

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra parazitologie



Bakalářská práce

Druhový koncept a asexuální organismy

Pavla Smejkalová

Školitel: RNDr. Ivan Čepička, PhD.

2008

Na tomto místě bych chtěla poděkovat svému školiteli RNDr. Ivanovi Čepičkovi, PhD. za řadu velmi užitečných rad a připomínek, které mi pomohly dokončit tuto práci.

1 Abstrakt.....	5
Abstract.....	6
2 Úvod.....	7
3 Druhové koncepty.....	8
3.1 Počátky druhového konceptu.....	8
3.2 Moderní druhové koncepty.....	8
3.2.1 Biologický druhový koncept (Biological Species Concept, BSC):.....	8
3.2.2 Evoluční druhový koncept (Evolution Species Concept, EvSC):.....	10
3.2.3 Ekologický druhový koncept (Ecological Species Concept, EcSC):.....	12
3.2.4 Kohezní druhový koncept (Cohesion Species Concept, CSC):.....	14
3.2.5 Fylogenetické druhové koncepty:.....	16
3.2.5.1 Fylogenetický druhový koncept (Phylogenetic species concept, PSC).....	18
3.2.5.2 Genealogický druhový koncept (Genealogical Species Concept, GSC).....	19
3.3 Univerzální druhový koncept?.....	21
4 Evoluce druhů.....	22
4.1 Asexualita:.....	22
4.1.1 Typy asexuální reprodukce:.....	22
4.1.2 Genetické následky asexuality:.....	23
4.2 Podstata druhů:.....	23
4.2.1 Speciace u sexuálně a asexuálně se rozmnožujících druhů.....	24
4.2.2 Nevýhody asexuálního rozmnožování:.....	25
4.2.2.1 Teorie Červené královny.....	25
4.2.2.2 Teorie Mullerovy rohatky.....	26
4.2.2.2.1 Způsoby snížení mutační zátěže u asexuálních linií.....	26
4.2.3 Starobylé asexuální linie:.....	27
4.2.3.1 Podmínky pro uznání starobylosti asexuality.....	27
4.2.4 Pijavenky.....	28
5 Závěr.....	29
6 Citace:.....	30
6.1 Sekundární citace:.....	33

1 Abstrakt

Jedním z hlavních cílů systematiky a evoluční biologie je definování druhové kategorie a vytvoření univerzálního druhového konceptu. Takový koncept by měl být schopný nejen pojmut vnitro- i mezidruhovou diverzitu všech organismů, ale také vysvětlit, proč daná diverzita existuje. Během minulého století bylo vytvořeno mnoho různých konceptů, žádný z nich však není univerzální. Existuje řada organismů, zejména asexuální druhy, které činí většině stávajících druhových konceptů problémy. Z počátku byl sex považován za jediný kohezní mechanismus, který umožňuje vznik a vývoj druhů. Tato teorie byla ale vyvrácena ve chvíli, kdy se zjistilo, že asexuální organismy jsou i bez přítomnosti sexu schopny vytvářet diskrétní a kohezní druhy. Přes to, že byl prokázán vliv dalších kohezních mechanismů, sex byl stále považován za nezbytný pro dlouhodobé přežívání druhu. Pochybnosti o této skutečnosti přinesl až objev starobylých asexuálních linií.

Klíčová slova: druhový koncept, asexuální organismy, sexuální reprodukce, kohezní mechanismy, speciace, pijavenky

Abstract

One of main objectives of biological systematics and evolutionary biology is to define species level and to create reliable species concept. The species concept should be able to describe both intra- and interspecific diversity as well as to explain why the diversity exists. Many different species concepts have been proposed during the last century. However, none of them is universal, i.e. applicable to all taxa. Particularly, asexual taxa are problematic. Sex was assumed to be the only cohesion mechanism allowing a formation and evolution of species. Discovery of discrete and cohesive asexual species changed that thought and the other cohesion mechanisms were proposed. However, scientists kept on thinking that sexual reproduction is the crucial condition for a long-life existence of species. The discovery of ancient asexual lineages cast doubts about the decisive function of sex.

Keywords: species concept, asexual organisms, sexual reproduction, cohesion mechanism, speciation, bdelloid rotifer

2 Úvod

S rozvojem systematiky vznikla potřeba uspořádat veškerý život na Zemi do nějakého dobře organizovaného a přehledného systému. Bylo tedy nutné vytvořit pravidla, dle kterých by bylo možné rozdělit všechny organismy do nějakých diskrétních skupin.

Základní jednotkou systematiky se stal druh a byl vytvořen první druhový koncept. Ten druh definoval na základě morfologických rozdílů mezi jednotlivými organismy a dle něj měl druh odrážet stav diverzity v určitém daném okamžiku. Tato koncepce velmi dlouho postačovala potřebám tehdejší systematiky (tj. systematiky přelomu 18. a 19. století).

Rozvoj evoluční biologie ale znamenal zvrát v pojetí druhu. Definice druhu od té doby musela nejen umět správně vystihnout diverzitu mezi organismy, ale také umět vysvětlit příčiny jejího vzniku a vývoje.

Vytvoření takové koncepce se ale postupně ukázalo být velmi problematické. Vždy se vyskytly nějaké problémy při aplikování určitého druhového konceptu v praxi. Tyto problémy vedly ke vzniku velkého množství vzájemně nekompatibilních konceptů. Ve většině případů se objevil problém s aplikací konceptu na skupiny organismů, které se nějakým způsobem odlišují od většinového systému.

Asi nejvíce diskutovanou problematickou skupinou se staly asexuální organismy. Jejich existence byla prvními druhovými koncepty ignorována, ale postupně se asexuální organismy dostaly do středu zájmu zejména evolučních biologů. Ti se na jejich existenci a rozdílech mezi nimi a sexuálními organismy snažili vysvětlit podstatu evolučního procesu, tj. vzniku a vývoje druhů.

3 Druhové koncepty

3.1 Počátky druhového konceptu

Počátky druhového konceptu spadají do 18. století, kdy Carl von Linné položil základy typologického druhového konceptu. Tento koncept druhy charakterizoval jako neměnné a jasně ohraničené entity. Pozorovaná diverzita mezi skupinami organismů, podle typologického druhového konceptu pouze reflektuje existenci určitého neměnného stavu přírody. Hranice mezi jednotlivými druhy byly dány čistě morfologickými rozdíly. Velmi často se ale stávalo, že na základě tohoto konceptu byla jako samostatné druhy popsána různá vývojová stádia či individuální varianty.

Zcela opačně na druhy nahlíží nominalisté. Dle nominalistického konceptu jsou druhy pouhým lidským výtvořem a nejsou reálné v živé přírodě. Celý okolní svět je tvořen pouze jedinci a pouze jedinci jsou tedy reální. Tento koncept byl populární zejména v 18. století ve Francii, ale i dnes má zastánce.

Zlomovým okamžikem pro vývoj druhových konceptů se stalo publikování Darwinovy evoluční teorie. Tato práce přispěla k rozpoznávání druhů jako reálních jednotek, které mají jedinečnou roli v evoluci. Druhová kategorie od té doby hraje významnou roli nejen v systematice, ale zároveň i v evolučním procesu (Dobzansky 1937, Ereshefsky 1992). Moderní druhové koncepty, které vznikaly od počátku 20. století, se pokoušejí o propojení těchto dvou rolí. Snaží se jednak definovat druhovou kategorii, ale zároveň pomocí evoluční biologie vysvětlit, proč existuje mezi jednotlivými druhy diverzita.

3.2 Moderní druhové koncepty

3.2.1 Biologický druhový koncept (Biological Species Concept, BSC):

Tento druhový koncept je první z řady těch, které se snaží postihnout i proces evoluce. Základy tohoto konceptu položil Dobzansky (1937). Ten jako první definoval biologický druh jako skupinu organismů, u které dochází k sexuálnímu rozmnožování jedinců a ve které jedinci sdílí společný genofond. Označil druh za jasně ohraničenou Mendelovskou populaci (tj. skupinu sexuálně se rozmnožujících organismů, kde je pravděpodobnost páření stejná u kterýchkoliv dvou jedinců).

Mayr (1942) mírně přepracoval Dobzanského definici a na základech své nové definice vytvořil biologický druhový koncept. Biologický druh je dle Mayrovy nové definice

taková skupina aktuálně nebo potenciálně se křížících populací, která je reprodukčně izolována od ostatních skupin“. BSC vykresluje druh jako reálnou jednotku, která se skládá z populací. Populace v rámci druhu jsou schopné se mezi sebou křížit a tím udržovat mezi sebou znaky daného druhu (tj. křížení je hlavním kohezním mechanismem). Druh je tedy genetickou jednotkou, kde všichni její členové sdílí společný genofond. I přesto, že jsou jednotlivé druhy mezi sebou reprodukčně izolované, nejsou hermeticky oddělené od ostatních, a proto Mayr druh definoval zároveň jako evoluční jednotku, jejíž členové určitým způsobem interagují s ostatními druhy v daném prostředí.

