

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Ekologická speciace slepce galilejského na
pozadí ekologické speciace ostatních
živočišných druhů**

Bakalářská práce

Pavλίna Schwarzová

Školitel: Mgr. Matěj Lövy, Ph.D.

České Budějovice 2019

Schwarzová P. (2019). Ekologická speciace slepce galilejského na pozadí ekologické speciace ostatních živočišných druhů [Ecological speciation in *Spalax galili* on the background of ecological speciation in other animals species. Bc. Thesis, in Czech] – 61 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This thesis focuses on the phenomenon of ecological speciation. The main aim is to evaluate the conceptual framework of ecological speciation based on representative cases from different animal taxa built upon available literature. Based on this background, the thesis examines a potential case of possible ecological speciation in the subterranean blind mole rat *Spalax galili* (Spalacinae, Rodentia) in detail and proposes a laboratory experiment allowing to test the adaptations between populations living in an ecologically heterogeneous environment.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným stanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s pozorováním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 17. 4. 2019

.....

Poděkování

V první řadě bych chtěla poděkovat svému školiteli Mgr. Matěji Lövy, Ph.D za odborné vedení práce, trpělivost při opravování textu i za čas, který mi věnoval. Také děkuji svým přátelům a rodině za podporu, kterou mi věnovali během mého dosavadního studia.

OBSAH

1. ÚVOD	1
2. SPECIACE POHLAVNĚ SE ROZMNOŽUJÍCÍCH ORGANISMŮ.....	2
2.1 Ekologická speciace jako významný proces vzniku druhů	4
3. ZJIŠTĚNÉ PŘÍPADY EKOLOGICKÉ SPECIACE U KONKRÉTNÍCH ŽIVOČIŠNÝCH DRUHŮ V PŘÍRODĚ A JEJICH ZHODNOCENÍ	9
3.1 Případy ekologické speciace	12
3.2 Detailní zhodnocení třech případů ekologické speciace	20
3.2.1 Koljuška tříostná.....	20
3.2.2 Cichlidy	22
3.2.3 Darwinovy pěnkavy.....	29
4. SLEPCI JAKO VHODNÍ KANDIDÁTI PRO STUDIUM EKOLOGICKÉ SPECIACE	34
4.1 Obecný úvod o slepcích	34
4.2 Evoluční historie druhového komplexu <i>Nannopalax ehrenbergi</i>	35
4.3 Slepec galilejský jako vhodný model pro studium ekologické speciace.....	37
4.4 Důležitost ekofyziologie při výzkumu ekologické speciace u podzemních savců ..	39
5. NAVRŽENÍ EXPERIMENTU ZABÝVAJÍCÍHO SE PRACOVNÍM METABOLISMEM U SLEPCE GALILEJSKÉHO ZE DVOU TYPŮ PŮD	42
6. ZÁVĚR.....	44
7. LITERATURA.....	46

1. ÚVOD

Ekologická speciace je fenoménem posledních desetiletí (Nosil 2012). Byla zaznamenána napříč různorodým druhovým spektrem živočichů, od bezobratlých až po obratlovce včetně savců. Ekologická speciace je proces, prostřednictvím kterého vznikají mezi-populační bariéry, které brání toku genů, a to v důsledku ekologicky založené divergentní selekce (Schluter 2000). Na základě interakcí organismů s jejich prostředím jsou jejím zdrojem například rozdílné potravní strategie, odlišné vlastnosti půd nebo sexuální výběr partnera. Důsledkem selekce je vznik adaptací na dané podmínky, což může vést k různým formám asorativního páření, například na základě habitatových nebo sexuálních preferencí (Nosil 2012). Studium ekologické speciace zaujímá prominentní místo v evolučně-biologickém výzkumu, neboť nám umožňuje lépe porozumět evolučním mechanismům vzniku druhů a na základě toho posoudit rozmanitost druhů na zemi. Ekologická speciace může být mnohem častějším jevem, než jsme si doposud mysleli. Jedním takovým případem ekologické speciace může být i populační rozrůznění u slepce galilejského, u kterého probíhá intenzivní výzkum dané populace v průběhu několika posledních let (Hadid a kol. 2013, Lövy a kol. 2015, 2017, Li a kol. 2015, 2016).

Hlavním cílem mé bakalářské práce je na základě kritické literární rešerše zhodnotit modelové evoluční události, zda skutečně proběhly mechanismem ekologické speciace či nikoli. Na základě nastudovaných informací pak navrhuji experiment se slepci, který je zaměřený na výzkum fyziologických adaptací, které mohou poukazovat na probíhající divergentní selekci mezi ekologicky odlišnými habitaty obývanými slepci na dané lokalitě.

Cíle práce:

1. Na základě literatury shrnout dostupné informace o ekologické speciaci.
2. Zhodnotit případy ekologické speciace u vybraných živočišných taxonů.
3. V kontextu ekologické speciace rozebrat výsledky dosavadního speciální výzkumu u detailně prostudované populace podzemního hlodavce slepce galilejského *Nannospalax galili*.
4. Na základě zjištěných informací navrhnout laboratorní experiment na slepci galilejském, který by přispěl ke zhodnocení možné ekologické speciace probíhající u této konkrétní populace.

2. SPECIACE POHLAVNĚ SE ROZMNOŽUJÍCÍCH ORGANISMŮ

Speciace je základní hybnou silou evoluce. Jde o proces, díky kterému vznikají nové druhy organismů na zemi. Všechny živé organismy jsou úzce spjaty s prostředím, ve kterém žijí, a proto se v kontextu výzkumu speciace nemůžeme obejít bez vlivu jejich životního prostředí. Prostředí, ve kterém jednotlivé organismy žijí, je zásadní, neboť ovlivňuje životní vývoj organismu, jeho podmínky k rozmnožování, vztahy s ostatními organismy, se kterými sdílí daný typ prostředí a především vznik adaptací, díky kterým organismy v daném prostředí přežívají. Platí obecné pravidlo, že v rámci dané populace se každý jedinec s nástrahami daného prostředí vypořádává jinak, čímž se liší i jeho šance na úspěšné rozmnožení a předání vlastních genů do další generace. To, zda bude daný jedinec/druh v konkrétním prostředí úspěšný, závisí tedy do značné míry na charakteru souboru vlastností zděděných po předcích, které můžeme pro zjednodušení nazývat adaptacemi. To je podstata tzv. přirozeného výběru, jehož výsledkem může být vznik nových druhů (Darwin 1859, Zrzavý a kol. 2009).

Přestože speciální teorie byla předložena již v 19. století Charlesem Darwinem, dodnes zaujímá prominentní místo na poli evoluční biologie a o některých jejích aspektech nemáme doposud zcela jasno. Většina speciálních událostí je postupná a trvá miliony let. Existují nicméně i speciace „okamžité“, v průběhu kterých může nový druh/druhy vzniknout v rámci jedné nebo několika málo generací (Flegr 2005). Příkladem takové okamžité speciace je například polyploidie (Coyne a Orr 2004), ke které dochází v důsledku chyby v meióze a nevzniká tak haploidní počet chromozomů, ale sady chromozomů se namnoží. I když se s ní nejčastěji setkáváme u rostlin, v jejichž evoluci pravděpodobně sehrála zásadní roli (u cévnatých rostlin polyploidie způsobuje 15% speciálních událostí a u kaprad'orostů až 31% [Wood a kol. 2009]), recentně byla zjištěna i zde, a to především u ryb a obojživelníků (Briggs a Walters 2001; Chen 2007), ale také u dvou druhů savců, osmáka pouštního (*Tympanoctomys barrerae*) a slaništního (*Pipanaoctomys aureus*) (Gallardo a kol. 1999, 2004).

Nezbytnou podmínkou vzniku nového biologického druhu je vznik reprodukční izolace (Mayr 1963). Reprodukční izolaci rozumíme proces, při kterém dochází k omezení genového toku mezi danými populacemi. Dělíme ji na dva typy, a to sice pre-zygotickou a post-zygotickou izolaci. Hlavním rozdílem těchto dvou mechanismů je, že pre-zygotická

bariéra působí před oplozením a zabraňuje tedy splynutí samčích a samičích pohlavních buněk, kdežto post-zygotická izolace snižuje životaschopnost již vzniklého embrya/jedince (Flegr 2005). Reprodukční izolace se nejčastěji objevuje v důsledku vzniku fyzické bariéry, která rozdělí populaci daného druhu na dvě či více subpopulací (Jordan 1905). Takovouto bariérou může být například oddálení kontinentů, které byly původně spojeny, vznik nového pohoří, moře (nebo jeho kolísající hladina), kolonizace ostrova či jednoduše rozpadnutí souvislého areálu druhu (Zrzavý a kol. 2009). Určit, o který typ speciace se v konkrétních případech jedná, není snadné. Hlavním problémem je stanovit, jaký typ izolační (reprodukční) bariéry působí mezi populacemi a jak tyto bariéry vznikají (Coyne a Orr 2004).

Vznik fyzické bariéry se v literatuře uvádí jako nejčastější a nejjednodušší příčina vzniku nových biologických druhů, a tento proces se nazývá alopatrická speciace (Coyne a Orr 2004). Dochází k ní v důsledku přirozeného výběru, mutace či genetického driftu (Coyne a Orr 2004). Asi nejznámějším příkladem alopatrické speciace jsou Darwinovy pěnkavy a želvy sloní na souostroví Galapágy, které se na něj dostaly z Jižní Ameriky. Pěnkavy se odlišují především velikostí a tvarem zobáku, což je důsledek různé potravní nabídky na jednotlivých ostrovech v různých habitatech (Grant a Grant 2011). Želvy sloní se liší morfotypy na jednotlivých ostrovech, a to tak, že druhy, které se vyvinuly na ostrovech charakterizovaných sušším klimatem s hojnými porosty stromových kaktusů, mají dlouhé nohy a krky, které jim umožňují požírat tyto vysoké rostliny, kdežto druhy obývající vlhčí ostrovy mají jednodušší tvar těla, neboť požírají především nižší rostliny (Caccone a kol. 2002). Dalším typem speciace, ve které je fyzická bariéra příčinou vzniku nových druhů, je peripatrická speciace. Podobá se alopatrické speciaci, neboť i při ní dochází k rozštěpení původního areálu druhu na více malých, izolovaných populací, ze kterých mohou vzniknout druhy nové (Darwin 1859, Coyne a Orr 2004). Významnou roli zde hraje genetický drift, díky kterému dochází k rychlé a náhodně se měnící genetické struktuře populace (Storch 2000), a tak i k tvorbě nového druhu. Nejčastěji ji můžeme pozorovat u druhů s malými areály rozšíření, zdokumentována byla například u několika druhů octomilek *Drosophila* na Havajských ostrovech, u kterých vznikla důsledkem rozdílných preferencí mezi rodovými a odvozenými populacemi (Ödeen a Florin 2002). Podobným případem je také vznik čtyř druhů izraelských slepců, které se pravděpodobně vyvinuly z jednoho předka, a to v závislosti na odlišných klimatických podmínkách (Nevo a kol. 2001).

V poslední době se nicméně ukazuje, že reprodukční izolace může vzniknout poměrně často i bez nutnosti existence fyzické bariéry. Jedná se tedy o situace, kdy nové druhy vznikaly/vznikají v rámci neoddělených populací, v rámci kterých stále dochází k výměně genů, tzv. genovému toku (Darwin 1859). Historicky jsou tyto typy speciace vnímány kontroverzněji než alopatická/peripatická speciace, především z důvodu složitosti mechanismů umožňujících vznik reprodukčních bariér bez přítomnosti bariéry fyzické. Přestože už samotný Darwin ve své speciální teorii upozorňuje na existenci těchto speciací (Darwin 1859), po dlouhá desetiletí byla speciace bez fyzických bariér odmítaným fenoménem a až v posledních desetiletích rapidně přibývá prací, které se v detailech zabývají jejími mechanismy a současně její četnost v přírodě potvrzují (Nosil 2012). Prvním případem je parapatrická speciace, při níž dochází k rozrůznění populace na dva druhy i přesto, že spolu tyto populace přímo sousedí a dochází tedy k výměně genů prostřednictvím migrantů (Darwin 1859). K rozrůznění dochází na základě genového toku mezi sousedícími subpopulacemi, a to zejména v okrajových částech populací (Gavrilets a kol. 2000). Parapatrická speciace byla zjištěna u koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*), vyskytující se v rozdílných habitatech v rámci jednoho jezera. Tam se populace značně odlišují, především potravně a geneticky (Berner a kol. 2009). Dalším příkladem je vodní plž *Littorina saxatilis* žijící v mořských pobřežních zónách (Wilding a kol. 2001). Nejextrémnějším typem speciace bez fyzické bariéry je speciace sympatická, při které vznikají nové druhy mezi populacemi v rámci jediného areálu. Nejčastěji zmiňovaným faktorem, díky kterému dochází k sympatické speciaci, je divergentní selekce (Schuler 2001). Přesvědčivým příkladem jsou rybí společenstva z kráterových jezer v Africe a střední Americe (Barluenga a kol. 2006). Díky nabízejícím se neobydleným mikro-habitatům došlo u populací k odlišné adaptaci na určité prostředí. Oba druhy se tak staly reproduktivně izolované a ekologicky odlišné (Barluenga a kol. 2006).

2.1 Ekologická speciace jako významný proces vzniku druhů

Výsledky recentních studií ukazují, že zásadním aspektem speciálních událostí bez přispění fyzické bariéry je, že reprodukční izolace se vyvíjí prostřednictvím ekologicky založené divergentní selekce (Schuler 2000), čímž rozumíme, že vzniká v důsledku rozdílů mezi jedinci a prostředím a také v rámci různorodosti prostředí navzájem (založené na odlišnosti půd, svahů,..) (Nosil 2012). Adaptace pro dané prostředí vede k různým

preferencím na biotop či reprodukci, čímž rozumíme například asortativní páření způsobené sexuální selekcí nebo znevýhodnění migrantů (Nosil 2012).

Na tvorbě nových druhů mají tedy zásadní podíl ekologické procesy, které vyplývají z recipročního vztahu organismu a prostředí, ve kterém žije (Rundle a Nosil 2005). V rámci toho můžeme hovořit o ekologické speciaci. Mezi tři základní předpoklady jejího vzniku v přírodě řadíme ekologicky podmíněnou divergentní selekci, určitou formu reprodukční izolace a genetický mechanismus spojující divergentní selekci s reprodukční izolací (Nosil 2012). Divergentní selekce vzniká díky rozdílům v prostředí nebo ekologické nise a vývoji některé formy sexuální selekce. Ekologicky založená divergentní selekce vzniká v důsledku rozdílů mezi jedinci a prostředím a může být přenášena přímo pleiotropií nebo nepřímo vazebnou nerovnováhou. (Schluter 2001, Rundle a Nosil 2005).

Podobně může být však vyvolána jak rozdílnými preferencemi při získávání zdrojů či odlišnými klimatickými podmínkami, tak v důsledku kompetice (množství konkurentů) či vlivu predátorů (množství predátorů) (Schluter 2000). Každá populace se pak v důsledku přizpůsobení se jinému (novému) prostředí vyvíjí odděleně (Zrzavý a kol. 2009). Znaky zvyšující fitness v jednom prostředí se totiž snižují v jiném prostředí, což má za následek rozdílný výběr mezi různými stanovišti (Nosil 2012) a může tedy vést ke vzniku nových biologických druhů (Zrzavý a kol. 2009). Ekologická speciace může probíhat ve všech typech speciace s geologickou bariérou – viz výše (Nosil 2012).

Důležitým zdrojem divergentní selekce je i sexuální výběr, který hraje roli při rozeznávání partnerů a může mít tak velký vliv na vývoj reprodukční izolace a tak i na samotnou speciaci (Panhuis a kol. 2001). Díky sexuální selekci může docházet k urychlování speciálního procesu, a to především díky rychlejší tvorbě reprodukční bariéry, která je zapříčiněna právě operující sexuální selekcí. Samice si vybírají partnera s takovými znaky, které splňují jejich preference. Dochází tak k odlišení vývojových znaků mezi populacemi, což může vést ke speciaci (Nosil 2012). Jedinci se totiž mohou odlišovat jak vzhledově (velikost, zbarvení,..), tak třeba zvukem, který vydávají (zpěvem).

Síla přírodní a sexuální selekce v odlišných habitatech tedy ovlivňuje rychlost ekologické speciace. Pokud se habitaty liší jen nepatrně, nemusí dojít k vytvoření dostatečně silných selekčních tlaků, a to speciaci zpomaluje, popřípadě zcela zastaví (Rundell a Price 2009). Ekologická speciace bývá nejčastěji započata v alopatrii nebo parapatrii. Zajímavým procesem je tzv. adaptivní radiace, která je výsledkem ekologické speciace a dalších ekologických procesů (Schluter 1996), které se podílejí na fenotypové diferenciaci populací

(přírodní selekce založená na zdrojích, konkurence o zdroje). Tak pravděpodobně vznikaly druhy oddělené několik milionů let jako třeba některé z populací koljušek tříostných nebo Darwinových pěnkav (viz níže u případů ekologické speciace).

Co se týče reprodukční izolace, v ekologické speciaci se uplatňuje (již výše zmíněná) pre- i post-zygotická izolace. Tyto formy reprodukčních izolací se totiž mohou vyvíjet prostřednictvím ekologického odlišného výběru, a tak dávají vznik ekologické speciaci (Schulter 2001). V mé bakalářské práci se budu zabývat především pre-zygotickou reprodukční izolací. K té dochází, když jsou populace odděleny v prostoru, čase nebo behaviorálně. Adaptace pro dané prostředí vede k různým preferencím na biotop či reprodukci. Izolace může nastat i v důsledku rozdílného chování jedinců v rámci různých populací, čímž rozumíme námluvní rituály či vybírání vhodného pohlavního partnera. Pre-zygotická izolace nastává také díky špatnému přizpůsobení migrantů k novému (nepůvodnímu) prostředí, a tím dochází ke snižování toku genů mezi populacemi. To zapříčiní opět ekologicky založený odlišný výběr (Rundle a Nosil 2005).

Zásadní vliv na průběh ekologické speciace mají samozřejmě i genetické mechanismy, které jsou důležité k přenosu znaků divergentní selekce, které vedou k vývoji reprodukční izolace. Existují dva hlavní způsoby. Prvním je vývoj reprodukční izolace přímou selekcí, což znamená, že geny, které mají vliv na ekologické znaky a geny způsobující reprodukční izolaci jsou stejné. Jeden gen má tedy vliv na 2 fenotypové rysy. Ve druhém případě se reprodukční izolace vyvíjí nepřímou selekcí a geny jsou od sebe fyzicky odlišné. Dochází totiž k nesourodému sdružování genů pro reprodukční izolaci a pro ekologické znaky (Nosil 2012). Nejúčinnějším genetickým mechanismem ekologické speciace je pleiotropie, kdy jeden gen ovlivňuje více fenotypových projevů (Rice a Hostert 1993). Pleiotropním důsledkem může být například změna pářicích preferencí, která vede k vývoji sexuální izolace (Baughman 2002). Je důležitá specifita genu, přičemž musí mít účinek na složku reprodukční izolace (Nosil a Schluter 2011). Prostřednictvím genetických mechanismů nemusí však docházet pouze k podporování ekologické speciace, ale také k jejímu omezení. To se projevuje genetickou korelací mezi rysy či nedostatečnou genetickou variabilitou ve vybraném znaku (Lande 1979). Do hloubky se však genetikou v mé práci zabývat nebudu.

