

**ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE**

**FAKULTA ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ**

**KATEDRA VODNÍHO HOSPODÁŘSTVÍ  
A ENVIROMENTÁLNÍHO MODELOVÁNÍ**



**Říční bariéry v tropických oblastech**

**BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

Bakalant: Eliška Mikulášová

Vedoucí práce: RNDr. Václav Gvoždík, Ph.D.

2023

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

## ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Eliška Mikulášová

Aplikovaná ekologie

Název práce

**Říční bariéry v tropických oblastech**

Název anglicky

**Riverine barriers in tropical regions**

---

### Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je porovnání způsobů zkoumání řek jako potenciálních biogeografických bariér v rámci různých tropických oblastí a zjištěných výsledků. Práce se zaměří na sběr a komparaci dostupných informací o této tématice napříč příkladovými studii různých zoologických i botanických skupin, avšak se zvláštním zřetelem na obojživelníky a plazy. Poznatky získané při psaní BP budou využity při budoucích výzkumech říčních bariér v Konžské pánvi, která je doposud nedostatečně prozkoumaná.

### Metodika

Práce bude psána formou literární rešerše. Metodikou je sběr informací z publikovaných odborných článků a další dostupné odborné literatury.

**Doporučený rozsah práce**

min. 30 str. textu

**Klíčová slova**

biodiverzita, biogeografické bariéry, říční bariéry, tropické oblasti

---

**Doporučené zdroje informací**

- COX, C B. – MOORE, P D. – LADLE, R J. *Biogeography : an ecological and evolutionary approach*. Chichester: Wiley Blackwell, 2016. ISBN 978-1-118-96858-1.
- Gascon, C., Malcolm, J. R., Patton, J. L., da Silva, M. N., Bogart, J. P., Lougheed, S. C., ... & Boag, P. T. (2000). Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 97(25), 13672-13677.
- Kennis, J. A. N., Nicolas, V., Hulselmans, J. A. N., Katuala, P. G., Wendelen, W. I. M., Verheyen, E., ... & Leirs, H. (2011). The impact of the Congo River and its tributaries on the rodent genus *Praomys*: speciation origin or range expansion limit?. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163(3), 983-1002.
- Mizerovská, D., Nicolas, V., Demos, T. C., Akaibe, D., Colyn, M., Denys, C., ... & Bryja, J. (2019). Genetic variation of the most abundant forest-dwelling rodents in Central Africa (*Praomys jacksoni* complex): Evidence for Pleistocene refugia in both montane and lowland forests. *Journal of Biogeography*, 46(7), 1466-1478.
- Voelker, G., Marks, B. D., Kahindo, C., A'genonga, U., Bapeamoni, F., Duffie, L. E., ... & Light, J. E. (2013). River barriers and cryptic biodiversity in an evolutionary museum. *Ecology and Evolution*, 3(3), 536-545.

---

**Předběžný termín obhajoby**

2022/23 LS – FŽP

**Vedoucí práce**

RNDr. Václav Gvoždík, Ph.D.

**Garantující pracoviště**

Katedra vodního hospodářství a environmentálního modelování

---

Elektronicky schváleno dne 1. 2. 2023

**prof. Ing. Martin Hanel, Ph.D.**

Vedoucí katedry

---

Elektronicky schváleno dne 1. 2. 2023

**prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.**

Děkan

V Praze dne 05. 03. 2023

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem bakalářskou/závěrečnou práci na téma: Říční bariéry v tropických oblastech vypracovala samostatně a citovala jsem všechny informační zdroje, které jsem v práci použila a které jsem rovněž uvedla na konci práce v seznamu použitých informačních zdrojů. Jsem si vědoma, že na moji bakalářskou se plně vztahuje zákon č. 121/2000 Sb., o právu autorském, o právech souvisejících s právem autorským a o změně některých zákonů, ve znění pozdějších předpisů, především ustanovení § 35 odst. 3 tohoto zákona, tj. o užití tohoto díla. Jsem si vědoma, že odevzdáním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním podle zákona č. 111/1998 Sb., o vysokých školách a o změně a doplnění dalších zákonů, ve znění pozdějších předpisů, a to i bez ohledu na výsledek její obhajoby. Svým podpisem rovněž prohlašuji, že elektronická verze práce je totožná s verzí tištěnou a že s údaji uvedenými v práci bylo nakládáno v souvislosti s GDPR.

V Praze dne 31. 3. 2023

.....

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce RNDr. Václavu Gvoždíkovi, Ph.D. za jeho vstřícný, pozitivní přístup a mnoho skvělých odborných připomínek. Také bych však ráda zmínila poděkování mým nejbližším za podporu, skvělé zázemí a trpělivost. V neposlední řadě také spolužákům za sdílení a podporu během celého studia.

V Praze dne 31. 3. 2023

.....

## **Abstrakt**

Bakalářská práce je literární rešerší odborných studií na téma říčních bariér v tropických oblastech v kontextu tří kontinentů (Jižní Amerika, jihovýchodní Asie, střední Afrika) se zvláštním zřetelem na obratlovce, zejména obojživelníky a plazy. Byly vybrány různorodé studie, které ukazují možnosti vnímání říčních bariér z různých pohledů. Řeky mohou být při bližším zkoumání nejen úplnou bariérou toku genů, který může vést ke speciaci, ale i bariérou, která jej pouze částečně omezuje. Vodní toky mohou být také pouze náhodným místem sekundárního kontaktu druhů, nebo mohly v minulosti bránit ve zpětném šíření druhů z refugií, v tropických oblastech typicky lesních refugií. Tato práce nabízí výběr různých zjištěných výsledků a pohledů na tuto problematiku. Vědecké práce zkoumající říční bariéry se tradičně zaměřují na primáty, u kterých jsou řeky obvykle funkční bariérou. Studium této problematiky, která jde díky novým genomickým metodám progresivně dopředu, však mění také pohledy na tyto relativně dobře prozkoumané druhy, jako jsou například šimpanz a bonobo. Také přehodnocování datace historických změn vodních toků s využitím nových geologických či hydrologických průzkumů vnáší do otázek rozdělení populací mnoho nových pohledů, které je nutno brát v dalších výzkumech v potaz. Vypadá to, že nelze jednoduše říci, pro které druhy řeky bariérou jsou a pro které nikoliv. Funkce řeky jako bariéry toku genů se mnohdy liší nejen mezi taxony, ale i mezi populacemi s ohledem na jejich geografickou lokaci. Jejich vlastnosti, ekologie a schopnosti adaptace v tomto procesu také hrají významnou roli. V neposlední řadě, s čím dál větším vlivem člověka na životní prostředí může být porozumění problematice říčních bariér užitečné i pro ochranářské účely.

## **Klíčová slova:**

biodiverzita, biogeografické bariéry, říční bariéry, tropické oblasti

## **Abstract**

The bachelor thesis is a literature review of scientific studies on the topic of riverine barriers in tropical regions in the context of three continents (South America, South-East Asia, Central Africa) with special attention to vertebrates, especially amphibians and reptiles. A diverse range of studies were selected to show the potential of perceiving riverine barriers from different perspectives. On closer examination, rivers can be not only a complete barrier to gene flow that can lead to speciation, but also a barrier that only partially restricts it. Watercourses may also be only incidental sites of secondary contact between species, or may have prevented the backward dispersal of species from refugia, typically forest refugia in tropical areas, in the past. This paper offers a selection of different findings and perspectives on this issue. Scientific works examining riverine barriers have traditionally focused on primates, for which rivers are usually a functional barrier. However, the study of this issue, which is progressively advancing thanks to new genomic methods, is also changing perspectives on these relatively well-studied species, such as the chimpanzee and bonobo. Also, the re-evaluation of the dating of historical changes in watercourses using new geological or hydrological surveys brings many new perspectives to the question of population distributions that need to be taken into account in future research. It seems that it is not possible to simply say for which species rivers are a barrier and for which they are not. The function of a river as a barrier to gene flow often varies not only between taxa but also between populations with respect to their geographic location. Their characteristics, ecology and adaptability also play an important role in this process. Finally, with the increasing impact of humans on the environment, understanding riverine barriers may also be useful for conservation purposes.

## **Keywords:**

biodiversity, biogeographical barriers, riverine barriers, tropical regions

# Obsah

1 Úvod.....	1
1.1 Biogeografie.....	1
1.2 Řeky jako biogeografické bariéry.....	1
1.3 Tropické oblasti.....	2
2 Cíle práce.....	5
3 Literární rešerše.....	5
3.1 Jižní Amerika.....	5
3.1.1 Komplexní studie.....	5
3.1.2 Plazi.....	6
3.1.3 Obojživelníci.....	7
3.1.4 Rostliny.....	9
3.2 Jihovýchodní Asie.....	10
3.2.1 Savci.....	10
3.2.2 Plazi.....	11
3.2.3 Obojživelníci.....	11
3.2.4 Ryby.....	13
3.3 Střední Afrika.....	13
3.3.1 Komplexní studie.....	13
3.3.2 Savci.....	15
3.3.3 Ptáci.....	23
3.3.4 Plazi.....	24
3.3.5 Obojživelníci.....	25
3.3.6 Ryby.....	28
4 Výsledné zhodnocení.....	30
5 Diskuze.....	30
6 Závěr a přínos práce.....	35
7 Přehled literatury a použitých zdrojů.....	37



# 1 Úvod

## 1.1 Biogeografie

Biogeografie je věda zabývající se studiem živých organismů v prostoru a v čase (Cox & Moore, 1995). Zjednodušeně řečeno se věnuje otázce, proč živočichové, rostliny a další organismy žijí na místech, kde žijí. Jedná se o kombinaci primárně ekologie a geografie, konkrétně prostorových vzorců jejich rozšíření. Zdroje se v základní definici biogeografie lehce liší. Mnohdy jsou jako dva základní obory zmiňovány evoluce a tektonika zemského povrchu. V principu je to však stejné. Abychom pochopili problematiku celistvěji, jsou pro nás důležité i další obory, jako je například evoluční biologie, taxonomie, geologie, klimatologie či paleontologie (Cox & Moore, 1995).

Obor biogeografie prošel v posledních dekádách velkým vývojem a změnami, které byly způsobeny nejen postupným zlepšováním genetických a molekulárních metod, ale i potřebou společnosti pátrat po druzích organismů, které by nahradily druhy vymírající kvůli klimatickým změnám a nacházet nová místa rozšíření. Toto se primárně týká hospodářských plodin a léčiv, avšak potřeba mapovat druhy kvůli ochraně přírody z těchto důvodů též výrazně vzrostla.

Tři základní pilíře biogeografie jsou postaveny na evoluci, vymírání a speciaci, a rozptylu, který lze nejnázve definovat jako šíření (Wilkinson, 2017).

## 1.2 Řeky jako biogeografické bariéry

Velké vodní toky mohou mít mnohdy důležitou funkci geografických bariér, které oddělují populace živočišných i rostlinných druhů. Dochází tak k morfologickým i genetickým odlišnostem a na základě toho může dojít i ke vzniku nových druhů, speciaci (Oshida et al., 2011). U velkých řek je tedy možné předvídat, že způsobí alopatrickou speciaci.

Ačkoli se závěry o úloze řek na diverzifikaci mezi studii liší, je zřejmé, že propustnost řek pro tok genů je ovlivněna velikostí a proměnlivostí toku řeky v čase (Bates et al., 2004) a schopností druhů se přes ně šířit (Burney & Brumfield, 2009). Velké řeky nepochybně brání rozptylu mnoha suchozemských organismů, ale tyto řeky nemusí být dostatečně neprostupné nebo dlouhodobé, aby vytvářely trvalou nebo významnou genetickou strukturu a v konečném důsledku vedly ke speciaci (Slatkin, 1987).

Během dlouhých vlhkých období mohly být vodní cesty dostatečně široké, aby zabránily šíření některých savců (Robbins, 1978). Případně mohly být dostatečně velké i během suchých fází, aby zastavily opětovné šíření druhů z reliktních oblastí (Colyn et al., 1991). V Africe prošla základní hydrografická síť zhruba od miocénu značnou modifikací v důsledku postupných fází vyzdvihování a poklesů (John,

1986). Hydrografické změny byly způsobeny změnami klimatu, zejména v posledním milionu let čtvrtohor. Tyto klimatické výkyvy byly často extrémní a vyznačovaly se kolísáním srážek a výparu, což způsobilo rozšíření, zmenšení nebo dokonce úplný zánik říčních systémů (John, 1986; Leblanc et al., 2006 a,b; Sepulchre et al., 2008). Řeky navíc mohou být neúplnou bariérou šíření kvůli sezónním výkyvům vodních hladin (Bird et al., 1998) a/nebo historickým změnám ve způsobu odvodňování (Stankiewicz & de Witt, 2006).

Alfred Russel Wallace je autorem nejstarší hypotézy říčních bariér, která pochází již z roku 1852. Tehdy se jednalo o hranice Amazonky, Rio Negro a řeky Madeira, přes které druhy, i podle tehdejších informací domorodců, nepřecházejí (Colwell, 2000). Když se však přibližují k pramenům řek, přestávají pro ně být hranicemi a druhy jsou k nalezení na obou stranách. Hypotéza spočívala v tom, že hlavní toky Amazonie jsou bariérou pro genetický tok - podporují genetickou divergenci populací, buď iniciovanou dělením populací (vikariací) nebo po kolonizaci několika zakladateli. Nešlo o veřejný názor, ale A. R. Wallace shledával říční bariéry jako možnou příčinu speciace a otázky původu druhů. Složení druhů se podle něj může lišit v závislosti na šířce řeky (Wallace, 1852).

## 1.3 Tropické oblasti

### Jižní Amerika

Amazonský tropický deštný les skrývá druhovou rozmanitost, která je v nepoměru k jeho zeměpisné rozloze (Wilson, 1992; Gaston, 1996). Velká část pralesa leží v Amazonské nížině. Amazonie, která zahrnuje části devíti zemí Jižní Ameriky, je největším tropickým deštným lesem na světě. Tvoří 53 % z celkové rozlohy tropických lesů na planetě (Mittermeier et al., 2003). Je například třikrát větší než lesy Konga ve střední Africe, které představují druhé nejrozsáhlejší deštné lesy na světě. Amazonie však není pouze prales. Její součástí je mnoho unikátních ekosystémů od obrovských sezónně zaplavených pastvin až po nejlépe chráněné mangrovové porosty na planetě. V oblasti se také nachází největší a neobjemnější řeka na světě: Amazonka, která je zodpovědná za 20 % sladké vody, která se dostává do světových oceánů (Macedo & Castello, 2015). Amazonie má dobře definovaný klimatický gradient, jihovýchodní oblasti se vyznačují teplejším a sezónnějším klimatem než severozápadní (Hoorn et al., 2010; Davidson et al., 2012), což souvisí s orografií severozápadních oblastí, které leží ve vyšších polohách.

### Amazonka

Řeka Amazonka, která má přibližně 10 000 přítoků byla již předmětem mnoha studií, které se jí zabývají na úrovni bariéry pro genetický tok mezi populacemi. Předpokládá se, že tento složitý říční systém vznikl v miocénu, přibližně před 11 miliony let, a svou současnou podobu získal na konci pliocénu či začátku pleistocénu přibližně před 2,4 miliony let (Baker et al., 2014). Celý tok včetně jeho přítoků se jeví být důležitou příčinou alopatrické speciace mnoha taxonů.

## **Jihovýchodní Asie**

Jihovýchodní Asie je regionem s koncentrovanou biodiverzitou a složitou geologickou historií, a proto je vhodným prostředím pro testování hypotéz o biodiverzitě a biogeografii (Hall, 2009). V rámci kontinentálního jádra jihovýchodní Asie je Indočína (tvořená dálnovýchodní Indií, Myanmarem, Thajskem, Kambodžou, Laosem, Vietnamem, jihozápadní Čínou a severní částí Malajského poloostrova) hlavním evolučním ohniskem, které se vyznačuje pozoruhodnou druhovou bohatostí a diverzifikací in situ (Myers et al., 2000; De Bruyn et al., 2014). V Indočíně se nachází indobarmský hotspot biodiverzity, oblast, která je pro svůj vysoký stupeň endemismu a ohroženost stanovišť zaznamenána mezi "nejžhavějšími hotspoty" (Myers et al., 2000; Tordoff et al., 2012). Popisy druhů z této oblasti se hromadí vysokou rychlostí, nicméně síly, které pohánějí speciace v rámci této megadiverzní krajiny nebyly dosud dobře charakterizovány, i přesto že horský obrys zůstal v posledních 20 milionech let stabilní (Workman, 1975; Bain & Hurley, 2011). Některé studie Indočíny poukazují na významný evoluční vliv říčních bariér (Campbell et al., 2004; Harmann et al., 2013; Wang et al., 2015; Yuan et al., 2016).

## **Mekong**

Během pliocénu a pleistocénu se řeky Mekong a Salween vlévaly jako jedna řeka do dnešního toku Chao Phraya. Mekong teče severně od thajského Chiang Rai a poté se spojuje s řekou Salween (Attwood & Johnston, 2001; Meijaard & Groves, 2006). Řeka Mekong také musela téct přímo na jih od Chiang Rai směrem k Bangkoku a Thajskému zálivu (Hutchison, 1989). V době před 1,5 mil. let se Mekong stále vléval do Salweenu (Attwood & Johnston, 2001; Meijaard & Groves, 2006). Když se tok řeky Mekong posunul na východ k její současné pozici směrem k laoskému Vientiane (Meijaard & Groves, 2006), mohla se tato obrovská řeka stát vážnou geografickou překážkou vyvolávající speciace, například jako u komplexu druhů rodu *Callosciurus* (Oshida et al., 2011). Mnoho druhů lesních savců je omezeno pouze na oblasti východně od řeky Mekong.

## **Střední Afrika**

Ve střední Africe, zejména Konžské pánvi, se nachází druhý největší tropický deštný les na světě, který se dělí na několik ekoregionů. Ekoregion Centrálních konžských nížinných lesů se rozkládá jižně od širokého oblouku řeky Kongo (levý břeh) přibližně do 3 - 4° j. š. (Burgess et al. 2004; Dinerstein et al. 2017; Van Der Perre et al. 2019). Řeka tvoří potenciální bariéru rozšíření mnoha druhů, které izoluje podél své severní, východní a západní hranice (Flügel et al. 2015). O této rozsáhlé oblasti deštného pralesa chybí údaje pro většinu bioty, ale byla předpovězena jako potenciální oblast s vysokou druhovou bohatostí (Burgess et al. 2004).

Konžská pánev je pozoruhodná svým velkým vnitřním povodím, označovaným jako Cuvette Centrale, pozůstatkem starobylého jezerního útvaru z období třetihor. Tato vnitřní pánev vymezuje starobylé jezero, v němž se nacházejí reliktní jezera Mai-Ndombe a Tumba, a bažinné lesy, které převládají ve většině rovinatého terénu

(Bwangoy et al., 2010). Konžská pánev se nachází ve středu africké desky. Tato pánev je jednou z největších vnitrokontinentálních sedimentárních pánví na světě, která pokrývá 1,2 milionu km<sup>2</sup>. Tvoří obrovskou kruhovou depresi o 500 m nižší, než je nadmořská výška přilehlých topograficky vyšších oblastí (Crosby et al., 2010; Kadima et al., 2011).

### **Řeka Kongo**

Povodí Konga v Africe je druhým největším povodím na světě s plochou 3 689 550 km<sup>2</sup>. Řeka Kongo měří 4372 km, z toho 80 % toku leží v nadmořské výšce mezi 567 a 293 m a dosahuje šířky až 15 km (Runge, 2022). Je tak nejdelší a nejšířší afrotropickou řekou a na většině svého toku odděluje rozsáhlé západní a východní afrotropické lesy od poměrně malé oblasti těchto lesů ve středu Demokratické republiky Kongo. Povodí Konga má největší vodní zdroje na tomto kontinentu, proto je životně důležitým zdrojem vody a energie pro světadíl s rostoucí potřebou bezpečné vody a energie (Mandelli et al., 2014).