Právě v těchto bodech se biologický koncept odlišuje od typologické interpretace druhu. Hlavním kritériem při definování druhu není fertilita jedinců, jak by se mohlo zdát, ale reprodukční izolace populací. BSC lépe specifikuje vztah k populacím jiného druhu než příbuznost mezi jedinci daného druhu (Sokal&Crovello 1970). Z tohoto důvodu Paterson (1985) použil pro tento koncept název: Izolační druhový koncept.

BSC zaznamenal v průběhu let některé změny. Například Mayr (1996) vypustil z definice spornou zmínku o potenciálně se křížících populacích. A to proto, že je to jen těžko prokazatelné v praxi. Nelze ověřit, že i úspěšné rozmnožení potenciálně se křížících populací v „crossing experimentu“ může nastat v přírodě.

I přes tyto změny je biologický druhový koncept těžko aplikovatelný v taxonomické praxi. Sokal a Crovello (1985) poukázali na to, že existuje několik sporných momentů při zařazování populací k určitému druhu. Ve většině případů neznáme všechny jedince určité populace, na kterých bychom mohli ověřit interbreeding (který ostatně může být jen těžko přímo pozorovatelný), a proto jsme nuceni si vytvářet pomocná fenetická kritéria (nejčastěji morfologické znaky), která dle našeho zhodnocení sdílejí všichni členové populace. Fenetické znaky mohou být hodnotné pro zjištění interbreedingu pouze za předpokladu, že jsou přímo závislé na vnitrodruhovém křížení mezi organismy. Zhodnocení této závislosti je ale značně subjektivní.

Dalším (a v našem případě fatálním) nedostatkem tohoto konceptu je jeho neaplikovatelnost na asexuální organismy. Koncept je vystavěn na sdílení společného genového toku, na interbreedingu. Z toho vyplývá, že asexuální (klonální) organismy, mezi kterými nedochází k interbreedingu, nemohou vytvářet „pravé“ druhy (Ghiselin 1987), které by vykazovaly určitý stupeň vnitřní heterogenity. O klonálních organismech se předpokládalo, že mohou vytvářet pouze čistě homogenní skupinu. Ale při bližším prošetření byla i u striktně asexuálních linií zjištěna stejná nespojitost, tj. schopnost vytvářet diskrétních druhů, jako u sexuálních organismů (Van Valen 1976, Hillis 2007). Z toho lze

usuzovat, že asexuální taxony jsou buď reálné a tato realita by neměla být ignorována (Templeton 1989), anebo ve skutečnosti asexuální nejsou a my pouze nejsme schopni zaznamenat či odhalit sexuální reprodukci. Definice druhových kategorií u asexuálních organismů nemůže být sice uskutečněna na základě kritéria „interbreedingu“, ale mohou nám posloužit jiná kritéria: fenetická podobnost, koheze a monofyletičnost (viz další kapitoly).

BSC má problémy i se zařazením sexuálních druhů, u nichž je systém interbreedingu do určité míry omezen, jako například u tzv. „sibling“ druhů (blízce příbuzné a morfologicky identické nebo obtížně rozlišitelné druhy, které však již jsou reprodukčně izolované) nebo druhů, u kterých dochází k porušování reprodukční izolace (například mezidruhovou hybridizací).

3.2.2 Evoluční druhový koncept (Evolution Species Concept, EvSC):

Některé obtíže s aplikovatelností biologického druhového konceptu vedly následně ke vzniku řady nových konceptů. Jedním z prvních byl evoluční druhový koncept (Simpson 1951). Tento koncept se snažil postihnout i ty skupiny organismů, u nichž nedochází k interbreedingu. Zaměřil se na evoluční procesy probíhající v přírodě, které dle něho hrají hlavní roli v procesu diferenciaci druhů. Genetická kritéria, používaná v předchozím konceptu, dle Simpsona přímo nesouvisí s evolučními změnami a jsou pouhým dopadem evolučních procesů.

Simpson druh definoval jako linii (soustavu populací vyvíjející se od rodičovských k dceřiným druhům, od předků k potomkům), která se vyvíjí nezávisle na ostatních liniích a má svojí vlastní jednotnou evoluci a tendence. A právě trvání na vlastním jednotném evolučním procesu by mělo vyřešit teoretické problémy s definováním druhů u asexuálně se rozmnožujících skupin. Pokud tedy evoluční procesy hrají hlavní roli při diferenciaci druhů a zároveň probíhají u každé linie trochu odlišně, nemáme žádný důvod se domnívat, že asexuální organismy nevytvářejí „pravé“ druhy.

Zatímco Mayrova definice (1942) postihovala populace pouze v daném okamžiku, Simpson zavádí do konceptu časovou dimenzi, a postihuje tak vývoj populací napříč časem.

Simpson se při formulování evolučního konceptu snažil řídit určitými zásadami, které by měly vést ke správné aplikovatelnosti v praxi:

1. Koncept by měl mít univerzální platnost v mezích soudobých znalostí. Měl by být aplikovatelný na druhy napříč časem, na druhy asexuální stejně jako sexuální – tj. všechny organismy by měly patřit k některému evolučnímu druhu.

2. Mělo by být možné formulovat hypotézu, dle níž bychom mohli rozhodnout, zda daná skupina organismů patří či nepatří k určitému druhu. Podmínkou ale je, aby tato hypotéza byla testovatelná.
3. Koncept musí být také schopný počítat s druhy jako s prostorovými, časovými, genetickými, ekologickými, fyziologickými, fenetickými a behaviorálními jednotkami.

Dalším předním zastáncem tohoto konceptu je E. Wiley. Ten druh definoval jako linii mateřských a dceřinných populací, které si zachovávají svou identitu vůči ostatním liniím a které mají vlastní evoluční tendence a historický osud (Wiley 1978).

Ve své práci Wiley (1978) shrnul hlavní body vlastní definice druhu:

1. Všechny organismy (a to minulé i současné) lze zařadit do nějakého evolučního druhu. Tento předpoklad logicky vychází z pozorování, že každý organismus patří do nějaké linie zahrnující nejméně jeho rodiče. Vyšší taxonomické skupiny jsou konstruktem zachycujícím historický vývoj druhů. Jejich existence závisí na tom, jak jsme schopni dokumentovat minulost, tj. na tom, jak jsme schopni zachytit vymřelé či žijící předky. Pokud dojde k nesprávnému popsání minulosti, vznikají taxony para- či polyfyletické.
2. Stejně jako BSC, tak i EvSC vyžaduje, aby oddělené evoluční linie byly reprodukčně izolované od ostatních. A to proto, že reprodukční izolace je důležitá pro udržení identity, tendencí a historického osudu.
3. Tento koncept nepožaduje morfologické či fenetické rozdíly mezi druhy. Pokud je totiž určování druhů založeno čistě na zjišťování morfologických rozdílů, může dojít k podcenění či přecenění skutečného počtu evolučních druhů v časové rovině či napříč časem. Nesprávné určení počtu druhů je důsledkem nepřesného pozorování systému nebo použitím nevyhovujících metod, které se uplatňují při určování druhů. V praxi, zejména paleontologické, mohou být jako jeden druh určeny dva „sibling“ druhy, jež jsou na fosilním záznamu morfologicky identické. V opačném případě může dojít k tomu, že druh s výrazným sexuálním dimorfismem je označen za dva různé druhy. Přesto ale morfologické rozdíly (na pohled rozpoznatelné znaky) po dlouho dobu v taxonomii sloužily (a sloužit i nadále budou) k determinaci druhů. A to zejména v případech, kdy jiné metody či znaky byly nepoužitelné (Sokal & Crovello 1970). Dalo by se říci, že žádný koncept či metoda nemůže

garantovat „správné“ řešení, je ale důležité, aby byly tyto hypotézy umožňující definici druhové kategorie testovatelné.

4. Evoluce je složena ze dvou genealogických procesů: jednak z procesu, který udržuje kohezi mezi příbuznými organismy, ale také z procesu, který produkuje diverzitu, pokud je doprovázený diferenciací a následnou divergencí (tj. dojde k rozdělení linie na dvě či více nových linií).

Obě definice, jak Simpsonova, tak Wileyova, označují druh za evoluční jednotku, tedy jednotku účastnicí se evolučního procesu, který způsobuje její postupné změny. Odlišností obou definic je to, že Wiley (1978) nepředpokládá, že druhy se musí neustále vyvíjet. Dle něho druhy prochází obdobím prudkých evolučních změn, po nichž následuje delší perioda evoluční stáze.