Sekundární kontakt, který je taktéž důležitým mechanismem při vzniku nových druhů, může mít na ekologickou speciaci jak kladný, tak i záporný dopad. Nastává, když se jedinci z dříve oddělených populací, které prošly procesem diferenciací v důsledku selekce

v jejich rozdílných životních prostředích, opětovně setkají, ať už kvůli vymizení geografické bariéry nebo díky disperzi přes ni (Rundle a Nosil 2005). Obecně existují 3 scénáře, jakým způsobem sekundární kontakt ovlivňuje, zda se nový druh skutečně vyvine nebo ne. Prvním scénářem je situace, kdy v průběhu izolace dojde ke vzniku úplné reprodukční bariéry vlivem pre- nebo post-zygotických mechanismů a vznikají dva nové oddělené druhy, které se mohou začít dělit o společný geografický prostor. Druhý, kdy se obě populace mohou začít zpětně křížit, až postupně geneticky splynou a jejich diferenciaci tedy postupně zcela vymizí a nové druhy nevznikají. Třetím je takzvané posílení speciace, tzv. „reinforcement“. Jedná se o proces, kdy selekce znevýhodňuje mezi-populační hybridy, kteří mají nižší fitness než jejich rodiče pocházející z daných populací. Díky tomu dochází k takzvanému posílení populací (podpoře páření v rámci populace a ne mezi nimi), které se tedy mohou vyvinout v nové druhy (Dobzhansky 1937).

Ekologická speciace je v posledních letech velice „žhavým“ tématem evoluční biologie. Přestože její existence byla jednoznačně prokázána jak na základě laboratorních, tak i terénních studií, existuje mnoho nejasností, jak tento složitý speciální proces funguje. Dochází totiž k různým změnám v síle reprodukční izolace a fenotypových znacích (Endler 1977, Coyne a Orr 2004, Nosil 2012). Prostřednictvím reprodukční izolace dochází k přerušování genového toku a populace tak obtížně sdílejí společné geny (fenotypové znaky). Rozdíly v životním prostředí daných druhů jsou též důležitým aspektem pro vývoj reprodukční izolace v několika dobře prostudovaných případech ekologické speciace v přírodě (viz dále). Ekologicky odlišné páry populací, které se přizpůsobují odlišnému ekologickému prostředí, by také měly vykazovat vyšší úroveň reprodukční izolace, než ekologicky podobné dvojice populací adaptované na podobné prostředí (Schluter 2001, Rundle a Nosil 2005). Je důležité porovnat jednotlivé známé případy ekologické speciace. Právě to, zda existují nějaké společné faktory, které jsou odpovědné za vznik ekologické speciace u pohlavně se rozmnožujících organismů v přírodě, je předmětem mé bakalářské práce.

Jen okrajově zmíním jeden velmi dobře zdokumentovaný případ ekologické speciace z řádu kvetoucích rostlin, a to u palmy *Howea* z ostrova „Lord Howe“ v Tasmánském moři, u které nedošlo k speciální události vlivem polyploidie, která je u rostlin uváděna jako významný mechanismus vzniku nových druhů u rostlin (viz výše), avšak dva sesterské endemické druhy *Howea forsteriana* a *H. belmoreana* vznikly velmi pravděpodobně ekologickou speciací vlivem ekologicky podmíněné divergentní selekce (Savolainen a kol.

2006). Tyto dva druhy se totiž liší preferencemi substrátu, kdy jeden dominuje na vulkanických a druhý na vápenitých půdách. Ukazuje se, že primárním spouštěčem speciace mohlo být rozdílné načasování kvetení, které je přímo ovlivněno výskytem v daném substrátu, což ovlivňuje fyziologické parametry rostlin (Savolainen a kol. 2006).

3. ZJIŠTĚNÉ PŘÍPADY EKOLOGICKÉ SPECIACE U KONKRÉTNÍCH ŽIVOČIŠNÝCH DRUHŮ V PŘÍRODĚ A JEJICH ZHODNOCENÍ

Na základě vypracovaných studií jsem shromáždila informace o diskutovaných případech ekologické speciace několika konkrétních živočišných druhů z různých nezávislých taxonů. Cílem tohoto výběru bylo obsáhnout co nejširší spektrum živočišných druhů, od bezobratlých až po obratlovce. Případy jsem následně shrnula v tabulce 1 a zhodnotila v textu níže.

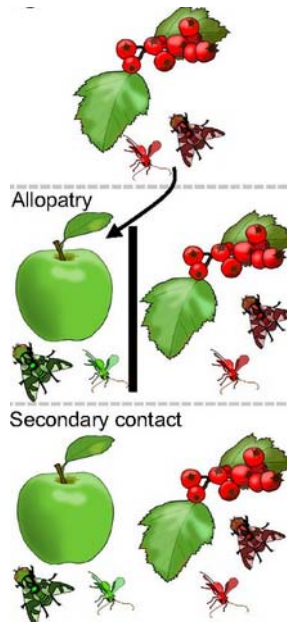
Tabulka 1. Souhrn studovaných případů ekologické speciace.

Taxon	Druh	Příčiny divergentní selekce	Výsledek selekce	Vyhodnocení ekologické speciace	Reference
Hmyz	Vrtule jabloňová (<i>Rhagoletis pomonella</i>)	Nové hostitelské rostliny	Adaptace na hloh a jabloň	Spíše ano	Schwarz a kol. 2009, Hood a kol. 2015
	Motýli z řádu babočkovití (<i>Heliconius cydno</i> a <i>Heliconius melpomene</i>)	Ekologicky rozdílný habitat	Odlišné zbarvení	Spíše ano	Merrill a kol. 2012, Naisbit a kol. 2001
	Kyjatka hrachová (<i>Acyrtosiphon pisum</i>)	Odlišné hostitelské rostliny (jetel luční a tolice vojtěška)	Genetická diferenciacie v závislosti na hostiteli	Spíše ano	Smadja a kol. 2012, Via 1999, Via a kol. 2000
Ryby	Cichlidy (<i>Amphilophus zaliosus</i> , <i>A. citrinellus</i>)	Ekologicky rozdílný habitat (kráterová jezera)	Rozdílné potravní strategie	Ano	Barluenga a kol. 2006, Barluenga a Mayer 2004, Sturmbauer a Meyer 1992, Gante a Salzburger 2012, ...
	Síh sled'ovitý (<i>Coregonus clupeaformis</i>)	Ekologicky rozdílný habitat (limnetická a bentická nika)	Odlišná stavba těla	Spíše ne	Chouinard a kol. 1996, Pigeon a kol. 1997, Laporte a kol. 2016
	Koljuška tříostná (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	Ekologicky rozdílný habitat (přechody jezerního toku)	Odlišná stavba a velikost těla	Ano	Schulter a McPhail 1992, Berner a kol. 2009, McKinnon a Rundle 2002,....
Obojživelníci	Žáby rodu <i>Epipedobates</i>	Přechodová zóna mezi vysočinami a nížinami	Odlišné zbarvení	Spíše ano	Summers a kol. 1999, Roberts a kol. 2006, 2007
Plazi	Scinci druhu <i>Eumeces skiltonianus</i> , <i>E. lagunensis</i> a <i>E. gilberti</i>	Ekologicky rozdílný habitat (vyšší a nižší nadmořské výšky)	Odlišné zbarvení a velikost těla	Spíše ano	Rodgers a Fitch 1947, Schluter a Nagel 1995, Richmond a Reeder 2002
	Ještěři druhu <i>Aspidoscelis inornata</i> , <i>Sceloporus undulatus</i> a <i>Holbrookia maculata</i>	Ekologicky rozdílný habitat (typ půdy)	Odlišné zbarvení a velikost těla	Spíše ano	Rosemblum 2005, Rosenblum a Harmon 2011

Ptáci	Darwinovy pěnkavy	Nová potravní nabídka	Odlišná velikost zobáku, zpěv	Ano	Grant 1999, Grant a Grant 2002, 2008, Lamichhaney a kol. 2015,
	Sojky rodu <i>Aphelocoma</i>	Výškový gradient	Odlišné zbarvení peří, velikost a sociální systémy	Spíše ano	McCormack a kol. 2011, Peterson 1992, Rice a kol. 2003, McCormack a kol. 2008, McCormack 2011
Savci	Kosatka dravá (<i>Orcinus orca</i>)	Ekologicky rozdílný habitat (otevřená voda, pobřeží, led)	Rozdílné potravní strategie	Spíše ano	Riesch a kol. 2012, Baird a kol. 1992, LeDuc a kol. 2008
	Myš bodlinatá (<i>Acomys cahirinus</i>)	Rozdílné mikro-klimatické podmínky	Genetická odlišnost fenotypu a genotypu	Možná	Pavliček a kol. 2003, Hadid a kol. 2014, Li a kol. 2016
	Slepec galilejský (<i>Nannospalax galili</i>) ?	Ekologicky rozdílný habitat (typ půdy)	Preference půdy, klidový metabolismus	Možná	Hadid a kol. 2013, Li a kol. 2015, 2016, Lövy a kol. 2015, 2017,..

3.1 Případy ekologické speciace

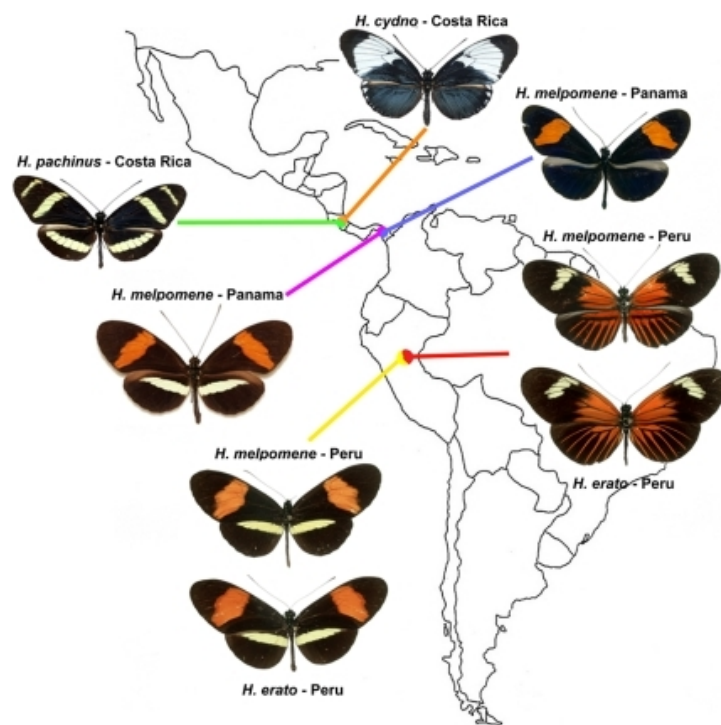
V kontextu ekologické speciace u bezobratlých živočichů je za modelový organismus považován druhový komplex vrtule druhu *Rhagoletis pomonella* ze Severní Ameriky. U těchto drobných mušek, původně využívajících hloh jako živnou rostlinu i místo vhodné k páření, došlo u některých populací k „přeskoku“ na nového hostitele, kterým se stala nově introdukovaná jabloň (viz Obr. 1). Vrtule se adaptovaly na novou rostlinu, s čímž souvisí vývoj asortativního páření, které vede ke vzniku reprodukční izolace. Vrtule jabloňová byla nejprve adaptována pouze na hloh obecný, ale od té doby, co byla v Americe vysazena jabloň, vzniká adaptace i na ní. Nejspíše i díky tomu, že obě hostitelské rostliny jsou ze stejné čeledi (růžovité). Vývoj asortativního páření je krokem k adaptaci na nové hostitele, neboť jedinci stejného fenotypu se ochotněji páří mezi sebou, než s příslušníky jiného fenotypu (Schwarz a kol. 2009), páření tedy není náhodné. Ekologické mechanismy s největší pravděpodobností podporují rychlou a postupnou divergenci a ekologická adaptace je spojená s volbou hostitele a časovým měřítkem (Hood a kol. 2015). Další výzkumy ovšem ukazují, že na průběh vzniku adaptivní diferenciace vrtulí v Severní Americe měla pravděpodobně vliv introgrese z mexických populací, která mohla způsobit snazší přeskok a adaptace na nového hostitele – v tomto případě jabloň (Xie a kol. 2007).



Obrázek 1: Přizpůsobení se vrtulí nové hostitelské rostlině. Vznik geografické (alopatrické) izolace (znázorněn tučnou čarou) s následným sekundárním kontaktem a ekologickou speciací (Hood a kol. 2015).

Dalším přesvědčivým případem ekologické sympatrické speciace je kyjatka hrachová (*Acyrtosiphon pisum*, Pea aphid). Kyjatka tvoří populace, které se specializují na různé hostitelské rostliny – tolici vojtěšku a jetel luční, z čehož plyne genetická diferenciacie v závislosti na hostiteli (Smadja a kol. 2012). Přestože jsou populace kyjatky spojené s konkrétními hostiteli považovány za stejný poddruh, zdá se, že jsou vzájemně reprodukčně izolované (Via 1999). Zásadní roli v omezení genového toku mezi populacemi pravděpodobně hraje volba výběru stanoviště živné kytky, která následně vede k asortativnímu páření. Dalším zjištěným faktorem omezujícím genetický tok mezi populacemi adaptovanými na vojtěšku a jetel je pravděpodobně selekce proti migrantům a hybridům v obou rodičovských prostředích (Via 1999). Skupina náhodně vybraných genotypů z každého druhu byla experimentálně vypuštěna na opačné hostitele (jiné než vlastní), přičemž takto experimentálně přemístění jedinci vykazovali nízké riziko přežití a omezenou schopnost reprodukce na náhradním hostiteli u obou druhů (Via a kol. 2000). Zásadním krokem ke vzniku ekologické speciace je tedy volba hostitelské rostliny a adaptace na ni.

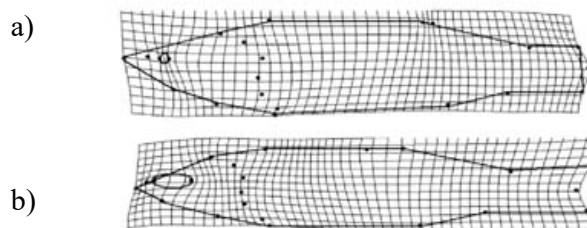
Sexuální výběr proti hybridům je pravděpodobným mechanismem hybridizace (ekologické speciace) u motýlů z řádu babočkovití *Heliconius*, a to konkrétně u sesterských druhů *Heliconius cydno* a *Heliconius melpomene* (Obr. 2). Experimenty prováděné v přírodě ukazují na existenci silného asortativního páření mezi oběma druhy. Při kopulaci hybridů se u obou pohlaví projevuje nízká úspěšnost páření (o více než 50%). Naisbit a kol. (2001) zjistili, že výběr sexuálních partnerů souvisí se změnou barevného vzoru na křídlech. Tyto barevné vzory nejsou pouze fenotypovým znakem uplatňovaným při vyhledávání sexuálních partnerů, a varovným signálem pro dravce (mimikry), nýbrž mohou hrát důležitou roli i při vzniku reprodukční bariéry mezi populacemi (Merrill a kol. 2012). Ekologickou speciaci podporuje především síla sexuální selekce a divergentní selekce spojená s barvou křídel.



Obrázek 2: Hybridní zóny mezi populacemi druhů *Heliconius erato*, *melpomene* a *cydno*. Müllerovské mimikry jsou ilustrovány jako konvergence křídelních vzorců *H. melpomene* a *H. erato* na obou stranách peruánských And (žlutá a červená linie). *H. pachinus* a *H. cydno* jsou sesterské druhy, které hybridizují příležitostně (zelená a oranžová linie) (převzato z Martin a kol. 2010).

Ekologickou speciací se pravděpodobně také utvářela druhová společenstva síha sledřovitého (*Coregonus clupeaformis*) obývající postglaciální jezera severní Ameriky. Síhové se v jezerech vyskytují ve dvou morfotypech (viz Obr. 3). Zatímco původní forma obývá bentos, odvozená „trpasličí“ forma se adaptovala na otevřenou vodu, tzv. limnetickou niku, kde se do té doby žádná forma síha nevyskytovala (Laporte a kol. 2016). Energeticky náročnější a aktivnější životní styl nutný pro život v limnetické nice vedl ke vzniku mnoha morfologických a fyziologických adaptací (Pigeon a kol. 1997). Mezi ně patří hlavně tvar těla, velikost mozku, jater, plochy žaber a metabolismus kosterního svalstva. U trpasličí formy nacházíme zjednodušený, hydrodynamičtější tvar těla s menšími prsními ploutvemi, díky kterému ryby vynakládají méně energie na hledání potravy v limnetické nice. Na druhé straně normální síh vykazoval hlubší, zavalitější tělo s delší hrudní ploutví, což zvyšuje schopnost manévrovat a účinnost hledání potravy v bentosu (Laporte a kol. 2016). Závěrem lze říci, že adaptace hraje velmi důležitou roli v tom, jaký mikro-habitat bude daným jedincem obsazen a jak se s ním vypořádá. Podle studie Chouinard a kol. (1996) založené na

genetické diferenciaci byla však zjištěna neúplnost reprodukční izolace a stále probíhající genový tok mezi oběma populacemi, z čehož lze soudit, že ekologická speciace pravděpodobně neproběhla nebo stále probíhá nebo není dostatečně silná selekce.

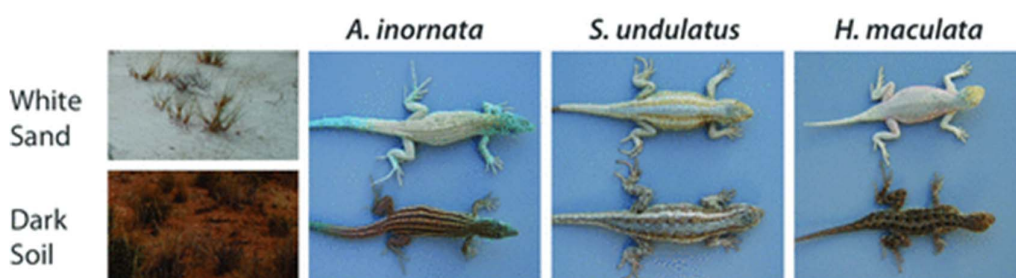


Obrázek 3: Ekotypy síha - a-normální forma, b-trpasličí forma (Moles a kol. 2010).