Za zmínku stojí, že se prameny Konga nachází v savanách, více než 1000 km jižně od stanovišť tropických lesů (Runge, 2022). Říční systém od doby začátku pleistocénu existuje nepřetržitě a zaznamenal jen malé změny související s tektonickými nebo klimatickými faktory (Beadle, 1981). Moderní řeka Kongo má úzký výtok do moře pozoruhodný katarakty mezi Kinshasou a pobřežím, které spojují povodí Konga s Atlantikem (Goudie, 2005). V těchto místech je řeka velmi hluboká, místy i 200 až 220 metrů, což ji činí nejhlubší řekou na světě (Oberge et al., 2009).

Tok řeky Kongo má ve středu povodí jedinečný průběh (Runge, 2022). Horní tok zvaný Lualaba teče na sever. Střední tok, od Kisangani, mění směr na západ a na konci se stáčí na jihozápad, aniž by byl přerušen vodopády nebo peřejemi. Dolní tok od jezera Malebo k ústí řeky obsahující peřeje a nejhlubší část v řece teče na jihozápad. Od ústí řeky pokračuje podmořský kaňon do hlubokého mořského dna a nese s sebou obrovské množství sedimentů konžského vějíře (Takemoto et al., 2015).

### **Řeka Ogooué**

Povodí řeky Ogooué leží na západním pobřeží Atlantského oceánu a má rozlohu 215 000 km<sup>2</sup>, největší část se nachází na území Gabonu (85%) a dále pak na území Demokratické republiky Kongo (12 %), zbylá část se nachází v Kamerunu a Rovnickové Guineji. Ogooué je co se týče ročního průtoku třetí největší řekou v západní části Afriky - po Kongu a Nigeru. Na povodí Konga vodní tok Ogooué navazuje za západu (Moquet et al., 2021; Bogning et al., 2022).

### **Řeka Sanaga**

Jedná se o největší řeku na území Kamerunu, ve kterém pokrývá více než čtvrtinu území země. Povodí řeky Sanaga zaujímá 140 000 km<sup>2</sup>. Hlavní pramen řeky Sanaga je na náhorní plošině Adamawa, která se nachází ve středu země a má průměrnou výšku 1100 metrů nad mořem (Van der Waarde, 2007; Ebodé, 2022).

## 2 Cíle práce

Cílem této práce je rešerše a kritické shrnutí literárních zdrojů v oblasti problematiky říčních bariér v kontextu tropických oblastí tří kontinentů (Jižní Amerika, jihovýchodní Asie a střední Afrika) se zvláštním zřetelem na obratlovce, obzvláště obojživelníky a plazy. Kompilace získaných informací a jejich komparace budou k dispozici a případnému využití v rámci probíhajících a budoucích výzkumů v oblasti Konžské pánve, která je dosud nejen po této stránce málo probádaná.

## 3 Literární rešerše

### 3.1 Jižní Amerika

#### 3.1.1 Komplexní studie

*Gascon et al. (2000): Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. Proceedings of the National Academy of Sciences 97, 13672-13677.*

V tomto případě se jednalo o studii, která měla za cíl hodnotit vliv řek, jako biografických bariér na strukturu celých společenstev - drobných savců (hlodavců, vačnatců) a žab, konkrétně na vodním toku Juruá, který je přítokem Amazonky. Hypotéza však nebyla silně podpořena a uvádí do popředí vliv andské orogenní osy a s ní spojené jevy za klíčovější v rámci tvoření současné amazonské diverzity. Zmiňují zde i významný rozdíl mezi náhorními stanovišti na protější březích terra firme (les, který nebývá zaplavovaný rozvodněnými řekami) a várzea (periodicky zaplavený les), kde je bariérou pro překonání pouze šířka řeky, nikoli rozdíl ve vyvýšení s tím spojený. Zároveň se však v meandrech zaplavených lesů mnohdy přenášejí bloky zaplavených lesů mezi břehy. Potenciálních faktorů může být mnoho.

U vzorkování žab v rámci vodních ploch - tůň, rybníky, potoky apod. - byla zvýšena pozornost při průzkumech s ohledem na možnost výskytu snůšek. Tyto biotopy byly v rámci jednotlivých lokalit i počítány. Zároveň však druhy, o kterých je známo, že se vyskytují pouze v těchto lokalitách byly z analýz vyloučeny. Dále byli vyloučeni juvenilní jedinci, u kterých nebyla možnost přesného určení. Vzorky z dvojice lokalit na protilehlých březích byly odebrány současně, aby se zamezilo výkyvům počasí a dalších vlivů. Vztah mezi silou bariéry a podobností společenstev byl doprovázen vizuální kontrolou pořadí párových Jaccardových indexů od oblasti pramenů (nejslabší) po oblast ústí (nejsilnější) pro oba typy stanovišť (terra firme/várzea) pro žáby a savce (Gascon et al., 2000).

Celkové výsledky studie naznačují, že řeka Juruá nepředstavuje bariéru, alespoň tedy pro zvolené druhy. Druhové bohatství u obou skupin je dle výsledků ovlivněno

faktorem, zda jsou lokality zaplavené nebo zaplavované, spíše než-li tím, o jaký břeh se jedná. Diverzita se napříč řekou nelišila.

*Moraes et al. (2016): The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. Journal of Biogeography 43, 2113-2124.*

Kombinace vlivů povodňových gradientů a říčních bariér na biogeografii obojživelníků a plazů. Zaměřeno na řeku Tapajós a její přítok Jamanxim v jihovýchodní Amazonii. V rámci této studie je vhodné upozornit na množství studovaného materiálu - 14253 obojživelníků (92 druhů) a 3410 plazů (101 druhů), i přesto, že následně vyloučili ty, kteří byly zaznamenány pouze na jedné straně, k dalším analýzám zbylo 79 druhů obojživelníků a 82 druhů plazů. Taxony, u kterých posbírali méně, než 5 jedinců, byly taktéž vyloučeny (Moraes et al., 2016).

Záplavy, průtok řeky i vlivy lidské činnosti mohou ovlivňovat sílu řeky jako bariéry. V této studii řeky zabránili šíření 33 % druhů zkoumaných obojživelníků (pro ně byla hlavní bariérou Tapajós) a 8% druhů plazů (oba toky měly podobný význam). Nejvíce se to dotklo plazů (*Gonatodes*) a obojživelníků (*Pristimantis*, *Allobates*, *Leptodactylus*), pro které je hlavním biotopem břehový porost, ale i těch, kteří jsou vázáni na menší prameny.

### 3.1.2 Plazi

*Souza et al. (2013): Are Amazonia rivers biogeographic barriers for lizards? A study on the geographic variation of the spectacled lizard *Leposoma osvaldoi* Ávila-Pires (Squamata, Gymnophthalmidae). Journal of Herpetology, 47, 511-519.*

V této studii se pokoušeli zaměřit na kryptickou diverzitu ještěrky druhu *L. osvaldoi*, která byla popsána teprve nedávno. Byla analyzována variabilita morfologických znaků ve spojitosti s geografii výskytu. V tomto případě šlo o tyto vodní toky - Rio Madeira a její přítoky R. Purus, R. Aripuana a R. Roosevelt. Materiály pro tento výzkum byly sbírány v terénu od roku 2005, zároveň však do studie zahrnuli materiály, které odpovídaly měření z Muzea Zoologie v Sao Paulu (MZUSP), šlo o jedince z 15 lokalit, které sestávali z 66 dospělých jedinců - 44 samců a 22 samic (Souza et al., 2013).

Bylo zjištěno, že samci mají větší hlavu a samice zase delší tělo, šířka řeky jako bariéry v tom však nehraje roli. V jednom případě však došlo k zajímavému jevu. V rámci dvou lokalit protilehlých břehů dolního toku Rio Aripuana zaujímaly v rámci analýz horní a dolní hranici této morfologické variability a byly tak odlišné od všech ostatních zkoumaných exemplářů. V horní části toku se od sebe jedinci de facto nelišili. Výzkumníci diskutovali, že v tom hraje roli rozdílná dynamika horní a dolní části této řeky v historii (polovina miocénu až pleistocén - cca 13 mil. let). Zda jde pouze o variabilitu druhu nebo může jít o úplně odlišnou skupinu, není podloženo vědeckými důkazy.

### 3.1.3 Obojživelníci

*Gascon et al. (1998): Patterns of genetic population differentiation in four species of Amazonian frogs: a test of the riverine barrier hypothesis 1. Biotropica, 30, 104-119.*

Tato studie se zaměřila na 4 druhy žab, první dva byly vzorkovány ze zaplavených částí lesa - varzea (*Scarthyla ostinodactyla*, *Scinax rubra*) a další dva z nezaplavených - terra firme (*Physalaemus petersi*, *Epipedobates femoralis*) na toku Juruá, odebírány byly v ústí, prameni i uprostřed řeky. Cílem výzkumu bylo zdokumentování úrovně vnitropopulační i mezipopulační alozymové diferenciace u čtyř druhů neotropických obojživelníků a ověření významu v genetické struktuře populací obývajících oba břehy tohoto hlavního přítoku Amazonky. Jedná se o jednu z prvních studií, kde byla tato problematika zkoumána pomocí elektroforézy proteinů (Gascon et al., 1998).

Další testy naznačily, že zde existuje jistá populační struktura, která částečně podpořila hypotézu říční bariéry. V některých analýzách byla však zjištěna vysoká úroveň populační diferenciace, převážně u terestrických druhů, celkové posouzení výsledků však hypotézu o diferenciaci říční bariérou nepotvrdily. Studie celkově zdokumentovala značnou variabilitu uvnitř populace a diferenciaci alozymů mezi lokalitami těchto vybraných čtyřech druhů obojživelníků. Závěr tedy nebyl nějak důležitý a studie dále pokračovaly s pokrytím větší části povodí Amazonky.

*Fouquet et al. (2015): The trans-riverine genetic structure of 28 Amazonian frog species is dependent on life history. Journal of Tropical Ecology, 31, 361-373.*

Tato studie se zaměřila na odlišnou lokalitu, než většina studií na toto téma. Šlo o řeku Guyanského štítu, který z historického hlediska stabilnější, než západní část amazonských povodí. Výzkumníci testovali, zda následující znaky (velikost těla, stanoviště, larvální vývoj) 28 druhů žab, u kterých bylo předpokládáno, že jsou důležité pro určení schopnosti rozptylu, souvisejí s genetickou strukturou a genetickými vzdálenostmi.

Bylo vzorkováno 2-5 jedinců každého z 28 druhů z každé lokality na obou březích toku Oyapock, také však v interfluviu této řeky s Approuague. Mezi lokalitami nebyly další překážky - hory či otevřené prostory. Výsledky naznačily, že pro 13 taxonů je řeka opravdu bariérou, velikost těla však mezi populacemi přes řeku nekorelovala. Druhy, které obývají listnaté porosty/opadanku a ty, jejichž pulci nežijí volně vykazují vyšší strukturu vázanou na řeku, než ty, které obývají otevřená/arboreální stanoviště a mají exotrofní pulce. Výsledky ukázaly důležitost řek v rámci skládání genetické diverzity velkého množství taxonů Anura. Prostupnost řek, jako biogeografických bariér je však vysoce individuální v rámci ekologických vlastností jednotlivých druhů. Tato studie vyzdvihuje důležitost způsobu rozmnožování v otázce disperze přes říční bariéru. Druhy s přímo se vyvíjejícími (*Pristimantis*) nebo endotrofními larvami (*Adenomera*) ukazují vyšší diferenciaci napříč vodním tokem, než druhy, které se například rozmnožují přímo v řekách nebo zaplavených oblastech - *Hypsiboas boans*, *Osteocephalus helenae*,

*Leptodactylus mystaceus* (Fouquet et al., 2015).

Godinho et al. (2018): *The influence of riverine barriers, climate, and topography on the biogeographic regionalization of Amazonian anurans. Scientific Reports*, 8, 3427.

V této studii vyhodnocovali 5 nevylučujících se hypotéz zároveň (hypotéza současného klimatu, pleistocénních klimatických změn, topografická hypotéza - rozpětí nadmořských výšek, hypotéza struktury vegetace a hypotéza říční bariéry). Překryli mapy výskytu obojživelníků, jejichž zdrojem byl IUCN (buňky 50x50 km) a byla vytvořena matice výskytu a přítomnosti druhů (zahrnuli 577 taxonů), kterou podstoupili shlukové analýze. Na základě vyhodnocení bylo zjištěno sedm biogeografických oblastí (což bylo cílem studie), které podpořily hypotézu říčních bariér (38 %), ale pouze u hlavních řek Amazonky a Madeiry. Dalšími vysvětleními byla klimatická (16 %) a topografická (3%) variabilita (Godinho et al., 2018). Jednalo se o první studii, která ukazuje, že biogeografické oblasti řádu Anura určuje více faktorů. Tyto oblasti se z části kryly z osmi lokalitami endemismu suchozemských savců.

Funk et al. (2007): *Tests of biogeographic hypotheses for diversification in the Amazonian forest frog, Physalaemus petersi. Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44, 825-837.

V této studii byly testovány dvě hypotézy a to na druhu lesní žáby *P. petersi*, která se vyskytuje v oblastech terra firme - hypotéza říční bariéry a hypotéza výškového gradientu. Tyto hypotézy byly zvoleny kvůli velkému areálu výskytu tohoto druhu napříč velkými vodními toky i výškovými gradienty až do cca 1200 m n.m. Byly testovány řeky jako bariéry, i každá řeka zvlášť - Napo, Juruá a Madre de Dios. Napo byla rozdělena na dva oddíly, protože se výrazně zužuje. V rámci hypotézy říční bariéry výsledky podpořily pouze jednu ze tří řek (Madre de Dios), které byly zkoumány, pro druhou hypotézu však nebylo dostatek důkazů.

Výsledky naznačují, že řeka Napo nepůsobila jako biogeografická bariéra pro *P. petersi*. Zajímavostí je, že genetická divergence byla ve skutečnosti vyšší mezi populacemi oddělenými horní částí řeky Napo než její spodní částí (což je opak předpovědi hypotézy o říční bariéře - rozdíl v šířce řeky), Vysvětlením může být strmější topografický reliéf v okolí horního toku řeky Napo, která prochází úpatím And. I přes absenci bariérového vlivu řeky Napo jsou populace, které leží na opačných stranách, silně izolované na základě rozdílů ve volání samců a preferencích samic (Boul et al., 2007).

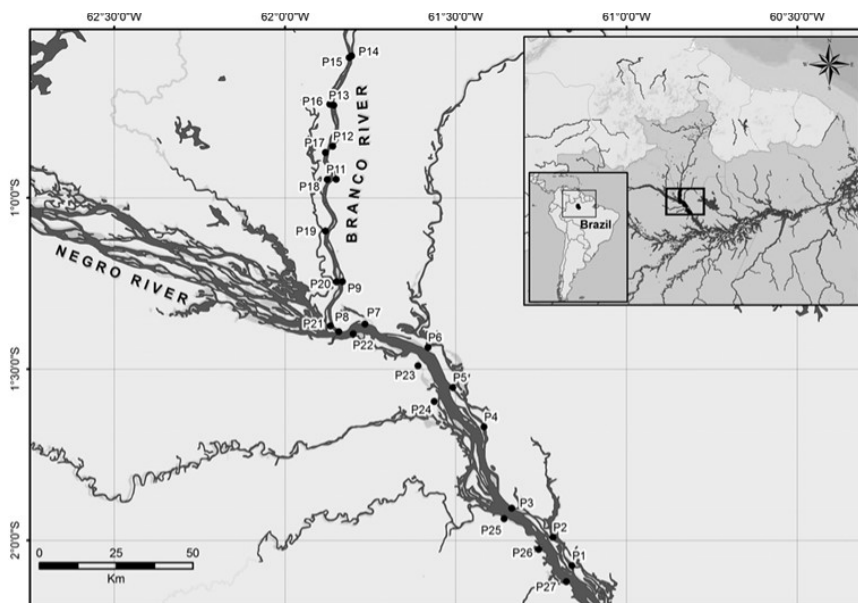
Dle autorů Madre de Dios odděluje dvě divergentní linie, což podporuje hypotézu o říční bariéře. Silné důkazy o populační expanzi v jižní linii Madre de Dios však ponechávají otevřenou možnost, že je tato řeka spíše oblastí sekundárního kontaktu expandujících linií než oblastí primární diferenciace. Dle autorů tato řeka působí aktuálně jako bariéra pro tok genů (Funk et al., 2007).



### 3.1.4 Rostliny

Nazareno et al. (2017): *Wide but not impermeable: Testing the riverine barrier hypothesis for an Amazonian plant species. Molecular Ecology*, 26, 3636-3648.

Studie zaměřená na rostliny, kde bylo použito vhodné vzorkování pro výzkumy zkoumající hypotézu říční bariéry (viz Obr. 1 níže). Zabývá se přítoky povodí Amazonky vodními toky Rio Branco a Rio Negro. Dřívější studie hodnotily tyto přítoky jako významné bariéry pro genetické toky ptáků, obojživelníků a primátů, jen jediná studie takto hodnotila Rio Negro v rámci botanických druhů (šlo o velké stromy rodu *Caryocar*, které jsou opylovány netopýry (*Phyllostomus*) a dále šířeny tapíry (*Tapirus terrestris*) (Collevatti et al., 2009). Druh keře *Amphirrhox longifolia* v této studii byl zvolen kvůli svému hojnému výskytu na obou březích přítoků. Vzorky byly odebírány z 26 populací (156 jedinců) na obou březích zmíněných toků v jádru povodí Amazonky. Hypotéza předpokládala, že Rio Negro je bariérou pro tok genů rostlin, pro jeho přítok Rio Branco však ne. Tento výzkum ukazuje, že závisí na šířce toku oddělující jednotlivé populace, ale také na konkrétních disperzních vlastnostech jednotlivých druhů. Korelace mezi geografickou a genetickou vzdáleností byla významná pouze pokud byla použita mezi dvojicemi populací na výhradně opačných březích Rio Negro, nikoli když byly aplikovány odděleně. Velkou část genetické variability tedy souvisí s geografickou vzdáleností na obou březích. U Rio Branco se však nic z toho nepotvrdilo. I přesto, že se nyní Rio Negro jeví jako bariéra pro genetický tok, dříve to tak být nemuselo (Nazareno et al., 2017).



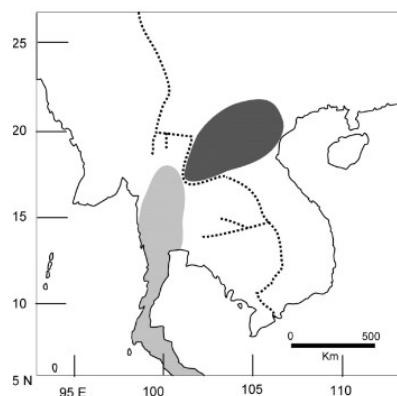
Obr.1: Zobrazení areálu výzkumu studie *Amphirrhox longifolia*, lokality vzorkování jsou označeny černými tečkami. Vzorkování probíhalo vždy souběžně na obou březích Rio Negro a Rio Branco v severní Brazílii. Celý výzkum proběhl v období dešťů v průběhu dvou měsíců (březen, duben) 2015. Zdroj: Nazareno et al. (2017).