Evoluční druhový koncept je aplikovatelný na asexuální organismy. Dle tohoto konceptu jsou asexuální organismy schopny reagovat na přesunutí izolačních bariér změnou, tudíž jsou schopny se adaptovat na změněné evoluční síly. Každý druh složený z allopatrických děm či asexuálních klonů si zachovává potenciál pro rozdělení do dvou či více oddělených evolučních druhů. K tomu ale nemůže dojít, pokud nedojde k nějaké významné divergenci (genetické, epigenetické, ekologické, atd.).

Nevýhody tohoto konceptu shrnul ve své práci A.R. Templeton (1989): „Evoluční druhový koncept poskytuje jen málo či žádné rady o tom, jaké znaky jsou důležité při definování druhu“. Dalším sporným bodem je Wileyho termín „společný evoluční osud“. Co tento termín vlastně představuje a kolik odlišnosti je ještě dovoleno pro „společný evoluční osud“? V rámci lokální populace může existovat polymorfismus a mnoho druhů je polytypických (tj. složených z dvou a více poddruhů). Pokud společný neznamena identický, kolik odlišnosti může taxonom zahrnout do jednoho druhu, aby neporušil předpoklad „společného evolučního osudu“? Andersson (1990) za hlavní nedostatky tohoto konceptu považuje jeho neschopnost vysvětlit, proč se jednotlivé linie fenotypicky odlišují a také to, že nedokáže objasnit, proč druhy vznikají a proč existují rozdíly v reprodukčních strategiích.

3.2.3 Ekologický druhový koncept (Ecological Species Concept, EcSC):

Van Valen (1976) přišel s novou koncepcí druhu, která sice vychází ze Simpsonova evolučního druhového konceptu, ale zároveň ho radikálně modifikuje. Druh definuje jako linii (či sadu blízké příbuzných linií), která obývá adaptivní zónu odlišnou od ostatních linií (či sad

blízce příbuzných linií) v určité oblasti („range“) a která se vyvíjí odděleně od všech ostatních linií, které jsou mimo danou oblast.

Na rozdíl od předchozího konceptu pokládá za primární činitel uplatňující se na formování druhu faktor ekologický. Genetické a reprodukční složky, které byly do té doby považované za zásadní a primární, se snaží odsunout do pozadí.

K lepšímu pochopení Van Valenovy koncepce druhu je zřejmě nezbytné vysvětlit význam několika základních pojmů použitých v jeho základní definici druhu:

1. Linie, stejně jako u Simpsonova (1951) konceptu, je složena ze série klonů či série mateřských a dceřinných populací.
2. Adaptivní zóna (Van Valen 1971) je definována jako část prostředí, která poskytuje potravní zdroje. Zároveň je do ní zahrnuta i jakákoli predace či parazitismus, který se vyskytuje v rámci skupiny obývajících daný prostor. Van Valen tedy adaptivní zónu používá ve smyslu ekologické niky, jako prostor tvořený jednotlivými ekologickými faktory (abiotickými i biotickými, viz Grant 1992). Vývoj taxonu je zcela závislý na tomto specifickém prostředí (Van Valen 1976) a odvíjí se tedy od životních podmínek, které jsou odlišné zónu od zóny.
3. Posledním z termínů Van Valenovy koncepce druhu je „range“ – rozsah. Tento pojem vymezuje druh nejen v prostoru, ale i v čase.

Van Valen se snažil koncept definovat tak, aby byl aplikovatelný i na tzv. problémové skupiny. „Sibling“ druhy, které mají stejnou morfologii, a přesto jsou reprodukčně izolované, byly v rámci BSC často definovány jako jeden druh. Pokud totiž sledované populace měly shodné morfologické znaky, předpokládalo se automaticky, že je to dáno jejich schopností se křížit. Naproti tomu Van Valenův koncept je schopen tyto populace identifikovat jako samostatné ekologické jednotky, které ale nemusí vždy korespondovat s jednotkami určenými na základě morfologie či rozmnožování (Donoghue 1985).

Další „problémovou skupinou“ bývají asexuální organismy. S nimi Van Valen sice počítá již v základní definici druhu (viz výše) ale jinak jim nevěnuje další pozornost. Ekologické faktory působí dle něho stejně na sexuální i asexuální organismy, a proto můžeme u obou skupin v určitém čase najít stejnou rozmanitost druhů. Evoluci ale vysvětluje pouze na sexuálních organismech, na příkladu severoamerických dubů.

De Quieroz (2005) uvedl, že i přes veškerou snahu učinit koncept aplikovatelným na asexuální organismy, ekologický i evoluční koncept stále pohlíží na druhy jako na rozmnožující se skupiny a genový tok je považován za hlavní kohezní mechanismus.

Grant (1992) uvádí, že vliv prostředí (adaptivní zóny) na diferenciaci linií nelze použít jako výlučný a diagnostický při definování druhu. Nepovažuje definici druhu na základě ekologické niky za apriorní (tj. předem danou, kterou není nutné ověřovat). Dle něho může k ekologické diferenciaci docházet na různých stupních, nejen mezi druhy, ale i v rámci populací (vznik fenotypových variant v rámci polymorfních populací), a proto se stupně diferenciaci liší populace od populace, druh od druhu.

3.2.4 Kohezní druhový koncept (Cohesion Species Concept, CSC):

R. Templeton (1989) se snažil o propojení předchozích druhových konceptů. Propůjčil si „nejlepší“ části biologického, evolučního i ekologického druhového konceptu, ale zároveň se snažil nedopustit se stejných chyb. Druh charakterizuje, stejně jako EvSC, v termínech genetické a fenotypové koheze. Nesnaží se ale o manifestaci koheze napříč evolučním časem, ale naopak o definování mechanismů, které kohezi způsobují.

Tento koncept charakterizuje druh jako nejvíce inkluzivní populaci, zahrnující jedince se společným fenotypem, který byl vytvořen díky vnitřním kohezním mechanismům. Jinými slovy: druh je evoluční linie, u níž kohezní mechanismy vymezují hranice pro působení mikroevolučních sil (genový tok, selekce, genetický drift apod.). Narozdíl od BSC nepovažuje genový tok za nejvýznamnější kohezní mechanismus, ale vyzdvihuje působení selekce a genetického driftu. Tyto mikroevoluční síly jsou podle něho nejen účinnější než genový tok, ale zároveň působí u všech typů organismů. Všechny mikroevoluční síly jsou schopné rozšířit nově vzniklé genetické varianty a mohou v populaci zafixovat nově vzniklé mutace, ale ne vždy je vývoj druhu řízen všemi mechanismy najednou. Na každý druh mohou působit jiné mechanismy či jejich různé kombinace.

Existují dvě skupiny kohezních mechanismů:

1. „Genetic exchangeability“ – faktory, které definují rozšíření nových genetických variant (genový tok uvnitř dané skupiny/populace a izolační mechanismy udržující a izolují genetickou identitu dané skupiny)
2. „Demographic exchangeability“ – faktory charakterizující základní niku a limitující rozšiřování genetických novinek pomocí genetického driftu a selekce (např. ekologická, vývojová, historická, populačně genetická omezení, atd.)

Jak již bylo výše zmíněno, vývoj každého druhu je určován různými kohezními mechanismy. Díky tomu můžeme kohezní koncept lehce aplikovat i na asexuální organismy. U nich sice nedochází ke genovému toku (vynecháme-li laterální genový transfer), ale jejich vývoj může být bez problémů určen pouze demografickými kohezními mechanismy. Ty umožňují fixování nových mutací pomocí selekce a genetického driftu.

Rozsah demografických změn je silně spjat s procesem adaptace na nějakou niku, a proto se mění s každou adaptivní změnou. Změna adaptivního procesu je řízena a omezována řadou dalších kohezních mechanismů (např. mutační, ekologická, vývojová omezení, atd.).

Mutační omezení limitují množství genetických variant, které mohou v určité populaci vznikat. Tím pádem ztěžují uskutečňování změn v genetickém a tím i vývojovém systému. I přes tyto omezení dochází ke vzniku takového počtu mutací, které umožňují vznik nových fenetických variant. Ne všechny nově vzniklé fenotypy jsou ale životaschopné.

Na úrovni fenotypu hrají významnou roli ekologická omezení, která limitují rozsah ekologické variability. Templeton (1989) tato omezení považuje za jedny z nejvýznamnějších kohezních mechanismů, které umožňují udržování stávajících druhů. Svůj názor se snaží vysvětlit na příkladu dvou druhů dubu, červeného a černého, které mohou za určitých podmínek v jednom lese udržovat diskrétní druhy i přesto, že mezi nimi bude docházet ke křížení. Je to dáno tím, že vzniklý hybridní druh má v šeru vzrostlého lesa velmi špatnou klíčivost žaludů. Ale v případě, že dojde k prosvětlení lesa (např. kácením), hybridní druh bude prosperovat a vytlačí tak původní populace. Ekologická omezení jsou důležitá také u asexuálních taxonů, protože určují mezní hodnoty populace pro selektivní fixaci. Tj. v taxonech s uzavřeným systémem reprodukce a pouze při určité velikosti populace je udržování genetické identity umožněno přírodní selekcí. Selektce totiž v takovýchto populacích přednostně fixuje určité genetické varianty.

