*, 90(430), p. 773. doi: 10.2307/2291091.
- Kendall, D. G. (1948) ‘On the Generalized “Birth-and-Death” Process’, *The Annals of Mathematical Statistics*, 19(1), pp. 1–15. doi: 10.1214/aoms/1177730285.
- Kendall, D. G. (1949) ‘Stochastic Processes and Population Growth’, *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 11(2), pp. 230–282. doi: 10.1111/j.2517-6161.1949.tb00032.x.
- Kennedy, J. D., Wang, Z., Weir, J. T., Rahbek, C., Fjeldså, J., Price, T. D. (2014) ‘Into and out of the tropics: The generation of the latitudinal gradient among New World passerine birds’, *Journal of Biogeography*, 41(9), pp. 1746–1757. doi: 10.1111/jbi.12346.
- Kirchhoff, K. N., Hauffe, T., Stelbrink, B., Albrecht, C., Wilke, T. (2017) ‘Evolutionary bottlenecks in brackish water habitats drive the colonization of fresh water by stingrays’, *Journal of Evolutionary Biology*, 30(8), pp. 1576–1591. doi: 10.1111/jeb.13128.
- Kopperud, B. T., Magee, A. F., Höhna, S. (2023) ‘Rapidly changing speciation and extinction rates can be inferred in spite of nonidentifiability’, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 120(7), pp. 1–8. doi: 10.1073/pnas.2208851120.
- Kubo, T., Iwasa, Y. (1995) ‘Inferring the Rates of Branching and Extinction from Molecular Phylogenies’, *Evolution*, 49(4), p. 694. doi: 10.2307/2410323.
- Kyrpides, N., Overbeek, R., Ouzounis, C. (1999) ‘Universal protein families and the functional content of the last universal common ancestor’, *Journal of Molecular Evolution*, 49(4), pp. 413–423. doi:

10.1007/PL00006564.

- Lambert, A., Morlon, H., Etienne, R. S. (2015) ‘The reconstructed tree in the lineage-based model of protracted speciation’, *Journal of Mathematical Biology*, 70(1–2), pp. 367–397. doi: 10.1007/s00285-014-0767-x.
- Lee, M. S. Y., Sanders, K. L., King, B., Palci, A. (2016) ‘Diversification rates and phenotypic evolution in venomous snakes (Elapidae)’, *Royal Society Open Science*, 3(1). doi: 10.1098/rsos.150277.
- Liedtke, H. C. Müller, H., Rödel, M. O., Menegon, M., Gonwouo, L. G. N., Barej, M. F., Gvoždík, V., Schmitz, A., Channing, A., Nagel, P., Loader, S. P. (2016) ‘No ecological opportunity signal on a continental scale? Diversification and life-history evolution of African true toads (Anura: Bufonidae)’, *Evolution; international journal of organic evolution*, 70(8), pp. 1717–1733. doi: 10.1111/evo.12985.
- Linder, H. P., Hardy, C. R., Rutschmann, F. (2005) ‘Taxon sampling effects in molecular clock dating: An example from the African Restionaceae’, *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 35(3), pp. 569–582. doi: 10.1016/j.ympev.2004.12.006.
- Lloyd, G. T., Young, J. R., Smith, A. B. (2012) ‘Taxonomic Structure of the Fossil Record is Shaped by Sampling Bias’, *Systematic Biology*, 61(1), pp. 80–89. doi: 10.1093/sysbio/syr076.
- Losos, J. B. and Adler, F. R. (1995) ‘Stumped by Trees? A Generalized Null Model for Patterns of Organismal Diversity’, *The American Naturalist*, 145(3), pp. 329–342. doi: 10.1086/285743.
- Louca, S., Shih, P. M., Pennell, M. W., Fischer, W. W., Parfrey, L. W., Doebeli, M. (2018) ‘Bacterial diversification through geological time’, *Nature Ecology and Evolution*. Springer US, 2(9), pp. 1458–1467. doi: 10.1038/s41559-018-0625-0.
- Louca, S., Pennell, M. W. (2020) ‘Extant timetrees are consistent with a myriad of diversification histories’, *Nature*. Springer US, 580(7804), pp. 502–505. doi: 10.1038/s41586-020-2176-1.
- Maddison, W. P., Midford, P. E., Otto, S. P. (2007) ‘Estimating a binary character’s effect on speciation and extinction’, *Systematic Biology*, 56(5), pp. 701–710. doi: 10.1080/10635150701607033.
- Magallón, S., Sanderson, M. J. (2001) ‘Absolute diversification rates in angiosperm clades’, *Evolution*, 55(9), pp. 1762–1780. doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00826.x.
- Maliet, O., Hartig, F., Morlon, H. (2019) ‘A model with many small shifts for estimating species-specific diversification rates’, *Nature Ecology and Evolution*. Springer US, 3(7), pp. 1086–1092. doi: 10.1038/s41559-019-0908-0.
- Marin, J., Hedges, S. B. (2016) ‘Time best explains global variation in species richness of amphibians, birds and mammals’, *Journal of Biogeography*, 43(6), pp. 1069–1079. doi: 10.1111/jbi.12709.
- Marshall, C. R., Quental, T. B. (2016) ‘The uncertain role of diversity dependence in species diversification and the need to incorporate time-varying carrying capacities’, *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 371(1691). doi: 10.1098/rstb.2015.0217.
- Marx, F. G., Uhen, M. D. (2010) ‘Climate, Critters, and Cetaceans: Cenozoic drivers of the evolution of modern whales’, *Science*, 327(5968), pp. 993–996. doi: 10.1126/science.1185581.
- May, M. R., Moore, B. R. (2016) ‘How Well Can We Detect Lineage-Specific Diversification-Rate Shifts? A Simulation Study of Sequential AIC Methods’, *Systematic Biology*, 65(6), pp. 1076–1084. doi: 10.1093/sysbio/syw026.
- McPeck, M. A. (2009) ‘Problems detecting density-dependent diversification on phylogenies’, *Proceedings of the Royal Society B*, 276(1659), pp. 993–994. doi: 10.1098/rspb.2008.1249.
- Metropolis, N., Rosenbluth, A. W., Rosenbluth, M. N., Teller, A. H., Teller, E. (1953) ‘Equation of state calculations by fast computing machines’, *The Journal of Chemical Physics*, 21(6), pp. 1087–1092. doi: 10.1063/1.1699114.
- Meyer, A. L. S., Wiens, J. J. (2017) ‘Estimating diversification rates for higher taxa: BAMM can give