## 3.2 Jihovýchodní Asie

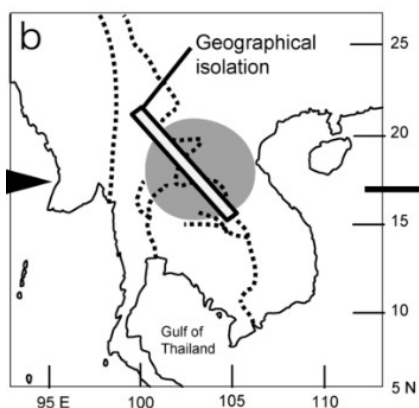
### 3.2.1 Savci

Oshida et al. (2011). *Phylogenetic relationship between Callosciurus caniceps and C. inornatus (Rodentia, Sciuridae): implications for zoogeographical isolation by the Mekong River. Italian Journal of Zoology, 78, 328-335.*

Tato studie se zabývá dvěma druhy veverek rodu *Callosciurus*, které byly geograficky izolované řekou Mekong v severní části poloostrova Indočíny. Ke srovnání použili kompletní sekvence cytochromových genů b mitochondriální DNA těchto druhů. Nejen u těchto dvou druhů, ale i dalších pěti druhů stejného rodu. Na základě analýz bylo zjištěno, že se zkoumané dva druhy rozdělily přibližně před 1,2 miliony let. Tuto izolaci mohl způsobit významný posun řeky Mekong směrem na východ během pliocénu a pleistocénu (viz úvodní kapitola Mekong). V této době mohla být ancestrální forma obou druhů *Callosciurus* široce rozšířena severně od Mekongu v severní Indočíně, tento posun řeky pak následně mohl vést k alopatrické speciaci (Oshida et al., 2011). Tato skutečnost mohla být posílena chladnějším obdobím a klimatickými změnami v tomto časovém horizontu (Singh, Srinivasan, 1993).



Obr. 2: Aktuální alopatrické rozšíření druhů *Callosciurus caniceps* (světle šedá) a *Callosciurus inornatus* (tmavě šedá), tečkovaná čára zobrazuje řeku Mekong. Zdroj: Oshida et al. (2011).



Obr. 3: Grafické znázornění hypotézy říční bariéry rozdělení druhů *C. caniceps* a *C. inornatus*. Zdroj: Oshida et al. (2011).

### 3.2.2 Plazi

*Klabacka et al. (2020): Rivers of Indochina as potential drivers of lineage diversification in the spotted flying lizard (Draco maculatus) species complex. Molecular phylogenetics and evolution, 150, 106861.*

Tato studie zkoumá druh *Draco maculatus*, který je rozšířen napříč celou Indočínou, tedy širokým geografickým rozšířením, které naznačuje možnost více divergentních linií tohoto taxonu. Studie dále nabízí první odhad fylogeneze tohoto předpokládaného komplexu druhů.

Bylo vzorkováno celkem 115 exemplářů, které byly nasbírány v terénu v letech 1997-2013, bylo však zmíněno, že některé ze vzorků získali v GenBank nebo muzejních sbírkách. Vědci se snažili shromážďovat data z celého areálu druhu, tři ze čtyř poddruhů (čtvrtý z nich - *D. maculatus divergens* se vyskytuje pouze v údolí Chiang Mai). Aby mohli tento druh srovnávat s ostatními rodu *Draco* a dalšími skupinami, stáhli si pro komparaci jejich data sekvencí.

Výsledky studie potvrzují více linií taxonu s genetickými zlomy, které přímo kopírují vodní toky v Indočíně. Mohou být tedy hnací silou pro diverzifikaci druhů v souvislosti s říčními bariérami. Podpořili též hypotézu, že pro tento taxon existuje větší množství oddělených linií. Odhady společného předka byly touto studií datovány na 10 a 7 milionů let - pozdní miocén. Dále byla zmíněna zajímavá informace o faktu, že ostrovní poddruhy - v tomto případě v rámci ostrova Hainan, si nejsou taxonomicky blízké s jedinci na nedaleké pevnině, může se tedy jednat o ostrovní endemity čekající na popis nového druhu (Klabacka et al., 2020).

### 3.2.3 Obojživelníci

*Geissler et al. (2015): The Lower Mekong: an insurmountable barrier to amphibians in southern Indochina?. Biological Journal of the Linnean Society, 114, 905-914.*

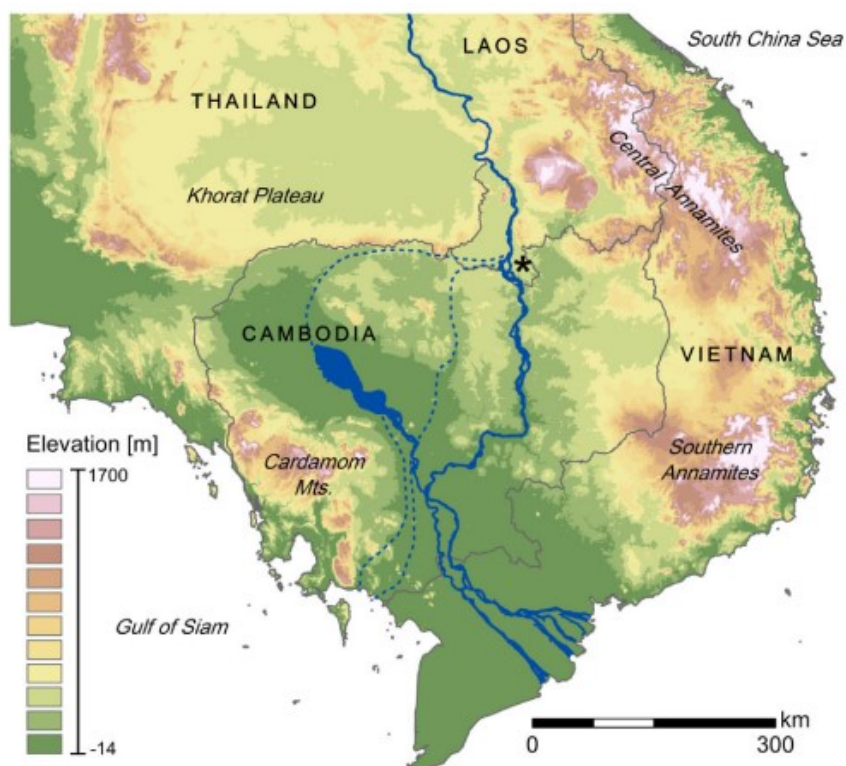
Pro tento výzkum byly použity shlukové analýzy s použitím geografického informačního systému (GIS) a srovnávací ekologické přístupy. Lokalitou výzkumu byla jižní Indočína a přilehlé oblasti ve východním Thajsku. Ke dni publikování této studie bylo na tomto území zdokumentováno 131 druhů obojživelníků. Tato studie se shodla s jinými na toto téma na skutečnosti, že se herpetofauna Kardamonských hor na západ od Mekongu neshoduje s tou v oblasti jižních Annamitů. Byla prováděna statistická srovnání ekologických znaků obojživelníků v těchto lokalitách a vše naznačuje faktu, že dolní Mekong je významnou biogeografickou bariérou. Celý tok Mekongu, tak jak jej známe nyní, se datuje pouze do holocénu, dolní tok Mekongu je však neměnný již od konce miocénu, proto byla pro studii vybrána tato část (Geissler et al., 2015).

Pokladem pro analýzy byly komplexní seznamy obojživelníků vyskytující se v oblasti jižní Indočíny na základě Červeného seznamu ohrožených druhů (IUCN) - 113 druhů, dalších 18 druhů bylo doplněno na základě informací z další literatury za

použití programu ArcGIS. Do analýzy byly zahrnuty i přilehlé ostrovy, které byly geograficky odděleny teprve nedávno změnami mořské hladiny. Taxony byly rozděleny do třech kategorií podle výskytu - západně/východně/napříč Mekongem a zároveň dle nadmořské výšky, dle habitatů využívaných dospělými jedinci a zároveň i podle lokalit využívanými larválními stádii (Geissler et al., 2015).

Studie došla k následujícím závěrům. V nížinách Mekongu převládají široce rozšířené panasijské druhy, pro které dolní tok Mekongu ve své současné podobě nepředstavuje překážku šíření. Druhy, které dolní Mekong zjevně překročily, vyskytují se ve východním Thajsku a Kardamomském pohoří na západní straně, ale i jižních Annamitech na východní straně dolního Mekongu (*Kaloula mediolineata*, *Limnonectes limborgi*, *Xenophrys major*), použili pravděpodobně dva různé koridory severně od ostrova Khong přes horní Mekong. Problematika si však žádá více studií, pro potvrzení této hypotézy. Všeobecně však druhy, které jsou omezené pouze na východ či západ vykazují ekologickou diferenciaci. Částečně tedy byla potvrzena hypotéza o dolním Mekongu jako biogeografické bariéře (Geissler et al., 2015).

I přes mnohým změnám toku v rámci historie (naposledy v holocénu se vznikem delty Mekongu) byly Kardamomské hory (západ) a jižní Annamity (východ) vždy odděleny dolním Mekongem, a dokonce ramenem Jihočínského moře během teplých období miocénu a raného pliocénu, kdy byla hladina moře asi o 25 m výše než dnes (Woodruff & Woodruff, 2008; Woodruff, 2010).



Obr. 4: Zobrazení oblasti Indočíny pro lepší představu kontextu studií o této oblasti. Černá hvězdička označuje severní hranici dolního Mekongu, přerušovaná modrá čára značí pliocénní posun dolního Mekongu, aktuální tok je zde též viditelný. Zdroj: Geissler et al. (2015).

### 3.2.4 Ryby

*Biesack et al. (2020): Evidence for population genetic structure in two exploited Mekong River fishes across a natural riverine barrier. Journal of Fish Biology, 97, 696-707.*

V tomto případě jde o jedinečnou studii bariér přímo uvnitř řeky, kde se výzkumníci na základě problematiky mnoha nově budovaných přehrad a vodních elektráren na řece Mekong zabývali základní genetickou diverzitou dvou ekonomicky hojně využívaných migrujících ryb - *Henicorhynchus lobatus* (5 lokalit) a *Helicophagus leptorhynchus* (2 lokality). Lokality byly v přehradách a dolní části povodí Mekongu. U obou druhů byly ryby odebrané v horní části toku u vodopádů Khone i níže - ryby od sebe byly odlišeny. Tato studie byla první, která využila tisíce jednonukleotidových polymorfismů generovaných metodou RAD a předpokládala, že jsou vodopády Khone, které jsou největším na hlavním toku Mekongu, potenciální bariérou pro tok genů těchto dvou zvolených druhů (Biesack et al., 2020).

Předchozí studie nezjistily u *H. lobatus* žádnou genetickou diverzifikaci s ohledem na vodopády, ani podél hlavního toku (Hurwood et al., 2008; Iranawati, 2014). U *Helicophagus leptorhynchus* však není známo mnoho o jeho schopnosti překonávat bariéru vodopádů Khone - je endemitem povodí Mekongu a Chao Phraya. Mnoho jiných druhů sumecků (pangasidů) však tuto bariéru v období dešťů překonávat umí. Vzorkovány byly ryby, které byly odchyceny, ale i zároveň i zakoupeny na rybích trzích v několika zkoumaných lokalitách.

Snahou bylo definovat i velikost efektivní populace kvůli strážce ochrany. Výstupy studie byly koeficienty sledované heterozygótnosti a koeficient inbreedingu napříč lokalitami. Indexy genetické diference, příbuznosti a předpokládané velikosti populace naznačily, že *H. lobatus* z lokality nad vodopády Khone v Pakse je diferencovaný a izolovaný oproti druhům z ostatních lokalit. Zároveň se ukázalo, že je značná genetická diference mezi lokalitami odběru vzorků, pokud nejsou shlukovány. U druhu *H. leptorhynchus* dopadla studie stejně. Oproti dřívějším studiím se tedy potvrdila hypotéza, že jsou vodopády Khone významnou bariérou toku genů (Biesack et al., 2020). Schopnost detekovat neutrální genetickou diferenciaci mezi Pakse a ostatními lokalitami, které byly vzorkovány v tomto článku, je pravděpodobně způsobena lepším vzorkováním genomu, které poskytuje ddRAD ve srovnání s předchozími studiemi využívajícími nízkokapacitní metody (Hurwood et al., 2008; Iranawati, 2014).

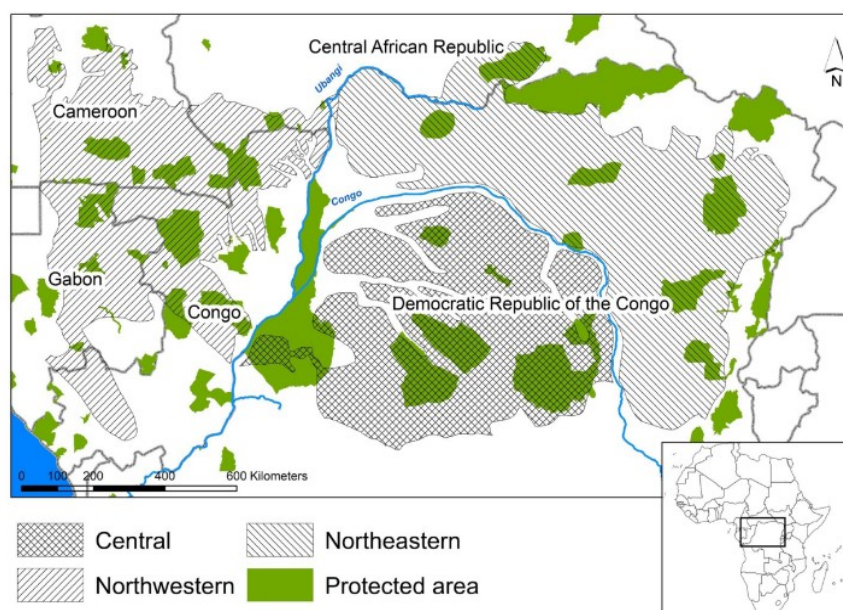
## 3.3 Střední Afrika

### 3.3.1 Komplexní studie

*Van de Perre et al. (2019): Paleoclimate, ecoregion size, and degree of isolation explain regional biodiversity differences among terrestrial vertebrates within the*

Studie postavená na informaci, která je často zmiňována - diverzita roste od pólu k tropům (Willig et al., 2003). V rámci regionů konžských nížinných lesů, to však údajně není pravda, studie se tedy rozhodla tuto informaci prověřit. Použili k tomu data o obratlovcích (savcích, ptácích a plazech) z databáze Global Biodiversity Information Facility, která byla srovnaná z daty IUCN (Redlist) a byly srovnávány tři oblasti definovány studií - Olson et al, 2001 - centrální konžské nížinné deštné lesy (CCLF), severovýchodní (NELF) a severozápadní (NWLFL), také za použití databází o stanovištích WWF (Wildfinder Database) a GBIF (Global Biodiversity Information Facility).

Výsledky naznačují, že i přes fakt malého zmapování povodí Konga se rozdíly v diverzitě oproti ostatním oblastem v lokalitě CCLF poměrně liší - druhová rozmanitost je nižší. Vědci předpokládají, že to je dáno malou rozlohou a zároveň izolovaností bariérou vodního toku Kongo Historicky v Konžské pánvi docházelo k velkým klimatickým změnám i změnám zalesnění. Lokální vymírání tedy bylo v určitých dobách větší a zároveň bylo pro živočichy náročnější se do oblasti, vzhledem k geografickým bariérám dostat (Van de Perre et al., 2019). Výskyt konkrétních stanovišť a topografie oblastí může být též zásadní. Zjištěním studie je, že největší rozdíl v diverzitě mezi regiony je u savců a podobnost je nejvýraznější u ptačích druhů. Zároveň ze srovnání plyne, že nejméně dat bylo nasbíráno o plazech. V závěru studie došli k tomuto tvrzení - nižší druhová bohatost v CCLF je v rozporu s ekologickou teorií, protože oblasti s vyšší úrovní proměnných souvisejících s energií, jako je primární produktivita, potenciální evapotranspirace, sluneční záření, teplota a srážky, mají tendenci mít vyšší druhovou bohatost (Brooks et al., 2001; Lewin et al., 2016). To znamená, že CCLF lze považovat za tzv. anomálii diverzity (Ricklefs, 2006).



Obr. 5: Zobrazení ekoregionů nížinných lesů Konžské pánve, rozdělené řekami, zelené části mapy jsou chráněná území. Zdroj: Van de Perre et al. (2019)

### 3.3.2 Savci

*Colyn & Deleporte (2002): Biogeographic analysis of central African forest guenons. The guenons: diversity and adaptation in african monkeys, 61-78.*

Studie zabývající se srovnáním kočkodanů s ostatními středoafričskými primáty. Studie byla jedinečná velkou paletou lokalit (74 dobře zdokumentovaných pro svou faunu primátů) k vyhodnocení biogeografických vzorců. Skupiny byly hodnoceny zvlášť a poté i dohromady, aby bylo jasnější určení oblastí pro tato zvířata. V dalších analýzách byly i vyloučeny druhy vyskytující se v okolí břehů řek, tedy s větší schopností plavat a například druhy, které jsou běžné napříč areály apod. Opět byla vzata v potaz i historická stránka problematiky, kvůli možným vlivům změn nížinných lesů a říčních bariér na disperzi druhů v minulosti.

V případě analýz obou skupin jsou podporovány čtyři hlavní geografické lokality - jižní Kongo (levý břeh řeky Kongo), východní Kongo (pravý břeh), západní střední Kongo a severní Kongo. Západo-centrální region se však oproti tomuto vymezení, které souhlasilo s výzkumy v minulosti vymezuje na dvě podjednotky - jižní Ogooué a západní Kongo (spolu s méně podporovaným Kamerunem). Jižní Kongo je jasně definováno, východní také - to však sdružuje horní pravý břeh řeky se západním riftem. Severní Kongo (mezi řekami Ubangi a Itimbiri) se připojuje k západnímu střednímu Kongu nebo alternativně k východnímu. Lokalita západního středního Konga má například tři endemity (*Cercopithecus nictitans nictitans*, *Gorilla gorilla gorilla*, *Pan troglodytes troglodytes*), výlučně severní Kongo nemá žádného, západní Kongo má jednoho (definováno západně od řeky Ubangi). Západo-střední část byla určena pouze na základě druhů guenonů (nikoli ostatních primátů), nejsou zde však plně vyřešeny příbuznosti. Geografická vyloučení v analýzách velmi pomohly s definicí oblastí, zároveň i potvrzením či určením integračních zón, které nejsou místy endemismu, ale oblastmi hybridizací. Hlavní řeky Kongo, Ubangi a Ogooué představují pro primáty významné geografické bariéry. Vědci se však nepřiklání k definitivnímu určení oblastí pouze na základě dat ohledně primátů, je zajisté nutné zahrnout do analýz i další druhy (Colyn et al., 2002).

*Harcourt & Wood (2012): Rivers as barriers to primate distributions in Africa. International Journal of Primatology, 33, 168-183.*

První studie, která pomocí statisticky podložených analýz dokazuje roli řek jako biogeografických bariér v šíření primátů ve střední a západní Africe.

Řeky ohraničovaly více nových taxonů/poddruhů, než těch starších, ačkoliv v rámci rodů to však s pravděpodobností lemování rozšíření nekorelovalo. Šířka vodního toku hraje v této problematice též roli. Byla zmíněna též informace, že pro více malých taxonů byly bariérou i malé řeky, v celkových analýzách však velikost těla primátů žádnou roli nehrála. Velikost areálu rozšíření však v roli řek jako bariér roli hrálo - druhy s menším areálem vykazovali menší disperzi přes vodní toky, než taxony více rozšířené. Dahomejská mezera (savana mezi lesními celky), která je často zmiňována jako biogeografická bariéra pro mnoho druhů (i primátů), tak pro

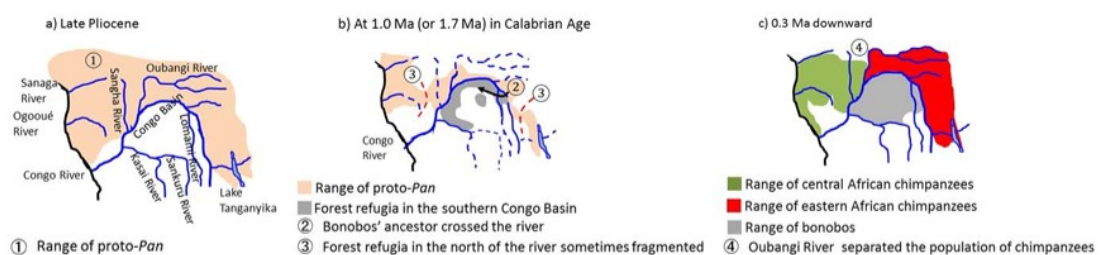


přibližně polovinu zkoumaných druhů ve skutečnosti není bariérou mezera, ale řeky, které ji lemují (Harcourt & Wood, 2011). Podél severního břehu dolního toku Konga se táhne tenký pruh lesa, který obývají dva druhy které byly součástí analýzy - *Cercopithecus cephus* a *C. pogonias* (Gautier-Hion et al., 1999), řeku nepřekračují, vědci tedy předpokládají, že by to mohly mít stejně i další druhy, pro které však neměly tak přesné geografické informace. Fakt, že *Cercopithecus erythrogaster* žije hluboko v Dahomejské mezeře naznačuje tomu, že se ve vlhčích dobách nedostal až na druhou stranu od východu, ale byl poté zastaven větší z bariérních řek - Voltou. Další možnou hypotézou je změna toku řeky, která může protnout areál rozšíření druhu. Populace *Mandrillus sphinx* severně a jižně od řeky Ogooué se liší natolik, že podle současných odhadů byly odděleny již před 800 000 lety (Telfer et al., 2003). Přirozená prostředí jsou však čím dál tím více ničena, schopnost vědců rozeznat přirozené biogeografické překážky disperzi, bude stále obtížnější (Harcourt & Wood, 2011).