Další třídou kohezních mechanismů jsou vývojová evoluční omezení, která mají významný vliv na rychlost adaptivní evoluce. Tato omezení umožňují vznik funkčně sjednocených fenotypů. Pokud totiž dochází k pleiotropii?, formě vývojových omezení (tj. vícečetnému fenotypovému projevu funkce jednoho genu), při silné selekci na jeden znak pleiotrofie zajistí současný vývoj určitých dalších znaků. Pleiotrofie tedy umožňuje vznik takových evolučních změn, které by jinak nemohly v nepřítomnosti vývojových evolučních omezení vznikat. Rychlost adaptivní změny by se při jejich nepřítomnosti dramaticky zmenšila.

Novou fenotypovou variabilitu ovlivňují ale i populačně genetická omezení, která vznikají interakcí populačních struktur (např. systém párování, velikost populace, atd.) se selektivní stavbou příslušných selektovaných znaků (např. genotypově-fenotypový vztah).

Speciace je Templetonem (1981) chápána jako proces, nikoli jako událost. Je to proces, při kterém pomocí kohezních mechanismů vznikají v rámci populace nové genetické varianty. Speciace je vlastně reakce na změněné životní podmínky, tedy na změnu genetických a demografických kohezních mechanismů.

Zveřejnění tohoto konceptu vyvolalo, stejně jako v případě předcházejících konceptů, odezvu v odborné literatuře. Budd a Mishler (1990) označili tento koncept za přínosný z hlediska rozpoznávání nových kohezních mechanismů. Naproti tomu Mayr (1996) při obhajobě biologického druhového konceptu, napsal že tento koncept zcela selhává v základních bodech a nepřináší nic nového a lepšího ve srovnáním s BSC. Mayr tomuto konceptu vytýká mimo jiné, že, i přes zdůrazňování koheze zajištěné genovým tokem, se snaží koncept aplikovat na asexuální organismy, které genový tok nemají. Vzhledem k výše uvedené definici tato výtka není zcela oprávněná. Genový tok je sice považován za důležitou mikroevoluční sílu fixující genetické novinky, ale jeho úlohu může u asexuálních linií převzít selekce a genetický drift. Další výtka, tentokrát oprávněná, se týká vymezení hranic jednotlivých linií (druhů).

Templeton neurčil, jak v praxi definovat hranice mezi liniemi. Dle Leeho (2005) neexistuje objektivní kritérium, které by pomáhalo rozpoznat druhové kategorie v rámci CSC. Koheze se mění, stejně jako fenetická podobnost, kontinuálně napříč fylogenezí, a tudíž nelze najít zřetelné hranice, která by umožňovaly určit, jaká úroveň koheze je ještě sdílena jedním druhem a která už není.

3.2.5 Fylogenetické druhové koncepty:

S rozvojem fylogenetiky postupně přibývaly argumenty pro možnost použití fylogenetických metod při definování druhové kategorie. To, a také nespokojenost s předchozími koncepty, mělo za následek rychlý rozvoj fylogenetické systematiky. V poměrně krátkém čase bylo vytvořeno mnoho různých konceptů. I přes četné odlišnosti, všechny akceptují monofyletičnost jako nezbytnou vlastnost vyšších taxonů (Davis 1995) a všechny také chápou druh jako základní jednotku evolučních studií (Goldstein&DeSalle 2000). Fylogenetické druhové koncepty jsou, narozdíl od všech výše zmíněných druhových konceptů, vhodné pro fylogenetickou rekonstrukci, kladistickou analýzu a studium evolučních procesů (Donoghue 1988).

Zakladatelem moderní fylogenetiky je W. Hennig a jeho dílo „Phylogenetic Systematics“ (1966) je považováno za základní dílo tohoto odvětví systematiky, které bylo pojmenováno právě podle názvu Hennigovy práce (Davis 1996). Již před vydáním této práce bylo akceptováno používání příbuznosti v klasifikačním systému, ale tato práce je přelomová v tom, že vypouští kritérium všeobecné podobnosti druhů a ponechává pouze kritérium o nedávnosti společného předka. Současné použití těchto dvou kritérií by totiž mohlo dle Henniga vést ke konfliktnímu zhodnocení příbuznosti taxonů (jako názorný příklad použil problémové zařazení plazů v systému obratlovců).

Hennigův koncept druhu ve své podstatě neodpovídal požadavkům fylogenetické systematiky a byl ve své době vesměs odmítán (Meier&Willmann 2000), zejména kvůli jeho neschopnosti vymezit hranice druhu v čase. Přes své nedostatky se ale stal základem pro všechny fylogenetické druhové koncepty. Jejich základním a společným znakem se stala Hennigova definice monofyletičnosti. Monofyletická skupina zahrnuje všechny potomky jednoho konkrétního společného předka a v rámci této skupiny jsou si všichni členové více příbuzní (ve striktně genealogickém smyslu) než organismy z různých skupin (Donoghue 1988).

Z hlediska fylogenetické systematiky lze všechny fylogenetické druhové koncepty rozdělit do dvou základních skupin. Tyto skupiny se liší základním přístupem při definování druhové kategorie. První skupina charakterizuje druh na základě charakteristických znaků, zatímco druhá na základě historické příbuznosti či původu (Baum&Donoghue 1995, Luckow 1995).

V prvním případě je organismus zařazen do určitého druhu pouze pokud vlastní určité charakteristické znaky či kombinaci těchto znaků. Otázka původu charakteristických znaků je ale těmito koncepty ignorována.

Koncepty „založené na historii“ naproti tomu začleňují organismus do druhu pouze pokud je historicky příbuzný s ostatními organismy daného druhu (tj. na základě genealogické příbuznosti). Tyto koncepty sice vidí charakteristické znaky jako nevhodné pro definování druhu, ale připouštějí, že v praxi jsou i pro ně potřebné pro rozpoznání druhu a přiřazení organismu k druhu. Oba typy konceptů tedy používají charakteristické znaky jako nástroj k rozpoznání druhů, ale znalost rozdílů mezi nimi je nezbytná při volbě mezi jednotlivými fylogenetickými definicemi.

3.2.5.1 *Fylogenetický druhový koncept (Phylogenetic species concept, PSC)*

Tento druhový koncept je typickým příkladem fylogenetických druhových konceptů, které definují druh na základě charakteristických znaků.

Druh je zde definován jako nejmenší seskupení populací (sexuálních) a linií (asexuálních), která lze diagnostikovat, při porovnávání jedinců pomocí unikátní kombinace charakteristických znaků (Cracraft 1983, Nixon&Wheeler 1990).

Základními předpoklady této definice jsou následující body:

1. druh je nejmenší diagnostikovatelnou jednotkou
2. existuje rozdíl mezi příbuzností u asexuálních a sexuálních organismů (genealogická příbuznost mezi sexuálně se rozmnožujícími organismy vytváří komplexní síť, kde je zesíťování způsobeno genetickou rekombinací. Taková příbuznost je označována za retikulární. Naproti tomu příbuznost mezi asexuály je jednoduchá, hierarchická, a lze u ní snadno vysledovat historický vývoj dané linie.)
3. termíny „monofyletický“ a „parafyletický“ nelze aplikovat na druhy

Z hlediska metodiky je populace základní jednotkou analýzy. Při této analýze se hledají konstantní charakteristické znaky u jedné nebo mezi několika populacemi jedinců a druh může být následně rozpoznán pomocí unikátních charakteristických znaků či jejich kombinací. Konstantní charakter znaků svědčí o nedostatku zesíťování jednotlivých populací (tj. o nedostatku propojení populací genovým tokem), neboli jinými slovy o reprodukční izolovanosti od ostatních populací.

PSC se odlišuje od monofyletických druhových konceptů. Monofyletičnost dle něho není prokazatelná na druhové úrovni, ale lze ji prokázat pouze u vyšších taxonů. Dle zastánců fylogenetického druhového konceptu nelze monofyletičnost aplikovat na druh jednak z důvodu retikulárního propojení populací u sexuálních organismů, ale také z důvodů používání odlišných klasifikačních kritérií u asexuálních organismů (Baum&Donoghue 1995).

