

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Biogeografická a ekologická evoluce jihoamerických
cichlid *Kribia*, *Aequidens* a *Cichlasoma*: taxon cyklus v**

Amazonii?

Bakalářská práce

Nikola Pecková

Školitel: doc. Mgr. Oldřich Říčan, Ph.D.

České Budějovice 2018

Pecková N (2018) Biogeografická a ekologická evoluce jihoamerických cichlid *Krobia*, *Aequidens* a *Cichlasoma*: taxon cyklus v Amazonii? [Biogeography and evolution of southamerican cichlids *Krobia*, *Aequidens* and *Cichlasoma*): taxon cycle in Amazonia?. Bc. Thesis, in Czech] 28 p., Faculty of Science, University of South Bohemia in České Budějovice, Czech Republic.

Annotation:

Ecological biogeography of three genera of South American cichlids (*Krobia*, *Aequidens* a *Cichlasoma*) was studied in the context of the taxon cycle hypothesis. The genera have experienced expansion and contraction phases that have ecological characteristics of the taxon cycle hypothesis.

Prohlášení:

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 ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním 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 18. 4. 2018

.....
Nikola Pecková

Poděkování

Ráda bych poděkovala všem, kteří se jakoukoliv měrou podíleli na vzniku této práce.

V první řadě bych tímto chtěla poděkovat vedoucímu mé bakalářské práce Oldovi Říčanovi, zejména za jeho ochotu mi vždy s čímkoli pomoci a poradit, za čas, který mi věnoval, za veškeré konzultace a za trpělivé opravování textu.

Dále bych chtěla poděkovat jeho ženě Štěpánce Říčanové, která se mě ochotně ujala a odkázala na svého manžela, u kterého jsem mohla na své bakalářské práci pracovat.

V neposlední řadě největší poděkování patří především mé rodině za psychickou a také finanční podporu po dobu celého mého studia a konečně bych poděkovala mému příteli za veškerou pomoc a morální podporu.

Obsah

1	Úvod	1
1.1	Taxon cykly	1
1.2	Fáze taxon cyklů	2
1.3	Metodika studia taxon cyklů.....	6
1.4	Melanéské taxon cykly mravenců a ptáků	6
1.5	Zdokumentované oblasti výskytu taxon cyklů a skupiny organismů s taxon cykly	9
1.6	Jediný zdokumentovaný příklad kontinentálního taxon cyklu	9
2	Cíle práce	10
3	Taxon cykly v Jižní Americe?	10
4	Shrnutí.....	19
5	Závěr	20
6	Literatura.....	21

1 Úvod

1.1 Taxon cykly

Taxon cykly jsou sekvenční fáze expanze a kontrakce rozšíření druhů, spojené s posuny ekologické valence (Wilson 1959, 1961). Hlavním přínosem taxon cyklů do biogeografické analýzy je ozřejnění evolučních a ekologických interakcí kolonizujících a rezidentních druhů. Tyto interakce ovlivňují jejich extinkční dynamiku a utvářejí vzorce geografického rozšíření (Ricklefs a Bermingham, 2002). Taxon cykly trvají zřejmě v řádu milionů let zatímco, jiné další cykly vznikají opakovaně.

Autorem teorie taxon cyklů je americký přírodovědec E. O. Wilson, který je považován za zakladatele sociobiologie a je spoluautorem matematické formalizace a popularizace teorie ostrovní biogeografie. Wilson poprvé taxon cykly popsal pro ostrovní populace melanéských mravenců (Wilson 1959, 1961), které zjevně procházely rozsáhlými expanzními a kontrakčními fázemi korelujícími se změnami obývaného prostředí. Wilson v těchto prvních pracích popsal vzájemné vztahy mezi ekologickým a geografickým rozložením mravenců na ostrovech v Melanésii a odvodil taxon cykly z geografické distribuce druhů a její korelace s mírou fenotypické diferenciaci. Tento pattern naznačoval, že fáze expanze a kolonizace byly následovány geografickými kontrakcemi. Wilson označil jako expandující druhy ty široce rozšířené, které většinou měly evidentní kontinentální zdroje původu a obývaly okrajové, ranně sukcesní stanoviště na okrajích ostrovů. Za kontrahující druhy naopak označil druhy, které vykazovaly fragmentované geografické rozšíření a typicky se vyskytovaly ve vnitrozemí ostrovů a v horských, zalesněných stanovištích. Wilson navrhl, že posuny v obývaném habitatu starších taxonů byly vyvolány kompeticí s nově příchozími druhy do okrajových habitatů a také považoval za pravděpodobné, že i kontrahované druhy z pozdních fází taxon cyklu mohou být zdrojem nové expanze a nového taxon cyklu přes opětovnou adaptaci na otevřená stanoviště.

Taxon cykly se nepochybně vyskytují také na kontinentech, ale tam je obtížné je nějak sledovat nebo studovat vzhledem k ekologické a geografické složitosti velkého území (kontinent), a proto je většina studií zaměřená na ostrovní populace (Gaston, 1998). Taxon cykly mají pravděpodobně téměř univerzální platnost, ale v kontinentálním

kontextu zatím byly studovány pouze v jedné práci (Hoagstrom et al., 2014) kvůli složitosti potenciálního dokazování (Ricklefs a Bermingham, 2002).

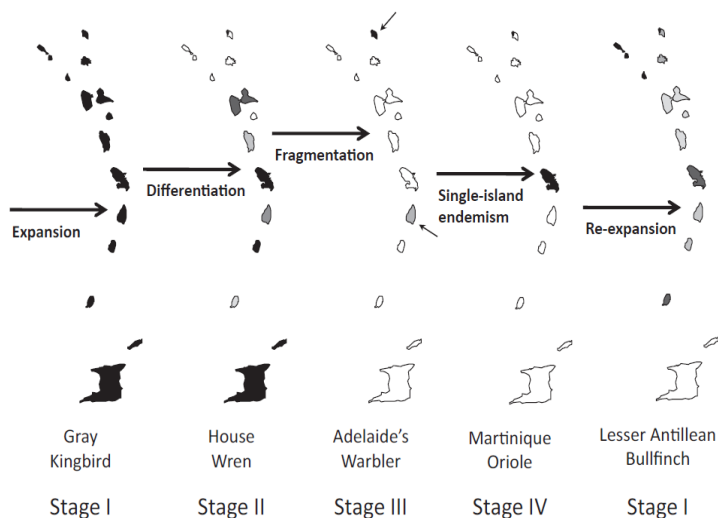
Wilson teorií taxon cyklu poskytl syntézu své práce na melanéské fauně mravenců. Hypotéza taxon cyklů je výrazně integrativní, ostatně jako mnoho z Wilsonových revolučních příspěvků v biologii. Hypotéza taxon cyklů propojuje ekologické a evoluční procesy napříč různými škálami od lokálních komunit po celé biogeografické oblasti (Economo a Sarnat, 2012). Wilsonovy studie na taxon cyklu stimulovaly konceptuální posuny v oboru biogeografie (Brown a Lomolino 1998; Whittaker 1998; Lomolino a Brown 2009) a myšlenka taxon cyklu byla úspěšně použita i u jiných skupin organismů a v jiných geografických oblastech (Ricklefs a Cox 1972, Roughgarden a Pacala 1989; Brown a Lomolino 1998; Mayr a Diamond 2001; Ricklefs a Bermingham 2002; Cook et al. 2008; Gillespie et al. 2008; Jönsson et al, 2014). Byla to ale pozdější teorie, inspirovaná Wilsonovou prací na teorii taxon cyklu, která se stala novým paradigmatem v oboru biogeografie. Touto teorií byla teorie rovnováhy ostrovní biogeografie (the equilibrium theory of island biogeography - ETIB; MacArthur a Wilson 1963, 1967). ETIB byla v celkové konstrukci mnohem jednodušší s užším zacílením a zároveň s mnohem větším dosahem, současně měla výhodu v kvantitativní formulaci a snadné testovatelnosti dostupných dat (Economo a Sarnat, 2012). Naproti tomu komplexní teorie taxon cyklu se nejevila snadno testovatelná s daty a metodikami dostupnými v té době, dokonce ani na vlastních Wilsonových mravencích (Whittaker, 2004; Economo a Sarnat, 2012).