*Takemoto et al. (2015): How did bonobos come to range south of the Congo River? Reconsideration of the divergence of Pan paniscus from other Pan populations. Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews, 24, 170-184.*

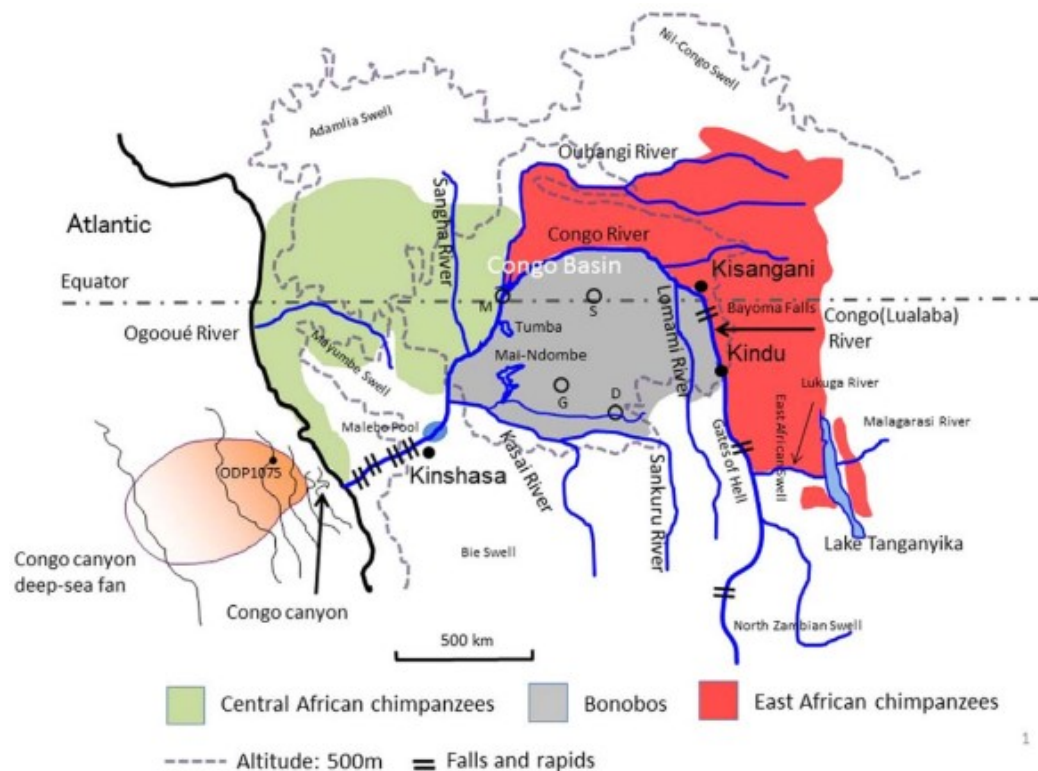
Hypotéza o pleistocénním rozdělení společného předka šimpanzů (*Pan troglodytes*) a bonobů (*P. paniscus*) řekou Kongo na dva samostatné druhy, však není podporována nejnovějšími poznatky o tomto vodním toku. Mořské sedimenty v Kongu naznačují fakt, že řeka fungovala jako bariéra během posledních 34 mil. let, na kdy v této studii datovali vznik “nového” toku Konga. Původní datování vzniku řeky s oddělením druhů však podle všeho nesouhlasí.

V této studii byla vyslovena nová hypotéza, že v období formování řeky předek bonobů neobýval jeho současný areál na levém břehu Konga, ale že během vzácných období, kdy se v průběhu pleistocénu snížil průtok řeky, jedna či více zakladatelských populací předka *P. paniscus* překročila řeku na její levý břeh (Takemoto et al., 2015). Přibližně 1 milionu let zpátky v rámci suchých období v nejsušších místech se tak mohlo stát, například na některých z míst na východě Kisangani (v oblasti lesa byla pravděpodobně pouze lokalita vodopádů Bayoma) a dále mohli přežít na levém břehu v lesních refugiích. V této studii pracovali se srovnáním hypotéz divergence *P. paniscus* od ostatních populací *Pan*. Vizualizaci hypotéz, můžete vidět níže (Obr. 6), dále pak aktuální rozšíření druhů a poddruhů rodu *Pan* (Obr. 7).





Obr. 6: Vizualizace hypotézy podpořené ve studii pro oddělení *Pan paniscus* od ostatních populací rodu *Pan* (areál předka označen číslem ① v růžové části mapy), kdy pravděpodobně došlo k překročení řeky Kongo koridorem v regionu na východ od dnešního města Kisangani (pravděpodobné místo překročení označeno číslem ②) během sušších období (veškeré druhy *Pan* nemají vodu příliš v oblíbě. Číslem ③ jsou označena lesní refugia, která mohla při překonávání řeky Kongo hrát značnou roli. V obrázku vpravo označení aktuálních areálů výskytu (viz Obr. 7 níže). Číslo ④ označuje řeku Oubangi oddělující poddruhy *Pan troglodytes*. Zdroj: Takemoto et al. (2015).



Obr. 7: Aktuální rozšíření druhů *Pan* na území střední Afriky a geografie Konžské pánve. Oranžovou v levé části mapy je označen výzkum sedimentů Konžského vějíře. Zdroj: Takemoto et al. (2015)

*De Manuel et al. (2016): Chimpanzee genomic diversity reveals ancient admixture with bonobos. Science, 354, 477-481.*

Byly analyzovány kompletní genomy 75 šimpanzů a bonobů z volné přírody 10 afrických zemí. Genetické informace se zdají být dobrým prediktorem geografického původu na úrovni států i regionů. Tok genů mezi centrálními a východními předky šimpanzů a bonoby bylo odhadnuto na 200 - 550 tis. let zpátky, kteří se následně rozšířili do nigerijsko-kamerunské linie. V tomto výzkumu bylo zjištěno, že střední (nejvíce průkazné), východní a ona nigerijsko-kamerunská populace sdílejí s bonoby více odvozených alel, než západní populace šimpanzů (Manuel et al., 2016). Nedokázali však rozlišit, zda docházelo dlouhodobému kontaktu šimpanzů a bonobů na nízké úrovni nebo docházelo k jednorázovými impulsům (minimálně proběhly dvě fáze).

*Eriksson et al. (2004): Rivers influence the population genetic structure of bonobos (Pan paniscus). Molecular Ecology, 13, 3425-3435.*

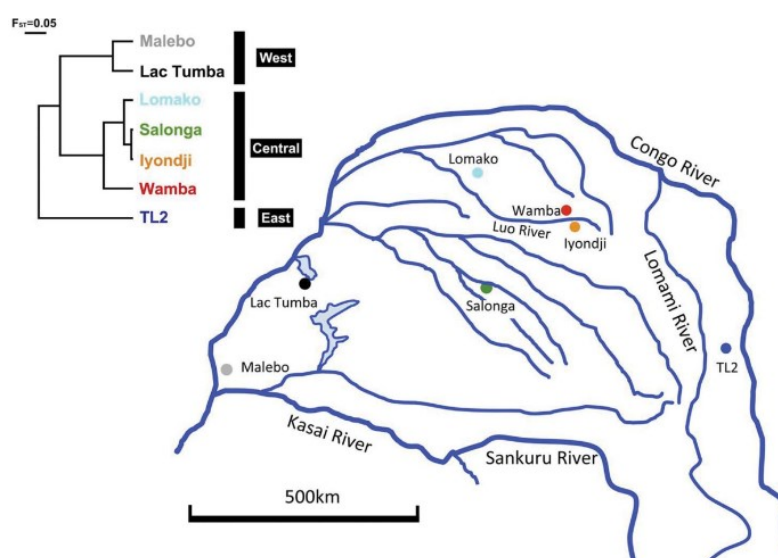
V této studii bylo zkoumána mitochondriální DNA pěti populací šimpanzů bonobo, které byly odděleny řekami, pro definování faktu, zda pro ně jsou biogeografickými bariérami, či nikoliv a byla definována genetická struktura populací. Největší rozdílnost je mezi východní a oběmi severními populacemi, nejmenší diference byla mezi oblastí středu a jihu. 30% variability bylo na základě geografických regionů, geografická zákonitost struktury však není tak jasná. Mitochondriální haplotypy byly pro všechny regiony společné a mísí se tam, kromě východního, ten se výrazně lišil od ostatních. Genetické vzdálenosti korelovaly s geografickými, když byly intervenční vzdálenosti měřeny kolem řek představujících účinné aktuální bariéry, ale ne, když byly použity přímé vzdálenosti, což naznačuje funkci řek, jakožto bariér pro genetický tok tohoto taxonu. Vodní tok Lomami, který zasahuje mimo území šimpanzů bonobo, pro ně představuje velkou geografickou bariéru. Střední a jižní oblast je rozdělena řekou Lukenie a mezi populacemi nebyla nalezena žádná významná genetická diference, což může naznačovat fakt, že byly odděleny teprve nedávno. Alternativou pro toto tvrzení je to, že menší řeky v povodí Konga, které mají pomalejší proud a často meandrují měnily v průběhu času svůj tok. (Eriksson et al., 2004)

*Kawamoto et al. (2013): Genetic structure of wild bonobo populations: diversity of mitochondrial DNA and geographical distribution. PloS one, 8, e59660.*

V této studii byla zkoumána genetická diverzita a evoluční vztahy mezi populacemi Bonobo, jejichž areál je jižně od řeky Kongo a v oblastech mezi jižními přítoky. U těchto větších savců se DNA sekvenuje ze vzorků trusu, pro tyto analýzy byla použita mitochondriální DNA ze sedmi populací na východní a západní hranici oblasti jejich výskytu na území Demokratické republiky Kongo. Vše naznačuje tomu, že řeky aktuálně nepůsobí jako bariéry pro tento druh, což tedy v minulosti nemusela být pravda, pouze řeka Lomami jednu z populací označenou jako TL2 na východě areálu odděluje. Analýzy shlukování potvrdily tři skupiny haplotypů, tato studie objevila čtvrtou linii. Zároveň byly identifikovány i podskupiny prvních dvou populací. Haplotypy třetí (Wamba) a nově identifikované čtvrté skupiny (Iyondji) byly pouze u nich. Byla též analyzována korelace počtu přítoků s genetickou vzdáleností, což se potvrdilo pouze v případě jedné populace (Malebo - západ). Dle výsledků analýz se liší způsob oddělení ostatních populací oproti TL2 na východě. Podle hypotézy říční bariéry je však obtížné vysvětlit, proč východní kohorta vykazovala větší blízkost k západní kohortě, než ke kohortě centrální. Navíc nižší genetické vzdálenosti mezi Iyondji, Salonga a Lomako (centrální kohorta) než mezi populacemi Lac Tumba a Malebo (západní kohorta) naznačují, že říční bariéra měla jen slabý vliv na genetickou vzdálenost v centrální oblasti. Přestože v současnosti lze všechny velké přítoky považovat za bariéry, v historii to tak být nemuselo. Populace bonobo se pravděpodobně rozptylovala z omezeného území pleistocenních refugií spolu s rozšiřováním pralesa. Bariérový efekt řek v období sucha byl pravděpodobně

snížen jejich zúžením (Haffer, 1997). Evoluční historie populací během pleistocénu tedy naznačuje, že současné přítokové systémy měly na genetickou strukturu současných populací bonobo jen malý vliv (Kawamoto et al., 2013).

Samice bonobo přecházejí mezi skupinami, zatímco samci zůstávají ve své rodné skupině po celý život (Gerloff, 1999; Hashimoto, 1996). Existence určitých haplotypů ve vzorcích samců naznačuje, že se tyto haplotypy udržovaly po generace, a nepředstavují příležitostný přenos samic, protože haplotyp se ve vzorcích samců vyskytuje pouze tehdy, když samice, které si tento haplotyp přinesly, zplodily potomky samčího pohlaví (Kawamoto, 2013). Alternativním vysvětlením pro oddělení populací může být hypotéza refugií v pleistocénu. Data výzkumu mohou významně přispět v ochraně tohoto druhu, kdy se mohou ochránáři přímo zaměřit na lokality s velkou genetickou diverzitou.



Obr. 8: Studovaná oblast s řekami v Demokratické republice Kongo, ve které jsou vyznačeny lokality vzorkování *Pan paniscus*. Vlevo nahoře je zobrazen fylogenetický strom s genetickými vzdálenostmi zkoumaných populací. Zdroj: Kawamoto et al. (2013).

*Kennis et al. (2011): The impact of the Congo River and its tributaries on the rodent genus Praomys: speciation origin or range expansion limit?. Zoological Journal of the Linnean Society, 163, 983-1002.*

Zaměření této studie bylo na ekologii (stanoviště), rozšíření i taxonomii hlodavců rodu *Praomys*, jež jsou v této části Afriky zcela obvyklé. Bylo analyzováno celkem 654 jedinců z 9 lokalit v severovýchodní části KDR v okolí města Kinsangani, na obou březích řeky Kongo. Byly použity tři typy pastí - živé a dva typy sklapovacích. Jedno z dat, které zaznamenávali, zda se od lokality odchyty nachází do 100 m potok či otevřená řeka. V rámci molekulárních postupů bylo použito sekvenování cytochromu b, dále byla použita kranio-metrická technika - kanonická analýza lebečních měř, kvůli porovnání aktuálních exemplářů s typovými bez dostupných genových sekvencí. Byla potvrzena přítomnost druhu *Praomys minor* v jedné ze zkoumaných oblastí. V oblasti Kisangani se vyskytuje nejméně sedm druhů, dva z

nich obývají oba břehy řeky Kongo. Aktuální rozšíření druhů je pravděpodobně ovlivněno rozsáhlou fragmentací deštných lesů související se suššími obdobími geologické historie. Řeka Kongo by v tomto případě mohla představovat novodobou bariéru pro tok genů v době, kdy klima umožňovalo expanzi deštných pralesů. Přítoky řeky Kongo však nehrály žádnou roli při omezování rozšíření druhů *Praomys*, kromě řeky Aruwimi pro *Praomys jacksoni* s.l. (Kennis et al., 2011). Rod *Praomys* má chudé fosilní záznamy s jedinou dosud známou fosilií strou 3,3 mil. let (Sabatier, 1982).

*Mizerovská et al. (2019): Genetic variation of the most abundant forest-dwelling rodents in Central Africa (Praomys jacksoni complex): Evidence for Pleistocene refugia in both montane and lowland forests. Journal of Biogeography, 46, 1466-1478.*

Studie se také zabývá velmi hojně vyskytujícím se hlodavcem lesů centrální tropické Afriky. Bylo zkoumáno celkem 849 jedinců. Konkrétně byl výzkum zaměřen na zodpovězení otázek, zda a do jaké míry byla jejich diverzifikace ovlivněna topografií, klimatickými změnami a faktorem velkých řek jako bariér. Současnost a minulost rozšíření jednotlivých taxonů byla předpovězeno pomocí modelování environmentální niky (Mizerovská et al., 2018). Živočichové pro výzkum byli sbíráni přes 30 let, celkem bylo pro výzkum použito 849 jedinců, z 86 lokalit v 11 zemích. Analyzováni byli pomocí čtyř genetických markerů, u všech jedinců proběhla však genotypizace cytochromu b. *Praomys* má chudý fosilní záznam, není tedy možné kalibrovat molekulární hodiny pomocí fosilií z této skupiny. Provedli tedy druhotnou kalibraci k neaktuálnějšímu společnému předkovi (TMRCA) *P. jacksoni* komplexu (Aghová et al. 2018). Výsledky naznačily 5 hlavních genetických linií (navrhovaných druhů) komplexu *Praomys jacksoni*, dva z nich jsou biotopoví specialisté horských lesů nebo mokřadních částí v nížinných lesích podél řeky Kongo. Další z nich mají širší rozšíření. (Mizerovská et al., 2018). Hlavním závěrem této studie bylo to, že velká řeka, jakou je i Kongo představují pro většinu jedinců velkou bariéru toku genů, nestály však s největší pravděpodobností za diverzifikací druhů jako takovou, je spíše podporována vlivy pleistocenních klimatických změn cca 2,5 mil. let a diverzifikaci v lesních refugiích. Komplex *P. jacksoni* pravděpodobně započal svou diverzifikaci na území střední Afriky, kde je dokumentována velmi vysoká genetická diverzita.

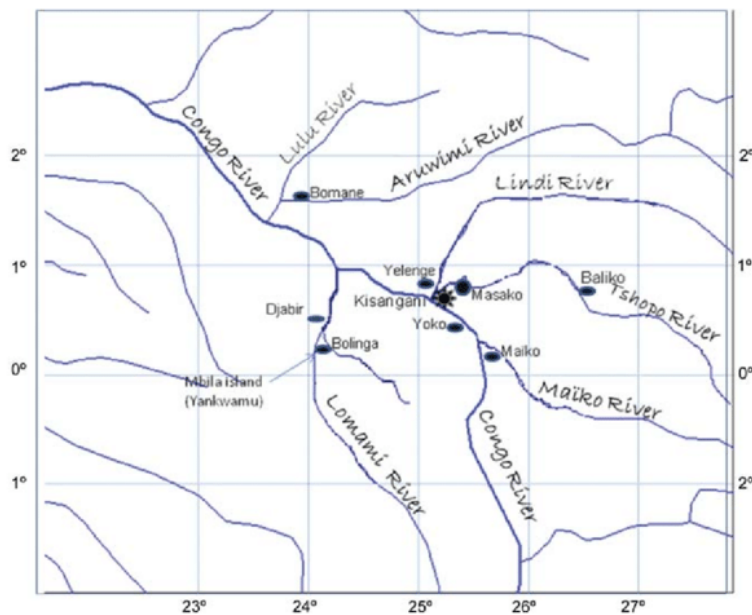
*Nicolas et al. (2011): The roles of rivers and Pleistocene refugia in shaping genetic diversity in Praomys misonnei in tropical Africa. Journal of Biogeography, 38, 191-207.*

Studie se zaměřuje na popsání fylogeografie hlodavce *Praomys misonnei* a zda refugia deštných lesů a říční struktura hrají roli ve struktuře tohoto druhu. Bylo vzorkováno 229 jedinců z 54 populací (gen cytochromu b) v lokalitách tropické Afriky (Ghana až Keňa). Identifikování jedinců bylo potvrzeno analýzou hlavních komponent a diskriminační analýzou na 21 lebečních a zubních mírách (podle

Nicolas et al., 2010). Byly jako identifikovány čtyř rozličné geografické linie. Genetická vzdálenost koreluje s geografickou vzdáleností jednotlivých populací, které se touto vzdáleností izolovaly tím, že se jedná o menšího hlodavce, který není schopen překonávat delší vzdálenosti. Většina kladů či subkladů jeví známky populační expanze. Ke splývání hlavních kladů mohlo docházet průběžně během středního až začátkem pozdního pleistocénu, což naznačuje roli refugií i říčních bariér při strukturování genetické diverzity v rámci taxonu. Řeky též pravděpodobně zastavily zpětné šíření druhů z reliktních lokalit.