Žáby rodu *Epipedobates* z čeledi *Dendrobatidae* jsou obojživelníky zahrnutými taktéž do procesu ekologické speciace. Žáby žijí v oblasti povodí Amazonky od Andských nížin až po vysočiny. Tato oblast zahrnuje řadu narušených (lidskou činností), menších horských oblastí, které byly vytvořeny ze sekundárních orogenií (posun zemské kůry) a následné eroze. Nížinné oblasti tvoří tropický suchý les, kde panuje dlouhé období sucha, oproti tomu v horských oblastech zůstává vlhko po celý rok (Roberts a kol. 2007). Speciace byla u pralesniček detailně prostudována pro druhy rodu *Epipedobates*, které obývají jak vysočiny, tak i nížinné oblasti (Roberts a kol. 2006). Komparativní analýza mtDNA, odlišného zbarvení a hlasů druhu *E.bassleri* ukazuje, že současné populační rozrůznění vzniklo pravděpodobně důsledkem selekce, a to díky výskytu vhodných vlhkých habitatů pouze ve vyšších nadmořských výškách v průběhu suchých období (Roberts a kol. 2007). Společný předek, žijící v nížinách, kolonizoval horské oblasti, kde vznikly populace, které se dále diverzifikovaly v důsledku ekologické heterogenity obývaných habitatů. Stejnými případy jsou i pralesnička Basslerova (*Ameerega bassleri*), *Ameerega hahneli* a pralesnička drobná (*Oophaga pumilio*) (Roberts a kol. 2007). Ve vysočinách byly zaznamenány rozdíly ve zbarvení mezi populacemi a druhy relativně rychleji, než v nížinách (Roberts a kol. 2006). K potvrzení ekologické speciace chybí ovšem studie asortativního páření.

Dalším případem, tentokrát ze skupiny plazů, jsou tři různé druhy ještěřů obývajících oblast sádrovcových písečných dun v Novém Mexiku. Konkrétně jde o druhy *Aspidoscelis inornata*, *Sceloporus undulatus* a *Holbrookia maculata*. Bílá sádrovcová půda silně kontrastuje s tmavými půdami, které ji obklopují. Habitaty na bílém substrátu mají oproti tmavým stanovištím méně vegetace, jiné rostlinné druhy, jiné zdroje potravy a také méně konkurentů a predátorů (Roseblum 2005). Ekologický rozdíl mezi těmito zcela odlišnými habitaty je pravděpodobnou hnací silné divergentní selekce působící na populace ještěřů

těchto tří druhů. Rosenblum (2005) také zjistila, že populace ještěřů všech tří druhů obývajících habitaty na bílém substrátu jsou výrazně světlejší než jedinci z okolních populací, což je důsledek konvergentní evoluce. Podobně bylo prokázáno, že se populace liší délkou končetin a tvarem hlavy, což má vliv na běhání po písku nebo na využívání lokálně dostupných potravních zdrojů (Obr. 4, Rosenblum a Harmon 2011). Rozdílné charakteristiky mezi sádrovcovým prostředím a prostředím s tmavou půdou představují potenciální zdroj divergentní selekce, s čím jsou spojeny rozdíly ve tvaru těla a především zbarvení. Kromě toho zbarvení může být důležitým znakem i pro vývoj asortativního páření (Robertson a Rosenblum 2009), což může být velký krok k ekologické speciaci.

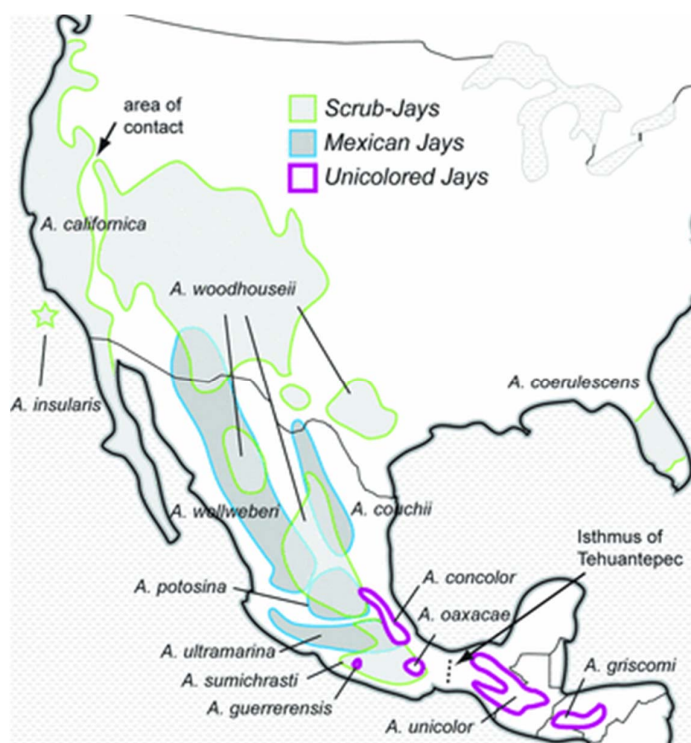


Obrázek 4: Ještěři z prostředí různě barevných půdních typů. Doběla zbarvené druhy, které obývají bílé sádrovcové půdy („White Sand“) v porovnání s morfami obývající tmavě zbarvené půdy („Dark soil“) (Rosenblum 2005).

Skupina severoamerických scinků rodu *Eumeces* je také v souladu s modelem ekologické speciace, konkrétně s paralelní speciací. Ta vyžaduje nezávislou a opakovanou evoluci pomocí totožného evolučního mechanismu působících na populace v různých oblastech (Schluter a Nagel 1995). To znamená, že u různých druhů došlo k vývoji podobných forem (Schluter a Nagel 1995). Tři druhy tvořící tyto skupiny scinků se společným předkem jsou rozděleny na dva morfotypy. Prvním z nich jsou malí a pruhovaní *E. skiltonianus* a *E. lagunensis*, na druhé straně větší a typicky jednobarevný *E. gilberti*. Kromě toho se druhy liší v preferencích na prostředí. *E. gilberti* se vyskytuje v nižších nadmořských výškách se sušším a teplejším prostředím, kdežto zbylé dva druhy ve vyšších nadmořských výškách a pobřežních oblastech, kde jsou mírné a chladnější podmínky (Rodgers a Fitch 1947, Richmond a Reeder 2002). Zbarvení těla je však pravděpodobně pouze sekundárním znakem odlišujícím tyto druhy. Hlavním výsledkem divergentní selekce je velikost těla. Tato morfologie těla může hrát roli při asortativním páření, což podporuje

model paralelní (ekologické) speciace, ve kterém se stejný systém rozpoznávání druhu vyvíjí nezávisle.

Ekologická speciace je známa i u ptáků. Příkladem jsou sojky rodu *Aphelocoma* žijící ve smíšených dubových a borovicových lesích až po křovinné pouště Severní Ameriky (McCormack a kol. 2011). Začaly se diverzifikovat do 3 hlavních druhových skupin, konkrétně jednobarevné „unicolored jays“ (*Aphelocoma unicolor*), mexické „mexican jays“ (*Aphelocoma wollweberi*, *A.ultramarina*) a křovinné „scrub jays“ (*Aphelocoma californica*, *A.coerulescens*), již v pozdním Miocénu (McCormack a kol. 2011), kdy docházelo k tektonickému působení, klimatickým změnám a tvorbě pohoří (Van Devender 2006). Výskyt jednotlivých druhů je znázorněn na obrázku 5. Jako první se diversifikovaly skupiny „jednobarevných“ a „mexických“ sojek v horských oblastech, „křovinné“ druhy obývající křovinné pouště se objevily později, kdy se ve středním Miocénu zvýšila aridita (Rice a kol. 2003, McCormack a kol. 2011). Využívání daného biotopu je spojeno s morfologií, konkrétně tvarem zobáku, přičemž pro populace křovinných druhů žijících v dubových lesích je typický krátký zahnutý zobák (původní typ zobáku), pro populace z borovicových lesů naopak odvozený dlouhý špičatý zobák (Peterson 1993). Existují také rozdíly v jejich sociálních systémech (kooperativní x nekooperativní), a to v závislosti na typu prostředí (dostatek potravy, místa ke hnízdění) (Peterson a Burt 1992). Bylo zjištěno, že sociální systémy s vysokým stupněm filopatrie mohou vést ke zvýšení genetické diferenciace a speciace, což bylo studováno u křovinných a mexických populací, kde byla výsledkem větší genetická odlišnost u křovinných populací, jejichž sociální systém byl na rozdíl od mexických populací nekooperativní (Peterson 1992). K ekologické speciaci u sojek pravděpodobně může docházet, neboť divergentní selekce dává vzniknout odlišné morfologii a sociálním systémům u daných populací *Aphelocom*. Na druhé straně nebyla doposud studována existence asortativního páření, která by ji mohla potvrdit.

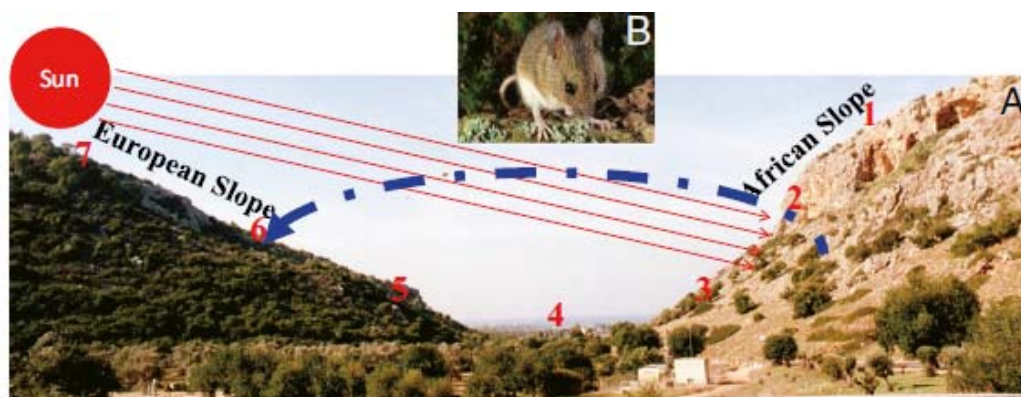


Obrázek 5: Výskyt jednotlivých *Aphelocoma* a jejich vzájemný kontakt (McCormack a kol. 2011)

O probíhající ekologické speciaci se spekuluje i u zástupců třídy savců, a sice kosatek dravých (*Orniscus orca*). Různé ekotypy kosatek se vyskytují po celém světě, od Aljašky až po Antarktidu (Riesch a kol. 2012). Dvě formy kosatek dravých byly zaznamenány v pobřežních vodách severní Ameriky mezi Washingtonem a Aljaškou. Byly pojmenovány jako formy „přechodné“ a formy „rezidentní“. Liší se potravní specializací, chováním, využíváním prostředí i skupinovou dynamikou (Baird a kol. 1992). Předpokládá se, že by se mohlo jednat o rozdílné druhy. Kosatky „přechodné“ formy se specializují na lov ploutvonožců jako je lachtan, tuleň nebo rypouš, kdežto potravou „rezidentní“ formy jsou primárně lososi a další druhy ryb (Baird a kol. 1992). Z antarktických vod jsou popisovány dokonce 3 odlišné formy (typ A, B a C) kosatek dravých, které se stejně jako kosatky z oblasti severní Ameriky pohybují v odlišných habitatech (otevřená voda, pobřeží, led) a odlišují se výběrem kořisti a morfologií (Pitman a Ensor 2003). Také bylo vyzorováno, že se jednotlivé formy mezi sebou kříží jen ve výjimečných případech (LeDuc a kol. 2008). Ekologická speciace je u kosatek možná pravděpodobně díky součinnosti několika nezávislých mechanismů. Zatímco rozdílné potravní specializace jednotlivých morfotypů kosatek mohou být zdrojem pro divergentní selekci, k reprodukční izolaci může docházet

díky sexuálnímu imprinting v rámci jednotlivých stád, pravděpodobně i díky kulturnímu přenosu (Riesch a kol. 2012).

Velice zajímavým místem pro výzkum ekologické speciace se zdá být taktéž tzv. „evoluční kaňon“ v Izraeli. Zde byla ekologická speciace studovaná na širokém spektru organismů, od bakterií až po savce, jejichž studovaným zástupcem jsou dvě populace myši bodlinatej (*Acomys cahirinus*) (Hadid a kol. 2014, Li a kol. 2016). Evoluční kaňon je tvořen protilehlými svahy, na které dopadá díky odlišné orientaci rozdílné množství slunečního záření, což vedlo ke vzniku odlišných habitatů (Obr. 6, Pavlíček a kol. 2003). Jižní strana (tzv. „africký“ svah) je více stresující, suchá a horká africká savana, kdežto severní svah (tzv. „evropský“ svah) je vlhký, zalesněný, s chladnějším mikroklimatem. Kolonizace *Acomys cahirinus* započala na „africkém“ svahu, odkud později přimigrovala na „evropský svah“, což znamená, že populace mají společný původ (Hadid a kol. 2014). Hadid a kol. (2014) také zjistili, že populace myši bodlinatej obývající „africký“ a „evropský“ svah jsou geneticky odlišné, a to na základě rozdílů, jak v mitochondriální, tak i jaderné DNA. Příčinou diversifikace tedy byly odlišné podmínky pro život myši bodlinatej na jednotlivých svazích a pravděpodobně vznik asortativního páření založeného na preferenci sexuálních partnerů nebo habitatu (Li a kol. 2016).



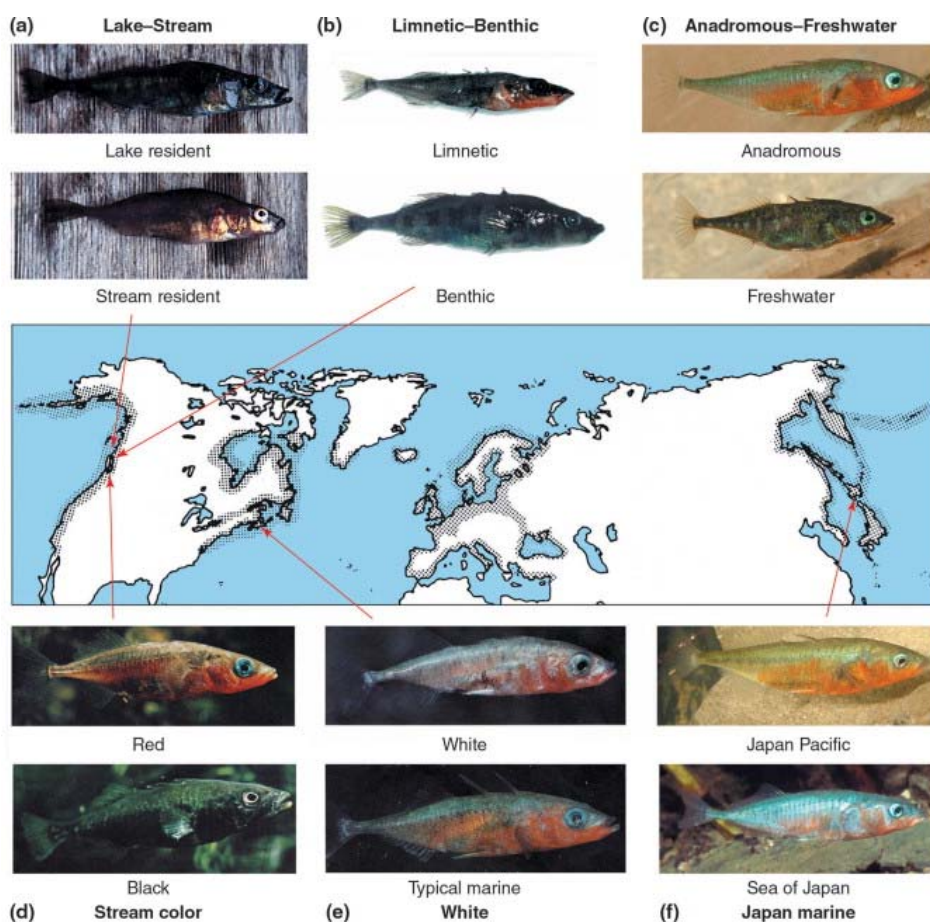
Obrázek 6: Model evolučního kaňonu probíhající ekologické speciace v Izraeli (Li a kol. 2016).

Ekologická speciace pravděpodobně probíhá i podzemního hlodavce slepce galilejského (*Nannospalax galili*) ze severního Izraele (Hadid a kol. 2013, Li a kol. 2015, 2016). Právě tento případ je náplní mé bakalářské práce a bude podrobně probrán v dalších kapitolách.

3.2 Detailní zhodnocení třech případů ekologické speciace

3.2.1 Koljuška tříostná

Pro detailnější hodnocení ekologické speciace jsem si vybrala 3 případy, které považuji za detailně prostudované. Prvním z nich je druhový komplex koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*), který zahrnuje šest různých případů potenciální ekologické speciace (McKinnon a Rundle 2002). Viditelné rozdíly všech systémů koljušek můžeme vidět na obrázku 7.



Obrázek 7: Systémy koljušek a jejich rozdíly (převzato z McKinnon a Rundle 2002).

Nejznámějším z nich je skupina koljušek obývajících benthickou a limnetickou niku vždy v rámci jednoho jezera, a to v oblasti Vancouveru a Britské Kolumbie (McPhail 1993). Tyto dvě formy se liší velikostí i tvarem těla a také potravní strategií, přičemž benthická forma koljušek se vyznačuje větší velikostí těla a lovem bezobratlých živočichů, na druhé

straně limnetická forma je menší a planktonožravá (Berner a kol. 2009). Tato diferenciace je pravděpodobně výsledkem divergentní selekce a doba rozrůznění je odhadována asi před 90 000 lety (McPhail 1994).

Stejně jako komplex „benticko-limnetický“ se i koljušky řazené do komplexu „jezerně-říčního“ ze severního ostrova Vancouveru, „anadromně-sladkovodního“ z Aljašky a „bílého“ obývající pobřeží Nového Skotska, liší nejen velikostí a tvarem těla, ale i potravními strategiemi. Výjimkou jsou pouze komplexy nazývané „japonské-mořské“ z ostrova Hokkaidó a „říční-barevné“ objevené na Olympijském poloostrově ve Washingtonu, které se tvarem těla neliší (McKinnon a Rundle 2002). U „říčního-barevného“ komplexu nebyly zaznamenány žádné rozdíly ve velikosti těla (McPhail 1969).

Co se týče reprodukční izolace, u většiny skupin byla prokázána. U benticko-limnetického komplexu se prokázalo asortativní páření založené na velikosti těla, to však pouze na základě laboratorních preferenčních experimentů, v přírodě nebylo bohužel doposud zkoumáno (McKinnon a Rundle 2002). Co se však u limneticko-bentického systému zjišťovalo i v přírodě, je sexuální selekce proti hybridům, která vyšla pozitivně v obou případech, jak v přírodě, tak i v laboratoři (McKinnon a Rundle 2002). O asortativním páření lze hovořit také u komplexů „anadromně-sladkovodního“ a „bílého“. Koljušky z jezera se vyznačují velkým a štíhlým tělem s černým pruhem na zádech a bocích, zatímco koljušky z říčního toku jsou menší, s podsaditým tělem a skvrnitými hnědými zády a boky (Lavin a McPhail 1993).

Post-zygotická izolace byla prokázána snížením reprodukčního úspěchu hybridů, konkrétně hybridi hnízdící v blízkosti „limnetických“ samců byli v páření méně úspěšní, než nehybridizující limnetičtí samci (Rundle 2002). Podobné zjištění bylo naznačeno i u anadromně-sladkovodního komplexu, u jiných systémů ovšem nikoli (McKinnon a Rundle 2002).