1.2 Fáze taxon cyklů

Taxon cykly mají čtyři fáze průběhu vývoje (Wilson 1959, 1961; Ricklefs a Bermingham, 2002; Ricklefs, 2011; Obr. 1-2). V počáteční (I.) fázi taxon kolonizuje (všechny) ostrovy v rámci souostroví a kolonizace probíhá především do pobřežní oblasti a okraje ostrova. Ve II. fázi se geografická expanze zpomaluje a nastupuje fenotypická diferenciacce. V této fázi se populace stávají specializovanějšími a začínají obývat i místa s vyšší nadmořskou výškou a postupují více směrem do vnitrozemí ostrova, zabírají tak velkou rozlohu ostrova. V další (III.) fázi začínají populace ustupovat, jejich obývané území se fragmentuje na menší oblasti a v důsledku stále se zmenšujících areálů jsou stále náchylnější k vymírání. Ve IV. finální fázi se oblast výskytu dramaticky zmenšuje, pouze

populace na větších nebo vyšších ostrovech odolávají ústupu a vymírání, druhy se stávají endemity pro jednotlivé ostrovy nebo jednotlivé hory v rámci ostrova. V této fázi může za vhodných podmínek nastat nástup nového taxon cyklu. K takovým podmínkám dochází v důsledku vymření druhů na většině rozlohy ostrova, který se tak stává příhodným pro novou vlnu kolonizace, která může přijít zvenčí ale také rozšířením niky některého z rezidentních druhů.

Figure 1 Distributions of five species of bird in the Lesser Antilles in different 'stages' of the taxon cycle. Taxonomic differentiation based on Bond (1956) is indicated by shades of grey. Populations of the house wren on Guadeloupe and Martinique are thought to have become extinct in the 20th century. Based on Ricklefs & Cox (1972). Gray kingbird: *Tyrannus dominicensis*; house wren: *Troglodytes aedon*; Adelaide's warbler: *Dendroica adalaidae* [subsequently split into endemic island species]; Martinique oriole: *Icterus bonana*; Lesser Antillean bullfinch: *Loxigilla noctis*. The two most southern islands on the maps are Trinidad (continental land bridge) and Tobago.



Journal of Biogeography
© 2011 Blackwell Publishing Ltd

3

Obr. 1: Geografický aspekt průběhu taxon cyklu pro ostrovní populace. Konkrétně se jedná o šíření ptáků na Malých Antilách. Přejato z Ricklefs (2011).

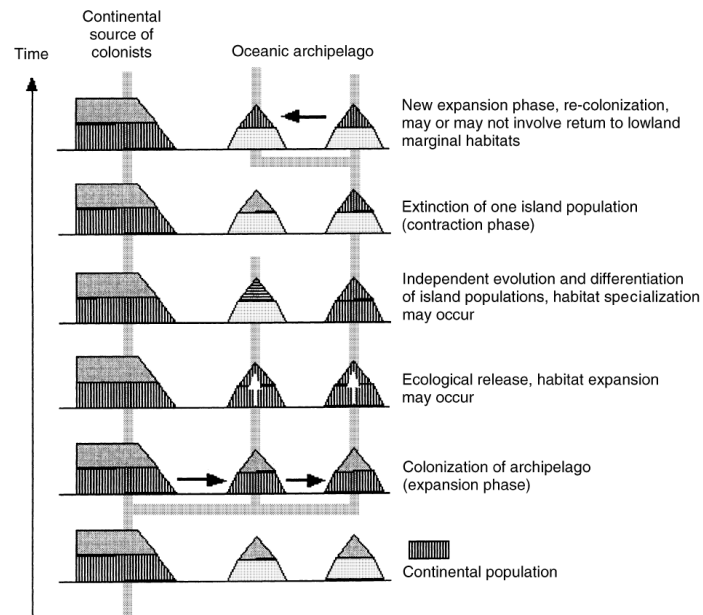


Fig. 1 A schematic diagram of changes during expansion and contraction phases of the taxon cycle including secondary expansion of a taxon's distribution within the island archipelago. The thick grey line represents the underlying phylogenetic relationships between the island populations. Time runs from the bottom to the top of the diagram. Only present-day populations are sampled, but the extinction of the population in the near island can be inferred when one assumes that colonization takes place in stepping-stone fashion.

Obr. 2: Geografické a ekologické posuny v rámci fází taxon cyklu mezi souostrovími. Časová osa směřuje od spodní části obrázku k horní části. V první fázi dochází ke kolonizaci (směrem od pevniny), obsazují se nejprve okrajové části ostrova, druhy postupují hlouběji do vnitrozemí, následně dochází k diferenciaci a specializaci jednotlivých druhů na dané prostředí. Poté začínají populace vymírat (kontrakční fáze). Nakonec může opět začít nový proces kolonizace, nový taxon cyklus. Převzato z Ricklefs a Bermingham (2002).

Expanze a kontrakce jsou podle teorie taxon cyklu způsobovány konkurencí a prostorovými biogeografickými a ekologickými parametry, ale konkrétní důkazy se v klasických studiích taxon cyklů neobjevily (Ricklefs a Bermingham, 2002). Taxon cykly se objevují, pokud je nějaký taxon ve IV. fázi vývoje, tedy takový který je na ústupu a obývá malé území (kontrakční fáze). V této chvíli se naskytne příležitost pro novou expanzi jiného druhu. Tato kontrakční fáze je řízena ekologickým a evolučním posunem fenotypů druhů, které byly původně v rozsáhlé expanzní fázi (Economo a Sarnat, 2012).

Současné práce jsou založené na fylogenetických analýzách, které mapují přibližnou dobu evolučních a biogeografických událostí, nicméně konkrétní faktory determinující taxon cykly se v těchto pracích taktéž téměř neobjevují (Jønsson et al, 2014). Relativní délka cyklu je v současné době odvozována z genetické divergence mezi ostrovními populacemi čímž se potvrzuje Wilsonova hypotéza, že taxon cykly trvají zřejmě v řádu miliónů let (Jønsson et al, 2014).

Centrum taxon cyklu se může přesouvat z větších území na menší (např. z Nové Guinei na Fidži), ale ne opačně (Wilson, 1961). Obecně se expandující druhy vyskytují hlavně v okrajových oblastech. V hlubším tropickém deštném lese jsou nahrazeny endemickými populacemi. Na souostrovích s menšími endemickými populacemi jsou expandující druhy ekologicky „uvolněnější“ a stávají se početnějšími, naopak ve vnitřních oblastech lesa se zmenšuje početnost i ekologická amplituda (míra tolerance organismu k vnějším podmínkám; Wilson, 1959). Předpokládá se pravidlo, že ekologická amplituda jednotlivých druhů (expandujících i endemických) by měla negativně korelovat s velikostí lokální fauny, do které patří, a tudíž i s velikostí ostrova, na kterém se nachází (Wilson, 1961). Tato hypotéza je založená na ekologickém fenoménu expanze druhů I. fáze (Wilson, 1961).

Rozšiřování druhů zřejmě hraje velkou roli při fragmentaci a speciaci starších taxonů, kdy saturací okrajových stanovišť dojde k omezení starších taxonů, které se pak soustředí spíše ve vnitřním lese a vnitrozemí ostrovů. Tři obecné atributy úspěchu byly pozorovány u expandujících taxonů melanéských mravenců: získání významného podílu území a prostoru, což pravděpodobně snižuje mezidruhovou konkurenci, schopnost proniknout do okrajových stanovišť a schopnost se rozšiřovat i přes vodní překážky. Úspěšné obsazování okrajových stanovišť je pro expandující druhy výhodou, která zajišťuje postupné vytlačování a nahrazování starších původních taxonů (Wilson, 1961).

1.3 Metodika studia taxon cyklů

Současné práce jsou založené na fylogenetických analýzách, které mapují přibližnou dobu evolučních a biogeografických událostí. Relativní délka cyklu je odvozována z genetické divergence mezi ostrovními populacemi, která potvrzuje Wilsonovu hypotézu, že taxon cykly trvají zřejmě v řádu milionů let (Jønsson et al, 2014).