- problematic estimates of rates and rate shifts', *Evolution*, 72(1), pp. 39–53. doi: 10.1111/evo.13378.
- Mitchell, J. S., Etienne, R. S., Rabosky, D. L. (2019) 'Inferring Diversification Rate Variation from Phylogenies with Fossils', *Systematic Biology*, 68(1), pp. 1–18. doi: 10.1093/sysbio/syy035.
- Mitchell, J. S., Rabosky, D. L. (2017) 'Bayesian model selection with BAMM: effects of the model prior on the inferred number of diversification shifts', *Methods in Ecology and Evolution*, 8(1), pp. 37–46. doi: 10.1111/2041-210X.12626.
- Moen, D. a Morlon, H. (2014) 'Why does diversification slow down?', *Trends in Ecology and Evolution*, 29(4), pp. 190–197. doi: 10.1016/j.tree.2014.01.010.
- Moran, P. A. P. (1951) 'Estimation Methods for Evolutive Processes', *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 13(1), pp. 141–146. doi: 10.1111/j.2517-6161.1951.tb00078.x.
- Moran, P. A. P. (1958) 'Random Processes in Genetics', *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*, 54(01), 60., 54(April 1957), pp. 60–71. doi: doi:10.1017/s0305004100033193.
- Myung, I. J. (2003) 'Tutorial on maximum likelihood estimation', *Journal of Mathematical Psychology*, 47(1), pp. 90–100. doi: 10.1016/S0022-2496(02)00028-7.
- Naeem, S., Prager, C., Weeks, B. Varga, A., Flynn, D. F. B., Griffin, K., Muscarella, R., Palmer, M., Wood, S., Schuster, W. (2016) 'Biodiversity as a multidimensional construct: A review, framework and case study of herbivory's impact on plant biodiversity', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283(1844). doi: 10.1098/rspb.2015.3005.
- Nee, S., Holmes, E. C., May, R. M., Harvey, P. H. (1994) 'Extinction rates can be estimated from molecular phylogenies', *Philosophical Transactions - Royal Society of London, B*, 344(1307), pp. 77–82. doi: 10.1098/rstb.1994.0054.
- Nee, S. (2007) 'INFERRING SPECIATION RATES FROM PHYLOGENIES', *Evolution*, 55(4), pp. 661–668. doi: 10.1111/j.0014-3820.2001.tb00801.x.
- Nee, S. (2006) 'Birth-Death Models in Macroevolution', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. Annual Reviews, 37(1), pp. 1–17. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110035.
- Nee, S., May, R. M., Harvey, P. H. (1994) 'The reconstructed evolutionary process', *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 344(1309), pp. 305–311. doi: 10.1098/rstb.1994.0068.
- Nee, S., Mooers, A., Harvey, P. H. (1992) 'Tempo and mode of evolution revealed from molecular phylogenies', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 89(17), pp. 8322–8326. doi: 10.1073/pnas.89.17.8322.
- Paradis, E. (1997) 'Assessing temporal variations in diversification rates from phylogenies: Estimation and hypothesis testing', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 264(1385), pp. 1141–1147. doi: 10.1098/rspb.1997.0158.
- Paradis, E. (2005) 'Statistical analysis of diversification with species traits', *Evolution*, 59(1), pp. 1–12. doi: 10.1111/j.0014-3820.2005.tb00889.x.
- Pennell, M., W., Eastman, J. M., Slater, G. J., Brown, J. W., Uyeda, J. C., Fitzjohn, R. G., Alfaro, M. E., Harmon, L. J. (2014) 'Geiger v2.0: An expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees', *Bioinformatics*, 30(15), pp. 2216–2218. doi: 10.1093/bioinformatics/btu181.
- Phillimore, A. B., Price, T. D. (2008) 'Density-dependent cladogenesis in birds', *PLoS Biology*, 6(3), pp. 0483–0489. doi: 10.1371/journal.pbio.0060071.
- Pulido-Santacruz, P., Weir, J. T. (2016) 'Extinction as a driver of avian latitudinal diversity gradients', *Evolution*, 70(4), pp. 860–872. doi: 10.1111/evo.12899.
- Pybus, O. G., Harvey, P. H. (2000) 'Testing macro-evolutionary models using incomplete molecular phylogenies', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267(1459), pp. 2267–2272. doi:

10.1098/rspb.2000.1278.

De Queiroz, K. (2007) 'Species concepts and species delimitation', *Systematic Biology*, 56(6), pp. 879–886. doi: 10.1080/10635150701701083.

Quental, T. B., Marshall, C. R. (2010) 'Diversity dynamics: Molecular phylogenies need the fossil record', *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd, 25(8), pp. 434–441. doi: 10.1016/j.tree.2010.05.002.

Rabosky, D. L. (2006) 'LASER: A Maximum Likelihood Toolkit for Detecting Temporal Shifts in Diversification Rates from Molecular Phylogenies', *Evolutionary Bioinformatics*, Online., 2 (2006), pp. 273–276. doi: 10.1177/117693430600200024.

Rabosky, D. L., Donnellan, S. C., Talaba, A. L., Lovette, I. J. (2007) 'Exceptional among-lineage variation in diversification rates during the radiation of Australia's most diverse vertebrate clade', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1628), pp. 2915–2923. doi: 10.1098/rspb.2007.0924.

Rabosky, D. L. (2009) 'Heritability of extinction rates links diversification patterns in molecular phylogenies and fossils', *Systematic Biology*, 58(6), pp. 629–640. doi: 10.1093/sysbio/syp069.

Rabosky, D. L. (2010) 'Extinction rates should not be estimated from molecular phylogenies', *Evolution*, 64(6), pp. 1816–1824. doi: 10.1111/j.1558-5646.2009.00926.x.

Rabosky, D. L. (2013) 'Diversity-Dependence, Ecological Speciation, and the Role of Competition in Macroevolution', *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44(1), pp. 481–502. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-110512-135800.

Rabosky, D. L., Santini, F., Eastman, J., Smith, S. A., Sidlauskas, B., Chang, J., Alfaro, M. E. (2013) 'Rates of speciation and morphological evolution are correlated across the largest vertebrate radiation', *Nature Communications*. Nature Publishing Group, 4, pp. 1–8. doi: 10.1038/ncomms2958.

Rabosky, D. L., Donnellan, S. C., Grundler, M., Lovette, I. J. (2014) 'Analysis and visualization of complex Macroevolutionary dynamics: An example from Australian Scincid lizards', *Systematic Biology*, 63(4), pp. 610–627. doi: 10.1093/sysbio/syu025.