*Katuala et al. (2008): The presence of Praomys, Lophuromys, and Deomys species (Muridae, Mammalia) in the forest blocks separated by the Congo River and its tributaries (Kisangani region, Democratic Republic of Congo), 223-228.*

Tato studie se zabývala čeledí *Muridae*, konkrétně třemi rody a jejich druhy. Zaměřovala se konkrétně na lesní fragmenty způsobené řekou Kongo a jejími přítoky (Maïko, Lindi, Aruwimi, Lomami) - zda představují bariéru pro zmiňované druhy v jejich šíření areálem. Některé druhy byly během 42466 odchytových nocí sebrány například pouze na jednom břehu Konga a jiné zase na druhém, celkem jich bylo na osmi lokalitách odchyceno 1627. Pro srovnání byl odebrán i vzorek z ostrova Yankwamu na řece Lomami, aby bylo zhodnoceno, jak snadno studovaní hlodavci překonávají říční bariéry a přežívají sezónní záplavy. Druhy byly určovány morfologickými parametry, rozměry lebky a/nebo morfometrie. Určení taxonů bylo potvrzeno molekulárními analýzami (sekvence cytochromu b). Všechna data naznačovala, že pro hlodavce řeky biogeografickou bariérou jsou, nikoli špatná schopnost malých hlodavců plavat (Katuala et al., 2008). Mimo tedy jeden druh, kterým byl *P. mutoni*, který se vyskytoval i na ostrově, který bývá periodicky zaplavován, tento fakt tedy naznačuje, že je lepším plavcem, než druhy jiné (pouze tento druh se vyskytoval na všech zkoumaných lokalitách obou břehů). Nemusí to však znamenat, že bariéry překonávají plaváním, ohnisko výskytu mohlo být v místech bez geografické bariéry. Mohly tedy osídlit od pramene toku dva lesní fragmenty současně. Výsledky naznačují, že pro následující druhy řeky bariérou jsou - *Lophuromys dudui*, *L. luteogaster*, *Deomys ferrugineus* (pouze pravý břeh Konga), *L. huttereri* a *L. rita* (pouze levý břeh). Pro druh *L. luteogaster* je pravděpodobně bariérou také řeka Lindi, kde byl vzorkován pouze na pravém břehu a v rámci toku Aruwimi (Bomane, Basoko) pouze na levém. V rámci komplexu druhu *P. jacksoni* by měly být provedeny další výzkumy a analýzy, aby bylo vyjasněno, zda a jakým způsobem je druh diferencován (Katuala et al., 2008).



Obr. 9: Říční síť regionu Kinsangani, zkoumané lokality ze studie výše označeny černými tečkami.  
Zdroj: Katuala et al. (2008)

Nicolas et al. (2008): *Phylogeographic structure and regional history of Lemniscomys striatus (Rodentia: Muridae) in tropical Africa. Journal of Biogeography, 35, 2074-2089.*

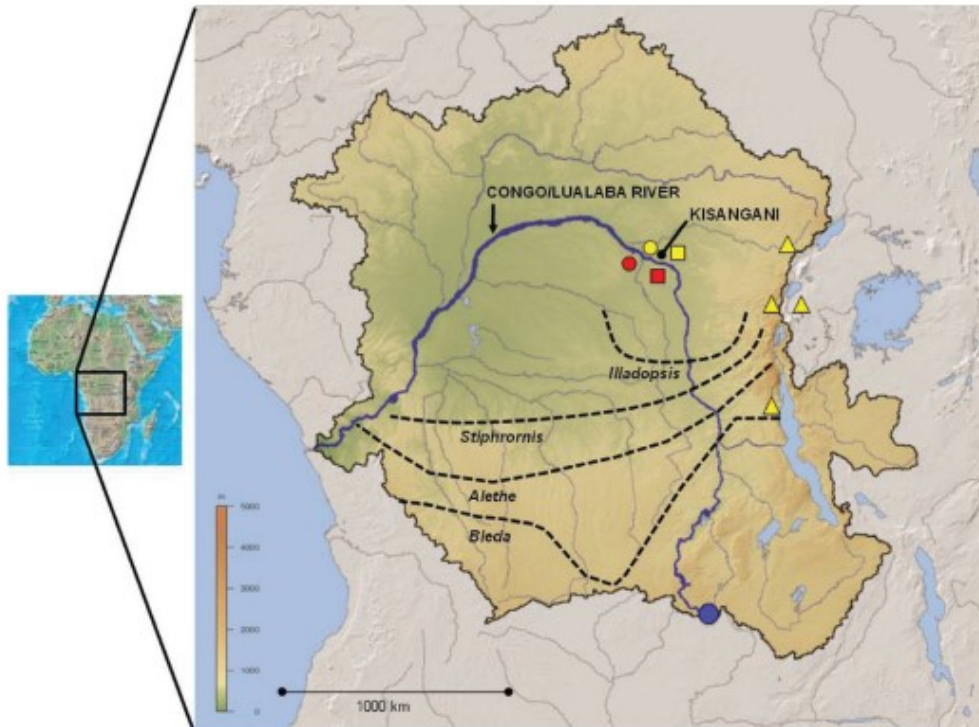
Studie byla zaměřena na objasnění fylogeografických skutečností týkajících se myši páskované (*Lemniscomys striatus*). Jakou roli v rámci výskytu tohoto taxonu hrají říční i geologické bariéry, různé typy stanovišť a změny v oblasti ekologie. V průzkumu bylo zahrnuto 128 jedinců ze 42 lokalit subsaharské Afriky. Jako v mnoha dalších studiích vědci pro tyto analýzy použili cytochrom genu b. Z výsledků byly patrné čtyři základní klady dle geografických rozmístění (západoafrický, beninsko-negerijský, středoafrický, východoafrický) s několika dalšími subliniemi. Pomocí Mantelova testu byl zjištěn významný vztah mezi zeměpisnou a genetických vzdáleností. Tento výsledek však naznačoval zhoršenou schopnost šíření vzhledem k velikosti hlodavce. Nebyly však patrné žádné náznaky expanzí populací v rámci jednotlivých geografických regionů (západní, střední, východní Afrika), které pravděpodobně vznikly vlivem klimatických a vegetačních změn v pozdním pleistocénu, během nepříznivých podmínek (expanze lesa). *L. striatus* mohl přežít pouze v refugiích a poté za příznivých podmínek (expanze savan) rozšiřoval svůj areál (Nicolas et al., 2008). Jako říční bariérou se jevíly toky Niger a Volta, ostatní řeky však ne. Dále stojí za zmínku jezera v Rift Valley a/nebo Rift Mountains, které by mohly představovat účinnou bariéru pro tok genů u východoafrických populací *L. striatus* a mohlo by být částečným vysvětlením genetické variability zaznamenaném ve východní Africe.



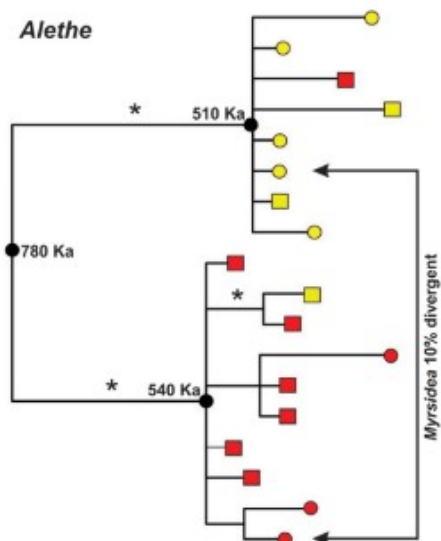
### 3.3.3 Ptáci

Voelker et al. (2013): *River barriers and cryptic biodiversity in an evolutionary museum. Ecology and Evolution*, 3, 536-545.

Tato studie se zabývá působením říčních bariér na ptačí faunu (a jejich parazity) v afrických tropech. Vzorkováno bylo deset druhů ptáků na obou březích řeky Kongo u Kisangani a výsledky studie naznačily diverzifikaci linií ptáků vodním tokem v období pleistocénu. U čtyř taxonů (*Alethe castanea*, *Bleda syndactyla*, *Illadopsis rufipennis*, *Stiphronis xanthogaster*) jejichž specializace je místa lesních podrostů se ukázalo, že pro ně řeka Kongo činí biogeografickou bariéru, přítoky však nikoli. Rozdíly v genetické variabilitě jejich parazitů - všenek byly též zjištěny. Co se týče *T. rufiventer* vyskytuje se napříč celým Kongem bez jakékoliv genetické diverzity. *Alethe castanea* se mezi břehy lišil o 10%, parazit vázaný na tento druh však jen o 2,2%. V této studii byla markerem mtDNA. Genetické rozdíly mezi čtyřmi druhy ptáků předpokládají spojitou evoluční historii, která časově souzní se vznikem řeky Kongo. (Voelker et al., 2013). Dále je výsledkem to, že pravděpodobně slouží Kongo jako bariéra pro dva ze tří parazitů, u kterých měli výzkumníci dostatek dat, napříč řekami. Tento fakt může mít spojitost s potravní ekologií a způsobem, jakým a na jakých místech se na hostiteli uchytávají, například křídelní vši mohou snadněji měnit hostitele a tím se šířit.



Obr. 10: Řeka Kongo s jejími hlavními přítoky, modrý kruh značí prameny řeky, přerušované čáry značí nejjižnější výskyty druhů, odběry vzorků v této studii jsou označeny červenou (jižně od řeky Kongo), a žlutou (sever od řeky), trojúhelníky značí pouze lokality dodatečného vzorkování zahrnutých v analýzách. Toto značení je platné i pro následující obrázek. Zdroj: Voelker et al. (2013).



Obr. 11: Příklad fylogenetického stromu jednoho ze zkoumaných ptačích druhů - *Alethe castanea* mezi populacemi přes řeku Kongo (žlutá severní, červená jižní břeh). Čísla značí časovou vzdálenost k nejbližšímu společnému předkovi v tisících let. Divergence všenek *Myrsidea* (parazita tohoto ptačího hostitele) je mezi danými populacemi 10%. Zdroj: Voelker et al. (2013).

### 3.3.4 Plazi

*Lokasola et al. (2021): New distributional data and genetic variation of Panaspis breviceps (Squamata: Scincidae) indicate a biogeographic connection across the Congo Basin. African Zoology, 56, 312-318.*

První objevení poměrně málo známého drobného scinkovitého ještěra *Panaspis breviceps* ve středních konžských nížinných lesích dalo za vznik této studii, jejíž cílem mělo srovnat tuto populaci s ostatními ve střední Africe.

Byly prozkoumány dosavadní genetické záznamy a záznamy rozšíření a byly srovnány s údaji novými. Analýzy ukázaly dvě linie, první v rámci oblasti Kamerunské vysočiny (nedostatek dat směrem na jih) a druhá linie naznačila propojení populací východní, střední a západní části Konžské pánve.

Výsledky naznačily podporu hypotézy o omezených biogeografických bariérách konžských nížinných lesů v rámci rozšíření drobných ještěrů. Dle autorů je však nutné toto tvrzení ověřit pomocí hustšího vzorkování více druhů a analýzu dalších nezávislých markerů (Lokalosa et al., 2021). Analyzován byl marker 16S rRNA, který se lišil mezi liniemi o 2%, což je 3x menší vzdálenost, než k nejbližšímu druhu *P. togoensis*. Dva z nových nálezů v rámci této studie jsou z lokalit, kde je řeka Kongo pro některé obratlovce bariérou, u tohoto taxonu byl však nalezen stejný 16S haplotyp na obou březích, řeka je však v těchto místech relativně úzká (cca 500 m), což tedy naznačuje, že pro tento druh není Kongo geografickou bariérou nebo byly populace na protilehlých březích rozděleny teprve nedávno. Nutno však vzít také v potaz, že typickým habitatem tohoto druhu je okolí řek, o čemž svědčí i



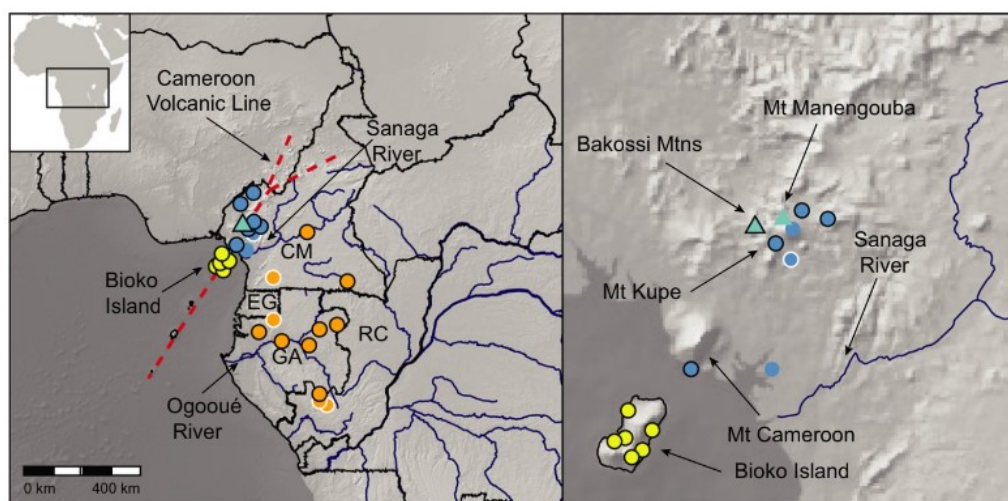
morfologické adaptace na vodní prostředí (Lokalosa et al., 2021). Vlastní pozorování výzkumníků prozradilo, že je *P. breviceps* například i schopná přímo se nořit do vody. Ekologie ani přesný areál rozšíření však u tohoto druhu není stále moc dobře známá.

### 3.3.5 Obojživelníci

*Charles et al. (2018): Sky, sea, and forest islands: Diversification in the African leaf-folding frog *Afrixalus paradorsalis* (Anura: Hyperoliidae) of the Lower Guineo-Congolian rain forest. *Journal of Biogeography* 45, 1781–1794.*

Studie se zaměřovala na jeden konkrétní druh a to je afrička západoafrická (*Afrixalus paradorsalis*) a její poddruhy. Bylo za cíl zjistit, jak ovlivňují ekologické gradienty, lesní refugia a bariéry jako takové fenotypovou a genetickou diverzitu tohoto druhu. Zkoumanými lokalitami byla Kamerunská vulkanická linie, nížinné guineo-konzské lesy a ostrov Bioko ve střední Africe.

Byly rozlišeny čtyři alopatrické populace, které odpovídaly liniím lokalit - Kamerunská vulkanická linie (CVL), ostrov Bioko a dvě populace nížinných lesů, které byly rozděleny vodním tokem Sanaga. V rámci lesních populací je však spíše naznačována spojitost s lesními refugii, nežli diverzifikací říční bariérou, kterou výsledky studie nepotvrdily. Mohlo by k tomu dojít pouze za předpokladu, že by se tok řeky Sanaga v pleistocénu, na kdy bylo odhadnuto oddělení linií, významně změnil. Jeví se to jako málo pravděpodobné. V rámci ostrova šlo dle výzkumníků pravděpodobně o vikarianci - rozdělení mořem, než expanzi přes něj. V případě Kamerunské vulkanické linie byli jedinci oproti nížinným populacím velikostně i barevně rozlišitelní, časové zařazení vzniku této výše položené populace se zdá být shodné s výzvihem Mt. Manengouba v CVL. S tímto souzní například i fakt, že na hoře Manengouba se nachází další čtyři endemické druhy žab (Charles et al., 2018).



Obr. 12: Lokality vzorkování populací žáby rákosničky *Afrixalus paradorsalis* oddělené řekou Sanaga, která však v této studii dle demografických modelů nebyla potvrzena jako říční bariéra, ačkoliv se jeví, že odděluje dvě nížinné populace. Zdroj: Charles et al. (2018).

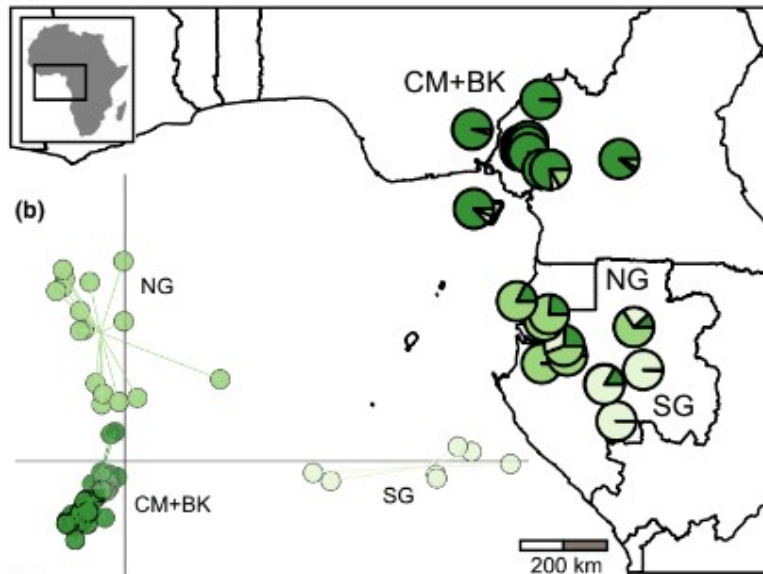
Portik et al. (2017): *Evaluating mechanisms of diversification in a Guineo-Congolian tropical forest frog using demographic model selection. Molecular ecology*, 26, 5245-5263.

Studie se zaměřením na taxon lesní žáby *Scotobleps gabanicus*, která zkoumala demografické modely jejich diverzifikačních mechanismů. Bylo zjištěno, že většina alopatrických rozdělení populací nejlépe odpovídá hypotéze lesních refugií - prvně byla izolována a následně opět expandovala s a genetický tok se spolu s tím šířil. Nevyloučila se však propojenost mezi dalšími faktory historických událostí a bariér, jako jsou vodní toky nebo také topografický gradient v rámci Kamerunské vulkanické linie. Hlavní rozdělení bylo na severní a jižní, jež bylo geograficky děleno přes střední Kamerun, každá z těchto linií obsahovala 3 alopatrické populace. Populace v rámci severní linie jsou děleny řekou Cross (Oyono) a Kamerunskou vulkanickou linií směrem na sever nebo na jih. Jižní skupina obsahuje také tři alopatrické populace, které se nacházejí v jihozápadní části Kamerunu (severní pobřeží), na pobřeží Rovníkové Guineje a na jihovýchodě Kamerunu (severní pobřeží) a Gabonu (jižní pobřeží) a ve východním Gabonu. (Portik et al., 2017). Parapatrické modely diverzifikace nenašly v této studii podporu. Byly však nalezeny důkazy, že řeka Sanaga aktuálně neslouží jako úplná bariéra pro tok genů. V rámci gabonské části byla zjištěna poměrně nízká diverzita, což napovídá tomu, že by místní populace mohly vzniknout následnými expanzemi izolovaných refugií.

Jaynes et al. (2022): *Giant Tree Frog diversification in West and Central Africa: Isolation by physical barriers, climate, and reproductive traits. Molecular Ecology*, 31, 3979-3998.