Monofyletičnost je posuzována z hlediska sdílení odvozeného charakteru či synapomorfii (tj. sdílené znaky, které se vyskytují alespoň u dvou skupin organismů). U sexuálních linií se ale může stát, že dojde k zanesení synapomorfii do linií, které by jinak byly charakterizovány na základě apomorfii (vlastnost/znak potomka, která neexistovala

u předka a vznikla jedinečnou evoluční událostí). Z tohoto důvodu nejsme schopni u retikulárně propojených sexuálních populací jednoznačně určit jejich vzájemnou příbuznost. Těmto problémům se ale můžeme vyhnout, pokud budeme monofyletičnost zvažovat u vyšších taxonů. U nich, narozdíl od druhové kategorie, nemůže dojít ke sdílení dvou charakteristických stavů (Luckow 1995).

Klasifikace asexuálních druhů vyžaduje i jiný přístup, než je rozpoznávání nejmenších skupin na základě sdílených vlastností. Pokud bychom používali čistě jen tento přístup, mohli bychom jako druh určit každý samostatný klon a tak značně přecenit skutečný počet druhů. Z tohoto důvodu je při definování asexuálních druhů dobré zahrnout i ekologická či morfologická kritéria. Pokud ale budou tato kritéria zahrnuta jen u některých skupin organismů, klasifikační kritéria se poté nutně budou lišit skupinu od skupiny. To způsobí, že nebudeme moci vzájemně porovnávat žádné charakteristické vlastnosti, a tudíž nebudeme moci rozhodnout o monofyletičnosti na úrovni druhu (Mishler&Donoghue 1982).

Nixon&Wheeler (1990) už v základní definici druhu naznačují, že na asexuální organismy aplikují jiný přístup. Označují je jako linie („lineage“), nikoli jako populace. Linie je skupinou organismů, která má dle nich unikátní charakter, a to ať do ní jsou či nejsou zahrnuti všichni potomci rodičovského organismu.

PSC nerozlišuje „reálné“ či „významné“ jednotky (deQuiroz&Donoghue 1990). Ontologie druhu je u tohoto konceptu spjatá s představou, že druhy se skládají z jedinců a existují bez ohledu na naši schopnost je rozeznat (Ghiselin 1975, Hull 1976).

3.2.5.2 Genealogický druhový koncept (*Genealogical Species Concept, GSC*)

Tento koncept je jedním z mnoha monofyletických druhových konceptů, které se mezi sebou odlišují v předpokladech svědčících o monofyletičnosti, ale i ve filosofickém pohledu na ní. GSC je z nich všeobecně nejuznávanější, a proto se na něm pokusím přiblížit definování druhu na základě historie.

Název tohoto konceptu se objevil poprvé v článku Bauma a Shawa (1995), ale základní definice formuloval už Mishler & Donoghue (1982), Donoghue (1985) a deQuiroz & Donoghue (1988).

Základní předpoklady tohoto konceptu jsou:

1. druhy jsou monofyletické

2. existuje rozdíl mezi příbuzností u asexuálních a sexuálních organismů (tj. existence retikulárního a hierarchického systému)
3. určování hranic mezi druhy není libovolné, je nutné hledat nejmenší apomorfní jednotky

Jednotlivé populace organismů jsou chápány tímto konceptem jako terminální body ve fylogenetické analýze a za druh je považována nejmenší jednotka s odlišným charakterem, tedy nejmenší apomorfní jednotka.

Velkým problémem se ukázalo být zajištění monofyletičnosti u druhu, zejména pokud má systém retikulární strukturu (tj. pokud dochází mezi populacemi ke křížení). Tento problém byl nastíněn již u fylogenetického druhového konceptu. Zastánci GSC se tento problém snažili obejít novou definicí monofyletičnosti. Například deQuieroz a Donoghue (1990) se snažili monofyletičnost nahradit novou vlastností druhu, a to exkluzivitou. Skupina je exkluzivní, pokud si její členové jsou vzájemně příbuznější než jedinci rozdílných skupin. Tato definice je velmi podobná Hennigově definici monofyletičnosti (viz výše). Bohužel, ani ona nepřináší žádnou metodu, dle které bychom mohli posoudit, že určitý znak je známkou unikátního a bezvýhradného členství ve skupině v rámci retikulárního systému (Baum&Shaw 1995).

Volba mezi rozdílnými fylogenetickými druhovými koncepty musí být diskutována v kontextu účelu a důvodu systematiky (Baum&Donoghue 1995). Jedním z cílů systematiky může být snaha o popsání hierarchické distribuce znaků, tj. snaha o kladistický přístup. Ale také může být cílem rekonstrukce evoluční příbuznosti organismů dle evoluční fylogenetiky. Volba určitého cíle je zásadní pro výběr mezi alternativními fylogenetickými přístupy.

Kladistika je založena na pozorování a zjišťování charakteristických znaků, nikoli na zjišťování evoluční historie. Kladogram tedy shrnuje distribuci charakteristických znaků v taxonech. Monofyletický taxon je na základě kladistiky přímo i nepřímo definován jako skupina druhů s určitým charakterem znaků. Kladisté si pro svou práci volí mezi koncepty, jejichž přístup je založen na porovnávání charakteristických znaků, přičemž ve většině případů upřednostňují PSC.

Naproti tomu evoluční fylogenetika si jako svůj cíl stanovila popis evoluční historie. Používá tedy koncepty, které narozdíl od konceptů založených na porovnávání

charakteristických znaků, počítají s průběhem evoluce a naznačují tak, že historické entity existují v reálném čase (deQuiroz&Donoghue 1990) („a mají příčinu a následek“ (Ereshefsky 1992)).

3.3 Univerzální druhový koncept?

Výše uvedené druhové koncepty představují jen malou část konceptů, které dodnes vznikly. Mayden (1997) napočítal 24 různě pojmenovaných druhových konceptů, které se dále v mnoha případech odlišovaly alternativními definicemi (tj. různými formulacemi, které se lišily v drobných detailech).

Jak už napovídá velký počet různých druhových konceptů (který je dnes ještě o něco větší), neexistuje doposud jasné a jednotné kritérium k vymezení a popisu druhů, tj. definování druhové kategorie. Různé druhové koncepty mohou vést k rozdílným závěrům a ne vždy jsou aplikovatelné na všechny typy organismů. Jejich použití v praxi může vést k vymezení rozdílných hranic a následně i rozdílnému počtu druhů (deQuiroz 2007).

Proč doposud nevznikl koncept, který by měl univerzální použití? Odpověď na tuto otázku se zdá být velmi jednoduchá. Není to dáno tím, že by se autoři nesnažili takový koncept vytvořit. Každý nový koncept de facto vznikl, aby vylepšil nedostatky konceptů předchozích, ale ukázalo se, že zhodnocení tak složitého systému, jakým je živá příroda, je vždy do určité míry subjektivní. Jednotlivé koncepty reflektují odlišné typy evolučních otázek, které si autoři pokládali a zároveň odrážejí i to, se kterými organismy daný člověk pracoval (Sokal 1973, Donoghue 1985, Luckow 1995). Je tedy otázkou, zda je vůbec možné vytvořit univerzální koncept, který by byl aplikovatelný na všechny formy života a uměl zodpovědět všechny evoluční otázky.

Až doposud jsem se věnovala druhovým konceptům, tedy otázkám definování druhové kategorie, reálnosti těchto jednotek, aplikovatelnosti konceptů v praxi, ale již mnohem méně samotným evolučním procesům, které zajišťují existenci druhů.

V následující kapitole se tedy pokusím shrnout základní poznatky o samotné podstatě druhů, tedy o jejich vzniku a vývoji. Podstatu druhů se vědci snaží objasnit porovnáváním sexuálních a asexuálních populací.

Na otázku existence druhů u asexuálních organismů neznáme jednoznačnou odpověď, a proto je na nich tato otázka intenzivně testována (Fontaneto et al. 2007).

4 Evoluce druhů

4.1 Asexualita:

Ještě před tím, než se pokusím objasnit rozdíly v procesu evoluce u sexuálních a asexuálních organismů, je myslím užitečné objasnit, jak vlastně probíhá asexuální reprodukce, tedy jaké způsoby rozmnožování lze počítat mezi asexuálními.

Reprodukce je obecně považována za asexuální nebo též klonální, pokud jedinec produkuje potomky, kteří jsou s ním geneticky identičtí ve všech místech genomu (vyjma míst, kde došlo k somatickým mutacím). Asexualita se vyskytuje napříč celou eukaryotickou říší a proto není překvapivé, že k asexuální reprodukci dochází řadou různorodých procesů (Meeus et al. 2007).

4.1.1 Typy asexuální reprodukce:

Zcela jednoznačným příkladem nepohlavního množení je vznik potomků ze somatických buněk rodičovského organismu. V tomto případě nedochází ke vzniku specializovaných pohlavních buněk a je tedy zřejmé, že vzniklé potomstvo má stejnou genetickou výbavu jako rodičovský organismus. Příklady nalezneme jak v živočišné (agametická reprodukce), tak i v rostlinné (vegetativní reprodukce) říši a v jistém smyslu i u jednobuněčných eukaryot, kde dochází k dělení mateřské buňky ve dvě identické buňky dceřinné.