Souhrnem mohu říci, že k ekologické speciaci u koljušek bude pravděpodobněji docházet v komplexech „limneticko-bentickém“, „anadromně-sladkovodním“ a „bílé“, a to díky existenci asortativního páření a reprodukční izolace (McKinnon a Rundle 2002). Přestože se zdá, že většina podmínek pro ekologickou speciaci je u systému limneticko-bentického splněna, není jasné, zda je disruptivní selekce dostatečně silná (Rundle a Schluter 2004). Podle Bolnicka (2011) jsou disruptivní selekce i asortativní páření u systému koljušek příliš slabé na to, aby u tohoto komplexu byly hybnou silou speciace. Velkým nedostatkem studií zabývajících se ekologickou speciací u zmíněného komplexu koljušky je fakt, že ve většině případů není možné jednoznačně rozhodnout, zda současný stav dvou ekomorf

vznikl sekundární kolonizací, tedy situací, kdy nejprve bylo jezero kolonizováno jednou populací koljušek, která obsadila určitý ekotop (např. bentos) a až později jezero kolonizovala druhá forma, která zaujala volnou niku (limnetickou), nebo zda došlo k jediné kolonizaci a k následnému rozrůznění koljušek podle dostupných nik (Rundle a Schluter 2004).

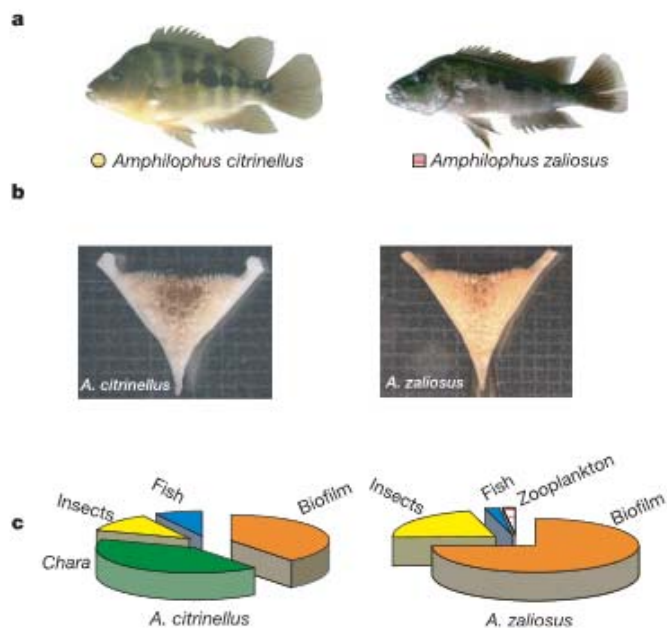
Pokud jde o formy vyskytující se v jezeře a jeho přítocích, jedná se pravděpodobně o nezávislé genové skupiny. Předpokládá se totiž, že jezero a jeho přítoky později přichází do sekundárního kontaktu (Lavin a McPhail 1993). Největší genetická divergence byla zaznamenána mezi jezerem a horním tokem říčky (Hendry a kol. 2002). To by mohlo ukazovat na tzv. „reinforcement“, kdy jsou největší genetické rozdíly v tzv. kontaktní/hybridní zóně (Noor 1999). U tohoto komplexu existují spekulace, že historicky mohly mezi jezerními a říčními systémy vznikat bariéry, které mohly umožnit diferenciaci díky tomu, že populace byly po určitou dobu izolovány. To způsobí, že populace, které se předtím vyskytovaly parapatricky, se budou vyskytovat alopatricky (McKinnon a Rundle 2002).

U posledních dvou komplexů, japonského-mořského a říčního-barevného, s největší pravděpodobností k ekologické speciaci vůbec nedochází, neboť není dostatečně vyvinuta divergentní selekce a podle zjištěných dat není jednoznačné ani asortativní páření (Honma a Tamura 1984, McKinnon a Rundle 2002).

3.2.2 Cichlidy

Všeobecně známým modelovým systémem pro výzkum speciace jsou cichlidy (čeleď vrubozobcovití), které jsou známy enormní druhovou bohatostí, různorodými potravními i behaviorálními adaptacemi, a to primárně v Africe a Jižní Americe (Sturmbauer a Meyer 1992, Berluenga a kol. 2006). V rámci každé z těchto radiací se předek/předci během relativně krátkého období diferencoval/i do více specializovaných druhů s různými ekologickými preferencemi. Literatura uvádí, že díky takovéto adaptivní radiaci vzniklo až 1500 odlišných druhů cichlid ve velkých afrických riftových jezerech (Gante a Salzburger 2012). V porovnání největších druhových komplexů - cichlid Midas (neotropických) a východoafrických cichlid - je počet druhů velmi podobný (Berluenga a Meyer 2004). Velké rozdíly byly zaznamenány v trofické specializaci a ve vývoji morfologických a pohlavních znaků (Obr. 8, Berluenga, Meyer 2004). V kontextu ekologické speciace je u cichlid důležitý fakt, že ke vzniku nových druhů nemuselo dojít vždy prostřednictvím ekologicky podmíněné

divergentní selekce, a tedy ekologické speciace, ale pouze vlivem sexuální selekce samotné (Deutsch 1997, Martin 2012). To znamená, že sexuální selekce nějakého znaku (např. zbarvení) působí rychle a silně, a to i bez příspěvku přírodní selekce (Schluter a Price 1993, Deutsch 1997).



Obrázek 8: Odlišnost druhů *Amphilophus citrinellus* a *A. zaliosus* v jezeře Apoyo ve (a) velikosti těla, (b) stavbě čelistí a (c) složení potravy (podle Barluenga a kol. 2006).

Nejlepšími příklady ekologické speciace cichlid jsou kráterová jezera. Znáмым případem jsou cichlidy z malého a mladého jezera Apoyo v Nikaragui, k jehož vzniku došlo asi před 23 000 let (Sussman 1985, Barluenga a kol. 2006). Na základě genetických analýz bylo zjištěno, že jezero bylo původně kolonizováno pouze jedním druhem - *Amphilophus citrinellus* - a to poměrně nedávno, což znamená, že jezero bylo po velkou část své existence cichlidami neobydlené (Barluenga a Meyer 2004). Druh *A. citrinellus*, který je hojný i v okolních říčních systémech, se dostal do jezera právě z okolních řek a postupně se z něj vyvinul endemický druh *A. zaliosus* (Barluenga a Meyer 2004, Barluenga a kol. 2006). Tyto dva druhy jsou dnes reprodukčně izolovány a jsou ekologicky odlišné ve tvaru čelistí i těla (Barluenga a kol. 2006). Tyto zjištění ukazují na to, že tyto druhy vznikly ekologickou speciací, což potvrzují i pozdější genetické analýzy (Elmer 2010). Podle Stauffera a kol. 2008 však existují další tři popsání druhů komplexu *A. citrinellus* v jezeře Apoyo, a sice *A. astorquii*, *A. chanco* a *A. flaveolus*. Odlišnost druhů byla potvrzena geneticky a nakonec i

morfoloicky. K odlišným ekologickým a morfoloickým dochází nejspíše přirozenou selekcí, přičemž dochází i k reprodukční izolaci (Elmer a kol. 2010). Stejně jako v jezeře Apoyo i v dalším kráterovém jezeře Xiloa žijí dva druhy, které se liší protažením těla a obývají rozdílné ekologické niky, a sice *Amphilophus xiloaensis* a *A. sagittae* (Elmer a kol. 2009). V obou jezerech bylo také zjištěno asortativní páření, a to na základě rozdílného zbarvení mezi dvěma ekomorfami (Berlunga a kol. 2006, McKaye a kol. 2002). Zajímavé je, že druhová společenstva mezi těmito dvěma kráterovými jezery jsou si nápadně podobné v tom, do jakých morfotypů se diferenciovaly. To může být důsledek paralelní speciace (McKaye a kol. 2002, Berlunga a kol. 2006, Elmer a kol. 2010). Elmer a kol. (2014) zjistili, že v jezerech Apoyo a Xiloa žijí velmi podobné ekomorfy s podobnými morfoloickými znaky, čemuž odpovídá i silný paralelní vývoj (Elmer a kol. 2014). Zajímavé výsledky ale uvádí studie Kautt a kol. (2012), kteří zjistili, že u radiací v těchto dvou kráterových jezerech nedocházelo ke vzniku adaptací změnami ve stejných oblastech genomu a podobné ekomorfy tak vznikaly odlišnými mutacemi. Také velmi malé a mladé kráterové jezero Asososca Managua je tvořeno rybí faunou endemických cichlid, konkrétně druhovým komplexem Midas, *Amphilophus tolteca* (Recknagel a kol. 2013). Dnes, stejně jako u jezer Apoyo a Xiloa, jezero obývají dvě ekomorfy lišící se tvarem těla a navíc rozdílným obsahem uhlíkatých a dusíkatých izotopů ve svalech, což indikuje rozdílná spektra potravy a potravní strategie (Kautt a kol. 2016). Oproti předešlým případům z kráterových jezer nebylo mezi ekomorfami v jezeře Asososca Managua zjištěno asortativní páření a genetická diverzifikace je na relativně nízké úrovni (Kausche a kol. 2014). Tyto výsledky napovídají o tom, že zde pravděpodobně není dostatečně silná divergentní selekce, což může být způsobeno relativně krátkou existencí jezera (cca 1245 let staré), ve kterém se speciální proces ještě dostatečně nerozvinul (Kusche a kol. 2014, Kautt a kol. 2016).

Nejen v Nikaragui, ale i v Kamerunu se nacházejí tři kráterová jezera, ve kterých se předpokládá, že druhová společenstva cichlid mohla vzniknout ekologickou speciací (Schliewen, Klee 2004). V malém jezeře Barombi Mbo v Kamerunu žije celkem 11 druhů cichlid, které se pravděpodobně vyvinuly ze dvou nebo tří ancestrálních populací vzniklých při prvotní radiaci jezera, některé z nich tzv. sekundární hybridizací (Schliewen a Klee 2004). I když v jezeře neexistuje mezi druhy cichlid žádná fyzická bariéra, každý druh se liší tím, že preferuje odlišný typ potravy a zaujímá tak i odlišnou niku (odlišný mikrohabitat - potrava, hloubka) (Trewavas a kol. 2009). Zajímavými případy jsou například ekologicky odlišný pobřežní druh *Pungu maclareni* (sekundární hybrid), který se liší od ostatních morfoloickými čelisti, neboť se živí sladkovodními houbami, nebo třeba druh *Konia eisentrauti*,

který se živí malými bezobratlými a jikrami jiných ryb, a sice ve větší hloubce (Schliewen a Klee 2004, Trewavas a kol. 2009). Tyto hybridní druhy tak nejspíše představují extrémní fenotypy (vznikající tzv. transgresivní segregací), které jim umožnily kolonizovat novou extrémní niku (Schliewen a Klee 2004). V jiném kamerunském jezeře Ejagham dochází u komplexu druhů *Tilapia* také pravděpodobně k počínající adaptivní radiaci (Martin 2013). V jezeře žijí dvě formy tilápií lišící se zbarvením a rozlišující se na populace pelagické a ty obývající pobřežní zónu, a to v závislosti na potravních zdrojích (Schliewen a kol. 2001). Dochází mezi nimi k velmi omezenému toku genů, což naznačuje silnou reprodukční izolaci (Schliewen et al 2001). Jak v jezeře Barombi Mbo, tak i v jezeře Ejagham bylo u cichlid zjištěno dostatečně silné asortativní páření, a to především rozdílnými preferencemi pro velikosti a zbarvení těla (Martin 2013, 2015). Zásadní ovšem je, že v jezeře Ejagham, byli u cichlid zjištěny minimální ekologické i morfologické rozdíly, naopak zbarvení bylo značně odlišné (Martin 2012). Autoři zmiňují dva možné scénáře, jak mohlo v tomto jezeře k rozrůznění u tilápií dojít. První možností je, že na vývoj reprodukční izolace mohla mít vliv počáteční silná disruptivní selekce na potravní ekologii, což mohlo mít nepřímý vliv na vývoj silného asortativního páření řízeného výběrem partnera na základě konkrétního zbarvení (Martin 2012). Poté pravděpodobně došlo k oslabení selekce, což zapříčinilo, že se tilápie nestačily morfologicky dostatečně diferencovat (Martin 2013). Druhou variantou je, že ekologická heterogenita prostředí/potravy měla na vznik disruptivní selekce minimální vliv a asortativní páření se vyvinulo čistě díky sexuální selekci a ekologické rozdíly vznikly jen jako vedlejší efekt (Martin 2012, 2013).

Kromě menších kráterových jezer byly adaptivní radiace zaznamenány také ve velkých východoafrických riftových jezerech, konkrétně v nejstarší Tanganyice, největší Victorii a Malawi (Salzburger a kol. 2002). V jezeře Tanganyika byla zjištěna značná genetická divergence mezi populacemi endemické linie *Tropheus* vázané na skalnatá stanoviště (Sturmbauer a Meyer 1992). Celkem bylo zjištěno 6 druhů založených na morfologických rozdílech (Herler a kol. 2010). Na speciaci cichlid v tomto jezeře měly vliv především zaznamenané výkyvy hladiny způsobené změnami četnosti srážek, teploty a odpařování, kdy původní populace mohly kolonizovat a postupně se adaptovat na nové ekologické niky, což vedlo k diferenciaci a vzniku nových druhů (Sturmbauer a kol. 2001). Typicky dochází ke dvěma situacím, kdy jakýkoli pokles hladiny vytvoří sekundární kontakt mezi dříve izolovanými populacemi, což může vést ke zvýšení genetické rozmanitosti smíšených populací, v druhém případě dojde k vymizení diferenciovaných populací a snížení rozmanitosti. Zvýšením hladiny může naopak dojít ke kolonizaci nových stanovišť a s tím



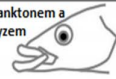













souvisejícímu rozdělení populací (Sturmbauer a kol. 2001). Z hlediska speciace se jeví jako nejdůležitější rychlý vzestup hladiny asi před 11000 lety a následné rozrůznění jezerních nik (Sturmbauer a kol. 2001). I přesto, že jsou druhy výrazně barevně odlišitelné, zjištěné rozdíly v morfologii jsou téměř zanedbatelné. Z toho může vyplývat reprodukční izolace způsobená pouze rychlou sexuální selekcí založenou na odlišném zbarvení, a to bez ohledu na ekologicky podmíněné divergentní selekce, což by ukazovalo na neprobíhající ekologickou speciaci (Sturmbauer a Meyer 1992).

Stejně tak došlo ke speciaci v důsledku kolísání hladiny vody i v dalším africkém jezeře Malawi (Owen a kol. 1990). Například skupina endemických cichlid Mbuna se vyvinula až poté, co stoupla hladina jezera podél skalnatého pobřeží, kde ancestrální populace kolonizovaly nově vzniklé niky (Owen a kol. 1990). V jezeře došlo pravděpodobně celkem ke třem postupným radiacím, kdy při první došlo k diverzifikaci dvou hlavních linií dělící se na populace Mbuna obývající skalnaté pobřeží a populace Utaka obývající písčité mikro-habitaty (Danley a Kocher 2001). To se projevilo také přestavbou čelistí v závislosti na rozdílné potravě (Reinthal 1990) a reprodukčních znacích (zbarvení samců) (Deutsch 1997). U několika druhů cichlid z tribu Haplochromini (rod *Haplochromis*) byla zjištěna i genetická odlišnost (Shaw a kol. 2000). Na základě porovnání studií zabývajících se reprodukční izolací v jezerech Tanganyika a Malawi si nejsme jistá, zda sexuální selekce není sama o sobě hnacím motorem speciace, neboť není jasné, zda se druhy diverzifikovaly ještě předtím, než došlo k morfologickým rozdílům nebo zda v radiaci hrála roli i ekologie (Deutsch 1997). Speciace je řízena sexuálním výběrem samic a dochází tak k asortativnímu páření, což může i nemusí přispívat k průběhu ekologické speciace (Egger a kol. 2008). V jezeře Malawi je navíc asortativní páření spojeno nejen se zbarvením samců a vizuálním kontaktem samic, ale můžeme předpokládat, že samice využívají k sexuálnímu výběru i smysly jako je čich (Blais a kol. 2009).

Největším, ale zároveň nejmladším jezerem je Victoria, ve kterém v současnosti žije přes 600 endemických druhů cichlid (Sturmbauer a Meyer 1992, Fryer 2001). Pravděpodobně v něm tedy speciace cichlid probíhala velmi rychle, neboť se druhy musely vyvinout v průběhu posledních 14 600 let (Johnson a kol. 1996, Seehausen 2002). Jednotlivé druhy cichlid se velmi liší zbarvením (Verzijden a ten Cate 2007), což ovlivňuje i výběr partnera k páření, stejně jako je tomu tak u výše zmíněných jezer. V jezeře Victoria byly detailně zkoumány blízké příbuzné druhy *Pundamilia pundamilia* a *P. nyererei*, oba obývající skalnaté břehy jezera. Tyto dva druhy sice nevykazují žádné významné anatomické rozdíly, výrazně se ovšem odlišují ve zbarvení samců, což je důležité právě pro sexuální

výběr samic a asortativní páření, které může být spojené s imprintingem (Verzijden, ten Cate 2007). Druhy se mimo jiné liší i typem preferovaného habitatu, konkrétně v závislosti na tom, zda je voda kalná nebo čistá (Carleton a kol. 2005). To je spojeno s výběrem samic, která si vybírá samce podle jeho zbarvení v závislosti na průhlednosti vody (Mann a kol. 2010), což je pravděpodobně způsobeno odlišnými adaptacemi k barevnému vidění u obou druhů (Seehausen 2009). Překrytí těchto mikrohabitátů je však velmi limitované. Gross (2006) potvrzuje divergentní selekci založenou na ekologických mechanismech ovlivňující sexuální výběr.

Velice zajímavým aspektem ekologické speciace u cichlid je fakt, že s velkou pravděpodobností probíhá nejen v jezerech, ale také v říčních systémech Jižní Ameriky (Piálek a kol. 2019). Je velmi zajímavé, že nový druhový komplex *Crenicichla mandelburgeri* v řece Iguazú zahrnuje čtyři blízce příbuzné druhy, které jsou morfologicky velice podobné komplexu *C. missioneira* vyskytující se v povodí řeky Uruguay (Piálek a kol. 2019). Máme zde tedy velmi pravděpodobně případ paralelní speciace, kdy dva nepříbuzné druhové komplexy vykazují výraznou podobnost (Burruss a kol. 2015). Jednotlivé formy těchto dvou druhových komplexů žijí syntopicky a liší se primárně délkou čelistí a tvarem zubů v závislosti na potravě a také zbarvením (Piálek a kol. 2015). Některé ekomorfy jsou rybožravé, některé hmyzo- a planktonožravé nebo se živí měkkýši (viz. Obr. 9). K podpoře ekologické speciace může přispívat rozmanitost stanovišť těchto řek a s tím spojená částečná izolace, která se u jednotlivých řek liší typem bariéry - peřejemi nebo vodopády. Snižování počtu konkurujících druhů ryb je dalším plus pro speciaci, díky čemu se pro cichlidy otevírají nové ekologické příležitosti (Piálek a kol. 2019).

Oblast	živí se bezobratlými v různých šterbinách 	živí se převážně rybami 	živí se zooplanktonem a drobným hmyzem 	živí se měkkýši 	živí se řasami 
Iguazú	 <i>C. tuca</i> *	 <i>C. iguassuensis</i> *		 <i>C. tesay</i> *	 <i>C. tapi</i> *
Uruguai		 <i>C. sp. line</i> *	 <i>C. ypo</i> *	 <i>C. yaha</i>	
Piray Guazú		 <i>C. sp. line</i> *	 <i>C. sp.</i> *		
střední tok Paraná		 <i>C. mandelburgeri</i> *		 <i>C. taikyra</i> *	

Obrázek 9: Druhová diverzita, ekomorfologická klasifikace a distribuce u druhového komplexu *Crenicichla mandelburgeri* v řekách Jižní Ameriky (podle Piálek a kol. 2019).