Tři druhy velkých stromových žab (*L. macrotis*, *L. millsoni*, *L. rufus*), u kterých byl zkoumán vývoj sekundární sympatrie byly definovány vnitro i mezidruhové odlišnosti a niky, které se liší, pouze u *L. macrotis* a *L. millsoni* se lehce překrývají. Rozdělení taxonů má časovou shodu z fragmentací lesních porostů v pozdním Pliocénu. Zároveň bylo zjištěno i několik morfologických změn - velikost, průměr bubínku, volání u samců. Dále bylo potvrzeno, že dva druhy žab v sekundární sympatrii nejeví žádné známky hybridizace, což podporuje hypotézu cyklické izolace populací západní a centrální Afriky. Na vnitrodruhové úrovni vše naznačuje tomu, že utváření fylogeografické struktury během pleistocénu až do holocénu bylo formováno srážkovými gradienty, klimatickými refugii, vikariacemi a potenciálními říčními bariérami, aktuálně však mezi druhy nevidovali žádný tok genů. V případě této studie byla u *L. rufus* zjištěna velmi malá genetická divergence ostrova Bioko s pevninou. Nejstarší populací *L. millsoni* byla nigerijská populace. Výskyt *L. macrotis* a *L. millsoni* byl vyhodnocen jako alopatrický v rámci obou stran Dahomejské mezery, která mohla být bariérou pro disperzi od poloviny pleistocénu. Linie *L. millsoni* se z této oblasti mohla pravděpodobně šířit východním a jižním směrem, což vyústilo v parapatrii s *L. rufus*. Tento druh zároveň překračuje mnoho nejen říčních biogeografických bariér - vodní tok Sanaga (populace *L. millsoni* však byly na obou březích této řeky, i řeky Kongo odlišné), Ogooué (Gabon) nebo i most

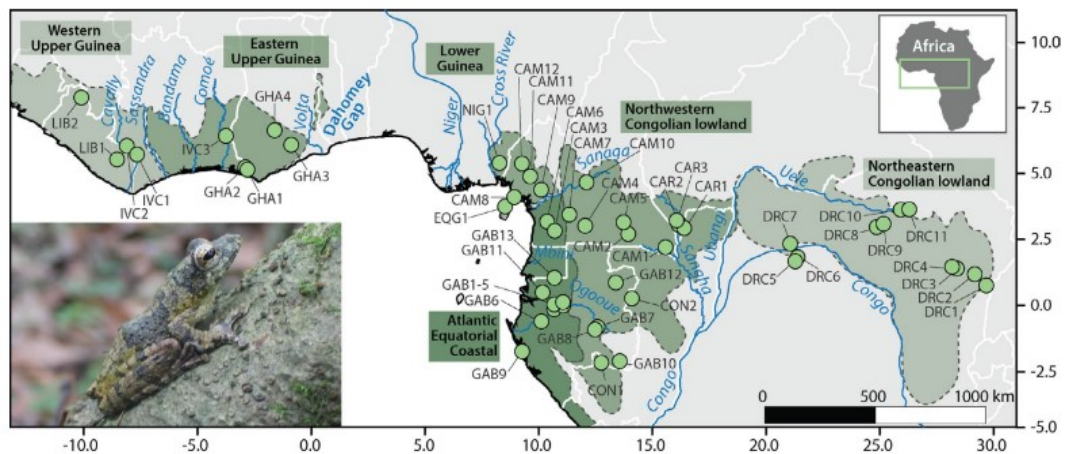
mezi ostrovem Bioko a pevninou (Jaynes et al., 2022). Jedná se o druh vázaný na lokality s vyššími srážkami, což mohlo tento fakt podpořit.



Obr. 13: Příklad znázornění toku genů u *L. rufus*, koláče znázorňující genetickou strukturu populací. Řeky Sanaga ani Ogooué (lokace vodních toků v následujícím Obr. 14) se nejeví jako úplná bariéra pro tento druh. Zdroj: Jaynes et al. (2022)

*Leaché et al. (2019): Exploring rain forest diversification using demographic model testing in the African foam-nest treefrog Chiromantis rufescens. Journal of Biogeography, 46, 2706-2721.*

Tato studie měla za cíl vyhodnocení diverzifikace taxonu žáby *Chiromantis rufescens* konžských a guinejských deštných lesů. Výsledky analýz naznačují brzkou divergenci západních populací horní části guinejských lesů s ostatními populacemi v souvislosti s lesními refugii a bariérami. Demografický model naznačuje význam refugií pro každou populaci v rámci pleistocénu. Oblast guinejsko-konžských lesů je velmi různorodá, historické události jsou tedy pro propojení všech poznatků velmi důležité. Diverzifikace v rámci *C. rufescens* byla utvářena lesními refugii, ekotony, ale i říčními bariérami. Řeky, které korespondují s hranicemi populací jsou Sanaga (dolní Guinea) a Sassandra, Bandama a Comoé (horní Guinea). Model říčních bariér očekává oproti ostatním modelům větší genetickou diferenciaci a zároveň neočekává zmenšování či expanzi populace. Byl zjištěn gradient mezi populacemi AEC (atlantic equatorial coastal) a NWC (North-western Congolian), genetická diverzifikace je slabá a v tomto případě je pouze částečnou bariérou řeka Ogooué (Gabon). Tento gradient se shoduje s úhrnem srážek ze západu na východ - snižuje se od pobřeží směrem do vnitrozemí (Hardy et al., 2013). Tato bariéra koresponduje pouze s jedním komplexem druhů obojživelníků - *Hyperolius cinnamomeoventris* (Bell et al., 2017). Časoprostorová dynamika diverzifikace je velmi důležitá, druh obsahuje minimálně 5 evolučních linií, z nichž některé mohou představovat samostatné druhy (Leaché et al., 2019).



Obr. 14: Lokality vzorkovaných populací žáby pěnovnice *Chiromantis rufescens* s vyznačením vodních toků a zalesněných oblastí. Zdroj: Leaché et al. (2019)

*Bell et al. (2017): Idiosyncratic responses to climate-driven forest fragmentation and marine incursions in reed frogs from Central Africa and the Gulf of Guinea Islands. Molecular Ecology, 26, 5223-5244.*

Tato studie zhodnocuje klimatickou vhodnost a stabilitu v rámci tří komplexů rákosníčkovitých žab ve guinejsko-konžských lesích a ostrovech Guinejského zálivu, aby byla poodhalena reakce na jejich společnou geo-klimatickou historii. Odhady výzkumu byly v souladu časovou i prostorovou heterogenitou diverzifikace druhů. Bylo též prokázáno, že hladina moře při jejím periodickém kolísání obnažovala spojení ostrova Bioko s pevninou (*H. cinnamomeoventis* se na ostrově nevyskytuje, *H. tuberculatus* a *H. ocellatus* však ano, i když jsou mezi ostrovní a pevninskou populací mírné genetické rozdíly). Některé druhy tedy mohly v daných periodách migrovat mezi lokalitami (jiné však ne), podle aktuálního vodního stavu. V některých liniích jsou patrná vnoření z opačných populací, podle všeho tedy dle výzkumníků mohlo docházet ke “zpětným kolonizacím” mezi Biokem a pevninskou Afrikou. Dále nebyly nalezeny žádné důkazy o řekách (Kongo, Ogooué, Sanaga) jako biogeografických bariérách jakéhokoli komplexu v rámci zkoumaných druhů. Výsledky naznačují jediný případ, kdy řeka Sanaga může být bariérou pro *H. o. ocellatus* a *H. o. purpurescens*. Celkové závěry studie směřují k hypotéze o diverzifikaci vikariancemi napříč Konžskou pánví kvůli změnám mezi vlhkými a suchými obdobími. Dále mezi zkoumanými liniemi výzkumníci identifikovali rozdíly v DNA, které mohou být počátkem uznání nových druhů, u *H. c. olivaceus* však vzhledem k výsledkům studie došlo k povýšení z poddruhu na samostatný druh - *H. olivaceus* (Bell et al., 2017).

### 3.3.6 Ryby

*Bartáková et al. (2015): Terrestrial fishes: rivers are barriers to gene flow in annual fishes from the African savanna. Journal of Biogeography, 42, 1832-1844.*

V této studii byla srovnávána genetická variabilita tří kladů jednoletých “terestrických ryb” halančíků (komplexy *Nothobranchius furzeri*, *N. orthonotus* a *N. rachovii*). Jedná se o studii mimo střední Afriku z biotopů periodicky vysychajících tůní v savanách afrického Mozambiku, nicméně jedná se o studii mimořádně zajímavou s ohledem na říční bariéry, které mohou fungovat dokonce pro ryby.

Mezi populacemi ryb rodu *Nothobranchius* byla patrná velká diferenciací genů i na poměrně malé vzdálenosti několika kilometrů. Výsledky tedy naznačovaly nízkou schopnosti disperze a nezanadbatelnou roli genetického driftu v rámci fragmentovaných dočasných tůní. Hlavní bariéru toku genů činily velké řeky (koryto v šířce alespoň 100 m ve studovaných oblastech) - Zambezi, Limpopo a Save, mezi jednotlivými komplexy byly pouze malé rozdíly, menší vodní toky nepředstavovaly žádnou bariéru.. Suchá období však přežívají zavřené v bahně jako diapauzující embrya. Možná též i hypotéza šíření na tělech velkých zvířat. Často se však může zdát, že ryby bariéru překonaly, nemusí to tak však být kvůli změně říčního koryta. *Nothobranchius* překračují říční koryta v rámci změn říčních koryt a dynamiky, než v rámci vzácných disperzních událostí, závěr byl podpořen současnějšími přechody napříč liniemi. Další diferenciací mezi liniemi byla taktéž rovnoměrná a byla mezi vnitrozemskými a pobřežními lokalitami. Tento rod *Nothobranchius* je velmi výjimečný tím, že kombinuje fylogeografický vzorec vodních a suchozemských druhů. Nebyla opomenuta ani důležitost záplav v lokálním měřítku pro tyto druhy (Bartáková et al., 2015).

*Schwarzer et al. (2011): Time and origin of cichlid colonization of the lower Congo rapids. Plos one, 6, e22380.*

Studie zabývající se unikátním případem vnitroříčních bariér u ryb. Velmi málo prozkoumaná lokalita peřejí dolního Konga, kde žije endemická komunita cichlid, konkrétně dvou rodů *Steatocranus* a *Nanochromis*. Pro rekonstrukci jejich původu bylo využito 2000 AFLP markerů, které poskytly téměř ucelený fylogenetický strom pro oba rody cichlid z dolního Konga i multilokusových sekvenčních dat. Vzorky byly odebírány za nízkého stavu vody (červen-srpen) ve třech po sobě následujících letech. Velká diverzita dolní části Konga vznikla přibližně před 5 miliony lety, což je dle informací autorů studie shodné s odhady stáří řeky Kongo, jak ji známe. Rozdělení linií dle genetických dat odpovídá rozdělení toku na tři části, přičemž každá z nich má dle biogeografie své lokální endemické druhy. Autoři této studie poskytují rámec spojitosti mezi říčními cichlidami a těmi, jejichž biotopem jsou východoafrická jezera. Blízký fylogenetický vztah taxonů rodu *Steatocranus* k jezerním druhům tuto skutečnost naznačuje. Výsledky ukázaly velký význam peřejí v říčních systémech, které často vznikají za katastrofických geomorfologických událostí. Gradient mezi průměrnými říčními podmínkami a peřejemi je velmi značný a nevyužité ekologické podmínky dávají možnost invazním druhům k vytvoření malých endemických druhových hejn. Data naznačují, že se událo několik (minimálně dvě) alochronních kolonizačních událostí, díky kterým vzniklo rozšíření komplexu druhů *Steatocranus* a *Nanochromis* v dolním Kongu.

## 4 Výsledné zhodnocení

V této části bych ráda shrnula, pro které druhy řeky bariéru představovaly a pro které nikoli, zasazení do širšího kontextu bude následovat v další kapitole diskuze.

V případě skupiny primátů, která byla v hledáčku výzkumů od samého počátku tohoto oboru se dá říci, že pro ně řeky biogeografickými bariérami jsou, neohledě na jejich šířku. Tam, kde říční bariéry potvrzeny nebyly, mohlo být způsobeno tím, že byly populace odděleny teprve nedávno (Eriksson et al., 2004). U drobných savců (hlodavců) představovaly novodobou bariéru toku genů spíše větší řeky. V případě Afriky se jednalo o hlavní tok Konga, v jejich případě velikost toku důležitost měla - menší přítoky v mnohých případech bariéru nepředstavovaly (Kennis et al., 2011). V případě Indočíny Mekong bariéru představoval, například řeka Juruá v Amazonii však ne. Může to být však dáno právě její šířkou, nebo způsobem sběru dat, který může být pro výsledky zásadní.

V rámci obojživelníků se výsledky jeví velmi různorodě. Řeky jsou pro ně bariérou pouze v některých případech, a povětšinou však jen částečně (Portik et al., 2017; Leaché et al., 2019). Dle výsledků studií se zdá, že šířka vodního toku mnohdy nehraje pro tyto druhy významnou roli. Mezi faktory, které mohou řeky jako bariéry ovlivňovat je například to, zda se jedná o druhy terestrické, pro které je řeka bariérou větší, než pro ty, jejichž typický biotop je okolí řek a jsou tedy adaptovány na vodní prostředí, případně je jejich způsob rozmnožování vázaný přímo na vodu (Jaynes et al., 2021). V případě Jižní Ameriky se jevila klíčovou šířka řek (Godinho et al., 2018). Výsledky v rámci řeky Mekong v jihovýchodní Asii naznačily pouze jeho částečnou funkci jako bariéry (Geissler et al., 2015).

Fylogeografické zlomy u plazů v Indočíně korespondují s řekami, ale jejich váha v této problematice finálně potvrzena nebyla (Klabacka et al., 2020). V případě střední Afriky se Kongo bariérou být nejeví (Lokasola et al., 2021), ačkoliv studií je zatím málo a vzorkování omezené. V případě plazů však byly rešeršovány pouze studie týkající se konkrétních druhů. Překvapivým výsledkem bylo, že řeka Kongo pravděpodobně díky její šířce představovala bariéru i pro některé ptačí druhy (Voelker et al., 2013). Částečnou bariérou byly i přítoky Amazonky v případě rostlin (Nazareno et al., 2017).

Výsledky pracovaly i s faktory, kdy se síla bariéry horní či dolní části toků lišila. Může se za tím skrývat nejen šířka řeky, ale i rychlost proudu v dané části nebo její dynamika a změny v historii.

## 5 Diskuze

Do jaké míry a zda vůbec je řeka bariérou může hrát roli mnoho faktorů. Pozornost výzkumů se zdá být směřovaná více na oblast Amazonie než lokality jihovýchodní Asie či střední Afriky, kde je logistika často obtížnější. Napříč všemi zkoumanými kontinenty má na distribuci druhů a genetický tok velký vliv historie dynamiky řek.



Může se výrazně lišit i horní a dolní část řeky, nikoliv primárně v rámci rozdílů její šířky mezi ústím a ostatními částmi, ale právě v rámci toho, jaké změny koryta probíhaly v minulosti. Pro lepší přehlednost byla diskuze rozdělena na tematické celky.

### **Jižní Amerika**

Dolní tok Rio Aripuana, který je přítokem Rio Madeira jevil oproti horní části toku morfologickou odlišnost mezi jednotlivými břehy, což bylo pravděpodobně dáno právě změnami toku v minulosti (Moraes et al., 2016). Mnohé studie v rámci svých výsledků narážely na malé množství vzorkovaného materiálu. Druhou stránkou byly studie, které vycházely pouze z pozorování a hodnocení druhových komunit, nikoli genotypizace jedinců, kde bylo materiálu k analýzám více. Například studie zaměřená na plazy a obojživelníky, kde bylo nashromážděno 14 253 živočichů. Řeka Tapajos byla v tomto případě považována za hlavní bariéru, a to pro 33% zkoumaných obojživelníků. Problematika říční bariéry se dotkla nejvíce druhů, pro které je hlavním biotopem břehový porost a malé prameny (Moraes et al., 2016). Tento výsledek je poměrně paradoxní, vzhledem k tomu, že se jedná o živočichy, kteří jsou mnohdy blízce spjati s vodou.

Výběr lokalit pro výzkum je však velmi důležitý. Například studie týkající se Guyanského štítu (řeka Oyapock), je velmi zajímavá z hlediska větší historické stability oproti západu Amazonie. Tato studie potvrdila hypotézu říční bariéry pro 13 z 28 zkoumaných druhů žab. Nebyla potvrzena spojitost s velikostí těla, ale byla například potvrzena souvislost se způsobem rozmnožování. Pro druhy, jejichž hlavním habitatem rozmnožování je vodní prostředí, je bariéra menší, ale velkou roli hrají též vlastnosti a ekologie konkrétních druhů (Fouquet et al., 2015). Nejen rozdílná historie částí toku může mít na genetickou divergenci vliv, ale například i krajina okolo řeky může být klíčová, jako v případě vodního toku Napo, který leží na úpatí And. Řeka nemusí být primárním zapříčiněním rozdělení, nýbrž pouze oblastí sekundárního kontaktu druhů, přesto pak jako určitá bariéra funguje, pokud druhy zůstávají víceméně v parapatrickém rozšíření (Funk et al., 2007). Mimoto shledávám velmi důležitým vhodné zvolení druhů pro výzkum.

Například ve studii na téma rostlin, byl zvolen keř *Amphirrhox longifolia*, který se hojně vyskytuje na obou březích ve zkoumané oblasti (Nazareno et al., 2017). V případě této studie, kde je tedy nutno vzít v potaz fakt, že se jedná o floru byla šířka toku (Rio Negro) hodnocena jako klíčová pro podporu hypotézy říční bariéry, zároveň bylo zmíněno, že může být řeka biogeografickou bariérou pro tok genů v aktuální době, nikoli však v minulosti (Nazareno et al., 2017). Studii o rostlinách jsem nakonec zařadila pouze jednu. Její výběr byl podpořen příkladným stylem zpracování a sběru materiálu (viz *Obr. 1, kapitola Rostliny*). Pravidelný výběr lokalit Rio Negro a Rio Branco s vzorkováním na obou březích ve stejném období, aby nedocházelo k velkým výkyvům ve srážkách a celkových podmínkách, hodnotím v rámci této problematiky velice kladně a nápomocně pro relevantní vyhodnocení výsledků.

## Jihovýchodní Asie

Jednotlivé druhy mohou být sice odděleny řekou, ale při bližším zkoumání řeka příčinou speciace být nemusí, může se jednat pouze o omezení toku genů například ve zpětném šíření z historických refugií. Řeka může být také pouze místem sekundárního kontaktu. V případě druhů veverek v Indočíně vše naznačuje tomu, že mohla být řeka Mekong příčinou jejich speciace. Zkoumání fylogenetického stromu může napovědět, zda se rozdělení časově shoduje z geografickými změnami, v tomto případě změnou toku Mekongu směrem na východ (Oshida et al., 2011). Fylogeografické zlomy tedy mohou kopírovat vodní toky (Klabacka et al., 2020). Pro některé obojživelníky dolní Mekong může být také částečnou aktuální bariérou toku genů. I přesto je toto tvrzení diskutabilní. Vše naznačuje existenci koridorů v ústí řeky, přes které mohla disperze probíhat (Geissler et al., 2015).

Studie týkající se ryb se zdají být tématicky nepasující do této práce, avšak poskytují vhled do problematiky z jiné strany. Biogeografické bariéry mohou být i uvnitř řek. Zajímavostí je bariéra v podobě vodopádu Khone v jihovýchodní Asii, které dosud za bariéru toku genů nebyly považovány. Ve studii zaměřené na druhy ryb - *Henicorhynchus lobatus*, *Helicophagus leptorhynchus* autoři použili metodu ddRAD sekvenování (ddRADseq), která se zdá být klíčovou pro jejich výsledky. (Biesack et al., 2020). Předností této metody je její přesnost (Peterson et al., 2012). ddRADseq má potenciál odhalit jemné signály toku genů na rozdíl od např. běžně používané mitochondriální DNA (mtDNA) (V. Gvoždík, in verb.).

## Střední Afrika

### *Savci - primáti*

Studie primátů se shodují ve výsledcích, že pro tyto druhy řeky bariérami vesměs jsou. Středoafriké řeky Kongo, Ubangi, Ogooué (Colyn & Deleporte, 2002), ale i řeka Lomami pro šimpanze bonobo (Eriksson et al., 2004; Kawamoto et al., 2013). Řeka Lukenie bariérou není, což může být zapříčiněno teprve nedávným oddělením populací. Jako alternativní hypotéza byla změna toku řeky či pomalejší proud vody (Eriksson et al., 2004).