Dalším synonymem k asexuální reprodukci je v některých případech i partenogeneze (Ricci et al. 2006). Při partenogenetickém rozmnožování již dochází k produkci specializovaných pohlavních buněk, ale není vždy nutné, aby docházelo k meióze, jako je tomu u sexuálně se rozmnožujících organismů. Partenogeneze vždy vede k produkci potomstva z neoploďných samičích pohlavních buněk a to i přes to, že samičí gamety mohou vznikat různými procesy. Pouze když samičí gamety vznikají apomixií a některými typy automixie, jedná se o asexualitu *sensu stricto*.

Apomixie je zcela jednoznačným příkladem asexuálního rozmnožování, protože z mitoticky vzniklých diploidních vajíček vznikají zcela identičtí potomci. U automixie není asexualita tak jednoznačná a proto se o ní vedou četné diskuze (viz. Normark et al. 2003). Automixie sice produkuje diploidní vajíčka, ale ta vznikají opětovnou fúzí meiotických produktů. To, zda automixie bude ekvivalentní apomixii, závisí na tom, které produkty meiózy sfúzují.

Asexuální reprodukce je používaný způsob reprodukce nejen u eukaryot, ale i u prokaryot. U nich je ale situace mnohem komplikovanější, a to díky jejich větší schopnosti vyměňovat si geny s ostatními organismy, dokonce i s organismy z odlišných říší (tj. možnost horizontálního i laterálního genového transferu) (Ochman et al. 2005).

4.1.2 Genetické následky asexuality:

U asexuálně se rozmnožujících organismů můžeme na genomu pozorovat řadu změn. Tyto změny se mohou lišit mezi jednotlivými druhy v závislosti na tom, zda dochází nebo nedochází ke striktně asexuálnímu rozmnožování nebo zda například probíhá u polyploidních či haploidních organismů (Meeus et al. 2007).

Jedním možným následkem asexuality je tzv. Messelsonův efekt (Mark Welch & Meselson 2000), který byl popsán u vířníků pijavenek (*Bdelloidea*). Tato teorie předpokládá, že pokud se diploidní organismy vyvíjí bez sexu po určitý, dostatečný počet generací, poté bude docházet díky mutacím k postupné akumulaci genetických rozdílů mezi alelami v lokusu či genu. Předpokládalo se, že tento efekt by bylo možné používat při zjišťování stáří striktně asexuálních linií, ale doposud nebyl prokázán u jiných asexuálních organismů (Birky 2004). Dalším charakteristickým znakem asexuální reprodukce je například absence rekombinace mezi jednotlivými chromozomy.

4.2 Podstata druhů:

Z počátku byl „sex“ (tj. meióza následovaná fúzí meiotických produktů z odlišných jedinců) považován za hlavní mechanismus umožňující vznik a stálost druhů. Sexuální reprodukce a izolace byly považovány za nezbytné či alespoň velmi důležité pro vymezení hranic mezi druhy. Tento názor vedl k představě, že porovnáváním diverzity asexuálních a sexuálních organismů můžeme vysvětlit existenci druhů (Barracough 2003).

Porovnávání mezi asexuálními a sexuálními organismy se v počátcích ukázalo být značně komplikované, a to kvůli obtížnému aplikování jednoho druhového konceptu zároveň na oba typy organismů. BSC nebyl aplikovatelný na asexuální jedince, protože všichni jedinci jsou reprodukčně izolovaní a nedochází mezi nimi ke genové rekombinaci. Právě neaplikovatelnost BSC vedla ke snaze vytvořit univerzální druhový koncept. Bohužel ani jeden z velkého počtu následně vzniklých konceptů nebyl všeobecně uznán za univerzální (Misher & Donoghue 1982). Neúspěch při vytváření univerzálního druhového konceptu se přičítá velkému množství hledisek a neostřích hranic mezi tím, co lidé pokládají za druh. V případě, kdyby byla reprodukční izolace jediným zdrojem nespojitosti mezi jednotlivými

druhy, potom by asexuální organismy vykazovaly kontinuum hodnot znaků, které by pozvolna přecházely jedna v druhou a my bychom nebyli schopni oddělit diskrétní jednotky – druhy (Hillis 2007).

Poté, co bylo u asexuálních organismů prokázáno vytváření stejně nespojitých druhů jako u pohlavně se množících organismů, vedlo to ke zpochybnění tradiční představy, že sexuální reprodukce, respektive reprodukční izolace, je nezbytná k rozrůznění organismů do druhů (Barraclough 2003, Fontaneto et al. 2007). Postupně bylo prokázáno, že i jiné procesy jsou schopny udržovat kohezi a způsobit rozrůznění druhů (př. geografická izolace, selekce odlišných ekologických nik). Při specializaci na odlišné niky by mělo u sexuálních i asexuálních organismů dojít ke stejnému způsobu rozrůznění druhů, ačkoliv rychlost a velikost rozrůznění se může lišit (Fontaneto et al. 2007).

Dále bylo prokázáno, že oproti dřívějšímu předpokladu asexuální linie nejsou uniformní ve svých charakteristických znacích (Butlin 1999). Odlišnosti pramení stejně jako u sexuálních populací z různých procesů, například z jejich evolučních interakcí či ekologických rolí, z velikosti genomu a úrovně genetické odlišnosti, mutační rychlosti. Jediným rozdílem je, že u sexuálních organismů je dalším mechanismem rozrůznění sexuální reprodukce.

4.2.1 Speciace u sexuálně a asexuálně se rozmnožujících druhů

Pokud se zabýváme speciací u sexuálních a asexuálních druhů, je důležité zjistit, které procesy jsou v daném případě důležité.

Testujeme-li hypotézy o příčinách speciace a evoluce druhů, nezbytně musíme řešit problémy související s dlouhou dobou trvání tohoto procesu. Fosilie nám sice mohou poskytnout důležitá data o speciaci, ale u většiny skupin nemáme k dispozici kompletnější fosilní záznam a také postrádáme důležité informace o biotopu a ekologii dané skupiny organismů. Z toho důvodu se k vyvození procesů, které v minulosti vedly ke speciaci, používá porovnávání dosud žijících organismů. Díky rozvoji fylogenetických analýz a používání molekulárních markerů se mění naše schopnosti zodpovědět obecné otázky o speciaci (Barraclough&Nee 2001).

Fylogenetické stromy nám mohou poskytnout důležité informace o příčinách speciace. Pokud strom zahrnuje všechny žijící druhy v rámci vyšší taxonomické skupiny, poté nám poskytuje nepřímý doklad o speciačních událostech, které vedly k současnému stavu rozrůznění druhů (Hennig 1966). Může také získat informace o geografických a ekologických aspektech druhu, které mohou následně sloužit k testování hypotéz o příčinách speciace

ve skupině (Barraclough 2003). V případě, že je fylogenetický strom vytvořen pomocí DNA dat, obsahuje informaci o přibližném relativním načasování rekonstruovaných speciálních událostí.

Speciace probíhá u asexuálních a sexuálních organismů odlišným způsobem. Tento rozdíl je dán nepřítomností genetické rekombinace u asexuálních organismů. Genetická rekombinace zpomaluje vytváření nových druhů. Asexuální organismy jsou schopny rychleji reagovat na odlišný selekční tlak vytvořením genetických změn, ale k fixování těchto změn v populaci u nich dochází pouze postupně, a tak v rámci nově vzniklé populace se poměrně pomalu vytváří adaptivní charakteristické znaky (Barraclough 2003). Naproti tomu genetická rekombinace umožňuje poměrně rychle vytvoření větších rozdílů adaptivních charakteristických znaků (např. funkční morfologie).

4.2.2 Nevýhody asexuálního rozmnožování:

Z výše uvedených faktů by se mohlo zdát, že v přírodě budou co do počtu převládat asexuální taxony, které sice na první pohled nebude tak snadné odlišit, ale při použití moderních molekulárních technik to nebude činit problémy.

Realita je ale zcela odlišná. Pouze letmý pohled na fylogenetickou distribuci asexuálních taxonů prozrazuje, že i když asexuální druhy vznikají častěji než sexuální, pouze vzácně přežívají delší dobu. Jejich distribuce je tedy velmi malá (Normark et al. 2003).

Vznik asexuality je proto často považován za jízdenku k rychlé extinkci (Smith 1978) a tyto linie za evoluční slepou uličku (Bell 1982). Rychlá extinkce většiny asexuálních linií je hlavní důvod, proč evoluční biologové věří, že sex je esenciální pro dlouhodobé přežívání taxonů.