Rabosky, D. L. (2014) 'Automatic detection of key innovations, rate shifts, and diversity-dependence on phylogenetic trees', *PLoS ONE*, 9(2). doi: 10.1371/journal.pone.0089543.

Rabosky, D. L. (2016a) 'Challenges in the estimation of extinction from molecular phylogenies: A response to Beaulieu and O'Meara', *Evolution*, 70(1), pp. 218–228. doi: 10.1111/evo.12820.

Rabosky, D. L. (2016b) 'Reproductive isolation and the causes of speciation rate variation in nature', *Biological Journal of the Linnean Society*, 118(1), pp. 13–25. doi: 10.1111/bij.12703.

Rabosky, D. L. (2018) 'BAMM at the court of false equivalency: A response to Meyer and Wiens', *Evolution*, 72(10), pp. 2246–2256. doi: 10.1111/evo.13566.

Rabosky, D. L. (2019) 'Phylogenies and diversification rates: Variance cannot be ignored', *Systematic Biology*, 68(3), pp. 538–550. doi: 10.1093/sysbio/syy079.

Rabosky, D. L. (2020) 'Speciation rate and the diversity of fishes in freshwaters and the oceans', *Journal of Biogeography*, (September 2019), pp. 1–11. doi: 10.1111/jbi.13839.

Rabosky, D. L. (2015a). BAMM FLIP. Online. Dostupné z: <http://bamm-project.org/time-flip.html>. [citováno 2023-4-20].

Rabosky, D. L. (2015b). *Model BAMM*. Online. Dostupné z: <http://bamm-project.org/faq.html>. [citováno 2023-4-20].

Rabosky, D. L., Goldberg, E. E. (2015) 'Model inadequacy and mistaken inferences of trait-dependent speciation', *Systematic Biology*, 64(2), pp. 340–355. doi: 10.1093/sysbio/syu131.

- Rabosky, D. L., Goldberg, E. E. (2017) 'FiSSE: A simple nonparametric test for the effects of a binary character on lineage diversification rates', *Evolution*, 71(6), pp. 1432–1442. doi: 10.1111/evo.13227.
- Rabosky, D. L., Huang, H. (2016) 'A Robust Semi-Parametric Test for Detecting Trait-Dependent Diversification', *Systematic Biology*, 65(2), pp. 181–193. doi: 10.1093/sysbio/syv066.
- Rabosky, D. L., Lovette, I. J. (2008a) 'Density-dependent diversification in North American wood warblers', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1649), pp. 2363–2371. doi: 10.1098/rspb.2008.0630.
- Rabosky, D. L., Lovette, I. J. (2008b) 'Explosive evolutionary radiations: Decreasing speciation or increasing extinction through time?', *Evolution*, 62(8), pp. 1866–1875. doi: 10.1111/j.1558-5646.2008.00409.x.
- Rabosky, D. L., Mitchell, J. S., Chang, J. (2017) 'Is BAMM Flawed? Theoretical and Practical Concerns in the Analysis of Multi-Rate Diversification Models', *Systematic Biology*, 66(4), pp. 477–498. doi: 10.1093/sysbio/syx037.
- Rabosky, D. L., Title, P. O., Huang, H. (2015) 'Minimal effects of latitude on present-day speciation rates in New World birds', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 282(1809). doi: 10.1098/rspb.2014.2889.
- Raup, D. M. (1972) 'Taxonomic Diversity during the Phanerozoic', *Science*, 177(4054), pp. 1065–1071. doi: 10.1126/science.177.4054.1065.
- Raup, D. M. (1985) 'Mathematical models of cladogenesis', *Paleobiology*, 1(1), pp. 42–52. doi: 10.1017/S0094837300011386.
- Rawlings, L. H., Rabosky, D. L. (2008) 'Python phylogenetics: inference from morphology and mitochondrial DNA', *Biological Journal of ...*, 1, pp. 603–619. doi: 10.1111/j.1095-8312.2007.00904.x.
- Redding, D. W., Mooers, A. O. (2006) 'Incorporating evolutionary measures into conservation prioritization', *Conservation Biology*, 20(6), pp. 1670–1678. doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00555.x.
- Revell, L. J., Harmon, L. J., Glor, R. E. (2005) 'Underparameterized model of sequence evolution leads to bias in the estimation of diversification rates from molecular phylogenies.', *Systematic biology*, 54(6), pp. 973–983. doi: 10.1080/10635150500354647.
- Richards, P. M., Morii, Y., Kimura, K., Hirano, T., Chiba, S., Davison, A. (2017) 'Single-gene speciation: Mating and gene flow between mirror-image snails', *Evolution Letters*, 1(6), pp. 282–291. doi: 10.1002/evl3.31.
- Ricklefs, R. E. (2007) 'Estimating diversification rates from phylogenetic information', *Trends in Ecology and Evolution*, pp. 601–610. doi: 10.1016/j.tree.2007.06.013.
- Rodrigues, J. F. M., Diniz-Filho, J. A. F. (2016) 'Ecological opportunities, habitat, and past climatic fluctuations influenced the diversification of modern turtles', *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 101, pp. 352–358. doi: 10.1016/j.ympev.2016.05.025.
- Rolland, J., Salamin, N. (2016) 'Niche width impacts vertebrate diversification', *Global Ecology and Biogeography*, 25(10), pp. 1252–1263. doi: 10.1111/geb.12482.
- Román-Palacios, C., Wiens, J. J. (2018) 'The Tortoise and the Finch: Testing for island effects on diversification using two iconic Galápagos radiations', *Journal of Biogeography*, 45(8), pp. 1701–1712. doi: 10.1111/jbi.13366.
- Rosenzweig, M. L. (2001) 'Loss of speciation rate will impoverish future diversity', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 98(10), pp. 5404–5410. doi: 10.1073/pnas.101092798.
- Rosenzweig, M. L., Vetault, S. (1992) 'Calculating speciation and extinction rates in fossil clades', *Evolutionary Ecology*, 6(1), pp. 90–93. doi: 10.1007/BF02285336.