Souhrnem můžeme říci, že z dosud publikovaných studií vyplývá, že k ekologické speciaci u cichlid došlo pravděpodobně několikrát a to nezávisle, a to jak v jezerních, tak i říčních systémech. Všechny již vzniklé populace cichlid vyskytující se v daném jezeře nebo řece se postupně přizpůsobily novým ekologickým nikám, a to rozdílnou výškou těla, tvarem čelisti (v závislosti na potravě), ale i zbarvením (Elmer a kol. 2010). Na základě v úvodní kapitole popsaných kritérií vznikly bohaté druhové komplexy cichlid pravděpodobně adaptivní ekologickou speciací v jezerech Apoyo, Xilola a Victoria (Sturmbauer a Meyer 1992, Berluenga a kol. 2006, Schliewen a Klee 2004). Ve všech těchto jezerech dochází k asortativnímu páření cichlid, ať už na základě barevného polymorfismu nebo na základě velikosti, což může velmi přispívat k ekologické speciaci (Berluenga a Meyer 2004). Na základě nastudovaných článků se domnívám, že se nejedná pouze o speciaci způsobenou sexuální selekcí, jak je tomu pravděpodobně u zbylých jezer (viz níže), ale o ekologickou speciaci (Elmer a kol. 2010). Naopak méně jednoznačné jsou radiace cichlid v jezerech Malawi a Tanganyika, neboť není jistý mechanismus vzniku reprodukční izolace, která by mohla být způsobena pouze rychlou sexuální selekcí založenou na odlišném zbarvení, bez ohledu na ekologii (Deutsch 1997, Sturmbauer a Meyer 1992). To samé platí v jezerech Barombi Mbo a Ejagham, kde také není jasné, zda k diferenciaci cichlid došlo prostřednictvím ekologické speciace nebo samotným vlivem sexuální selekce (Martin 2012). Co se týče jezera Asososca Managua, je zatím nedostatečně staré na to, aby byla ekologická speciace potvrzena na základě genetických mechanismů a bylo určeno asortativní páření

(Kusche a kol. 2014). Ekologická heterogenita nik vedla, podobně jako v jezerech, k ekologické speciaci i v říčních systémech Jižní Ameriky. (Piálek a kol. 2019). Stále by však bylo třeba potvrdit reprodukční izolaci na základě experimentů asortativního páření.

3.2.3 Darwinovy pěnkavy

Jedním z nejznámějších případů adaptivní radiace a kandidátem ekologické speciace jsou Darwinovy pěnkavy z vulkanického souostroví Galapágy. To se rozprostírá v Tichém oceánu asi 1000 km od pevniny Ekvádoru a je tvořeno devatenácti ostrovy, jejichž stáří je odhadováno na 15-20 milionů let (Grehan 2001). Darwinovými pěnkavami, nebo také Galapážskými pěnkavami, označujeme pěvce patřící do čeledi tangarovitých (Thraupidae, Passeriformes). Skupina dnes čítá 5 rodů - *Geospiza*, *Camarhynchus*, *Platyspiza*, *Certhidea* a *Pinaroloxias* se 14 endemickými druhy, které jsou rozšířeny po celém souostroví a které vznikly alopatrickou speciací důsledkem opakujících se kolonizací a divergencí pěnkav (viz Obr. 10) (Lack 1947, Grant 1999). Jedná se tedy o klasický případ tzv. adaptivní radiace, kdy se ze společného předka vyvinulo několik ekologicky odlišných druhů adaptovaných na rozdílné podmínky, v tom to případě primárně na rozdílné zdroje potravy (Schluter a Grant 1984). Podle nejnovější genomové studie Lamichhaney a kol. (2015) proběhly radiace těchto rodů velmi rychle během posledního milionu let a probíhají dodnes. Jako první se asi před 900 000 lety odštěpily od společného předka zástupci rodu *Certhidea*, tzv. „warbler finches“. Druhý v pořadí vznikl rod *Platyspiza*, se kterým je spjatý i rod *Pinaroloxias*. Hlavní radiaci pak tvoří nejmladší rody (před 100 000 - 300 000 lety) - pozemní pěnkavy *Geospiza* a stromové pěnkavy *Camarhynchus* (Lamichhaney a kol. 2015). Většinu ostrovů obývá především druh *G. difficilis*, který je rozšířen na šesti ostrovech a tvoří velmi početnou skupinu. Aktuální velikost populací jednotlivých druhů se na většině ostrovů pohybuje od 100 do 1000 jedinců (Vincek a kol. 1997).

Z hlediska ekologické speciace je důležitým aspektem rozdělení druhů, výběr habitatu a jeho potravní nabídka, která ovlivňuje vznik specializovaných adaptací a následně i vývoj nových druhů.

V souvislosti se změnou morfologie zobáku se různě mění i rychlost otvírání a zavírání zobáku a síla skusu, a v neposlední řadě dochází i k modulaci zpěvu u samců, kdy například pro vysokofrekvenční zpěv je potřeba velká pohyblivost zobáku (Herrel a kol. 2009). Zpěv je důležitý z hlediska ekologické speciace, neboť samice si vybírají samce na základě zpěvu, což podporuje vznik asortativního páření (Herrel a kol. 2009). Obecně bylo zjištěno, že ptáci s většími zobáky mají jinou modulaci zpěvu a právě tato odlišnost může přispívat k síle reprodukční izolace mezi jednotlivými druhy Darwinových pěnkav (Herrel a kol. 2009). Je ovšem důležité zmínit, že na rozdíl od velikosti a tvaru zobáku, které jsou dané geneticky, se samci zpěv učí během relativně krátké fáze po vylíhnutí, a to ve většině případů od otců a v menší míře od okolních samců (Bowman 1983). V důsledku imprintingu může dojít k tomu, že se například druh *G. fortis* naučí zpěv od druhu *G. scandens*, a tak později může dojít díky volbě partnera jiného druhu k hybridizaci (Grant a Grant 2008a). Ke genetické a fenotypové variabilitě přispívá introgrese, která ji může zvyšovat, a díky tomu populace může rychleji reagovat na změny ekologických podmínek, což přispívá k ekologické speciaci (Grant a Grant 2008b). Díky introgresi mohou vznikat nové genové kombinace, čímž se zvyšuje schopnost pro obsazení a expanzi nik, což může vést k úplné reprodukční izolaci a ekologické speciaci (Grant a kol. 2004). Jeden takový případ můžeme vidět níže.

Nejdiverzifikovanější skupinou jsou zástupci rodu *Geospiza*. Tvoří jej celkem 6 druhů, které se liší velikostí - *G. difficilis*, *G. fuliginosa* jsou druhy menší, *G. scandens*, *G. fortis*, *G. conirostris* a *G. magnirostris* naopak větší (Abbott a kol. 1977). V závislosti na velikosti se u větších druhů více liší výška zobáku a jejich potrava je rozmanitější, než u druhů menších (Abbott a kol. 1977). Rozdíly ve výšce zobáku jsou považovány za adaptace k velikosti a tvrdosti potravy (semen). Ekologie a morfologie rodu *Geospiza* byla však ovlivněna nejen potravní rozmanitostí, ale i mezidruhovou kompeticí (Abbott a kol. 1977). Příkladem je druh *Geospiza difficilis*, který se dále diferencioval na 6 rozdílných populací obývajících různé ostrovy. Tři populace obývají malé a suché ostrovy, zbylé tři naopak větší, vlhčí a hornatější ostrovy, což poukazuje na rozdílné ekologické podmínky a tudíž i potravní zdroje a strategie (Grant a kol. 2000). Populace *Geospiza* se liší velikostí a tvarem zobáku a adaptovaly se v závislosti na různorodé potravní nabídce (Grant a kol. 2000). Například *G. difficilis* se liší v morfologii zobáku na různých ostrovech (Lack 1947) především díky

potravní konkurenci s druhy *G. fuliginosa* a *G. scandens* (Schluter a Grant 1984). Jak již bylo výše zmíněno, s morfologií zobáku je spjatý také zpěv. Podle studie Hubert a Podos (2006) druh *G. fortis* s větším zobákem vydává tóny o nižších frekvencích, než druhy s menším zobákem, což může souviset s asortativním pářením na základě výběru samic. Pozoruhodné je i srovnání asortativního páření u rodů *Geospiza* a *Camarhynchus*, konkrétně druhu *G. fortis* a malého stromového druhu *C. parvulus* (Christensen a kol. 2006). Samci druhu *C. parvulus* s většími zobáky vydávali dominantní dlouhé tóny o vysoké frekvenci, což u druhu *G. fortis* bylo přesně naopak (větší zobáky – zpěv o nižší frekvenci). Na rozdíl od druhu *G. fortis*, u kterého koreluje velikost zobáku s odlišností zpěvu, však u druhu *C. parvulus* zpěv s morfologií zobáku nesouvisel (Christensen a kol. 2006). Co však měly druhy společné je, že samice preferovaly větší délku zobáku i výšku zpěvu. U druhu *C. parvulus* se navíc zmiňuje reprodukční izolace založená na délce tarsu, která se pravděpodobně mění v závislosti na způsobu vyhledávání potravy v dané nise (Christensen a Kleindorfer 2007). Na základě rozdílné morfologie i reprodukční izolace založené na asortativním páření, mohu zhodnotit, že jak u rodu *Geophiza*, tak u rodu *Camarhynchus* pravděpodobně probíhala/á ekologická speciace.

Zajímavým případem je také dlouhodobý výzkum dvou druhů *G. fortis* a *G. scandens* na ostrově Daphne Major, u kterých v průběhu posledních třiceti let došlo k několika změnám průměrné velikosti těla a zakřivení zobáku, což způsobila změna složení semen způsobená opakovanými obdobími extrémního sucha (Grant a Grant 2002). Tyto výsledky ilustrují, jak může být morfologie zobáku pěnkav variabilní v čase a jak rychle selekce reaguje na aktuální změny ekologických podmínek. Morfologie se ovšem nemusí měnit jen vlivem selekce, ale i vlivem introgrese mezi oběma druhy na ostrově i díky migraci ptáků z jiných ostrovů (viz výše). Je zajímavé, že reakce druhů (rozdíly v morfologii zobáků) na náhlé období sucha byla u jednotlivých druhů různá. Přirozený výběr a opakovaná hybridizace tak způsobila větší rozdíl fenotypových znaků (Grant a Grant 2002). Tyto morfologické změny druhů v závislosti na podmínkách jsou hlavním vodítkem k ekologické speciaci, která je navíc podpořena introgresí a hybridizací.

K ekologické speciaci Darwinových pěnkav přispívají nejen rozdíly v potravní nabídce a morfologii, ale i zpěvu (Grant a Grant 2008a). Ekologická speciace je podporována silným asortativním pářením na základě sexuálního výběru (Huber a kol. 2007), které se vyvinulo na základě divergence ptačího zpěvu (Podos a kol. 2013), a také sexuálním výběrem proti hybridům a přistěhovalcům (Grant a Grant 2002, 2008). Podle

výsledků výše zmiňovaných studií tak usuzují, že se jedná o velmi rozmanitou skupinu živočichů se zajímavým a různorodým mechanismem ekologické speciace (Lamichhaney a kol. 2015).

4. SLEPCI JAKO VHODNÍ KANDIDÁTI PRO STUDIUM EKOLOGICKÉ SPECIACE

4.1 Obecný úvod o slepcích

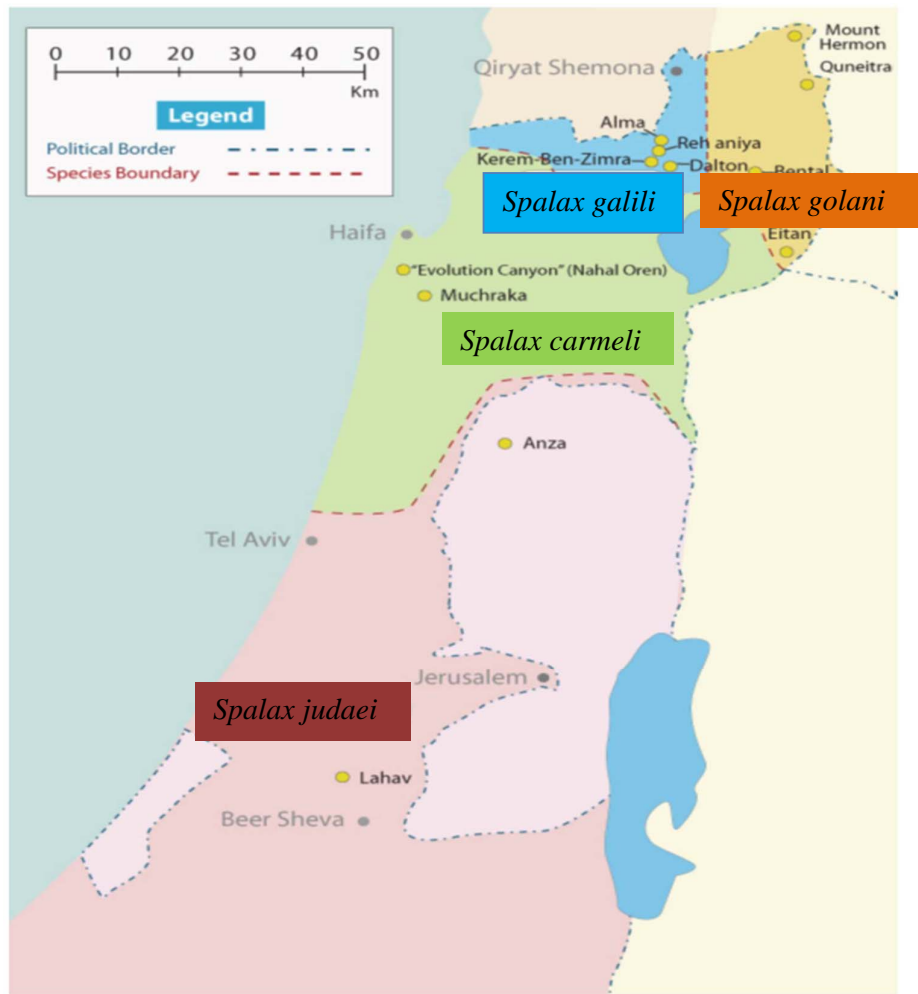
Slepce jsou solitérní striktně podzemní hlodavci podčeledi Spalacinae obývající Eurasii, a to primárně oblast východního Středomoří (Wilson a kol. 2017). Obývají složité systémy podzemních chodeb, které si sami hloubí za účelem lokalizace jejich hlavní potravy, podzemních zásobních orgánů rostlin (Nevo 1999). Oprávněně je řadíme mezi savce extrémně adaptované na podzemní způsob života. Nejlépe to ilustruje fakt, že na jejich tělech nenajdeme žádné tělní výčnělky, jako ocas a ušní boltce, a jejich miniaturní oči jsou, jako u jediných hlodavců, zcela překryty kůží. Při kopání tunelů používají výhradně silné řezáky a pomocí končetin a hlavy, která funguje jako „buldozer“, hrnou vykopanou půdu (Savic a Nevo 1990). Funkci zraku, jako hlavního komunikačního systému většiny savců, u nich nahradil čich, hmat a vysoce specializovaný systém seismické komunikace (Kimchi a Terkel 2002, Begall a kol. 2007). Slepce se vyskytují v oblastech charakterizovaných rozmanitými klimatickými podmínkami a typy půd, a to jak v přímořských oblastech, tak i vysoko v horách nad 2500 m n. m. (Nevo 1999). V posledních desetiletích jsou slepce častým objektem vědeckého výzkumu nejen díky tomu, že představují aktivně speciuující taxon, ale mimo jiné je pozornost věnována také výzkumu odolnosti vůči rakovině a stárnutí (Nevo a kol. 2001, Hadid a kol. 2013, Manov a kol. 2013).

I když je za nejstaršího dochovaného zástupce celé podčeledi považován *Vetusspalax progressus* z Bosny a Hercegoviny datovaný do období před 23-24 milióny let, tedy pozdního oligocénu, první zástupci adaptovaní na podzemní způsob života jsou známí až z období pozdního miocénu (Wilson a kol. 2017). Na základě nejnovějších studií řadíme slepce do dvou rodů. Větší druhy obývající Rumunsko, Ukrajinu a Rusko spadají do rodu *Spalax*, zatímco menší zástupce z Balkánského poloostrova, Blízkého východu a severní Afriky pak řadíme do rodu *Nannospalax* (Hadid a kol. 2012). Zatímco druhy rodu *Spalax* jsou charakteristické stabilním počtem chromozomů ($2n=60-62$), zástupci rodu *Nannospalax* jsou extrémně karyotypově proměnliví (Nevo a kol. 2001). Extrémní karyotypová variabilita se promítá do systematiky celého rodu *Nannospalax*, která nebyla do dnešní doby uspokojivě vyřešena. V rámci rodu *Nannospalax* jsou rozlišovány tři druhové komplexy *N. ehrenbergi*, *N. leucodon* a *N. xanthodon*, z nichž nejlépe prostudovaný je komplex *N. ehrenbergi*, jehož zástupce nalezneme na Blízkém východě (jihovýchodní

Anatolie v Turecku, v Iráku, Sýrii, Libanonu, Izraeli, Jordánsku a Egyptě) (Nevo a kol. 1995).

4.2 Evoluční historie druhového komplexu *Nannopalax ehrenbergi*

Druhový komplex *Nannopalax ehrenbergi* zahrnuje skupinu pravděpodobně čtyř kryptických sesterských druhů, které se od sebe odlišují jak geneticky, karyologicky, tak i ekologicky, behaviorálně a morfologicky (velikostí a zbarvením) (Nevo a kol. 2001). Patří mezi ně druhy *N. galili* ($2n=52$), *N. golani* ($2n=54$), *N. carmeli* ($2n=58$) a *N. judaei* ($2n=60$) (Nevo a kol. 2001). Druhové areály se vyznačují rozdílností půd a vegetace, což naznačuje možný vliv ekologicky podmíněné selekce na speciaci. Rozšíření těchto 4 druhů značně koreluje s gradienty zvyšujícího se sucha a teploty (Nevo 1991). *N. golani*, nejstarší ze čtyř druhů obývá chladnější a polosuché oblasti Golanských výšin na severu Izraele, *N. galili* žije v chladnějších a vlhčích oblastech horní Galilee, *N. carmeli* obývá teplý a vlhký střední Izrael a *N. judaei* teplé a suché polopouštní oblasti jižního Izraele (viz Obr. 11) (Nevo 1985). Obecně se dá říci, že severní druhy *N. golani* a *N. galili* žijí v chladnějších a více produktivních vlhkých habitatech, jsou také větší, než slepci *N. carmeli* a *N. judaei* s jižnějším areálem rozšíření obývající teplejší a méně produktivní suché oblasti. Jako hlavní příčinou větší velikosti těla u druhů se severním areálem rozšíření se udává vyšší potravní nabídka v daných habitatech (Nevo a kol. 2001).



Obrázek 11: Mapa rozšíření sesterských druhů druhového komplexu *Spalax ehrenbergi* (upraveno podle Singaravelan a kol. 2013).