Studie také zahrnují pozorování rozšířenosti druhů, morfologii a lokalitu výskytu (Jønsson et al, 2014). Jednou z dalších otázek je, čím jsou taxon cykly řízeny a co vše je ovlivňuje. Představa, že taxony procházejí fázemi expanze a kontrakce, ať už v diverzitě, geografickém rozložení nebo ekologických vztazích, je trvalým tématem evoluční biologie a biogeografie. Někteří autoři studií srovnávali tyto fáze s etapami životního cyklu – mládí, dospívání a stárnutí jednoho jedince, jenže takové analýzy poskytují jen malou část pohledu na různé procesy, které se na nich podílejí (Ricklefs, 2002).

Při studiích ptáků rodu *Pachycephala* byl zkompilován seznam největších a nadmořsky nejvýše položených ostrovů v oblasti na západ (Wallacea) a na východ (Tichomoří) od oblasti Nové Guinei (Diamond, 1977). Rozsáhlé a vysoce položené ostrovy jsou zvláště zajímavé pro testování hypotéz z oblasti taxon cyklů (Jønsson et al, 2014). Kvůli absenci fosilních nálezů musí biogeografové spoléhat na fylogenetické analýzy (Ricklefs, 2002).

1.4 Melanéské taxon cykly mravenců a ptáků

Ostrovní indopacifická oblast, která zahrnuje souostroví Wallacea a západního Pacifiku, je velmi důležitá. Alfred Russel Wallace strávil studiem této oblasti osm let. Později shromáždil všechny své poznatky a našel spojitost mezi geografii a distribucí zvířat a položil tím hlavní základy moderní biogeografie.

Do Melanésie, která zahrnuje Novou Guineu, migrovaly druhy mravenců nejvíce z jihovýchodní Asie a Austrálie (Wilson, 1961; Matos-Maraví a kol., 2018). Většina mravenčí (*Ponerinae*) fauny byla nejspíše odvozena od východních populací, která se šířila směrem od Nové Guinei. Některé invazivní druhy byly schopné se šířit i dál za tento ostrov. Menší část fauny pochází ze starých australských populací, které se šířily cestou přes Novou Guineu a Novou Kaledonii. Tok fauny z Nové Guinei přes vnější Melanésii

byl jednosměrný se stále se zmenšujícím počtem druhových skupin od Bismarckových ostrovů po Fidži. Na Nové Kaledonii jsou téměř všechny druhy fauny původem z východní Austrálie a zapojila se také velmi malou měrou do výměny druhů s Melanésii (Matos-Maraví a kol., 2018). Cyklická struktura expanze, diverzifikace a kontrakce hypoteticky počítá s ekologickými událostmi, které následují počáteční rozptýlení druhů (Wilson, 1959). Následovala invaze Melanésie (fáze I.), průkopnické populace se mohly odlišovat na druhové úrovni (fáze II.) a následně se mohly diverzifikovat. Endemické melanéské druhy občas vstupují do sekundární fáze expanze (fáze II.), ale jsou-li schopny se dostat až do Austrálie nebo na Filipíny, tomu je jen velmi zřídka. Druhy I. fáze jsou na Nové Guinei charakterizovány jejich největší koncentrací v okrajových oblastech zahrnujících otevřené nížinné lesy, savany a pobřeží. Fauna centrálních habitatů, jako jsou husté nížinné a horské lesy, je větší a obsahuje vyšší procento z druhů II. a III. fáze. Druhy I. fáze jsou také charakterizovány jejich individuálním výskytem ve větším rozsahu v hlavních habitatech.

Tyto druhy v podstatě tvoří největší podíl v melanéské centrální fauně včetně Bismarckových ostrovů, Šalamounových ostrovů a Vanuatu (Nových Hebrid). Na základě těchto údajů bylo vyvozeno, že druhy mravenců obvykle kolonizovaly Novou Guineu prostřednictvím okrajových stanovišť. Obecně platí, že II. a III. fáze taxon cyklu, které vedly ke vzniku většiny melanéské fauny a jejich nejvýznamnějších endemických prvků, se odehrává pouze v hlubokých deštných lesích (Wilson, 1959; Matos-Maraví a kol., 2018).

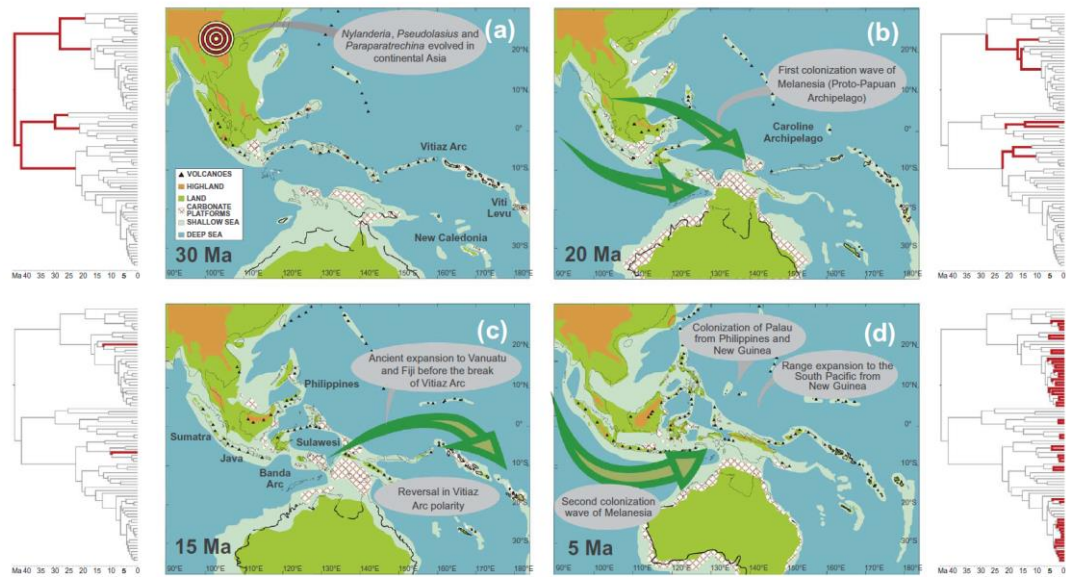


Fig. 4. Palaeogeographic maps and evolutionary history of the *Prenolepis* genus-group in the Indo-Pacific. Panels a–d depict the four time slices used in biogeographical analyses. The legend in panel a describes the distribution of land and sea for all maps, whereas major dispersal events are shown as green arrows. Maps were adapted from Hall (2013)

Obr. 3: Taxon cyklus mravenců z kontinentální Asie do Melanésie. Převzato z Matos-Maraví a kol., 2018.

V rámci ptáků byl v melanéské oblasti v kontextu taxon cyklu studován především ptačí rod *Pachycephala*, který pochází původně z papuoaustralské oblasti, a který později na západě kolonizoval indonéské a filipínské souostroví a na východě pacifické ostrovy (Jønsson et al, 2014). Studie se zaměřily na ostrovy s relativně geograficky jednoduchou historií původu, což vyloučilo ostrovy jako je Borneo, Sumatra, Jáva, Sulawesi a Filipíny. Následně byla vygenerována jak jaderná, tak mitochondriální molekulární data třiceti pěti ze čtyřiceti druhů rodu *Pachycephala*. Velká zásoba vzorků a molekulárních dat vymezila evoluční jednotky rodu *Pachycephala* a určuje původ a relativní časovou osu pro tuto skupinu ptáků. Tento fylogenetický rámec byl využit spolu s údaji o distribuci, morfologii, habitatech a nadmořské výšce k testování předpovědí týkajících se mapování taxonu. Získaná data podléhají neustálým střídání se expanzí a kontrakcí (tj. taxon cyklům). Předpokládá se, že nynější kolonizátoři, reprezentující počáteční fáze cyklu (I. a II. fáze), jsou přítomni často ve velmi dobře diferenciovaných formách na jednotlivých ostrovech indopacifické oblasti (Jønsson et al, 2014).

1.5 Zdokumentované oblasti výskytu taxon cyklů a skupiny organismů s taxon cykly

Taxon cykly byly poprvé navrženy v indopacifické oblasti, která je ideální, protože je velmi bohatá na ostrovy a souostroví (Wilson 1959, 1961; Brown a Lomolino 1998; Mayr a Diamond 2001; Gillespie et al. 2008; Jønsson et al, 2014; Matos-Maraví a kol., 2018). Další oblastí, kde byly zdokumentovány nebo alespoň navrženy, jsou Antilské ostrovy v Karibiku (Ricklefs a Cox 1972, Roughgarden a Pacala 1989; Ricklefs a Bermingham 2002; Cook et al. 2008).