Při analýzách byly například vyloučeny druhy, jejichž habitatem je okolí břehu řek (což je značně těžší u obojživelníků či plazů, pro které je to mnohdy hlavním místem výskytu), bylo též upozorněno na nezanedbatelnou roli velikost areálu rozšíření taxonu. Ty s menším areálem vykazují menší disperzi přes vodní toky (Harcourt & Wood, 2012).

Dahomejská mezera – savana vmezeřená do lesního pásu v západní Africe – byla dlouhou dobu vědci považována za hlavní biogeografickou bariéru u mnoha taxonů. Skutečnou bariérou však mohou být okolní řeky. Například řeka Volta pro primáty v jejich historické disperzi (Harcourt & Wood, 2012). Účinnost říčních bariér se však s obdobími sucha snižovala (Kawamoto et al., 2013), vlivy řek jako bariér na různé druhy se tedy výrazně liší. Za zmínku stojí i důležitost hypotézy pleistocenních



lesních refugií, ze kterých šimpanzi bonobo s rozšiřováním pralesa dále expandovali do dalších areálů (Kawamoto et al., 2013).

Vysvětlením korelace ve velikosti areálu druhu s disperzí přes říční bariéry může být to, že taxony, které zabírají menší areály jsou často specializovanější, než ty s areály většími. Může být mezi nimi kontrast ve vlastnostech a tedy i sklonech k překračování řek. Ve studii zabývající se distribucí druhů primátů přes říční bariéry bylo zjištěno, že velikost těla s velikostí oblastí rozšíření nekoreluje (Harcourt & Wood, 2012). Potenciálním zdůvodněním vlivu velikosti areálu na zdolávání říčních bariér může být u specialistů náchylnost k rozdílu prostředí, které se může na druhé straně vodního toku lišit. Samozřejmě tedy pouze v případě, pokud se řeku odváží překročit.

Důležitým faktorem distribuce druhů v Konžské pánvi je distribuce historických fluvialních refugií (Colyn et al., 1991). Jedná se ve své podstatě o lesní refugia situovaná v oblastech vodních toků v suchých obdobích, kdy les nepokrýval velkou plochu areálu. Není však podloženo, zda byly řeky bariérami i v těchto menších lesních refugiích. Pro některé druhy však hypoteticky být mohly. Vše naznačuje fakt, že snížení horských lesů a rozsah přetrvání těch nížinných, se oproti původním výzkumům lišil. Dřívější studie primátů tohoto autora (Colyn et al., 1991), již tato nová fakta naznačovala. Například druhy tzv. východního centrálního refugia jsou příměsí alopatrických populací nížinných i horských refugií. V místech, kde se východní horské druhy setkávají s těmi nížinnými, bylo dokumentováno mnoho hybridizací. Analýzy naznačují, že u druhů ve východocentrální oblasti pocházejí předci z různých oblastí a nejsou geneticky jednotní, jak se předpokládalo. Migrace tedy neprobíhala pouze z centrálního riftu do Konžské pánve, jak se původně tvrdilo. Vše tedy naznačuje existenci hlavního refugia v centrální části povodí Konžské pánve, kde zřejmě i v sušších obdobích bylo zachováno mnoho lesních ploch (Colyn et al., 1991).

### ***Savci - drobní***

Skupiny drobných hlodavců se zdají být jako vhodné pro výzkumy působení říčních bariér (Mizerovská et al., 2019). Studie malých hlodavců na území střední Afriky se shodují, že velké řeky - např. Lindi, Aruwimi (Katuala et al., 2008), Niger, Volta (Nicolas et al., 2008), Kongo, se jeví být novodobou bariérou toku genů, menší přítoky však spíše ne (Kennis et al., 2011). Není to však zapříčiněno jejich špatnou schopností plavat. Pouze druh *Praomys mutoni* se vyskytoval i na periodicky zaplavovaném ostrově a na obou stranách řeky ve zkoumaných lokalitách, což bylo pravděpodobně zapříčiněné jeho lepší schopností plavat (Katuala et al., 2008). Vodní toky v případě hlodavců spíše nestály za diverzifikací jako takovou. Mohla být zapříčiněná pleistocénními klimatickými změnami a lesními refugii (Mizerovská et al., 2019), přičemž řeky spíše zabraňovaly jejich zpětnému šíření z nich, což mohlo potenciálně přispívat k jejich speciaci (Nicolas et al., 2011). Rozšíření druhů tedy mohlo mít přímou souvislost s fragmentací deštných lesů (Kennis et al., 2011).

## **Plazi**

Disperze drobného ještěra *Panaspis breviceps* mohla být v minulosti ovlivněna množstvím vody v období jeho migrace. V místech, kde je řeka Kongo užší, se nejeví být bariérou. Populace na opačných březích nejsou geneticky diverzifikované (v oblasti Kisangani), což může být zapříčiněno i nedávným rozdělením populací. U obojživelníků a plazů je třeba brát v potaz i jejich typický habitat a tedy případné adaptace pro vodní prostředí, které mohou být výhodou pro expanzi přes vodní bariéry (Lokalosa et al., 2021). V případě této studie však nebylo vzorkování uzpůsobeno studiu říčních bariér.

## **Obojživelníci**

V případě obojživelníků střední Afriky se setkáváme s jednou často citovanou potenciální říční bariérou, a tou je řeka Sanaga v Kamerunu. Aktuálně některé linie obojživelníků rozděluje (např. Charles et al., 2018), ale nemuselo to tak být v minulosti, kdy mohly být za primární diverzifikaci zodpovědné pravděpodobně lesní refugia. Pokud se však její tok v pleistocénu výrazně měnil, mohla za tím stát i řeka Sanaga. Pro druhy, které jsou například vázané na lokality s vyššími srážkami (*Leptopelis rufus*) však úplnou bariérou není. Příklad znázornění toku genů u *L. rufus* (Obr. 13, str. xx) naznačuje, že do jisté míry k částečnému toku genů dochází. Vzorkování však nebylo pro testování hypotézy říčních bariér přímo uzpůsobeno. Výsledek pro tuto problematiku může být tedy zavádějící. To, že se jeví, že pro tento druh není Sanaga jasnou bariérou může být zapříčiněno právě jejich větší adaptací na vodní prostředí. Pro druh *L. millsoni* však bariérou být může podle dostupných výsledků. Nicméně vzorkování nebyla v dané studii optimální (Jaynes et al. 2022). U žáby *Chiromantis rufescens* jsou populace ohraničeny řekami, ale jen některé částečně fungují jako bariéra toku genů - Sanaga, Sassandra, Cross a částečně řeka Kongo. Řeka Ogooué v Gabonu se jako bariéra pro tento druh žáby nejeví. V tomto regionu má na fylogeografický vzor spíše vliv klimatický gradient - úhrn srážek od pobřeží do vnitrozemí (Hardy et al., 2013; Leaché et al., 2019).

Existence bariér toku genů se mezi taxony žab výrazně liší. Mnohdy výzkumníci nenachází žádné přímé důkazy, které by jasně potvrdily, že konkrétní řeky bariérou pro určité druhy jsou a jaký je důvod. Další taxony, kterým řeka Sanaga může bránit toku genů jsou např. relativně drobné rákosničky *Hyperolius o. ocellatus* a *H. o. purpurescens*. V případě obojživelníků Konžské pánve je velmi podporována hypotéza vikariancí způsobenými změnami mezi suchými a vlhkými obdobími. Důvodem, proč se v některých případech jeví, že řeky pro některé druhy bariérami nejsou, může být fakt, že v období jejich potenciální expanze bylo méně vody, a naopak (Bell et al., 2017). Důležitým faktorem je ekologie konkrétních druhů, do jaké míry jsou vázané na vodu nebo vodu v oblíbené nemají, zda mají adaptace, které jim mohou potenciálně pomoci v překročení říčních bariér. *Leptopelis* jsou stromové žáby, robustnějšího těla a mají například plovací blány, které jim mohou ve vodním prostředí výrazně pomoci (Jaynes et al., 2022). Dalším příkladem může být *Afrixalus paradorsalis*, která lepí svá vajíčka na listy nad vodní hladinou a snadno se uchytává na plovoucí vegetaci (Charles et al., 2018). *ScotoBLEPS gabonicus* vyhledává proudké

potoky z čerstvou vodou, které vedou z hor. Vody se nebojí, ale velké řeky, které nemají tak čerstvou vodu, nevyhledává (Portik et al., 2017). To může o obdobích šíření druhů mnoho napovědět. V mnohých fylogeografických studiích byla často zmiňována lesní refugia, jednalo se však mnohdy o lesní druhy. Částečně lesní druhy, které jsou úzce spjaté s vodou se tedy pravděpodobně mohly šířit ve vlhkých obdobích, kdy bylo vody více a naopak. Tato problematika si však žádá více studií se vzorkováním přímo designovaným pro studium říčních bariér, což může být v některých lokalitách střední Afriky logisticky velmi komplikované (V. Gvoždík, in verb.).

## 6 Závěr a přínos práce

Tato práce měla za cíl sumarizaci faktorů ovlivňujících skutečnosti v otázce biogeografických bariér v podobě říčních systémů. Studie, ze kterých bylo čerpáno se však v mnohých informacích rozcházejí. Nejen mezidruhově, ale i uvnitř taxonomických skupin. Je velmi těžké komplexně zhodnotit tuto problematiku, která není dosud detailně probádaná. Zdá se, že řeky jako bariéry fungují u určitých druhů, zatímco u jiných ne. Většina dostupných studií však měla pro testování této hypotézy jen omezené vzorkování, které nemusí být dostatečné.

V této práci byly rešeršovány odborné studie řady autorů na téma biogeografických bariér se snahou vybrat informace o konkrétních bariérách toku genů v podobě řek tropických regionů napříč třemi kontinenty. Cílem bylo speciálně se zaměřit na oblast nejméně probádané střední Afriky ve srovnání s lépe probádanou jihovýchodní Asií a zejména Jižní Amerikou. Pokusila jsem se prozkoumat i studie, které nemají přímé zaměření na otázku říčních bariér. A to z důvodu lepšího porozumění jejich kontextu dalšími biogeografickými bariérami a způsoby omezení genetického toku. Vzhledem k tomu, že se stále jedná o poměrně málo probádané téma často jen částečně řešené v rámci komplexnějších fylogeografických studií, ne vždy byla exerce informací o říčních bariérách jasně interpretovatelná.

Při procházení odborné literatury jsem došla k závěru, že hypotézy jsou pevné stále jen v rámci primátů, kde je dosud více studií a jejich výzkum je vzhledem k jejich velikosti jednodušší a většina jich nerada plave. U menších, mnohdy krypticky žijících druhů, je vzorkování často poměrně komplikované, nejen v případě střední Afriky, kde je situace nezdědka ztížena aktuální situací v regionech.

V rámci studie o rostlinách v Amazonii (Nazareno et al., 2017) se ukázal překvapivý výsledek, že i u pobřežních rostlin může být větší řeka bariérou. Menší postranní přítok však bariérou nebyl.

Co jistě stojí za zmínku, jsou technologie a metody výzkumů, které se v posledních letech velmi rychle vyvíjí. Například studie zaměřená na ryby, která nastínila zajímavou problematiku vnitroříčních bariér, zdůrazňovala vhodný výběr metody zpracování vzorků (Biesack et al., 2020). Nevhodný výběr mitochondriálních markerů, které nebývají velmi přesné, pomalu ustupují celistvějším genomickým

přístupům, jako je například RADseq, který je senzitivnější k odhalení rozdílů a vzorkuje informace napříč celým genomem či ddRADseq, které používá vzorkování genomu za použití dvou restrikčních enzymů najednou. Tedy i přes dobře nastavenou terénní studii, nám mohou uniknout zajímavé výsledky pouze nevhodným výběrem metodiky sběru a zpracování genetických dat.

V neposlední řadě by pro potenciální výzkum bylo vhodné vybrat část řeky se stejnými habitaty na obou březích, což sice možné je, ale v případě přírodně zajímavých lokalit pro výzkum se často může jednat o zaplavené lesy, kde je přístup značně ztížený. V místech, která zaplavovaná nejsou, se pak často nachází disturbované oblasti hustě obývané lidmi, kterými je složení fauny nepřímo ovlivněno. Vhodný výběr taxonů i regionu je tedy klíčový. V případě výběru synantropních druhů pro výzkum by vzorkování bylo snadnější, ale výsledky mohou být značně ovlivněny například náhodným převezem lidmi (např. s materiálem) z jednoho břehu na druhý. Výběr druhů nesynantropních, vázaných např. na lesní prostředí, se tedy zdá být vhodnější i přes ztíženou logistiku sběru dat.

Rozsah terénních výzkumů hraje v rámci výsledků jednotlivých studií významnou roli. Pravděpodobně bude s vlivem člověka na krajinu čím dál tím více složité rozpoznávat přirozené biogeografické překážky (Harcourt & Wood, 2012). Tato problematika se tedy jeví jako velmi zajímavá i po ochránářské stránce a žádá si ještě další výzkumy.

## 7 Přehled literatury a použitých zdrojů

Archie, E.A., Hollister-Smith, J.A., Poole, J.H., Lee, P.C., Moss, C.J., Maldonado, J.E., Fleischer, R.C. & Alberts, S.C. (2007). Behavioural inbreeding avoidance in wild African elephants. *Molecular Ecology* 16, 4138-4148.

Attwood, S.W., & Johnston, D.A. (2001). Nucleotide sequence differences reveal genetic variation in *Neotricula aperta* (Gastropoda: Pomatiopsidae), the snail host of schistosomiasis in the lower Mekong Basin. *Biological Journal of the Linnean Society* 73, 23-41.

Badjedjea, G., Masudi, F.M., Dudu Akaibe, B., & Gvoždík, V. (2022). Amphibians of Kokolopori: an introduction to the amphibian fauna of the Central Congolian Lowland Forests, Democratic Republic of the Congo. *Amphibian & Reptile Conservation* 16, 35-70.

Bain, R.H., & Hurley, M.M. (2011). A biogeographic synthesis of the amphibians and reptiles of Indochina. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 2011, 1-138.

Baker, P.A., Fritz, S.C., Dick, C.W., Eckert, A.J., Horton, B.K., Manzoni, S., Ribas, C.C., Garziona, C.N. & Battisti, D.S. (2014). The emerging field of geogenomics: constraining geological problems with genetic data. *Earth-Science Reviews* 135, 38-47.

Bartáková, V., Reichard, M., Blažek, R., Poláčik, M., & Bryja, J. (2015). Terrestrial fishes: rivers are barriers to gene flow in annual fishes from the African savanna. *Journal of Biogeography* 42, 1832-1844.

Bates, J.M., Haffer, J., & Grismer, E. (2004). Avian mitochondrial DNA sequence divergence across a headwater stream of the Rio Tapajós, a major Amazonian river. *Journal of Ornithology* 145, 199-205.

Beadle, L.C. (1981). *The Inland Waters of Tropical Africa: an Introduction to Tropical Limnology*, 2nd Ed. Longman Group Limited, London.

Bell, R.C., Parra, J.L., Badjedjea, G., Barej, M.F., Blackburn, D.C., Burger, M., Channing, A., Dehling, J.M., Greenbaum, E., Gvoždík, V., Kielgast, J., Kusamba, C., Lötters, S., McLaughlin, P.J., Nagy, Z.T., Rödel, M.O., Portik, D.M., Stuart, B.L., VanDerWal, J., Zassi-Boulou, A.G. & Zamudio, K.R. (2017). Idiosyncratic responses to climate-driven forest fragmentation and marine incursions in reed frogs from Central Africa and the Gulf of Guinea Islands. *Molecular Ecology* 26, 5223-5244.

- Biesack, E. E., Dang, B. T., Ackiss, A. S., Bird, C. E., Chheng, P., Phounvisouk, L., Truong, O.T. & Carpenter, K. E. (2020). Evidence for population genetic structure in two exploited Mekong River fishes across a natural riverine barrier. *Journal of Fish Biology* 97, 696-707.
- Bogning, S., Frappart, F., Mahé, G., Niño, F., Paris, A., Sihon, J., Ghomsi, F., Blarel, F., Bricquet, J.P., Onguene, R., Etame, J., Seyler, F., Paiz, M.C. & Braun, J. J. (2022). Long-Term Hydrological Variations of the Ogooué River Basin. *Congo Basin Hydrology, Climate, and Biogeochemistry: A Foundation for the Future*, 367-389.
- Boul, K.E., Funk, C.W., Darst, C.R., Cannatella, D.C., & Ryan, M.J. (2007). Sexual selection drives speciation in an Amazonian frog. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 274, 399-406.
- Brooks, T., Balmford, A., Burgess, N., Fjeldså, J. O. N., Hansen, L. A., Moore, J., Rahbek, C. & Williams, P. (2001). Toward a Blueprint for Conservation in Africa: A new database on the distribution of vertebrate species in a tropical continent allows new insights into priorities for conservation across Africa. *BioScience* 51, 613-624.
- Burgess, N., Hales, J.A., Underwood, E., Dinerstein, E., Olson, D., Itoua, I., Schipper, J., Ricketts, T. & Newman, K. (2004). *Terrestrial ecoregions of Africa and Madagascar: a conservation assessment*. Island Press - Washington, DC.
- Burney, C.W., & Brumfield, R.T. (2009). Ecology predicts levels of genetic differentiation in Neotropical birds. *The American Naturalist* 174, 358-368.
- Bwangoy, J.R.B., Hansen, M.C., Roy, D.P., De Grandi, G., & Justice, C.O. (2010). Wetland mapping in the Congo Basin using optical and radar remotely sensed data and derived topographical indices. *Remote Sensing of Environment* 114, 73-86.
- Campbell, P., Schneider, C.J., Adnan, A.M., Zubaid, A., & Kunz, T.H. (2004). Phylogeny and phylogeography of Old World fruit bats in the *Cynopterus brachyotis* complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33, 764-781.
- Collevatti, R.G., Leoi, L.C., Leite, S.A., & Gribel, R. (2009). Contrasting patterns of genetic structure in *Caryocar* (*Caryocaraceae*) congeners from flooded and upland Amazonian forests. *Biological Journal of the Linnean Society* 98, 278-290.
- Colyn, M., & Deleporte, P. (2002). Biogeographic analysis of central African forest guenons. *The guenons: diversity and adaptation in african monkeys*, 61-78.
- Colyn, M., Gautier-Hion, A., & Verheyen, W. (1991). A re-appraisal of palaeoenvironmental history in Central Africa: evidence for a major fluvial refuge in the Zaire Basin. *Journal of Biogeography*, 403-407.

Colwell, R. K. (2000). A barrier runs through it... or maybe just a river. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, 13470-13472.

Cox, C.B., & Moore, P.D. (2005). *Biogeography: An Ecological and Evolutionary Approach*. Wiley-Blackwell.

Crosby, A.G., Fishwick, S., & White, N. (2010). Structure and evolution of the intracratonic Congo Basin. *Geochemistry, Geophysics, Geosystems* 11, Q06010.

Davidson, E.A., de Araújo, A.C., Artaxo, P., Balch, J.K., Brown, I.F., C. Bustamante, M.M., Coe, M. T., DeFries, R.S., Keller, M., Longo, M., Munger, J.W., Schroeder, W., Soares-Filho, B.S., Souza, C.M. & Wofsy, S.C. (2012). The Amazon basin in transition. *Nature* 481, 321-328.

De Bruyn, M., Stelbrink, B., Morley, R. J., Hall, R., Carvalho, G. R., Cannon, C. H., Van den Bergh, G., Meijaard, E., Metcalfe, I., Boitani, L., Maiorano, L., Shoup, R. & Von Rintelen, T. (2014). Borneo and Indochina are major evolutionary hotspots for Southeast Asian biodiversity. *Systematic Biology* 63, 879-901.