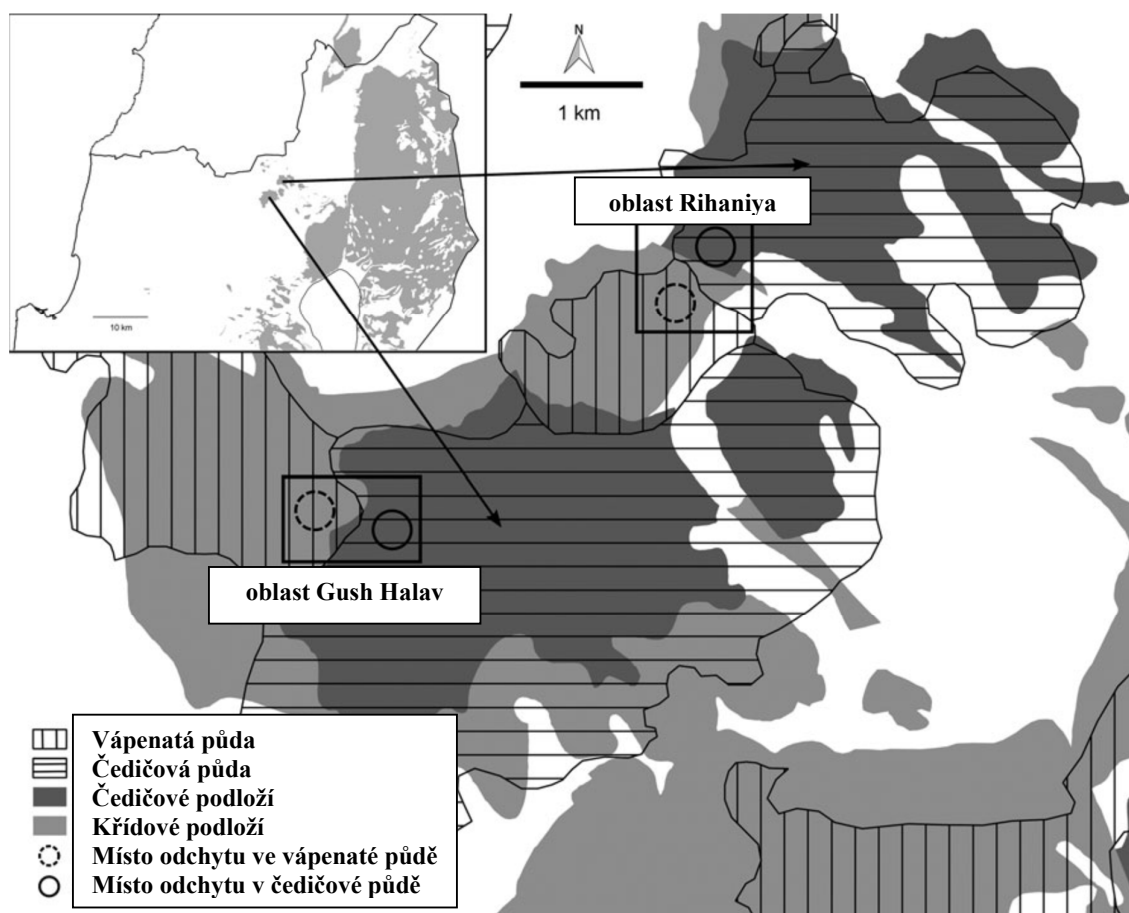
Odlišné klimatické podmínky ovlivňující jak vegetaci, tak i vlhkost a tvrdost půdy, způsobovaly různé selekční tlaky, které vedly k tomu, že se jednotlivé populace adaptovaly na lokální ekologické podmínky a postupně vedly ke vzniku těchto čtyř druhů slepců (Nevo 1985). Izraelské druhy pravděpodobně vznikly alopatickou/peripatickou speciací v izolovaných periferních populacích. Dnes jsou rozděleny úzkou hybridní zónou, a to zřejmě bez introgrese kvůli silnému výběru proti hybridům (Nevo 1985). Vznikající hybridy mají nižší fitness, k čemuž pravděpodobně přispívají chromozomální rozdíly (Nevo 1985). Hybridní zóna není u jednotlivých druhů stejně široká. Nejširší je u jižních druhů, které jsou nejmladší a nejspíše i nejméně reprodukčně izolované (Nevo a Bar-El 1976). Heth a Nevo (1981) zjistili, že se liší síla asortativního páření a reprodukční izolace mezi jednotlivými páry těchto 4 druhů. Asortativní páření samic, kdy preferují samce se stejným počtem

chromozomů je nejlépe vyvinuto u nejdéle oddělených (nejstarších) druhů ($2n=52$, $2n=54$), zatímco u *N. carmeli* ($2n=58$) a *N. judaei* ($2n=60$) to už tak jednoznačné není a samice si partnera vybíraly náhodně z obou druhů (Heth a Nevo 1981). Evoluční význam jejich pozitivního asortativního páření pravděpodobně spočívá v posílení reprodukční izolace mezi druhy, což přispívá k dokončení speciace (Nevo a kol. 2001).

4.3 Slepec galilejský jako vhodný model pro studium ekologické speciace

Ačkoli se má za to, že speciace v rámci druhového komplexu *N. ehrenbergi* byla alopatická/peripatická, recentní data ukazují, že u jedné konkrétní populace slepce galilejského (*N. galili*) jsme pravděpodobně svědky probíhajícího populačního rozrůznění v důsledku rozdílných ekologických selekčních tlaků (rozdílné ekologické podmínky) na mikro-lokalitě, což nasvědčuje o probíhající ekologické speciaci (Hadid a kol. 2013).

Zájmová mikro-lokalita, na které je populace slepce dlouhodobě studována, se nachází v severním Izraeli v nadmořské výšce 760 m. Oblast je tvořena čedičovým podložím, které je sopečného původu a křídovým podložím tvořící sedimentární horniny. Dominujícími půdami jsou rendzina (vápenatá půda) na křídovém podloží a čedičová půda na čedičovém podloží, které se výrazně liší jak fyzikálními a mechanickými vlastnostmi, tak i vegetačními charakteristikami (Grishkan a kol. 2008, 2009, Lövy a kol. 2015, 2017). Na základě zmíněných studií je čedičová půda vlhčí, tvrdší a hutnější než rendzina. Z pohledu potravní nabídky je v čedičové půdě více potravních zdrojů, než v rendzině. Slepce byli studováni na dvou místech mikro-lokality, kde spolu tyto půdy přímo sousedí, takže mezi nimi není žádná bariéra (viz Obr. 12). První výzkum byl proveden v oblasti Rihaniya, druhý v oblasti Gush Halav (Lövy a kol. 2017).



Obrázek 12: Geologické podloží mikro-lokality výskytu *N.galili*; čedičové podloží; křídové podloží (převzato z Lövy a kol. 2017).

V první řadě je důležitým zjištěním, že mezi populacemi slepců obývajících odlišný typ půdy existují genetické rozdíly (Hadid a kol. 2013, Li a kol. 2015). Ty se týkají především rozdílnosti v mitochondriální DNA a haplotypech populací vápenaté a čedičové půdy, přičemž genetická rozmanitost byla vyšší u rendzinové populace (Hadid a kol. 2013). Také z genomových prací Li a kol. (2015, 2016) vyplývá větší genetická rozmanitost celého genomu u rendzinové populace, což je v souladu s dřívějšími výsledky na mtDNA, přičemž genetická rozmanitost může být spojena s více stresujícím prostředím. Z celého genomu byly vybrány kandidátní geny a bylo zjištěno, že selekce probíhá v jiných genech v rendzině a v jiných v čedičové půdě. Na základě genetických studií autoři navrhuji, že takto velké rozdíly v genetice vypovídají o tom, že se buď uplatňuje asortativní páření nebo nenáhodná preference půdy – obě, buď nezávisle, nebo zvláště pak zapříčiní, že se jedinci z každé půdy častěji rozmnožují s jedinci s totožné půdy, a tím vzniká reprodukční bariéra. Čedičové populace se začaly odlišovat od rendzinových (v závislosti na typu půdy) před cca 200-250

tisíci lety (Li a kol. 2015). Předpokládá se ovšem, že genetický tok mezi půdami není zcela uzavřen a dochází k migracím mezi jednotlivými půdami, a to především z čedičové půdy do rendziny (Li a kol. 2015). To může být způsobeno vyšší populační densitou v čedičové půdě, čímž vzniká větší migrační tlak z čedičové do vápenaté půdy než naopak (Li a kol. 2016).

Nejen potravní zdroje, ale i již výše zmíněné vlastnosti půdy jsou důležitým parametrem pro život slepců (Lövy a kol. 2015). Rozdíly mezi těmito dvěma půdami jsou především vyšší podíl jílu a vody v čedičové půdě. V porovnání čedičové a vápenaté půdy je čedičová půda mnohem hůře zpracovatelná, a to především v období dešťů, neboť v kombinaci s vysokým obsahem jílu vzniká velmi náročně hrabatelná hmota (Hillel 1998). Také na základě studie Lövy a kol. (2017), kde byly v oblasti Gush Halav studovány preference hrabání v suché a vlhké půdě, je zajímavé, že pokud byla půda vlhká, populace preferovaly vlastní půdu, oproti tomu když byla půda vysušená, obě populace hrabaly ochotněji ve vápenaté půdě, ve které je, pokud je suchá, hrabání méně energeticky náročné. Tento rozdíl v hrabacích preferencích mezi mokrou a suchou půdou může být způsoben tím, že ve vlhké půdě jsou slepci schopni detekovat pachové signály pocházející primárně z rostlinných metabolitů a půdní mikroflóry, a tak jedinci lépe rozpoznají (čichem) svůj habitat, na který jsou adaptovaní (Vander Wall 1998). Pro nás je zásadní to, že preference půdy u populací slepce galilejského se mohla vyvinout jako forma reprodukční izolace, což může významně přispět k vývoji ekologické speciace (Lövy a kol. 2017). Důležitou roli by mohli hrát sensorické podněty, které by měly význam v preferencích stanovišť (Lövy a kol. 2017). V doposud nevydané studii Lövy a kol. (Submitted) autoři zkoumali v oblasti Gush Halav asortativní páření mezi těmito populacemi slepce galilejského ve dvou po sobě jdoucích letech. Výsledky ukazují, že samice nepreferovaly samce ze stejného typu půdy, což naznačuje, že reprodukční izolace nevzniká díky asortativnímu páření založenému na výběru partnera. Autoři poukazují na to, že by k tvorbě reprodukční izolace mohlo docházet odlišnou preferencí habitatu (konkrétní půdy).

4.4 Důležitost ekofyziologie při výzkumu ekologické speciace u podzemních savců

Život podzemních savců vyžaduje mnoho specializovaných adaptací, které jim pomáhají vyrovnat se s drsnými podmínkami tohoto prostředí, primárně kvůli extrémně energeticky náročnému stylu života spojeného s hrabáním chodeb (Lacey a kol. 2000, Begall a kol. 2007). Vleck (1979) uvádí, že hrabání je 360-3400x náročnější, než pohyb na povrchu

a náročnost se mění jak s hustotou, kompaktností a tvrdostí půdy, tak i s architektonikou podzemního systému. Obecně se dá říci, že hrabání v měkké půdě je energeticky méně náročné, než hrabání v tvrdé půdě a kvalitou půdy je také ovlivněna rychlost hrabání (Vleck 1979). V tomto ohledu jsou důležité úspory energie, především nízký bazální metabolismus a nízká tělní teplota. Existence „podzemníků“ je kromě toho spojena s nízkou potravní nabídkou, nedostatkem kyslíku a životem v naprosté tmě (Hoffmann a Parsons 1991). Na dostupnost potravních zdrojů a na energetické nároky na hrabání mají vliv sezónní změny, především střídání období dešťů a sucha (Nevo 1999, Begall a kol. 2007). S tvorbou podzemních systémů je spojeno vyhrabávání půdy na povrch, kde jsou tunely uzavřeny krtinami, díky čemuž nedochází k výkyvům teploty a vlhkosti, a v podzemí jsou proto relativně stabilní mikroklimatické podmínky (Buffenstein 2000). Na druhou stranu díky uzavřenému systému chodeb je omezena výměna plynů mezi tunelovým systémem a vnějším prostředím (Buffenstein 2000). To slepcům i jiným striktně podzemním hlodavcům ztěžuje odvod tepla a následné ochlazování těla. Důležitou roli při výměně tepla s okolím hrají tzv. termální okna nejčastěji na břišní straně těla, která jsou charakterizována tenkou a krátkou srstí a tepelné ztráty jsou odváděny přes kontakt s povrchem tunelu (Okrouhlík a kol. 2015). Druhým aspektem je fakt, že vlivem omezené výměny plynů mezi podzemním systémem a nadzemním prostředím je v tunelech nižší koncentrace kyslíku a naopak zvýšená koncentrace oxidu uhličitého (Arieli a Shkolnik 1977). Shams a kol. (2005) zjistili, že půdy obývané izraelskými slepci se výrazně liší vlhkostí, tvrdostí a propustností plynů, což je dáno obsahem jílu a vody. Lehčí půdy jako je vápenatá půda nebo terra rossa mají výrazně vyšší koncentraci kyslíku a nižší hladinu oxidu uhličitého, než je tomu v těžších čedičových půdách, a to především v období dešťů (Shams a kol. 2005). Relativně vysoká vlhkost v podzemních systémech pravděpodobně ovlivňuje i efektivitu metabolismu (Okrouhlík a kol. 2015).

Z výše zmíněných charakteristik podzemního ekotopu je zřejmé, že ekofyziologie bude v životě podzemních savců hrát velmi důležitou roli. Metabolismus je důležitým souborem fyziologických adaptací, které umožňují danému organismu přežít v konkrétních ekologických podmínkách (Schmidt-Nielsen 1997), a proto očekávám, že pracovní metabolismus je vhodným kandidátem na výzkum adaptací spojených s případnou ekologickou speciací u slepce galilejského. Selekční tlak na fyziologické parametry je u podzemních savců velice výrazný (viz výše), což může zapříčinit vznik adaptací na základě lokálních podmínek vycházejících z charakteristik substrátu/půdy.

V našem případě je podstatná efektivita hrabání jedinců v obou substrátech, tedy jejich pracovní metabolismus. Zásadní otázkou zůstává, zdali jedinec z bazaltové půdy má stejně/jinak nastavený pracovní metabolismus jako/než jedinec z rendziny. Právě ekologická odlišnost těchto dvou půd totiž vede k rozdílným selekčním tlakům na slepce žijící v těchto půdách a mohla by se projevit i v ekofyziologických parametrech, které přímo ovlivňují fitness jedince a jeho přežití v dané půdě. To, zda tyto dvě populace vykazují fyziologické adaptace spojené s hrabáním v dané půdě, lze zjistit laboratorním experimentem, který by prokázal, zda jsou slepci opravdu adaptovaní na hrabání ve své půdě a tam také efektivněji pracují, než v půdě druhé. Pokud by toto bylo potvrzeno, lze tvrdit, že slepci z dané mikrolokality vykazují metabolické adaptace, které by mohly přispívat k populačnímu rozrůznění mechanismem ekologické speciace založenému na ekologické rozdílnosti obou zmíněných půd.

5. NAVRŽENÍ EXPERIMENTU ZABÝVAJÍCÍHO SE PRACOVNÍM METABOLISMEM U SLEPCE GALILEJSKÉHO ZE DVOU TYPŮ PŮD

V rámci nastudovaných informací o možné ekologické speciaci probíhající na mikro-lokalitě obývané slepcem galilejským navrhuji provést laboratorní experiment, kde budu porovnávat hrabací metabolismy u dvou populací *N.galili* žijících v čedičové (basalt) a vápenaté (rendzina) půdě. Testovaná hypotéza je, že slepci adaptovaní na život v hutnější a tvrdší čedičové půdě budou mít efektivnější pracovní metabolismus než slepci adaptovaní na lehčí a měkčí vápenatý substrát. Celkem budu testovat 6 slepců z rendziny a 13 slepců z basaltu, kteří byli odchyceni na dlouhodobě studované mikro-lokalitě v Izraeli a v současnosti jsou chováni v univerzitním chovu podzemních savců. Pro tento experiment budu potřebovat dva druhy substrátů, které budou svým složením nejvíce odpovídat půdám, ve kterých slepci žijí v Izraeli. Na to jsem s pomocí pedologa zvolila čedičovou půdu a vápenatý slín v okolí Litoměřic. K pokusu bude potřeba sestrojít aparaturu, která se bude skládat ze dvou hlavních částí – hrabacího tunelu (viz Obr. 13), ve kterém bude probíhat samotný hrabací experiment a „foxbox“, přístroje, který kontinuálně zaznamenává spotřebu kyslíku (viz Obr. 14).



Obrázek 13: Hrabací tunel (vlastní fotografie).



Obrázek 14: Foxbox.

Na základě naměřených koncentrací kyslíku následně vypočítám spotřebu energie vynaloženou každým testovaným jedincem na hrabání. Pracovat budu dle protokolu Jitky Zelové, která prováděla identický pokus s rypoši stříbřítými (Zelová a kol. 2010). Pro každý pokus budu zaznamenávat celkový čas strávený kopáním, odhrabané centimetry a váhu a rektální teplotu zvířete před a po pokusu. Každý jedinec bude testován v obou typech půd. Na základě takto získaných dat se pokusím stanovit, zda existují mezi populacemi slepců žijícími v čedičové a vápenaté půdě rozdíly v hrabacím metabolismu či nikoli.

6. ZÁVĚR

Cílem mé bakalářské práce bylo zhodnotit případy ekologické speciace v přírodě u nezávislých taxonů, a to na základě znalostí, které jsem během doby studia o ekologické speciaci nasbírala. Bylo vybráno několik situací, ve kterých by u konkrétních taxonů mohlo k ekologické speciaci docházet. Na základě článků hovořících pro a proti byly případy vyhodnoceny. Dále bylo poukázáno na další případ – populaci slepce galilejského, u které by mohla probíhat ekologická speciace. Faktory, které by na ní mohly mít vliv, byly detailně probrány. Nakonec byl navržen laboratorní experiment, který by mohl pomoci objasnit, zda u populací slepce galilejského může skutečně docházet k ekologicky podmíněné divergentní selekci, která by mohla hrát zásadní roli v rozrůznění populace slepců obývajících dva odlišné habitaty (půdy), či nikoli.

Na základě velkého množství studií o možné ekologické speciaci jsem si pro detailnější rozbor vybrala tři nejznámější taxony, a sice koljušky tříostné, cichlidy a Darwinovy pěnkavy. Na základě porovnávání studií jsem zhodnotila, že ekologická speciace pravděpodobně probíhá u třech z šesti druhových komplexů koljušek, u kterých byla zaznamenána značná divergence ve zbarvení a morfologii a bylo splněno asortativní páření spojené s velikostí těla. Zbylé tři komplexy dostatečně nepodporovaly vznik ekologické speciace, neboť u nich nejsou dostatečně vyvinuty ekologicky podmíněné divergentní znaky. Také vznik populací cichlid v jezerních systémech byl spojen s ekologickou speciací, a sice v jezerech Apoyo, Xiloa a Victoria. Podobně jako u koljušek docházelo u populací cichlid k asortativnímu páření na základě barevného polymorfismu nebo velikosti, divergentní selekce byla výrazná ve tvaru čelisti v závislosti na potravní specializaci. Nejednoznačně hovoří studie pro cichlidy v ostatních jezerech, protože buď není sexuální selekce ekologicky podmíněna, nebo je potřeba dalšího výzkumu. Asi nejrozmanitějším taxonem probíhající ekologicky založené adaptivní radiace jsou Darwinovy pěnkavy, u kterých probíhá značná divergentní selekce založená na odlišných morfologiích zobáku. S tím spjatá divergence zpěvu je hlavním faktorem pro sexuální výběr samic.