V melanéské oblasti indopacifiku byly taxon cykly studovány pouze na mravencích (Wilson 1959, 1961; Economo et al., 2015; Matos-Maraví a kol., 2018) a ptácích (Mayr a Diamond 2001; Jønsson et al, 2014). V karibské oblasti potom taktéž na mravencích (Wilson, 1961) a ptácích (Ricklefs, 1970; Ricklefs a Cox 1972, 1978; Ricklefs a Bermingham 1999, 2002), a zároveň na ještěrech (anoliích; Roughgarden a Pacala 1989; Losos, 1992; a gekonech; MacLean a Holt, 1979), broucích (Carabidae; Liebherr a Hajek, 1990) a sladkovodních korýšů (Cook et al., 2008).

Pouze jedna práce se zabývá taxon cykly v kontinentálním kontextu, a to na sladkovodních rybách Severní Ameriky (Hoagstrom et al., 2014).

Pro účely srovnávání s mou rešeršní prací existují tedy pouze dvě studie pojednávající o sladkovodních organismech (Cook et al., 2008; Hoagstrom et al., 2014) a jedna studie o taxon cyklu v kontinentálním kontextu (Hoagstrom et al., 2014), která byla příhodně pro účely mé rešeršní práce provedena na sladkovodních rybách.

1.6 Jediný zdokumentovaný příklad kontinentálního taxon cyklu

Jedinou prací, která zdokumentovala taxon cyklus v kontinentálním kontextu je studie Hoagstrom et al. (2014) na severoamerických sladkovodních rybách. Práce použila publikované fylogeneze šesti skupin ryb v komparativní analýze. Hlavními otázkami bylo, zda 1) endemismus horských ryb koresponduje s prehistorickou říční sítí a 2) zda vzorce speciace korespondují s nějakým obecným paradigmatem.

Práce identifikovala sedm hlavních linií, které byly ve shodě s pozdně Miocénní říční sítí. Výsledky důležité pro teorii taxon cyklu byly takové, že starší taxony mají

reliktní rozšíření, zatímco některé mladší taxony každého kladu jsou široce rozšířené. Práce tedy shrnuje hlavní výsledky se závěrem, že předkové horských endemitů byly široce rozšířené v aluviální krajině ranného Miocénu. Změny konfigurace povodí ve středním Miocénu umožnily další expanze. Zvýšená eroze během středního Miocénu, způsobená tektonickým zdvihem a provázená změnou klimatu, pak vytvořila čisté vody (chudé na sedimenty) ve vzniklých horských oblastech. Paralelní kolonizace a adaptace na tyto habitaty spolu s geografickou izolací v pozdním Miocénu a Pliocénu vedla ke speciaci horských endemitů. Plio-Pleistocénní změny konfigurace říční sítě pak opět umožnily tolerantním druhům expandovat a kolonizovat nové oblasti.

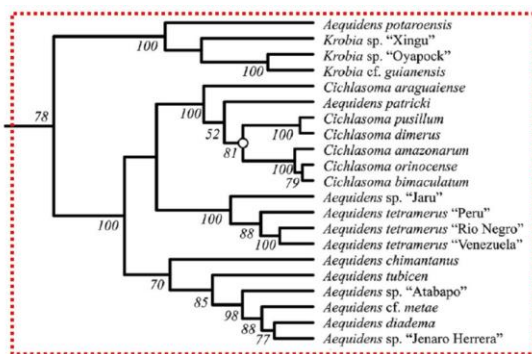
2 Cíle práce

Cílem této práce bylo provést rešerši na téma taxon cyklu u jihoamerických cichlid s využitím dat a výsledků školitele. Na základě školitelem poskytnuté molekulární fylogeneze a biogeografických, ekologických a morfologických dat (1) interpretovat biogeografický aspekt evoluce obou skupin jihoamerických cichlid, v kontextu historické transformace jihoamerické říční sítě a (2) interpretovat ekologický aspekt evoluce obou skupin v kontextu hlavní ekologické trichotomie jihoamerických typů vod a v kontextu hypotézy taxon cyklu.

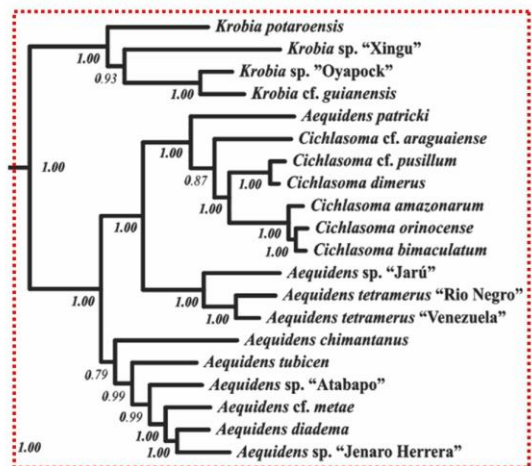
3 Taxon cykly v Jižní Americe?

Mnozí autoři (viz Úvod) poukazují na obecnost teorie taxon cyklů a domnívají se, že není důvod, aby se nevyskytovaly také na kontinentech. Jak už ale bylo naznačeno v úvodu, je zatím známa pouze jedna studie taxon cyklu v kontinentálním měřítku. Mezi nadějnými kandidáty na taxon cyklus v Jižní Americe byla mým školitelem identifikována komplexní diverzifikace v rámci tří rodů cichlid (*Krobia*, *Aequidens*, *Cichlasoma*).

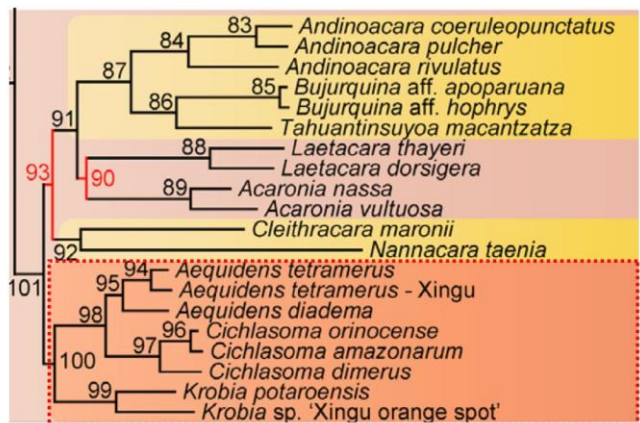
Tyto tři rody cichlid tvoří monofyletickou skupinu v rámci tribu Cichlasomatini, která je dobře podpořena řadou molekulárních i kombinovaných molekulárně-morfologických studií (Musilová et al., 2008, 2009; López Fernández et al., 2010; Ilves et al., 2017; Obr. 4).



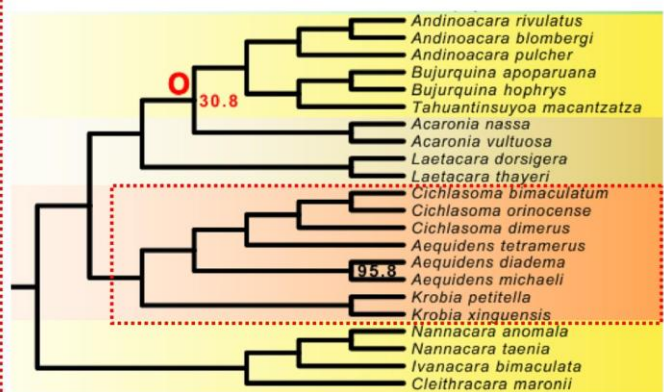
Musilová et al., 2008 (cytb, 16S, S7)



Musilová et al., 2009 (cytb, 16S, RAG1, S7)