- Rosindell, J., Cornell, S. J., Hubbell, S. P., Etienne, R. S. (2010) 'Protracted speciation revitalizes the neutral theory of biodiversity', *Ecology Letters*, 13(6), pp. 716–727. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01463.x.
- Santos, J. C., Baquero, M., Barrio-Amorós, C., Coloma, L. A., Erdtmann, L. K., Lima, A. P., Cannatella, D. C. (2014) 'Aposematism increases acoustic diversification and speciation in poison frogs', *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281(1796). doi: 10.1098/rspb.2014.1761.
- Sarver, B.A.J., Pennell, M. W., Brown, J. W., Keeble, S., Hardwick, K. M., Sullivan, J., Harmon, L. J. (2019) 'The choice of tree prior and molecular clock does not substantially affect phylogenetic inferences of diversification rates', *PeerJ*, 2019(3), pp. 1–17. doi: 10.7717/peerj.6334.
- Scott, J. E. (2022) 'Variation in macroevolutionary dynamics among extant primates', *American Journal of Biological Anthropology*, 179(3), pp. 405–416. doi: 10.1002/ajpa.24622.
- Sepkoski, J. J. (1978) 'A kinetic model of Phanerozoic taxonomic diversity I. Analysis of marine orders', *Paleobiology*, 4(3), pp. 223–251. doi: 10.1017/S0094837300005972.
- Silvestro, D., Schnitzler, J., Liow, L. H., Antonelli, A., Salamin, N. (2014) 'Bayesian estimation of speciation and extinction from incomplete fossil occurrence data', *Systematic Biology*, 63(3), pp. 349–367. doi: 10.1093/sysbio/syu006.
- Silvestro, D., Salamin, N., Schnitzler, J. (2014) 'PyRate: A new program to estimate speciation and extinction rates from incomplete fossil data', *Methods in Ecology and Evolution*, 5(10), pp. 1126–1131. doi: 10.1111/2041-210X.12263.
- Simonet, C., Scherrer, R., Rego-Costa, A., Etienne, R. S. (2018) 'Robustness of the approximate likelihood of the protracted speciation model', *Journal of Evolutionary Biology*, 31(3), pp. 469–479. doi: 10.1111/jeb.13233.
- Simpson, A. G., Wagner, P. J., Wing, S. L., Fenster, C. B. (2018) 'Binary-state speciation and extinction method is conditionally robust to realistic violations of its assumptions', *BMC Evolutionary Biology*. *BMC Evolutionary Biology*, 18(1), pp. 1–11. doi: 10.1186/s12862-018-1174-5.
- Singhal, S., Colli, G. R., Grundler, M. R., Costa, G. C., Prates, I., Rabosky, D. L. (2022) 'No link between population isolation and speciation rate in squamate reptiles', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 119(4). doi: 10.1073/pnas.2113388119.
- Slater, G. J., Harmon, L. J. (2013) 'Unifying fossils and phylogenies for comparative analyses of diversification and trait evolution', *Methods in Ecology and Evolution*, 4(8), pp. 699–702. doi: 10.1111/2041-210X.12091.
- Sorenson, L., Santini, F., Alfaro, M. E. (2014) 'The effect of habitat on modern shark diversification', *Journal of Evolutionary Biology*, 27(8), pp. 1536–1548. doi: 10.1111/jeb.12405.
- Steel, M., Mooers, A. (2010) 'The expected length of pendant and interior edges of a Yule tree', *Applied Mathematics Letters*. Elsevier Ltd, 23, pp. 1315–1319. doi: 10.1016/j.aml.2010.06.021.
- Steehan, M. E., Hebsgaard, M. B., Fordyce, R. E., Ho, Simon Y.W., Rabosky, D. L., Nielsen, R., Rahbek, C., Glenner, H., Sørensen, M. V., Willerslev, E. (2009) 'Radiation of extant cetaceans driven by restructuring of the oceans', *Systematic Biology*, 58(6), pp. 573–585. doi: 10.1093/sysbio/syp060.
- Stephens, M. (2000) 'Bayesian analysis of mixture models with an unknown number of components - An alternative to reversible jump methods', *Annals of Statistics*, 28(1), pp. 40–74. doi: 10.1214/aos/1016120364.
- Storch, D. and Okie, J. G. (2019) 'The carrying capacity for species richness', *Global Ecology and Biogeography*, 28(10), pp. 1519–1532. doi: 10.1111/geb.12987.
- Sun, Z., Pan, T., Hu, C., Sun, L., Ding, H., Wang, H., Zhang, C., Jin, H., Chang, Q., Kan, X., Zhang, B. (2017) 'Rapid and recent diversification patterns in Anseriformes birds: Inferred from molecular phylogeny and diversification analyses', *PLoS ONE*, 12(9), pp. 1–21. doi: 10.1371/journal.pone.0184529.