Ostatní případy, které byly rozebrány pouze okrajově, jsem zhodnotila následovně. Ekologická speciace by pravděpodobně mohla probíhat u těchto taxonů - vrtule jabloňové (*Rhagoletis pomonella*), kyjatky hrachové (*Acyrtosiphon pisum*), motýlů z čeledi babočkovití (*Heliconius cydno* a *Heliconius melpomene*), žab rodu *Epipedobates*, ještěřů druhu *Aspidoscelis inornata*, *Sceloporus undulatus* a *Holbrookia maculata*, sojek rodu *Aphelocoma* a kosatky dravé (*Orcinus orca*). Ostatní studované taxony v této práci na

základě ekologické speciace nevyhovovaly nebo nebyl dodnes proveden dostatečný výzkum k jejímu odhalení. Zajímavý však bude především budoucí výzkum slepce galilejského, který je podle mě jedním z těch, u kterých již několikrát zmiňovaná ekologická speciace probíhá, neboť ekologická odlišnost půd může mít viditelně velký vliv na rozrůznění populace. I přesto, že se asortativní páření nezakládá na výběru partnera, reprodukční izolace by mohla vznikat právě díky preferencím na odlišný typ půdy. Co však nebylo doposud zjištěno, jsou tělesné rozdíly v adaptaci na konkrétní prostředí, které by mohly vést buďto k potvrzení ekologické speciace nebo k nedostatečně silné selekci.

7. LITERATURA

- Abbott I., Abbott L. K., & Grant P. R. (1977). Comparative ecology of Galapagos ground finches (*Geospiza Gould*): evaluation of the importance of floristic diversity and interspecific competition. *Ecological Monographs*, 47(2), 151-184.
- Abzhanov A., Protas M., Grant B. R., Grant P. R., & Tabin C. J. (2004). Bmp4 and morphological variation of beaks in Darwin's finches. *Science*, 305(5689), 1462-1465.
- Arieli R., Ar A., & Shkolnik A. (1977). Metabolic responses of a fossorial rodent (*Spalax ehrenbergi*) to simulated burrow conditions. *Physiological Zoology*, 50(1), 61-75.
- Arslan A., Kryštufek B., Matur F., & Zima J. (2016). Review of chromosome races in blind mole rats (*Spalax* and *Nannospalax*). *Folia Zoologica*, 65(4), 249-301.
- Baird R. W., Abrams P. A., & Dill L. M. (1992). Possible indirect interactions between transient and resident killer whales: implications for the evolution of foraging specializations in the genus *Orcinus*. *Oecologia*, 89(1), 125-132.
- Barluenga M., & Meyer A. (2004). The Midas cichlid species complex: incipient sympatric speciation in Nicaraguan cichlid fishes?. *Molecular ecology*, 13(7), 2061-2076.
- Barluenga M., Stölting K. N., Salzburger W., Muschick M., & Meyer A. (2006). Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature*, 439(7077), 719.
- Begall S., Burda H., Schleich C. E. (2007) *Subterranean rodents: news from underground* (Springer-Verlag, Heidelberg).
- Berner D., Grandchamp A. C., Hendry A. P. (2009). Variable progress toward ecological speciation in parapatry: stickleback across eight lake-stream transitions. *Evolution*, 63(7), 1740-1753.
- Blais J., Plenderleith M., Rico C., Taylor M. I., Seehausen O., van Oosterhout C., & Turner, G. F. (2009). Assortative mating among Lake Malawi cichlid fish populations is not simply predictable from male nuptial colour. *BMC Evolutionary Biology*, 9(1), 53.
- Bolnick D. I. (2011). Sympatric speciation in threespine stickleback: why not?. *International Journal of Ecology*.
- Boughman J. W. (2002). How sensory drive can promote speciation. *Trends in ecology & Evolution*, 17(12), 571-577.
- Bowman R. I. (1983). The evolution of song in Darwin's Finches. In *Patterns of evolution in Galapagos organisms* (eds R. I. Bowman, M. Berson & A. E. Leviton), pp. 237-537.
- Briggs D., & Walters S. M. (2001). *Proměnlivost a evoluce rostlin*. Univerzita Palackého.

- Buffenstein R. (2000). Ecophysiological responses of subterranean rodents to underground habitats. *Life underground: the biology of subterranean rodents* (EA Lacey, JL Patton, and GN Cameron, eds.). University of Chicago Press, Illinois, 62-110.
- Bunje P. M., Barluenga M., Meyer A. (2007). Sampling genetic diversity in the sympatrically and allopatrically speciating Midas cichlid species complex over a 16 year time series. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1), 25.
- Burress E. D., Duarte A., Serra W. S. & Loureiro M. (2015). Rates of piscivory predict pharyngeal jaw morphology in a piscivorous lineage of cichlid fishes. *Ecology of Freshwater Fish* 25: 590–598.
- Caccone A., Gentile G., Gibbs J. P., Fritts T. H., Snell H. L., Betts J., & Powell J. R. (2002). Phylogeography and history of giant Galápagos tortoises. *Evolution*, 56(10), 2052-2066.
- Carleton K. L., Parry J. W., Bowmaker J. K., Hunt D. M., & Seehausen O. L. E. (2005). Colour vision and speciation in Lake Victoria cichlids of the genus *Pundamilia*. *Molecular Ecology*, 14(14), 4341-4353.
- Chen Z. J. (2007). Genetic and epigenetic mechanisms for gene expression and phenotypic variation in plant polyploids. *Annual review of plant biology* 58, 377-406.
- Chouinard A., Pigeon D., & Bernatchez L. (1996). Lack of specialization in trophic morphology between genetically differentiated dwarf and normal forms of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis* Mitchell) in Lac de l'Est, Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 74(11), 1989-1998.
- Christensen R., Kleindorfer S., & Robertson J. (2006). Song is a reliable signal of bill morphology in Darwin's small tree finch *Camarhynchus parvulus*, and vocal performance predicts male pairing success. *Journal of Avian Biology*, 37(6), 617-624.
- Christensen R., & Kleindorfer S. (2007). Assortative pairing and divergent evolution in Darwin's Small Tree Finch, *Camarhynchus parvulus*. *Journal of Ornithology*, 148(4), 463-470.
- Coyne J. A., Orr H. A. (2004). *Speciation*: Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Danley P. D., & Kocher T. D. (2001). Speciation in rapidly diverging systems: lessons from Lake Malawi. *Molecular Ecology*, 10(5), 1075-1086.
- Darwin C. (1859). *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life* (J. Murray, London).
- Dobzhansky T. (1937). Genetic nature of species differences. *The American Naturalist*, 71(735), 404-420.

- Deutsch J. C. (1997). Colour diversification in Malawi cichlids: evidence for adaptation, reinforcement or sexual selection?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62(1), 1-14.
- Egger B., Obermüller B., Eigner E., Sturmbauer C., & Sefc K. M. (2008). Assortative mating preferences between colour morphs of the endemic Lake Tanganyika cichlid genus *Tropheus*. In *Patterns and Processes of Speciation in Ancient Lakes* (pp. 37-48). Springer, Dordrecht.
- Elmer K. R., Lehtonen T. K., & Meyer A. (2009). Color assortative mating contributes to sympatric divergence of neotropical cichlid fish. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 63(10), 2750-2757.
- Elmer K. R., Fan, S., Gunter H. M., Jones J. C., Boekhoff S., Kuraku S., & Meyer A. (2010). Rapid evolution and selection inferred from the transcriptomes of sympatric crater lake cichlid fishes. *Molecular ecology*, 19, 197-211.
- Elmer K. R., Kusche H., Lehtonen T. K., & Meyer A. (2010). Local variation and parallel evolution: morphological and genetic diversity across a species complex of neotropical crater lake cichlid fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1547), 1763-1782.
- Elmer K. R., Lehtonen T. K., Fan S., & Meyer A. (2013). Crater lake colonization by neotropical cichlid fishes. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 67(1), 281-288.
- Elmer K. R., Fan S., Kusche H., Spreitzer M. L., Kautt A. F., Franchini P., & Meyer A. (2014). Parallel evolution of Nicaraguan crater lake cichlid fishes via non-parallel routes. *Nature Communications*, 5, 5168.
- Endler J. A. (1977). *Geographic variation, speciation, and clines* (No. 10). Princeton University Press.
- Flegr J. (2005). *Evoluční biologie*. Academia.
- Fryer G. (2001). On the age and origin of the species flock of haplochromine cichlid fishes of Lake Victoria. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268(1472), 1147-1152.
- Gallardo M. H., Bickham J. W., Honeycutt R. L., Ojeda R. A., & Köhler N. (1999). Discovery of tetraploidy in a mammal. *Nature*, 401(6751), 341.
- Gallardo M. H., Kausel G., Jiménez A., Bacquet C., González C., Figueroa J., Köhler N., Ojeda R. (2004). Whole-genome duplications in South American desert rodents (Octodontidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(4), 443-451.

- Gante H. F., & Salzburger W. (2012). Evolution: cichlid models on the runaway to speciation. *Current biology*, 22(22), R956-R958.
- Gavrilets S., Li H., & Vose M. D. (2000). Patterns of parapatric speciation. *Evolution*, 54(4), 1126-1134.
- Grant P. R. (1999). *Ecology and evolution of Darwin's finches*. Princeton University Press.
- Grant P. R., Grant B. R., & Petren K. (2000). The allopatric phase of speciation: the sharp-beaked ground finch (*Geospiza difficilis*) on the Galápagos islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 69(3), 287-317.
- Grant P. R., & Grant B. R. (2002). Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science*, 296(5568), 707-711.
- Grant P. R., & Grant B. R. (2003). Reversed sexual dimorphism in the beak of a finch. *Ibis*, 145(2), 341-343.
- Grant P. R., Grant B. R., Markert J. A., Keller L. F., & Petren K. (2004). Convergent evolution of Darwin's finches caused by introgressive hybridization and selection. *Evolution*, 58(7), 1588-1599.
- Grant P. R., & Grant B. R. (2006). Evolution of character displacement in Darwin's finches. *science*, 313(5784), 224-226.
- Grant P. R., & Grant B. R. (2007). *How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches*. Princeton University Press.
- Grant P. R., & Grant B. R. (2008a). Pedigrees, assortative mating and speciation in Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 275(1635), 661-668.
- Grant B. R., & Grant P. R. (2008b). Fission and fusion of Darwin's finches populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1505), 2821-2829.
- Grant P. R., & Grant B. R. (2009). The secondary contact phase of allopatric speciation in Darwin's finches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, pnas-0911761106.
- Grant P. R., Grant B. R. (2011). *How and why species multiply: the radiation of Darwin's finches*. Princeton University Press.
- Grehan J. (2001). Biogeography and evolution of the Galapagos: integration of the biological and geological evidence. *Biological Journal of the Linnean Society*, 74(3), 267-287.
- Gross L. (2006). Demonstrating the theory of ecological speciation in Cichlids. *PLoS biology*, 4(12), e449.

- Hadid Y., Tzur S., Pavlíček T., Šumbera R., Šklíba J., Lövy M. & Nevo, E. (2013). Possible incipient sympatric ecological speciation in blind mole rats (*Spalax*). Proceedings of the National Academy of Sciences, 110(7), 2587-2592.
- Hadid Y., Pavlíček T., Beiles A., Ianovici R., Raz S., & Nevo E. (2014). Sympatric incipient speciation of spiny mice *Acomys* at “Evolution Canyon,” Israel. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111(3), 1043-1048.
- Hendry A. P., Taylor E. B., & McPhail J. D. (2002). Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the Misty system. *Evolution*, 56(6), 1199-1216.
- Herler J., Kerschbaumer M., Mitteroecker P., Postl L., & Sturmbauer C. (2010). Sexual dimorphism and population divergence in the Lake Tanganyika cichlid fish genus *Tropheus*. *Frontiers in Zoology*, 7(1), 4.
- Herrel A., Podos J., Vanhooydonck B., & Hendry A. P. (2009). Force–velocity trade-off in Darwin's finch jaw function: a biomechanical basis for ecological speciation?. *Functional Ecology*, 23(1), 119-125.
- Heth G., & Nevo E. (1981). Origin and evolution of ethological isolation in subterranean mole rats. *Evolution*, 35(2), 259-274.
- Hillel D. (1998). *Environmental Soil Physics*. San Diego, USA: Academic Press.
- Hoffmann A. A., Parsons P. A. (1991) *Evolutionary genetics and environmental stress*. Oxford University Press, Oxford.
- Honma Y., & Tamura E. (1984). Anatomical and behavioral differences among threespine sticklebacks: the marine form, the landlocked form and their hybrids. *Acta Zoologica*, 65(2), 79-87.
- Hood G. R., Forbes A. A., Powell T. H., Egan S. P., Hamerlinck G., Smith J. J., & Feder J. L. (2015). Sequential divergence and the multiplicative origin of community diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(44), E5980-E5989.
- Huber S. K., & Podos J. (2006). Beak morphology and song features covary in a population of Darwin's finches (*Geospiza fortis*). *Biological Journal of the Linnean Society*, 88(3), 489-498.
- Huber S. K., León L. F. D., Hendry A. P., Bermingham E., & Podos J. (2007). Reproductive isolation of sympatric morphs in a population of Darwin's finches. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274(1619), 1709-1714.

- Johnson T. C., Scholz C. A., Talbot M. R., Kelts K., Ricketts R. D., Ngobi G., & McGill J. W. (1996). Late Pleistocene desiccation of Lake Victoria and rapid evolution of cichlid fishes. *Science*, 273(5278), 1091-1093.
- Jordan D. S. (1905). The origin of species through isolation. *Science*, 22(566), 545–562. doi:10.1126/science.
- Kautt A. F., Elmer K. R., & Meyer A. (2012). Genomic signatures of divergent selection and speciation patterns in a “natural experiment”, the young parallel radiations of Nicaraguan crater lake cichlid fishes. *Molecular Ecology*, 21(19), 4770–4786.
- Kautt A. F., Machado □ Schiaffino G., Torres □ Dowdall J., & Meyer A. (2016). Incipient sympatric speciation in Midas cichlid fish from the youngest and one of the smallest crater lakes in Nicaragua due to differential use of the benthic and limnetic habitats?. *Ecology and evolution*, 6(15), 5342-5357.
- Kimchi T., Terkel J. (2002). Seeing and not seeing. *Current Opinion in Neurobiology* 2002, 12:728–734.
- Kusche H., Recknagel H., Elmer K. R., & Meyer A. (2014). Crater lake cichlids individually specialize along the benthic–limnetic axis. *Ecology and evolution*, 4(7), 1127-1139.
- Lacey E. A., Feder J. L., Cameron G. N. (2000) *Life underground: the biology of subterranean rodents*. University of Chicago Press, Chicago.
- Lack D. (1947). *Darwin's Finches*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Lack D. (1953). Darwin's finches. *Scientific American*, 188(4), 66-73.
- Lande R. (1979). Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to brain: body size allometry. *Evolution*, 33(1Part2), 402-416.
- Lamichhaney S., Berglund J., Almén M. S., Maqbool K., Grabherr M., Martinez-Barrio A. & Grant B. R. (2015). Evolution of Darwin’s finches and their beaks revealed by genome sequencing. *Nature*, 518(7539), 371.
- Laporte M., Dalziel A. C., Martin N., Bernatchez L. (2016). Adaptation and acclimation of traits associated with swimming capacity in Lake Whitefish (*Coregonus clupeaformis*) ecotypes. *BMC evolutionary biology*, 16(1), 160.
- Lavin P. A., & McPhail J. D. (1993). Parapatric lake and stream sticklebacks on northern Vancouver Island: disjunct distribution or parallel evolution?. *Canadian Journal of Zoology*, 71(1), 11-17.
- LeDuc R. G., Robertson K. M., & Pitman R. L. (2008). Mitochondrial sequence divergence among Antarctic killer whale ecotypes is consistent with multiple species. *Biology Letters*, 4(4), 426-429.

- Levitte D., (2001) Geological Map of Zefat 1:50,000. Geological Survey of Israel, Jerusalem.
- Li K., Hong W., Jiao H., Wang G. D., Rodriguez K. A., Buffenstein R. & Zhao H. (2015). Sympatric speciation revealed by genome-wide divergence in the blind mole rat *Spalax*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(38), 11905-11910.
- Li K., Wang, L., Knisbacher B. A., Xu Q., Levanon E. Y., Wang H., & Buchumenski I. (2016). Transcriptome, genetic editing, and microRNA divergence substantiate sympatric speciation of blind mole rat, *Spalax*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(27), 7584-7589.
- Lövy M., Šklíba J., Hrouzková E., Dvořáková V., Nevo E., & Šumbera R. (2015). Habitat and burrow system characteristics of the blind mole rat *Spalax galili* in an area of supposed sympatric speciation. *PLoS one*, 10(7), e0133157.
- Lövy M., Šklíba J., Šumbera R., & Nevo E. (2017). Soil preference in blind mole rats in an area of supposed sympatric speciation: do they choose the fertile or the familiar?. *Journal of Zoology*, 303(4), 291-300.
- Lövy M., Šumbera R., Heth G., & Nevo E. (Submitted). Presumed ecological speciation in blind mole rats: does soil type influence mate preferences?. *Ethology Ecology & Evolution*.
- Maan M. E., Seehausen O., Söderberg L., Johnson L., Ripmeester E. A., Mrosso H. D., & Van Alphen J. J. (2004). Intraspecific sexual selection on a speciation trait, male coloration, in the Lake Victoria cichlid *Pundamilia nyererei*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 271(1556), 2445-2452.
- Maan M. E., Seehausen O., & Van Alphen J. J. (2010). Female mating preferences and male coloration covary with water transparency in a Lake Victoria cichlid fish. *Biological Journal of the Linnean Society*, 99(2), 398-406.
- Mallet J., McMillan W. O., & Jiggins C. D. (1998). Mimicry and warning color at the boundary between races and species. *Endless forms: species and speciation*, 390-403.
- Manov I., Hirsh M., Iancu T. C., Malik A., Sotnichenko N., Band M., & Shams I. (2013). Pronounced cancer resistance in a subterranean rodent, the blind mole-rat, *Spalax*: in vivo and in vitro evidence. *BMC biology*, 11(1), 91.
- Martin A., Kapan D. D., & Gilbert L. E. (2010). Wing Patterns in the Mist. *PLoS Genet*, 6(2), e1000822.