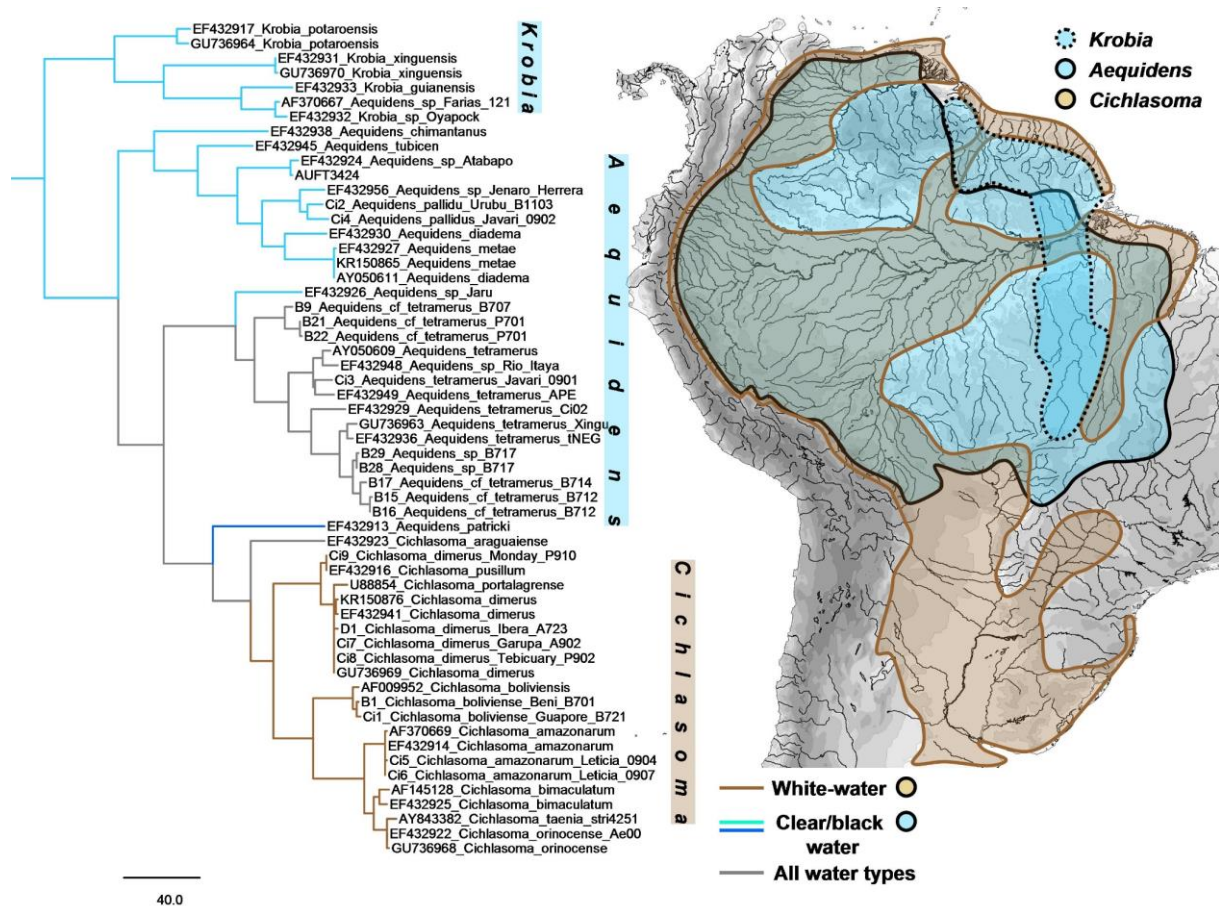
Lopez Fernandez et al., 2010 (cytb, ND4, 16S, RAG2, S7)



Ilves et al., 2017 (exon-based phylogenomics)

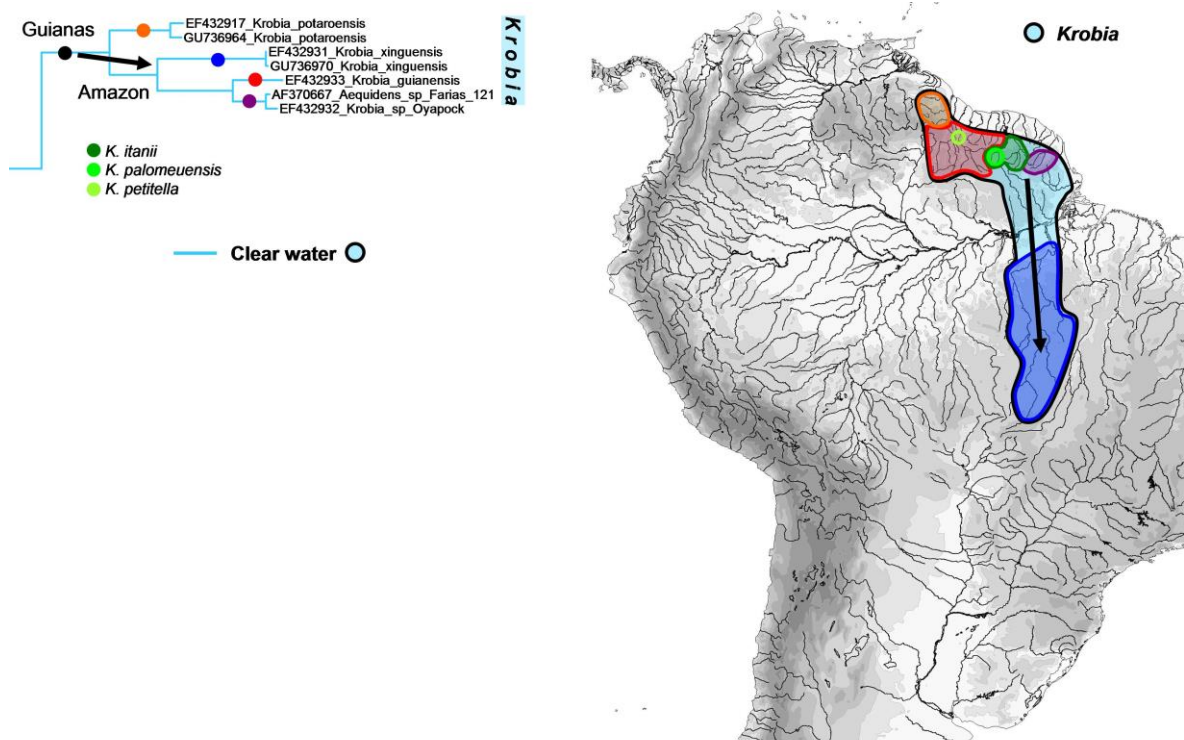
Obr. 4: Studovaná skupina jihoamerických cichlid (označena v červených rámečcích). Jedná se o rody *Krobia*, *Aequidens* a *Cichlasoma* jejichž monofylie v rámci tribu Cichlasomatini je dobře podpořena řadou molekulárních i kombinovaných molekulárně-morfologických studií. Na obrázku jsou uvedeny fylogeneze ze čtyř doposud existujících prací.

Mým školitelem poskytnutá neighbour-joining fylogeneze této skupiny na základě mitochondriálního genu pro cytochrom b (Obr. 5) obsahuje zatím největší množství druhů a umožňuje tak poprvé podrobnější biogeografickou interpretaci. Topologie kladogramu je ve shodě s publikovanými pracemi (Obr. 4), včetně parafylie rodu *Aequidens* vůči rodu *Cichlasoma*, která je důležitá pro následující interpretace v kontextu teorie taxon cycklu.



Obr. 5: Neighbour-joining fylogeneze rodů *Krobia*, *Aequidens* a *Cichlasoma* na základě mitochondriálního genu pro cytochrom b. Na kladogramu jsou barevně odlišeny větve podle habitatu (typu vod) obývaného danými druhy a v extrapolaci danými skupinami. Mapa v pravé části ukazuje areály jednotlivých druhů s barevným podkladem odpovídajícím dominantnímu typu vod v dané oblasti.

Rod *Krobia* je endemitní pro Guiánskou oblast, ze které kolonizoval povodí Xingu ve východní Amazonii (jeden druh) a je to rod striktně vázaný na výskyt v čistých vodách (Obr. 6). V rámci rodu *Krobia* v naší fylogenezi chybí tři druhy, ale jejich absence neovlivňuje naši biogeografickou interpretaci, neboť chybějící druhy jsou Guiánské.