Title, P. O., Rabosky, D. L. (2019) ‘Tip rates, phylogenies and diversification: What are we estimating, and how good are the estimates?’, *Methods in Ecology and Evolution*. British Ecological Society, 10(6), pp. 821–834. doi: 10.1111/2041-210X.13153.

Vallejos-Garrido, P., Pino, K., Espinoza-Aravena, N., Pari, A., Inostroza-Michael, O., Toledo-Muñoz, M., Castillo-Ravanal, B., Romero-Alarcón, V., Hernández, C. E., Palma, R. E., Rodríguez-Serrano, E. (2023) ‘The importance of the Andes in the evolutionary radiation of Sigmodontinae (Rodentia, Cricetidae), the most diverse group of mammals in the Neotropics’, *Scientific Reports*. Nature Publishing Group UK, 13(1), pp. 1–15. doi: 10.1038/s41598-023-28497-0.

Vrba, E. S. (1987) ‘Ecology in relation to speciation rates: some case histories of Miocene-Recent mammal clades’, *Evolutionary Ecology*, 1(4), pp. 283–300. doi: 10.1007/BF02071554.

Weir, J. T. (2006) ‘Divergent Timing and Patterns of Species Accumulation in Lowland and Highland Neotropical Birds’, *Evolution*, 60(4), p. 842. doi: 10.1554/05-272.1.

Wertheim, J. O., Sanderson, M. J. (2011) ‘Estimating diversification rates: How useful are divergence times?’, *Evolution*, 65(2), pp. 309–320. doi: 10.1111/j.1558-5646.2010.01159.x.

Wiens, J. J. (2015) ‘Explaining large-scale patterns of vertebrate diversity’, *Biology Letters*, 11(7), pp. 10–13. doi: 10.1098/rsbl.2015.0506.

Wood, T. E., Takebayashi, N., Barker, M. S., Mayrose, I., Greenspoon, P. B., Rieseberg, L. H. (2009) ‘The frequency of polyploid speciation in vascular plants’, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(33), pp. 13875–13879. doi: 10.1073/pnas.0811575106.

Yule, G. U. (1924) ‘A Mathematical Theory of Evolution, Based on the Conclusions of Dr. J. C. Willis, F.R.S.’, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character*, 213(1925), pp. 21–87. <http://www.jstor.org/stable/92117>