- Martin C. H. (2012). Weak disruptive selection and incomplete phenotypic divergence in two classic examples of sympatric speciation: Cameroon crater lake cichlids. *Am. Nat.* 180: E90-E109.
- Martin C. H. (2013). Strong assortative mating by diet, color, size, and morphology but limited progress toward sympatric speciation in a classic example: Cameroon crater lake cichlids. *Evolution*, 67(7), 2114-2123.
- Martin C. H., Cutler J. S., Friel J. P., Denning Touokong C., Coop G., & Wainwright P. C. (2015). Complex histories of repeated gene flow in Cameroon crater lake cichlids cast doubt on one of the clearest examples of sympatric speciation. *Evolution*, 69(6), 1406-1422.
- Mayr E. (1954). *Change of genetic environment and evolution*.
- Mayr E. (1963). *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge.
- Mayr E. (1982). Processes of speciation in animals. *Mechanisms of Speciation*, 1-19.
- McCormack J. E., Peterson A. T., Bonaccorso E., & Smith T. B. (2008). Speciation in the highlands of Mexico: genetic and phenotypic divergence in the Mexican jay (*Aphelocoma ultramarina*). *Molecular Ecology*, 17(10), 2505-2521.
- McCormack J. E., Heled J., Delaney K. S., Peterson A. T., & Knowles L. L. (2011). Calibrating divergence times on species trees versus gene trees: implications for speciation history of *Aphelocoma* jays. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(1), 184-202.
- McKaye K. R., Stauffer J. R., van den Berghe E. P., Vivas R., Perez L. L., McCrary J. K., & Kocher T. D. (2002). Behavioral, morphological and genetic evidence of divergence of the Midas cichlid species complex in two Nicaraguan crater lakes. *Cuadernos de Investigación de la UCA*, 12, 19-47.
- McKinnon J. S., & Rundle H. D. (2002). Speciation in nature: the threespine stickleback model systems. *Trends in ecology & evolution*, 17(10), 480-488.
- McPhail J. D. (1969). Predation and the evolution of a stickleback (*Gasterosteus*). *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 26(12), 3183-3208.
- McPhail J. D. (1993). Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): origin of the species pairs. *Canadian Journal of Zoology*, 71(3), 515-523.
- McPhail J. D. (1994) Speciation and the evolution of reproductive isolation in the sticklebacks (*Gasterosteus*) of south-western British Columbia. In *The Evolutionary Biology of the Threespine Stickleback* (Bell M.A. and Foster S.A., eds), pp. 399-437,

- Merrill R. M., Wallbank R. W., Bull V., Salazar P. C., Mallet J., Stevens M., Jiggins C. D. (2012). Disruptive ecological selection on a mating cue. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 279(1749), 4907-4913.
- Moles M. D., Johnston T., Robinson B. W., Leggett W. (2010). Morphological and trophic differentiation of growth morphotypes of walleye (*Sander vitreus*) from Lake Winnipeg, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 88(10), 950-960.
- Naisbit R. E., Jiggins C. D., & Mallet J. (2001). Disruptive sexual selection against hybrids contributes to speciation between *Heliconius cydno* and *Heliconius melpomene*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 268(1478), 1849-1854.
- Németh A., Révay T., Hegyeli Z., Farkas J., Czabán D., Rózsás A., & Csorba G. (2009). Chromosomal forms and risk assessment of *Nannospalax* (superspecies *leucodon*) (Mammalia: Rodentia) in the Carpathian Basin. *Folia zoologica*, 58(3), 349.
- Nevo E., & Shkolnik A. (1974). Adaptive metabolic variation of chromosome forms in mole rats, *Spalax*. *Experientia*, 30(7), 724-726.
- Nevo E. 1979. Adaptive convergence and divergence of subterranean mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 269 -308.
- Nevo E. (1985). Speciation in action and adaptation in subterranean mole rats: patterns and theory. *Italian Journal of Zoology*, 52(1-2), 65-95.
- Nevo E. (1991). Evolutionary theory and processes of active speciation and adaptive radiation in subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Israel. *Evolutionary biology*, 25, 1-125.
- Nevo E., & Bar-El H. (1976). Hybridization and speciation in fossorial mole rats. *Evolution*, 30(4), 831-840.
- Nevo E., Filippucci M. G., Redi C., Simson S., Heth G., & Beiles A. (1995). Karyotype and genetic evolution in speciation of subterranean mole rats of the genus *Spalax* in Turkey. *Biological Journal of the Linnean Society*, 54(3), 203-229.
- Nevo E. (1999). Mosaic evolution of subterranean mammals: regression, progression, and global convergence. Oxford University Press.
- Nevo E., Ivanitskaya E., & Beiles A. (2001). Adaptive radiation of blind subterranean mole rats: naming and revisiting the four sibling species of the *Spalax ehrenbergi* superspecies in Israel: *Spalax galili* (2n= 52), *S. golani* (2n= 54), *S. carmeli* (2n= 58) and *S. judaei* (2n= 60). Backhuys Publishers, Leiden.

- Nevo E (2013) Stress, adaptation, and speciation in the evolution of the blind mole rat, *Spalax*, in Israel. *Mol Phylogenet Evol* 66:515–525.
- Noor M. A. (1999). Reinforcement and other consequences of sympatry 2. *Heredity*, 83(5), 503.
- Nosil P. (2012). *Ecological speciation*. Oxford University Press.
- Nosil P., & Schluter D. (2011). The genes underlying the process of speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(4), 160-167.
- Ödeen A., Florin A. B. (2002). Sexual selection and peripatric speciation: the Kaneshiro model revisited. *Journal of Evolutionary Biology*, 15(2), 301-306.
- Okrouhlík J., Burda H., Kunc P., Knížková I., & Šumbera R. (2015). Surprisingly low risk of overheating during digging in two subterranean rodents. *Physiology & behavior*, 138, 236-241.
- Owen R. B., Crossley R., Johnson T. C., Tweddle D., Kornfield I., Davison S., & Engstrom D. E. (1990). Major low levels of Lake Malawi and their implications for speciation rates in cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*, 240(1299), 519-553.
- Panhuis T. M., Butlin R., Zuk M., & Tregenza T. (2001). Sexual selection and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(7), 364-371.
- Parsons P. A. (2005). Environments and evolution: interactions between stress, resource inadequacy and energetic efficiency. *Biol Rev* 80:589–610.
- Pavlíček T., Sharon D., Kravchenko V., Saaroni H., Nevo E. (2003). Microclimatic interslope differences underlying biodiversity contrasts in “Evolution Canyon”, Mt. Carmel, Israel. *Israel Journal of Earth Sciences*, 52(1).
- Peterson A. T. (1992). Philopatry and genetic differentiation in the *Aphelocoma* jays (Corvidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 47(3), 249-260.
- Peterson A. T., & Burt D. B. (1992). Phylogenetic history of social evolution and habitat use in the *Aphelocoma* jays. *Animal Behaviour*, 44(5), 859-866.
- Peterson A. T. (1993). Adaptive geographical variation in bill shape of scrub jays (*Aphelocoma coerulescens*). *The American Naturalist*, 142(3), 508-527.
- Petren K., Grant B. R., & Grant P. R. (1999). A phylogeny of Darwin's finches based on microsatellite DNA length variation. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1417), 321-329.
- Piálek L., Dragová K., Casciotta J., Almirón A. & Říčan O. (2015). Description of two new species of *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) from the Lower Iguazú River with a

- taxonomic reappraisal of *C. iguassuensis*, *C. tesay* and *C. yaha*. *Historia Natural (Tercera Serie)* 5: 5–27.
- Piálek L., Burress E., Dragová K., Almirón A., Casciotta J., & Říčan O. (2019). Phylogenomics of pike cichlids (Cichlidae: *Crenicichla*) of the *C. mandelburgeri* species complex: rapid ecological speciation in the Iguazú River and high endemism in the Middle Paraná basin. *Hydrobiologia*, 1-21.
- Pigeon D., Chouinard A., & Bernatchez L. (1997). Multiple modes of speciation involved in the parallel evolution of sympatric morphotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Salmonidae). *Evolution*, 51(1), 196-205.
- Pitman R. L., & Ensor P. (2003). Three forms of killer whales (*Orcinus orca*) in Antarctic waters. *Journal of Cetacean Research and Management*, 5(2), 131-140.
- Podos J., Dybbøe R., & Jensen M. O. (2013). Ecological speciation in Darwin's finches: parsing the effects of magic traits. *Current Zoology*, 59(1), 8-19.
- Recknagel H., Kusche H., Elmer K. R., Meyer A. Two new endemic species in the Midas cichlid species complex from Nicaraguan crater lakes: *Amphilophus tolteca* and *Amphilophus viridis* (Perciformes, Cichlidae). *Aqua*. 2013;19(4).
- Reinthal P. N. (1990). Morphological analyses of the neurocranium of a group of rock-dwelling cichlid fishes (Cichlidae: Perciformes) from Lake Malawi, Africa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 98(2), 123-139.
- Rice W. R., & Hostert E. E. 1993. Laboratory experiments on speciation - what have we learned in 40 years? *Evolution* 47:1637–53.
- Rice N. H., Martínez-Meyer E., & Peterson A. T. (2003). Ecological niche differentiation in the *Aphelocoma* jays: a phylogenetic perspective. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(3), 369-383.
- Richmond J. Q., & Reeder T. W. (2002). Evidence for parallel ecological speciation in scincid lizards of the *Eumeces skiltonianus* species group (Squamata: Scincidae). *Evolution*, 56(7), 1498-1513.
- Riesch R., Barrett-Lennard L. G., Ellis G. M., Ford J. K., Deecke V. B. (2012). Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales?. *Biological Journal of the Linnean Society*, 106(1), 1-17.
- Roberts J. L., Brown J. L., von May R., Arizabal W., Schulte R., & Summers K. (2006). Genetic divergence and speciation in lowland and montane Peruvian poison frogs. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 41(1), 149-164.

- Roberts J. L., Brown J. L., Schulte R., Arizabal W., & Summers K. (2007). Rapid diversification of colouration among populations of a poison frog isolated on sky peninsulas in the central cordilleras of Peru. *Journal of Biogeography*, 34(3), 417-426.
- Robertson J. M., & Rosenblum E. B. (2009). Rapid divergence of social signal coloration across the White Sands ecotone for three lizard species under strong natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(2), 243-255.
- Robinson M., Catzefflis F., Briolay J., & Mouchiroud D. (1997). Molecular phylogeny of rodents, with special emphasis on murids: evidence from nuclear gene LCAT. *Molecular phylogenetics and evolution*, 8(3), 423-434.
- Rodgers T. L., & Fitch H. S. (1947). *Variation in the skinks (Reptilia: Lacertilia) of the skiltonianus group*. University of California Press.
- Rosenblum E. B. (2005). Convergent evolution and divergent selection: lizards at the White Sands ecotone. *The American Naturalist*, 167(1), 1-15.
- Rosenblum E. B., & Harmon L. J. (2011). “Same same but different”: replicated ecological speciation at White Sands. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 65(4), 946-960.
- Rundell R. J., & Price T. D. (2009). Adaptive radiation, nonadaptive radiation, ecological speciation and nonecological speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(7), 394-399.
- Rundle H. D. (2002). A test of ecologically dependent postmating isolation between sympatric sticklebacks. *Evolution*, 56(2), 322-329.
- Rundle H. D., & Schluter D. (2004). Natural selection and ecological speciation in sticklebacks. *Adaptive speciation*, 19(3), 192-209.
- Rundle H. D., Nosil P. (2005). Ecological speciation. *Ecology letters*, 8(3), 336-352.
- Řičan O., Almirón A. & Casciotta J., 2017. Rediscovery of *Crenicichla yaha* (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyological Contributions of PecesCriollos* 50: 1–8.
- Salzburger W., Baric S., & Sturmbauer C. (2002). Speciation via introgressive hybridization in East African cichlids?. *Molecular Ecology*, 11(3), 619-625.
- Savić I., Soldatović B., & Pantić N. (1984). Karyotype evolution and taxonomy of the genus *Nannospalax* Palmer, 1903, Mammalia, in Europe.
- Savic I. R., & Nevo E. (1990). The Spalacidae: evolutionary history, speciation and population biology. *Progress in clinical and biological research*, 335, 129-153.
- Savolainen V., Anstett M. C., Lexer C., Hutton I., Clarkson J. J., Norup M. V. & Baker W. J. (2006). Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature*, 441(7090), 210.

- Schliewen U. K., & Klee B. (2004). Reticulate sympatric speciation in Cameroonian crater lake cichlids. *Frontiers in zoology*, 1(1), 5
- Schliewen U., Rassmann K., Markmann M., Markert J., Kocher T., & Tautz D. (2001). Genetic and ecological divergence of a monophyletic cichlid species pair under fully sympatric conditions in Lake Ejagham, Cameroon. *Molecular Ecology*, 10(6), 1471-1488.
- Schluter D., & Grant P. R. (1984). Ecological correlates of morphological evolution in a Darwin's finch, *Geospiza difficilis*. *Evolution*, 38(4), 856-869.
- Schluter D., & McPhail J. D. (1992). Ecological character displacement and speciation in sticklebacks. *The American Naturalist*, 140(1), 85-108.
- Schluter D. (1995). Adaptive radiation in sticklebacks: trade-offs in feeding performance and growth. *Ecology*, 76(1), 82-90.
- Schluter D., & Nagel L. M. (1995). Parallel speciation by natural selection. *The American Naturalist*, 146(2), 292-301.
- Schluter, D. (1996). Ecological causes of adaptive radiation. *The American Naturalist*, 148, 40-64.
- Schluter D. (2000). Ecological character displacement in adaptive radiation. *The american naturalist*, 156, 4-16.
- Schluter D. (2001). Ecology and the origin of species. *Trends in ecology & evolution*, 16(7), 372-380.
- Schluter D., & Grant P. R. (1984). Ecological correlates of morphological evolution in a Darwin's finch, *Geospiza difficilis*. *Evolution*, 38(4), 856-869.
- Schluter D., & Price T. (1993). Honesty, perception and population divergence in sexually selected traits. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 253(1336), 117-122.
- Schmidt-Nielsen K. (1997). *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press.
- Schwarz D., Robertson H. M., Feder J. L., Varala K., Hudson M. E., Ragland G. J., Berlocher S. H. (2009). Sympatric ecological speciation meets pyrosequencing: sampling the transcriptome of the apple maggot *Rhagoletis pomonella*. *Bmc Genomics*, 10(1), 633.
- Seehausen O. (2002). Patterns in fish radiation are compatible with Pleistocene desiccation of Lake Victoria and 14 600 year history for its cichlid species flock. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1490), 491-497.

- Seehausen O. (2009). Progressive levels of trait divergence along a 'speciation transect' in the Lake Victoria cichlid fish *Pundamilia*.
- Shams I., Avivi A., & Nevo E. (2005). Oxygen and carbon dioxide fluctuations in burrows of subterranean blind mole rats indicate tolerance to hypoxic–hypercapnic stresses. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 142(3), 376-382.
- Shaw P. W., Turner G. F., Rizman Idid M., Robinson R. L., & Carvalho G. R. (2000). Genetic population structure indicates sympatric speciation of Lake Malawi pelagic cichlids. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267(1459), 2273-2280.
- Smadja C. M., Canbäck B., Vitalis R., Gautier M., Ferrari J., Zhou J. J., & Butlin R. K. (2012). Large-scale candidate gene scan reveals the role of chemoreceptor genes in host plant specialization and speciation in the pea aphid. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 66(9), 2723-2738.
- Stauffer Jr J. R., McCrary J. K., & Black K. E. (2008). Three new species of cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) from Lake Apoyo, Nicaragua. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 121(1), 117-129.
- Storch D. (2000). O vzniku druhů přirozeným výběrem. *Vesmír* 79, 550.
- Sturmbauer C., & Meyer A. (1992). Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. *Nature*, 358(6387), 578.
- Sturmbauer C., Baric S., Salzburger W., Rüber L., & Verheyen E. (2001). Lake level fluctuations synchronize genetic divergences of cichlid fishes in African lakes. *Molecular Biology and Evolution*, 18(2), 144-154.
- Summers K., Weigt L. A., Boag P., & Bermingham E. (1999). The evolution of female parental care in poison frogs of the genus *Dendrobates*: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Herpetologica*, 254-270.
- Sussman D. (1985). Apoyo caldera, Nicaragua: A major quaternary silicic eruptive center. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 24(3-4), 249-282.
- Tonnis B., Grant P. R., Grant B. R., & Petren K. (2005). Habitat selection and ecological speciation in Galápagos warbler finches (*Certhidea olivacea* and *Certhidea fusca*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1565), 819-826.
- Topachevskii V. A. (1969). Fauna of the USSR: Mammals Mole-Rats. Spalacidae. *Akad. Nauk USSR New Ser*, 99(3), 3.

- Trewavas E., Green J., & Corbet S. A. (2009). Ecological studies on crater lakes in West Cameroon Fishes of Barombi Mbo. *Journal of Zoology*, 167(1), 41–95.
- Vander Wall S. B. (1998). Foraging success of granivorous rodents: effects of variation in seed and soil water on olfaction. *Ecology* 79, 233–241.
- Van Devender T. R. (Ed.). (2006). *The Sonoran desert tortoise: natural history, biology, and conservation*. University of Arizona Press.
- Verzijden M. N., & ten Cate C. (2007). Early learning influences species assortative mating preferences in Lake Victoria cichlid fish. *Biology letters*, 3(2), 134-136.
- Via S. (1999). Reproductive isolation between sympatric races of pea aphids. I. Gene flow restriction and habitat choice. *Evolution*, 53(5), 1446-1457.
- Via S., Bouck A. C., & Skillman S. (2000). Reproductive isolation between divergent races of pea aphids on two hosts. II. Selection against migrants and hybrids in the parental environments. *Evolution*, 54(5), 1626-1637.
- Williams G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100(916), 687-690.
- Vincek V., O'Huigin C., Satta Y., Takahata N., Boag P. T., Grant P. R., & Klein J. (1997). How large was the founding population of Darwin's finches?. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1378), 111-118.
- Vleck D. (1979). The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiological Zoology*, 52(2), 122-136.
- Wagner C. E., Harmon L. J., and Seehausen O. (2012). Ecological opportunity and sexual selection together predict adaptive radiation. *Nature* 487, 366–370.
- Wilding C. S., Butlin R. K., & Grahame J. (2001). Differential gene exchange between parapatric morphs of *Littorina saxatilis* detected using AFLP markers. *Journal of Evolutionary Biology*, 14(4), 611-619.
- Wilson D. E., & Reeder D. M. (Eds.). (2005). *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (Vol. 1). JHU Press.
- Wilson D. E., Lacher T. E., & Mittermeier R. A. (Eds.). (2017). *Handbook of the Mammals of the World: Rodents II*. Lynx Edicions.
- Wood T. E., Takebayashi N., Barker M. S., Mayrose I., Greenspoon P. B., & Rieseberg L. H. (2009). The frequency of polyploid speciation in vascular plants. *Proceedings of the national Academy of sciences*, 106(33), 13875-13879.

- Xie X., Rull, J., Michel A. P., Velez S., Forbes A. A., Lobo N. F., & Feder J. L. (2007). Hawthorn-infesting populations of *Rhagoletis pomonella* in Mexico and speciation mode plurality. *Evolution: International Journal of Organic Evolution*, 61(5), 1091-1105.
- Zelová J., Šumbera R., Okrouhlík J., & Burda H. (2010). Cost of digging is determined by intrinsic factors rather than by substrate quality in two subterranean rodent species. *Physiology & behavior*, 99(1), 54-58.
- Zrzavý J., Storch D., & Mihulk S. (2009). *Evolution: Ein Lese-Lehrbuch*. Springer-Verlag.