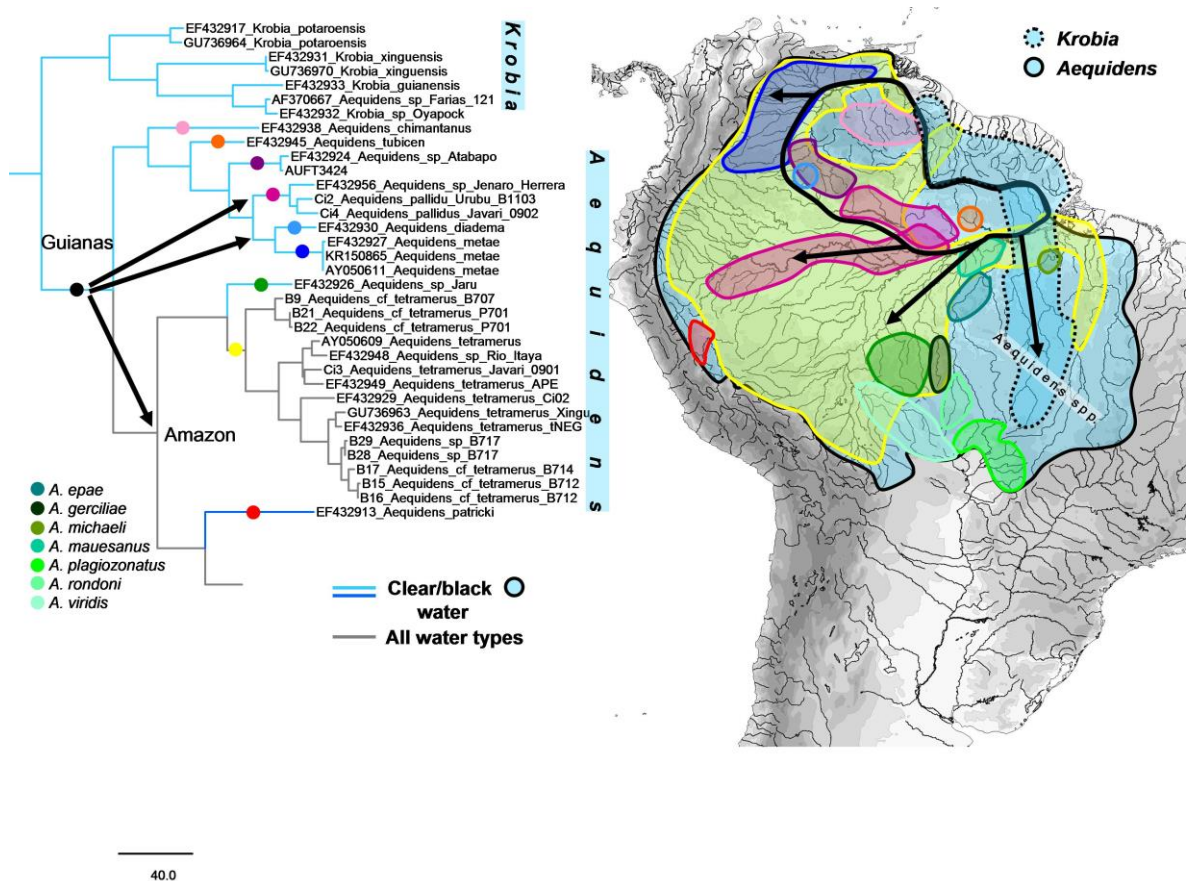
Obr. 6: Fylogeneze a biogeografie rodu *Krobia*. Rod se vyskytuje striktně v čistých vodách a pochází z Guiánské oblasti, ze které jedním druhem kolonizoval povodí Xingu ve východní Amazonii. Tři uvedené chybějící druhy jsou taktéž Guiánské.

Rod *Aequidens* není monofyletický a zahrnuje tři linie. První linie je podobně jako *Krobia* endemitní pro Guiánskou oblast, ale pouze ancestrálně, a to navíc s výhradou vzhledem k našemu neúplnému taxon samplingu (Obr. 7). Ancestrální oblast této první linie *Aequidens* je v rámci Guiánské vysočiny alopatriká vůči *Krobia*, která se nachází v Atlantských povodích této vysočiny (Obr. 5-7), kdežto *Aequidens* v povodí Orinoka a Rio Negra (Obr. 7). Tato první linie s velkou pravděpodobností zahrnuje všechny nebo většinu chybějících druhů. Tato linie zahrnuje druhy vyskytující se striktně v čistých či

černých vodách a z oblasti Guiánské vysočiny kolonizovala celé povodí Orinoka a Amazonky.

Druhá linie rodu *Aequidens* zahrnuje typový a extrémně široce rozšířený druh *A. tetramerus*, který se vyskytuje v celém spojeném povodí Orinoka a Amazonky (velká Amazonie). *Aequidens tetramerus* je jediný druh v rámci rodu, který se vyskytuje ve všech typech vod (Obr. 7). Podle molekulárních výsledků našeho kladogramu, se v případě *A. tetramerus* nejedná o jeden druh, ale s největší pravděpodobností o druhový komplex molekulárně značně diferencovaných druhů. Druhá linie také zahrnuje jeden další potenciálně nový druh z řeky Jaru, vyskytující se v čisté vodě. Velký areál *A. tetramerus* je zcela očividně důsledkem adaptace tohoto druhu na všechny existující typy vod v Amazonii.

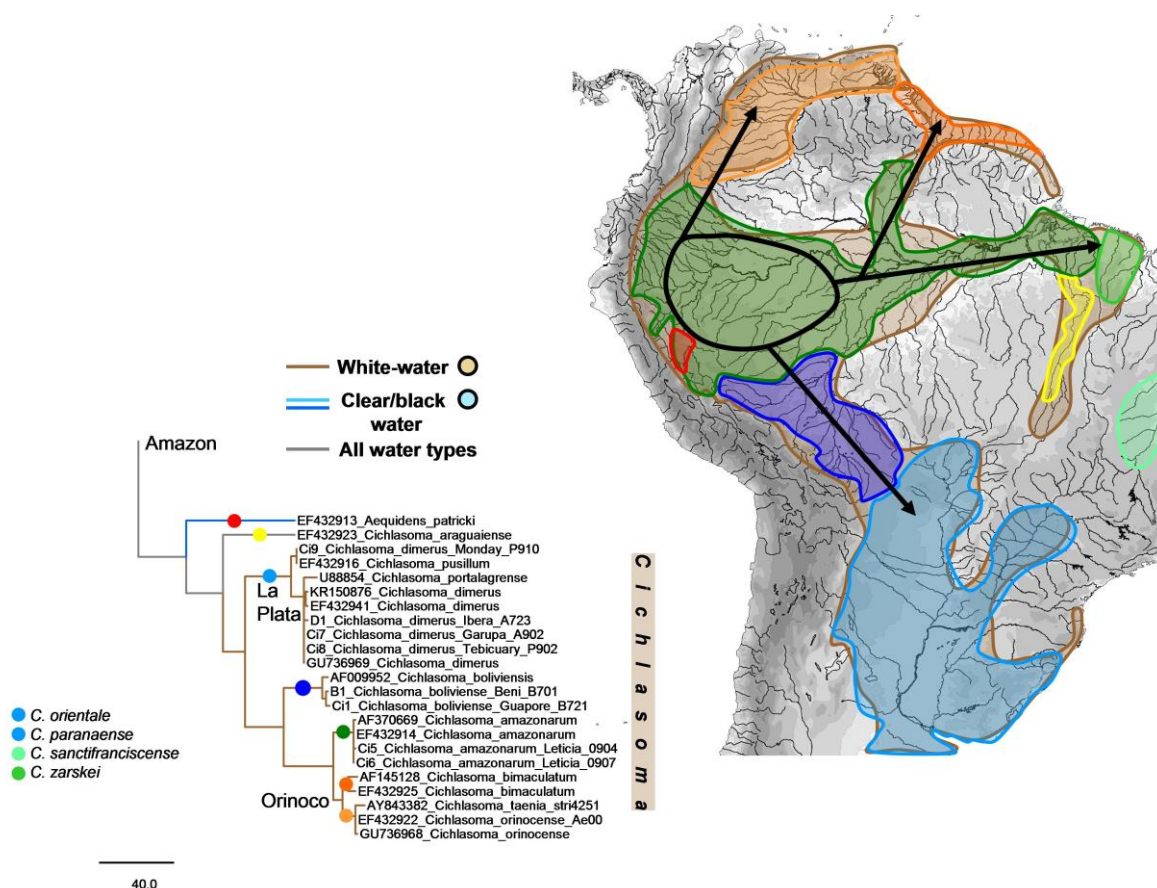
Třetí linie rodu *Aequidens* zahrnuje pouze jeden druh (*A. patricki*) s unikátním areálem v rámci rodu *Aequidens* v malé oblasti západní Amazonie v podhůří And. Tento druh se vyskytuje pouze v sezóně čistých vodách a v černých vodách (Obr. 7). *Aequidens patricki* je sesterským druhem rodu *Cichlasoma* (Obr. 5).