Postupně vznikaly různé teorie, které měly vysvětlit nezbytnost genetické rekombinace pro dlouhodobé přežívání druhů.

4.2.2.1 Teorie Červené královny

Dle této teorie je sexuální rekombinace adaptací na únik před parazity (Hamilton 1980) a obligátní asexualita není životaschopná. Všichni členové asexuálního druhu vykazují jednotnou životní strategii, zůstávají často geneticky shodní a stávají se tak snadným cílem parazitů. Z tohoto důvodu sexuální druhy mohou snadno vytlačit druhy asexuální. Jejich schopnost uniknout parazitům takto totiž velmi dobře kompenzuje jejich nižší reprodukční potenciál.

4.2.2.2 Teorie Mullerovy rohatky

Obligátně asexuální druhy nemohou dle této teorie dlouhodobě přežívat kvůli neustálému hromadění škodlivých mutací v genomu (Gabriel et al. 1993). Pokud neprobíhá sexuální rekombinace, dochází v každé generaci k fixování škodlivých mutací (Felsenstein 1974), což ve výsledku vede k extinkci druhu.

Ukázalo se, že Mullerova rohatka je problémem zejména malých populací, kde mutace mohou být rychle fixovány genetickým driftem. S rostoucí velikostí populace se působení rohatky zpomaluje. Na zpomalení rohatky má také vliv malá mutační rychlost.

4.2.2.2.1 Způsoby snížení mutační zátěže u asexuálních linií

Sexuální rekombinace není jediným způsobem, který umožňuje vyhnout se rohatce (Judson&Normark 1996). Mezi asexuálními organismy se často vyskytuje polyploidie. Rostoucí úroveň polyploidie totiž může rohatku rovněž zpomalit.

Kandrashov (1994) uvádí, že dalším mechanismem schopným zpomalit a dokonce zastavit Mullerovu rohatku, je silná epistatická selekce (selekce nadřazeného/epistatického genu). Díky tlaku, který tato selekce vyvíjí, jsou asexuální organismy schopny přežívat neomezeně dlouhou dobu.

Crow (1994) argumentuje, že ani v tomto případě hromadění mírně škodlivých mutací nikdy zcela neustane. Jedinou možností by bylo snížit mutační zátěž na populaci. Jak bylo již výše zmíněno, sexuální organismy snižují tuto zátěž díky sexuální rekombinaci. A jakým způsobem by toho mohly docílit asexuální organismy? Gabriel et al. (1993) přichází s teorií, podle které asexuálové mohou této zátěži zabránit, pokud se budou vyvíjet bez opravování vzniklých mutací. Neopravené mutace jsou letální pro jedince. Z pohledu jedince je tedy tento systém značně nevýhodný, ale z hlediska celé skupiny příbuzných organismů to může zamezit hromadění mutací během delšího období. Nedokonalý proces reparace mutací totiž odvrátí smrt jedince, ale výsledkem může být vznik lehce škodlivé mutace, která spolu s řadou dalších takových mutací může vést k extinkci druhu. Pokud by tedy asexuální linie neopravovala mutace, trpěla by velkou mortalitou v každé generaci, ale byla by tak schopná redukovat hromadění mutací během delšího období.

Dalším způsobem, kterým asexuálové mohou redukovat působení nevýhodných mutací, je zvýšit mutační rychlost pouze v určitých částech genomu, kde by mohly být dokonce výhodné. Důkazem tohoto mechanismu jsou „horká místa“ v genomu bakterií (Judson&Normark 1996).

4.2.3 Starobylé asexuální linie:

Přes všechny výše nastíněné problémy, které s sebou přináší asexuální reprodukce, se zdá, že existují asexuální linie, které zde existují již velmi dlouhou dobu zcela bez sexu. Někteří autoři (Judson&Normark 1996, Normark et al. 2003) předpokládají, že tyto organismy jsou potomky starodávných asexuálních linií, u kterých nedošlo během jejich historie k vývoji sexuálních potomků.

Asi nejznámějším a dnes se zdá, že i nejlépe potvrzených příkladem starobylých asexuálních linií jsou pijavenky (vířníci ze skupiny Bdelloidea, Fontaneto et al. 2007). Ti navzdory své asexualitě zahrnují asi 360 druhů, které obývají sladkovodní prostředí na všech kontinentech a jejich vývoj trvá nejméně 30 miliónů let.

Další skupinou, o které se uvažuje jako o starověké asexuální linii, jsou lasturnatky ze skupiny Darwinulidea. U nich se předpokládalo, že se vyvíjí bez sexu již více než 100 miliónů let (Barraclough 2003), ale starobylost jejich asexuality není tak jednoznačná jako u pijavenek. Byly u nich odhaleny neočekávané genetické rozdíly mezi jadernou a mitochondriální DNA, které by mohly naznačovat vzácnou přítomnost sexuální rekombinace (Barraclough 2003). Počet rozpoznávaných druhů u nich není tak vysoký jako u bdeloidů – asi 28 druhů.

Kromě těchto dvou skupin existuje i řada jiných linií, u kterých se předpokládalo, že patří mezi vývojově staré, obligátně asexuální linie (Judson&Normark 1996). Tyto linie se vyskytují zejména mezi protisty, houbami a roztoči.

4.2.3.1 Podmínky pro uznání starobylosti asexuality

U všech těchto hypoteticky starobylých asexuálních linií dochází k intenzivnímu testování. Abychom mohli o asexuálním druhu říci, že je starobylý, musí splňovat tři podmínky (Judson&Normark 1996). Musí se jednat o monofyletickou skupinu, primárně asexuální (tj. asexualita byla charakteristickým znakem rodičovského druhu a během historického vývoje nedošlo ke vzniku sexuální generace), a její evoluční historie probíhá po velmi dlouhou dobu. Prokázání jednotlivých podmínek nemusí ale být vždy jednoduché.

Doklady o monofyletičnosti skupiny lze ještě relativně snadno nashromáždit, ale již v případě prokazování starobylosti druhu dochází k problémům, které plynou z nejasné definice této podmínky. Stáří lze určit pomocí tří metod (biogeografie, fosilní záznamy a molekulární hodiny), ale jaké stáří je již dostačující pro starobylost? Asi nejtěžší je ale prokázat primární asexualitu. Nejlepším argumentem je v tomto případě nepřítomnost samců,

mezi recentními druhy, ale také ve fosilním záznamu, nebo nepřítomnost meiotických prvků v genomu (Judson&Normark1996). Předpokládá se, že pokud nedochází k sexuálnímu rozmnožování po velmi dlouhou dobu, dochází díky hromadění heterogenity v genomu asexuálních organismů k hromadění rozdílů mezi původně homologními sekvencemi. Tím dochází i k postupnému zániku genů nezbytných pro meiózu (Mark Welch&Meselson 2000). Nepřítomnost takových genů se proto považuje jako další důkaz o starobylosti asexuality.

Díky intenzivně probíhajícímu testování všech předpokládaných starobylých organismů se zdá, že pijavenky jsou jejich nejlepším příkladem.

4.2.4 Pijavenky

Mnoho prací (Holman 1987, Mark Welch&Meselson 2000, Birky 2004, Birky et al. 2005, Fontaneto et al. 2007) dokládá, že pijavenky jsou zcela asexuální a monofyletickou skupinou. Ani podrobné analýzy u nich neprokázaly přítomnost samců v recentních druzích ani ve fosilním záznamu. Jejich stáří se z fosilních záznamů odhaduje na 40 milionů let, ale jejich genom naznačuje, že mohou být i více než dvakrát starší (Birky 2004). Pijavenky se rozmnožují zásadně apomikticky, tj. partenogenetické samice produkují diploidní vajíčka mitózou. Vzniklí potomci jsou tedy jejich klony (tj. dědí celý genom svého rodiče, aniž by došlo k nějaké rekombinaci).

Dlouhodobé přežívání tohoto čistě asexuálního taxonu odporuje populačně genetickým teoriím a empirickým důkazům, které ukazují, že asexuálové mají kratší evoluční život než sexuální organismy.

Pijavenky také zpochybňují názor, že sex je nezbytný pro rozrůžňování druhů. I přes svoji asexualitu byly schopny vyvíjet se a rozrůžnit se do více jak tří stovek diskrétních druhů, které jsou rozpoznatelné na základě morfologie. Pomocí molekulárních analýz a v porovnání s jejich příbuzným sexuálním taxonem (točivky, Monogononta) bylo prokázáno, že pijavenky zahrnují dobře oddělitelné druhy a že během historie podstoupily opakovaně kladogenezi.

5 Závěr

Účelem této bakalářské práce není vytvořit podrobný soupis všech doposud vzniklých druhových konceptů. Na příkladu několika vybraných druhových konceptů jsem se snažila nastínit, jak rozdílnými způsoby lze hodnotit existenci druhů.