De Manuel, M., Kuhlwilm, M., Frandsen, P., Sousa, V. C., Desai, T., Prado-Martinez, J., Hernandez-Rodriguez, J., Dupanloup, I., Lao, O., Hallast, P., Schmidt, J., Heredia-Genestar, J., Benazzo, A., Barbujani, G., Peter, B., Kuderna, L., Casals, F., Angedakin, S., Arandjelovic, M. & Marques-Bonet, T. (2016). Chimpanzee genomic diversity reveals ancient admixture with bonobos. *Science* 354, 477-481.

Dinerstein, E., Olson, D., Joshi, A., Vynne, C., Burgess, N. D., Wikramanayake, E., Hahn, N., Palminteri, S., Hedao, P., Noss, R., Hansen, M., Locke, H., Ellis, E.C., Jones, B., Barber, C.V., Hayes, R., Kormos, C., Martin, V., Crist, E., Sechrest, W., Price, L., Baillie, J.E.M., Weeden, D., Suckling, K., Davis, C., Sizer, N., Moore, R., Thau, D., Birch, T., Potapov, P., Turubanova, S., Tyukavina, A., De Souza, N., Pintea, L., Brito, J.C., Llewellyn, O.A., Miller, A., G., Patzelt, A., Ghazanfar, S.A., Timberlake, J., Klöser, H., Shennan-Farpón, Y., Kindt, R., Lillesø, J.P.B., Van Breugel, P., Graudal, L., Voge, M., Al-Shammari, K.F. & Saleem, M. (2017). An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience* 67, 534-545.

Ebodé, V.B. (2022). Impact of rainfall variability and land-use changes on river discharge in Sanaga catchment (forest–savannah transition zone in Central Africa). *Hydrology Research* 53, 1017-1030.

Eriksson, J., Hohmann, G., Boesch, C., & Vigilant, L. (2004). Rivers influence the population genetic structure of bonobos (*Pan paniscus*). *Molecular Ecology* 13, 3425-3435.

Flügel, T.J., Eckardt, F.D., & Cotterill, F.P. (2015). The present day drainage

patterns of the Congo river system and their Neogene evolution. *Geology and resource potential of the Congo basin*, 315-337.

Fouquet, A., Courtois, E.A., Baudain, D., Lima, J.D., Souza, S.M., Noonan, B.P., & Rodrigues, M.T. (2015). The trans-riverine genetic structure of 28 Amazonian frog species is dependent on life history. *Journal of Tropical Ecology* 31, 361-373.

Funk, W.C., Caldwell, J.P., Peden, C.E., Padial, J.M., De la Riva, I., & Cannatella, D.C. (2007). Tests of biogeographic hypotheses for diversification in the Amazonian forest frog, *Physalaemus petersi*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44, 825-837.

Gascon, C., Loughheed, S.C., & Bogart, J.P. (1998). Patterns of genetic population differentiation in four species of Amazonian frogs: a test of the riverine barrier hypothesis 1. *Biotropica* 30, 104-119.

Gascon, C., Malcolm, J., Patton, J., Silva, M., Bogart, J., Loughheed, S., Peres, C., Neckel-Oliveira, S. & Boag, P. (2000). Riverine barriers in the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97, 13672-13677.

Gaston, K.J. (1996). *Spatial patterns in taxonomic diversity. Biodiversity: a biology of numbers and difference*, 77-113.

Gautier-Hion, A., Colyn, M., Gautier, J.P., Dewynter, M., & Bouchain, C. (1999). *Histoire Naturelle des Primates d'Afrique Centrale*. Ecofac-Libreville, Gabon.

Geissler, P., Hartmann, T., Ihlow, F., Rödder, D., Poyarkov Jr, N.A., Nguyen, T.Q., Ziegler, T., & Böhme, W. (2015). The Lower Mekong: an insurmountable barrier to amphibians in southern Indochina?. *Biological Journal of the Linnean Society* 114, 905-914.

Gerloff, U., Hartung, B., Fruth, B., Hohmann, G., & Tautz, D. (1999). Intracommunity relationships, dispersal pattern and paternity success in a wild living community of Bonobos (*Pan paniscus*) determined from DNA analysis of faecal samples. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 266, 1189-1195.

Godinho, M.B.D.C., & Da Silva, F.R. (2018). The influence of riverine barriers, climate, and topography on the biogeographic regionalization of Amazonian anurans. *Scientific Reports* 8, 3427.

Goudie, A.S. (2005). The drainage of Africa since the Cretaceous. *Geomorphology*, 67, 437-456.

Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian Forest Birds: Most species probably



originated in forest refuges during dry climatic periods. *Science* 165, 131-137.

Haffer, J.R. (1997). Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity & Conservation* 6, 451-476.

Hall, R. (2009). Southeast Asia's changing palaeogeography. *Blumea - Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants* 54, 148-161.

Harcourt, A.H., & Wood, M.A. (2012). Rivers as barriers to primate distributions in Africa. *International Journal of Primatology* 33, 168-183.

Hartmann, T., Geissler, P., Poyarkov Jr, N.A., Ihlow, F., Galoyan, E.A., Roedder, D., & Boehme, W. (2013). A new species of the genus *Calotes* Cuvier, 1817 (Squamata: Agamidae) from southern Vietnam. *Zootaxa* 3599, 246-260.

Hashimoto, C., Takenaka, O., & Furuichi, T. (1996). Matrilineal kin relationship and social behavior of wild bonobos (*Pan paniscus*): sequencing the D-loop region of mitochondrial DNA. *Primates* 37, 305-318.

Hollister-Smith, J.A., Poole, J.H., Archie, E.A., Vance, E.A., Georgiadis, N.J., Moss, C.J., & Alberts, S.C. (2007). Age, musth and paternity success in wild male African elephants, *Loxodonta africana*. *Animal Behaviour* 74, 287-296.

Hoorn, C., Wesselingh, F.P., Ter Steege, H., Bermudez, M.A., Mora, A., Sevink, J., Sanmartín, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C.L., Figueiredo, J.P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F.R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Särkinen, T. & Antonelli, A. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330, 927-931.

Hurwood, D.A., Adamson, E.A.S., & Mather, P.B. (2008). Evidence for strong genetic structure in a regionally important, highly vagile cyprinid (*Henicorhynchus lobatus*) in the Mekong River Basin. *Ecology of Freshwater Fish* 17, 273-283.

Hutchison, C.S. (1989). *Geological Evolution of South-East Asia*. Clarendon Press-Oxford.

Chao, A. (1984). Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of statistics*, 265-270.

Charles, K.L., Bell, R.C., Blackburn, D.C., Burger, M., Fujita, M.K., Gvoždík, V., Jongsma, G.F.M, Kouete, M.T., Leaché, A.D. & Portik, D. M. (2018). Sky, sea, and forest islands: Diversification in the African leaf-folding frog *Afraxalus paradorsalis* (Anura: Hyperoliidae) of the lower Guineo-Congolian rain forest. *Journal of Biogeography* 45, 1781-1794.

Iranawati, F. (2014). An Assessment of A Geographical Scale of Recurrent Gene

Flow in Wild Populations of Two Species of Mekong River Carps (*Henucorhyncus*, spp). *Queensland University and Technology, Australia*.

Ishida, Y., Oleksyk, T.K., Georgiadis, N.J., David, V.A., Zhao, K., Stephens, R.M., Kolokotronis, S.O. & Roca, A.L. (2011). Reconciling apparent conflicts between mitochondrial and nuclear phylogenies in African elephants. *PloS one* 6, e20642.

Jaynes, K., Myers, E., Gvoždík, V., Blackburn, D., Portik, D., Greenbaum, E., Jongsma, G., Rödel, M.O., Badjedjea B.G., Bamba K.A., Baptista, N., Akuboy, J., Ernst, R., Kouete, M., Kusamba, C., Masudi, F., McLaughlin, P., Nneji, L.M., Onadeko, A. & Bell, R. (2022). Giant Tree Frog diversification in West and Central Africa: Isolation by physical barriers, climate, and reproductive traits. *Molecular Ecology* 31, 3979-3998.

Kadima, E., Delvaux, D., Sebagenzi, S.N., Tack, L., & Kabeya, S.M. (2011). Structure and geological history of the Congo Basin: an integrated interpretation of gravity, magnetic and reflection seismic data. *Basin Research* 23, 499-527.

Katuala, P.G., Kennis, J., Nicolas, V., Wendelen, W., Hulselmans, J., Verheyen, E., Van Houtte, N., Dierckx, T., Dudu, A. & Leirs, H. (2008). The presence of *Praomys*, *Lophuromys*, and *Deomys* species (Muridae, Mammalia) in the forest blocks separated by the Congo River and its tributaries (Kisangani region, Democratic Republic of Congo). 223-228.

Kawamoto, Y., Takemoto, H., Higuchi, S., Sakamaki, T., Hart, J.A., Hart, T.B., Tokuyama, N., Reinartz, G.E., Guislain, P., Dupain, J., Cobden, A.K., Mulavwa, M.N., Yangozene, K., Darroze, S., Devos, C. & Furuichi, T. (2013). Genetic structure of wild bonobo populations: diversity of mitochondrial DNA and geographical distribution. *PloS one* 8, e59660.

Kennis, J.A.N., Nicolas, V., Hulselmans, J.A.N., Katuala, P.G., Wendelen, W.I.M., Verheyen, E., Dudu, A. & Leirs, H. (2011). The impact of the Congo River and its tributaries on the rodent genus *Praomys*: speciation origin or range expansion limit?. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163, 983-1002.

Klabacka, R.L., Wood Jr, P.L., McGuire, J.A., Oaks, J.R., Grismer, L.L., Grismer, J.L., Aowphol, A. & Sites Jr, J.W. (2020). Rivers of Indochina as potential drivers of lineage diversification in the spotted flying lizard (*Draco maculatus*) species complex. *Molecular phylogenetics and evolution*, 150, 106861.

Leaché, A.D., Portik, D.M., Rivera, D., Rödel, M.O., Penner, J., Gvoždík, V., Greenbaum, E., Jongsma, G., Ofori-Boateng, C., Burger, M., Eniang, E., Bell, R. & Fujita, M.K. (2019). Exploring rain forest diversification using demographic model testing in the African foam-nest treefrog *Chiromantis rufescens*. *Journal of Biogeography* 46, 2706-2721.

Lewin, A., Feldman, A., Bauer, A. M., Belmaker, J., Broadley, D. G., Chirio, L., Itescu Y., LeBreton M., Maza E., Meirte D., Nagy Z.T., Novosolov M., Roll U., Tallowin O., Trape J.F., Vidan E. & Meiri, S. (2016). Patterns of species richness, endemism and environmental gradients of African reptiles. *Journal of biogeography* 43, 2380-2390.

Lokasola, A.L., Lotana, C.B., Tungaluna, G.C.G., Akaibe, B.D., Jirků, M., & Gvoždík, V. (2021). New distributional data and genetic variation of *Panaspis breviceps* (Squamata: Scincidae) indicate a biogeographic connection across the Congo Basin. *African Zoology* 56, 312-318.

Macedo, M. & L. Castello (2015). *State of the Amazon: Freshwater Connectivity and Ecosystem Health*; edited by Oliveira, D., Maretti, C.C. & Charity, S. WWF Living Amazon Initiative-Brasília, Brazil.

Mandelli, S., Barbieri, J., Mattarolo, L., & Colombo, E. (2014). Sustainable energy in Africa: A comprehensive data and policies review. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*, 37, 656-686.

Meijaard, E., & Groves, C.P. (2006). The geography of mammals and rivers in mainland Southeast Asia. In (SM Lehman and JG Fleagle, eds.) *Primate Biogeography: Progress and Prospects*.

Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Brooks, T.M., Pilgrim, J.D., Konstant, W.R., Da Fonseca, G.A., & Kormos, C. (2003). Wilderness and biodiversity conservation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100, 10309-10313.

Mizerovská, D., Nicolas, V., Demos, T.C., Akaibe, D., Colyn, M., Denys, C., Kaleme, P.K., Katuala, P., Kennis, J., Peterhans, J.C.K., Laudisoit, A., Missoup, A.D., Šumbera, R., Verheyen, E. & Bryja, J. (2019). Genetic variation of the most abundant forest-dwelling rodents in Central Africa (*Praomys jacksoni* complex): Evidence for Pleistocene refugia in both montane and lowland forests. *Journal of Biogeography* 46, 1466-1478.

Moore, J. C. (1965). A study of the diurnal squirrels, Sciurinae, of the Indian Indochinese subregions. *Fieldiana Zoology* 48, 1-351.

Moquet, J.S., Bouchez, J., Braun, J.J., Bogning, S., Mbonda, A.P., Carretier, S., Regard, V., Bricquet, J.P., Paiz, M.C., Mambela, E. & Gaillardet, J. (2021). Contrasted chemical weathering rates in cratonic basins: the Ogooue and Mbei rivers, Western Central Africa. *Frontiers in Water* 2, 589070.

Moraes, L.J., Pavan, D., Barros, M.C., & Ribas, C.C. (2016). The combined influence of riverine barriers and flooding gradients on biogeographical patterns for

amphibians and squamates in south-eastern Amazonia. *Journal of Biogeography* 43, 2113-2124.

Munzimi, Y.A., Hansen, M.C., & Asante, K.O. (2019). Estimating daily streamflow in the Congo Basin using satellite-derived data and a semi-distributed hydrological model. *Hydrological Sciences Journal* 64, 1472-1487.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.

Nazareno, A.G., Dick, C.W., & Lohmann, L.G. (2017). Wide but not impermeable: Testing the riverine barrier hypothesis for an Amazonian plant species. *Molecular Ecology* 26, 3636-3648.

Nicolas, V., Mboumba, J. F., Verheyen, E., Denys, C., Lecompte, E., Olayemi, A., Missoup A.D., Katuala, P.G.B., & Colyn, M. (2008). Phylogeographic structure and regional history of *Lemniscomys striatus* (Rodentia: Muridae) in tropical Africa. *Journal of Biogeography* 35, 2074-2089.

Oberg, K., Shelton, J. M., Gardiner, N., & Jackson, P. R. (2009). Discharge and other hydraulic measurements for characterizing the hydraulics of Lower Congo River. In *33rd IAHR Congress: Water Engineering for a Sustainable Environment*. 9-14 August 2009. Vancouver, Canada.

Oshida, T., Dang, C. N., Nguyen, S. T., Nguyen, N. X., Endo, H., Kimura, J., Sasaki M., Hayashida, A., Takano, A. Yasuda, M. & Hayashi, Y. (2011). Phylogenetic relationship between *Callosciurus caniceps* and *C. inornatus* (Rodentia, Sciuridae): implications for zoogeographical isolation by the Mekong River. *Italian Journal of Zoology* 78, 328-335.

Portik, D. M., Leaché, A. D., Rivera, D., Barej, M. F., Burger, M., Hirschfeld, M., Petersen, M., Rödel, M.O., Blackburn, D. & Fujita, M. K. (2017). Evaluating mechanisms of diversification in a Guineo-Congolian tropical forest frog using demographic model selection. *Molecular ecology* 26, 5245-5263.

Prance, G.T. & Lovejoy, T.E. (1985) *Amazonia*. Pergamon-Oxford

Ricklefs, R.E., Schwarzbach, A.E., & Renner, S.S. (2006). Rate of lineage origin explains the diversity anomaly in the world's mangrove vegetation. *The American Naturalist* 168, 805-810.

Runge, J. (2022). The Congo River, Central Africa. *Large Rivers: Geomorphology and Management*, 2nd Ed., 433-456

Sabatier M. 1982. Les rongeurs du site Pliocène à Hominidés de Hadar (Ethiopie). *Palaeovertebrata* 12, 1–56.

- Salo, J., Kalliola, R., Häkkinen, I., Mäkinen, Y., Niemelä, P., Puhakka, M., & Coley, P.D. (1986). River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature* 322, 254-258.
- Schwarzer, J., Misof, B., Ifuta, S.N., & Schlieven, U.K. (2011). Time and origin of cichlid colonization of the lower Congo rapids. *Plos one* 6, e22380.
- Singh, A.D., & Srinivasan, M.S. (1993). Quaternary climatic changes indicated by planktonic foraminifera of Northern Indian Ocean. *Current Science*, 908-915.
- Slatkin, M. (1987). Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236, 787-792.
- Souza, S. M., Rodrigues, M. T., & Cohn-Haft, M. (2013). Are Amazonia rivers biogeographic barriers for lizards? A study on the geographic variation of the spectacled lizard *Leposoma osvaldoi* Ávila-Pires (Squamata, Gymnophthalmidae). *Journal of Herpetology* 47, 511-519.
- Takemoto, H., Kawamoto, Y., & Furuichi, T. (2015). How did bonobos come to range south of the Congo River? Reconsideration of the divergence of *Pan paniscus* from other *Pan* populations. *Evolutionary Anthropology: Issues, News, and Reviews* 24, 170-184.
- Telfer, P.T., Souquiere, S., Clifford, S.L., Abernethy, K.A., Bruford, M.W., Disotell, D.R., Sterner, K.N., Roques, P., Marx, P.A., & Wickings, E.J. (2003). Molecular evidence for deep phylogenetic divergence in *Mandrillus sphinx*. *Molecular Ecology* 12, 2019–2024.
- Uzzell, T., & Barry, J. C. (1971). *Leposoma percarinatum*, a unisexual species related to *L. guianense*; and *Leposoma ioanna*, a new species from Pacific coastal Colombia (Sauria, Teiidae). *Postilla Peabody Museum, Yale University* 154, 0–39.
- Van de Perre, F., Leirs, H., & Verheyen, E. (2019). Paleoclimate, ecoregion size, and degree of isolation explain regional biodiversity differences among terrestrial vertebrates within the Congo Basin. *Belgian Journal of Zoology* 149, 23-42.
- Van der Waarde, J. (2007). Integrated river basin management of the Sanaga River, Cameroon. Benefits and challenges of decentralised water management. *Unpublished, UNESCO Institute of Hydraulic Engineering, Delft, The Netherlands. www.internationalrivers.org/files/IRBM%20Sanaga.pdf [Accessed 4 August 2011]*.
- Voelker, G., Marks, B. D., Kahindo, C., A'genonga, U., Bapeamoni, F., Duffie, L. E., Huntley, J., Mulotwa, E., Rosenbaum, S. & Light, J. E. (2013). River barriers and cryptic biodiversity in an evolutionary museum. *Ecology and Evolution* 3, 536-545.

- Wallace, A. R. (1852). *Proceedings of the Zoological Society of London* 20, 107–110.
- Wang, H., Luo, X., Meng, S., Bei, Y., Song, T., Meng, T., Guifen, L. & Zhang, B. (2015). The phylogeography and population demography of the Yunnan caecilian (*Ichthyophis bannanicus*): massive rivers as barriers to gene flow. *PLoS One* 10, e0125770.
- Woodruff, D.S. (2010). Biogeography and conservation in Southeast Asia: how 2.7 million years of repeated environmental fluctuations affect today's patterns and the future of the remaining refugial-phase biodiversity. *Biodiversity and Conservation* 19, 919-941.
- Woodruff, D.S., & Woodruff, K.A. (2008). Paleogeography, global sea level changes, and the future coastline of Thailand. *Natural History Bulletin of the Siam Society* 56, 1-24.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M., & Stevens, R.D. (2003). Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual review of ecology, evolution, and systematics* 34, 273-309.
- Wilson, E.O. (1992). The diversity of life. W. W. Norton and Comp., New York, London.
- Workman, D.R. (1975). Tectonic evolution of Indochina. *Journal of Geological Society of Thailand* 1, 3-19.
- Yuan, Z.Y., Suwannapoom, C., Yan, F., Poyarkov Jr, N.A., Nguyen, S.N., Chen, H.M., Chomdej, S., Murphy, R.W. & Che, J. (2016). Red River barrier and Pleistocene climatic fluctuations shaped the genetic structure of *Microhyla fissipes* complex (Anura: Microhylidae) in southern China and Indochina. *Current Zoology* 62, 531-543.