Obr. 7: Fylogeneze a biogeografie rodu *Aequidens*. Rod *Aequidens* není monofyletický a spadá do dvou různých fází taxon cyklu. Část rodu (první a třetí skupina) se taktéž jako *Krobia* nachází ve fázi kontrakce, rozpadu na malé areály a žije striktně v čistých vodách. Druhá část rodu (t. j. *Aequidens tetramerus*) je ve fázi expanze a obývá všechny typy vod (II. - III. Fáze). *Aequidens patricki* (sesterská linie rodu *Cichlasoma*) je pravděpodobně spolu s *A. sp. jaru* prvními známkami kontrakce po expanzi linie *A. tetramerus*. *Aequidens tetramerus* vděčí svému velkému areálu za to, že je velmi hojným druhem bez habitatových nároků, žijící ve všech typech amazonským vod.

Rod *Cichlasoma* se liší od obou zmíněných rodů svou téměř kompletní (*C. araguaiense*) striktní vazbou na kalné vody (Obr. 8). Oproti oběma předešlým rodům je také nápadná mnohem větším areálem, který se neomezuje pouze na velkou Amazonii (Amazonie + Orinoko), ale zahrnuje také povodí La Platy a některá povodí východu Jižní Ameriky (Obr. 8). *Cichlasoma* má také mnohem větší areály jednotlivých druhů oproti rodům *Krobia* a *Aequidens* s výjimkou *A. tetramerus* (Obr. 5-8), který se jako jediný další druh také vyskytuje v kalných vodách.

Velikost druhových areálů tedy u této skupiny cichlid koreluje s typem obývaného prostředí (typem vod). Typy Amazonských vod a habitatů, které je podmiňují, jsou nápadně obdobné typům habitatů, které dominantně figurují v teorii taxon cyklů. Disperze, šíření a kolonizace jsou v rámci ostrovního kontextu teorie taxon cyklů asociovány s pobřežními, disturbovanými ranně sukcesními habitaty. Tyto habitaty jsou v Amazonii reprezentovány příbřežní vegetací velkých kalných řek a druhy amazonských cichlid žijících v tomto prostředí mají velké areály. Naopak vrcholné fáze ostrovních taxon cyklů jsou reprezentovány redukcemi areálů a jsou spojeny s vazbou druhů na primární a horské pralesy. Stejně tak je tomu u amazonských cichlid, kde druhy v čistých vodách mají malé areály a jsou vázány na klimaxové ekosystémy pralesů terra firme (nezaplavované pralesy).



Obr. 8: Fylogeneze a biogeografie rodu *Cichlasoma*. *Cichlasoma* je za vrcholnou fází expanze v rámci taxon cyklu, jež mu díky adaptaci na lépe propojené kalné typy vod umožnila kolonizovat celou tropickou Jižní Ameriku. *Cichlasoma* se rozšiřovala od hlavního toku Amazonky, kde vznikla (pravděpodobně ze společného předka s ekologicky a morfologicky podobným, příbuzným a sympatrickým *A. tetramerus*), postupně do všech částí tropické Jižní Ameriky Atlantského úmoří. Areály druhů rodu *Cichlasoma* jsou

výrazně větší než areály druhů u rodů *Krobia* a *Aequidens* (s výjimkou *A. tetramerus*), jež jsou striktně vázány na čisté (či černé) vody (Obr. 6-7).

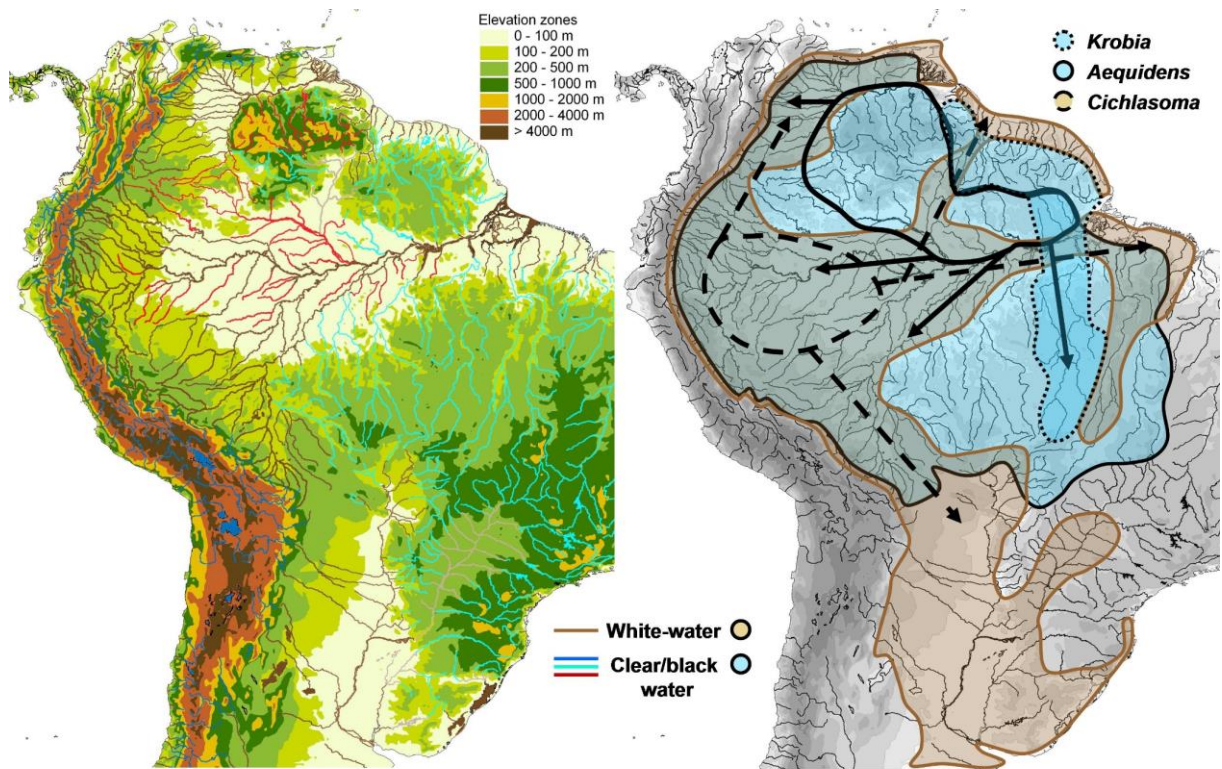
Uvedené ekologické a biogeografické charakteristiky jednotlivých rodů a potažmo druhů nás tedy vedou k domněnce, že tato skupina cichlasomatinních cichlid procházela ve své historii taxon cykly.

Rod *Krobia* je bazální starobylý rod, který je, jak se zdá, na ústupu, tedy podle taxon cyklu III. - IV. fáze a je endemickým pro danou oblast.

Rod *Aequidens* není monofyletický a spadá do dvou různých fází taxon cyklu. Část rodu (první a třetí skupina), se taktéž jako *Krobia* nachází ve fázi kontrakce, rozpadu na malé areály. Druhá část rodu (t. j. *Aequidens tetramerus*) je ve fázi expanze (II. - III. fáze) a obývá všechny typy vod. *Aequidens patricki* (sesterská linie rodu *Cichlasoma*) je pravděpodobně, spolu s *A. sp. Jaru*, prvními známkami kontrakce po expanzi linie *A. tetramerus*.

Třetí rod, *Cichlasoma*, je za vrcholnou fázi expanze, jež mu díky adaptaci na lépe propojené kalné typy vod umožnila kolonizovat celou tropickou Jižní Ameriku. *Cichlasoma* se rozšiřovala od hlavního toku Amazonky, kde vznikla (pravděpodobně ze společného předka s ekologicky a morfologicky podobným a příbuzným *A. tetramerus*), postupně do všech částí tropické Jižní Ameriky Atlantského úmoří.