Druhový koncept není jen otázkou systematiky a evoluční biologie, ale zasahuje i do ostatních biologických oborů (genetika, ekologie, atd.) a také do filozofie.

Při vytváření druhových konceptů je vždy nezbytné správné porozumění otázce existence všech druhů, a proto se pozornost biologů zaměřila zejména na ty druhy, u kterých nebylo tak jednoduché jednoznačně vysvětlit jejich existenci. Středem zájmu biologů se staly asexuální organismy.

Narozdíl od prvotních předpokladů, že tyto organismy jsou schopny vytvářet pouze zcela homogenní skupiny, které rychle podléhají extinkci, se ukázalo, že i v rámci asexuálních linií existují diskrétní druhy s určitým stupněm vnitřní heterogenity a že tyto druhy jsou schopny se adaptovat na nové životní podmínky, a vytvořit tak nový druh.

Ještě významnější byl ale objev striktně asexuálních linií, které vykazují známky starobylého původu. Takové asexuální druhy ale zcela odporují všem dosavadním teoriím a také pozorováním, že pro dlouhodobé přežívání druhů je zcela nezbytný sex a striktně asexuální druhy mají jen krátký evoluční život.

Bohužel, ani tyto nově objevené skutečnosti o asexualitě ani řada dalších nových poznatků neumožnila vznik univerzálního druhového konceptu. Spíše naopak. Byly zjištěny nové skutečnosti, které popírají platnost dřívějších teorií a také se objevily nové otázky, které je nutné ještě zodpovědět. I nadále je tedy otázkou, zda bude někdy možné vytvořit univerzálně platný druhový koncept.

6 Citace:

- Andersson, L. 1990. The driving force: species concepts and ecology. *Taxon* 39(3):375-382
- Barracough, T. G. & Herniou, E. 2003. Why do species exist? Insight from asexuals and sexuals. *Zoology* 106:275-282
- Barracough, T. G. & Nee, S. 2001. Phylogenetics and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 16(7):391-399
- Barracough, T. G., Birky, C. W. & Burt, A. 2003. Diversification in asexual organisms. *Evolution* 57:2166-2172
- Baum, D. A. & Donoghue, M. J. 1995. Choosing among alternative „phylogenetic“ species concepts. *Systematic Botany* 20(4):560-573
- Birky, C. W. 2004. Bdelloid rotifers revisited. *PNAS* 101(9):2651-2652
- Birky, C. W. 2005. Speciation and selection without sex. *Hydrobiologia* 546:29-45
- Butlin, R. K., Schön, I. & Martens, K. 1999. Origin, age and diversity of clones. *Evolution Biology* 12:1020-1022
- Davis, J. I. 1995. Species concepts and phylogenetic analysis-Introduction. *Systematic Botany* 20(4):555-559
- Davis, J. I. 1996. Phylogenetics, molecular variation, and species concepts. *BioScience* 46(7):502-511
- de Quieroz, K. 2005. Ernst Mayr and the modern concept of species. *PNAS* 102:6600-6607
- de Meeus, T., Prugnolle, F. Agnew, P. 2007. Asexual reproduction: Genetics and evolutionary aspects. *Cellular and Molecular Life Sciences* 64: 1355-1372
- deQueiroz, K. & Donoghue, M. J. 1988. Phylogenetic systematics and the species problem. *Cladistic* 4:317-338
- deQueiroz, K. & Donoghue, M. J. 1990. Phylogenetic systematics or Nelson's version of cladistics? *Cladistics* 6:61-76

- deQueiroz, K. 2007. Species concepts and species delimitation, *Systematic Biology* 56(6): 879-886
- Ereshefsky, M 1992. Eliminative pluralism. *Philosophy of Science* 59:671-690
- Ereshefsky, M. 1991. Species, higher taxa and the units of evolution. *Philosophy of Science* 58:84-101
- Felsenstein, J. 1974. The evolutionary advantage of recombination. *Genetics* 78:737-756
- Fontaneto, D. et al. 2007. Independently evolving species in asexual bdelloid rotifers. *Plos Biology*, doi: 10.1371/journal.pbio.0050087
- Gabriel, W., Lynch, M. & Bürger, R. 1993. Muller's ratchet and mutational meltdowns. *Evolution* 46(6):1744-1757
- Ghiselin, M. T. 1975. A radical solution to the species problem. *Systematic Zoology* 23:536-544
- Ghiselin, M. T. 1987. Species concepts, individuality, and objectivity. *Biology and Philosophy* 2:127-143.
- Goldstein, P. Z. & DeSalle, R. 2000. Phylogenetic Species, Nested Hierarchies, and Character Fixation. *Cladistic* 16:364-384
- Grant, V. 1992. Comments on the ecological species concept. *Taxon* 41:310-312
- Hamilton W. D. 1980. Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35(2):282-290
- Hillis, D. M. 2007. Asexual evolution: Can species exist without sex?. *Current Biology* 17(14):543-544
- Holman, E. W. 1987. Recognizability of sexual and asexual species of rotifers. *Systematic Zoology* 36:381-386
- Hull, D. L. 1976. Are species really individuals? *Systematic Zoology* 25:174-191
- Judson, P. O. & Normark, B. B. 1996. Ancient asexuals. *Trends in Ecology and Evolution* 11:41-46

- Kandrashov A. S. 1994. Muller's ratchet under epistatic selection. *Genetics* 136:1469-1473
- Kitcher, P. 1984. Species. *Philosophy of Science* 51:308-333
- Lee, M. S. Y. 2003. Species concepts and species reality: salvaging a Linnaean rank. *Evolutionary Biology* 16:179-188
- Luckow, M. 1995. Species concepts: Assumption, Methods, and Application. *Systematic Botany* 20(4):589-605
- Mark Welch, D. & Meselson, M. 2000. Evidence for the evolution of Bdelloid Rotifers without sexual reproduction or genetic exchange. *Science* 288:1211-1215
- Mayr, E. 1996. What is a species, and what is not?. *Philosophy of Science* 63(2):262-277
- Meier, R. & Willman, R. 2000. The Hennigian species concept. In: *Species Concepts and Phylogenetic Theory: a Debate* (Q. D. Wheeler & R. Meier, eds), pp. 30-43. Columbia University Press, New York
- Mishler, B. D. & Budd, A. F. 1990. Species and evolution in clonal organisms. *Systematic Botany* 15(1):79-85
- Mishler, B. D. & Donoghue, M. J. 1982. Species concepts: A case for pluralism. *Systematic Zoology* 31(4):491-503
- Nixon, K. C. & Wheeler, Q. D. 1990. An amplification of the phylogenetic species concept. *Cladistics* 6: 211-223.
- Normark, B. B., Judson, O. P. & Moran, N. A. 2003. Genomic signatures of ancient asexual lineages. *Biological Journal of the Linnean Society* 79:69-84
- Ochman, H., Lerat, E. & Daubin, V. 2005. Examining bacterial species under the specter of gene transfer and exchange. *PNAS* 102:6595-6599
- Paterson, H. E. H. 1985. The recognition concept of species. In: *Species and Speciation* (E. S. Vrba, ed.), pp 21-29. Pretoria Transvaal Museum, Pretoria
- Ricci, C., Caprioli, M. & Fontaneto, D. 2007. Stress and fitness in parthenogens: is dormancy a key feature for bdelloid rotifers?. *BMC Evolutionary Biology* 7(Suppl 2): S9

Simpson, G. G. 1951. The species concept. *Evolution* 5:285-298

Sokal, R. R. & Crovello, T. J. 1970. The biological species concept:A critical evaluation. *The American Naturalist* 104(936):127-153

Sokal, R. R. 1974. The species problem reconsidered. *Systematic Zoology* 22:360-374

Templeton, A. R. 1989. The meaning of species and speciation. In: *Speciation and its Consequences* (d. Otte & J. A. Endler, eds), pp. 3-27. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Van Valen L. 1971. Adaptive Zones and the Orders of Mammals. *Evolution* 25(2):420-428

Van Valen, L. 1976. Ecological species, multispecies, and oaks. *Taxon* 25(2/3):233-239

Wiley, E. O. 1978. The evolutionary species concept. *Systematic Zoology* 27:17-26

6.1 Sekundární citace:

Baum, D. A., and Shaw, K. L. 1995. Genealogical perspectives on the species problem. In *Experimental and Molecular Approaches to Plant Biosystematics* (P. C. Hoch and A. G. Stephenson, Eds.), pp. 289–303. Missouri Botanical Garden: St. Louis.

Dobzansky T. 1937. *Genetics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.

Hennig W. 1996. *Phylogenetic Systematics*. Urbana, Illinois: University of Illinois Press.

Mayden, R.L. (1997). A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem, In *Species: The Units of Biodiversity* (Claridge, M.F. et al. eds), pp. 381–424, Chapman & Hall