Domníváme se tedy, že v jihoamerické oblasti je spouštěčem taxon cyklu schopnost opakované adaptace ryb na život v různých typech vod (Obr. 9).



Obr. 9: Pohled na prostorovou distribuci hlavních typů vod v Jižní Americe (vlevo) ve srovnání se shrnutím taxon cyklu u jihoamerických cichlid tří studovaných rodů (vpravo). Plnými šipkami je naznačena expanze rodů *Aequidens* a *Krobia* nejdříve z Guiánské vysočiny v čistých vodách do východní Amazonie (a Orinoka u *Aequidens*), posléze se vznikem *A. tetramerus*, přes kalné vody do celé velké Amazonie (Amazonie + Orinoko). Přerušované šipky ukazují následnou expanzi rodu *Cichlasoma* přes kalné vody do celé tropické Jižní Ameriky atlantského úmoří.

4 Shrnutí

Taxon cykly mají 4 fáze. Fáze I. a II. jsou fázemi expanze, kde se druhy šíří, zabírají velké území, nejsou příliš specializované, obsazují okrajová stanoviště, což jsou v našem případě kalné vody. Ve III. fázi se druhy diferencují a specializují na své území, při tom může docházet k fragmentacím území a přesunu druhů do vnitřních stanovišť, což je v našem případě představováno čistými a černými vodami. Fáze IV. je fází, kdy druhy začínají ustupovat, jsou endemické a postupně vymírají, v této fázi je možný nový nástup expanze a tím i celého nového taxon cyklu. Bazální rod *Krobia* je nyní ve IV. stupni taxon cyklu, obývá pouze čisté vody, je endemickým a prošel diferenciací a specializací. U rodu *Aequidens* můžeme současně pozorovat několik stupňů, a) je ve fázi expanze (I. – II. stupeň) a obývá všechny typy vod a zabírá poměrně velkou část území, b) jeho území se postupně fragmentovalo na menší areály a lze očekávat jeho ústup, tedy kontrakci danou náhodným vymíráním především druhů/populací s těmi nejmenšími areály (III. – IV. stupeň), tato fáze probíhá také v čistých vodách. Kolonizace kalných vod byla pravděpodobně spouštěčem začátku nového taxon cyklu. Rod *Cichlasoma* je ve fázi expanze (I. – II. stupeň), vyvinul se právě z rodu *Aequidens*, který se naučil žít i v kalných vodách. Toto rozšíření bylo možné díky dobré konektivitě kalných vod a častým záplavám a ryby se tak mohly snadno šířit i do míst, kde dříve nežily. Tuto fázi můžeme přirovnat k zaplavovaným oblastem u ostrovních populací, kdy kolonizující jsou druhy zvyklé na časté pobřežní záplavy.

5 Závěr

Podle mapování tří rodů jihoamerických cichlid (*Krobia*, *Aequidens* a *Cichlasoma*) se domnívám, že je taxon cyklus přítomný i na jihoamerickém kontinentu. Na těchto třech rodech lze velmi dobře rozpoznat jednotlivé fáze taxon cyklu, které jsou dokonce lépe rozpoznatelné než u jiných studií na ostrovních populacích. Díky přizpůsobení se části rodu *Aequidens* na život v kalných vodách se z něj mohl vyvinout rod *Cichlasoma*, který je už na život v kalných vodách plně adaptovaný (fáze expanze). Toto je zlomový bod (přechod do kalných vod) a je jasným důkazem začínajícího nového taxon cyklu. U jihoamerických cichlid se tedy zdá být klíčovým spouštěčem taxon cyklů periodická adaptace a ztráta adaptace na různé typy vod, stejně jako je tomu u jediné publikované studie kontinentálních taxon cyklů, taktéž na sladkovodních rybách (Hoagstrom et al., 2014).

Taxon cyklus amazonských cichlid rodů *Krobia*, *Aequidens* a *Cichlasoma*, je podle molekulárního datování z prací Musilová et al. (2009, 2015) velmi dlouhodobou záležitostí, související stejně jako v práci Hoagstrom et al. (2014) s dlouhodobými změnami konfigurace říční sítě, především evoluce říčního toku Amazonky a jejích kalných vod. Expanzní fáze v rámci *Aequidens-Cichlasoma* (*A. tetramerus-Cichlasoma*) v Amazonii podle Musilové et al. (2009, 2015 Appendix S1) začala před 15-20 miliony let, tj. značně před tím, než došlo k přesměrování toku Amazonky současným východním směrem před asi 8-10 miliony let, ale v době hlavního zdvihu And a tedy i prvního velké imputu kalných vod do Amazonie, v důsledku zvýšené eroze rostoucích And. Expanzní fáze v rodu *Cichlasoma* mimo velkou Amazonii (tj. Do povodí La Plata) nastala podle těchto prací před 7-10 miliony let a velmi dobře tak odpovídá hlavnímu období restrukturalizace Amazonské, Orinocké a La Platské říční soustavy.

6 Literatura

- Brown, J., a M. Lomolino. 1998. Biogeography. Sinauer, Sunderland, MA.
- Cook, B. D., C. M. Pringle, a J. M. Hughes. 2008. Molecular evidence for sequential colonization and taxon cycling in freshwater decapod shrimps on a Caribbean island. *Molecular Ecology* 17:1066–1075.
- Economo E. P. a Sarnat E. M. 2012. Revisiting the Ants of Melanesia and the Taxon Cycle. *The American Naturalist* 180, 1:E1-16.
- Economo E. P., E. M. Sarnat, M. Janda et al. 2015. Breaking out of biogeographical modules: range expansion and taxon cycles in the hyperdiverse ant genus *Pheidole*. *Journal of Biogeography* 42, 12: 2289-2301.
- Diamond, J. 1977. Continental and Insular Speciation in Pacific Land Birds. *Systematic Zoology*, 26 (3), 263-268.
- Gaston K. J. 1998. Species–range size distributions: products of speciation, extinction and transformation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London — Series B: Biological Sciences* 353: 219–230
- Gillespie R. G., E. M. Claridge, a G. K. Roderick. 2008. Biodiversity dynamics in isolated island communities: interaction between natural and human-mediated processes. *Molecular Ecology* 17:45–57.
- Hoagstrom C. W., V. Ung a K. Taylor. 2014. Miocene rivers and taxon cycles clarify the comparative biogeography of North American highland fishes. *Journal of Biogeography* 41, 4: 644-658.
- Ilves K. L., D. Torti, a H. López-Fernández, 2017. Exon-based phylogenomics strengthens the phylogeny of Neotropical cichlids and identifies remaining conflicting clades (Cichliformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 118: 232–243.
- Jønsson K. A., M. Irestedt, L. Christidis, S. M. Clegg, B. G Holt a J. Fjeldsa. 2014. Evidence of taxon cycles in an Indo-Pacific passerine bird radiation (Aves:

- Pachycephala*). Proceedings of the Royal Society B —Biological Sciences 281: 20131727.
- Liebherr, J. K. a A. E Hajek. 1990. A cladistic test of the taxon cycle and taxon pulse hypotheses. *Cladistics* 6: 39-59.
- Lomolino M. V. a J. H. Brown. 2009. The reticulating phylogeny of island biogeography theory. *Quarterly Review of Biology* 84: 357–390.
- López-Fernández H., K. O. Winemiller a R. L. Honeycutt. 2010. Multilocus phylogeny and rapid radiations in Neotropical cichlid fishes (Perciformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 1070–1086.
- Losos J. B. 1992. A Critical Comparison of the Taxon-Cycle and Character-Displacement Models for Size Evolution of Anolis Lizards in the Lesser Antilles. *Copeia* 1992, 2, 279-288.
- MacArthur R. a E. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17:373–387.
- MacArthur R. a E. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- MacLean, W. P. a R. D. Holt. 1979. Distributional Patterns in St. Croix *Sphaerodactylus* Lizards: The Taxon Cycle in Action. *Biotropica* 11, 3: 189-195.
- Matos-Maraví P., R. M. Clousee, E. M. Sarnat et al. 2018. An ant genus-group (*Prenolepis*) illuminates the biogeography and drivers of insect diversification in the Indo-Pacific. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 123: 16–25.
- Mayr E. W. a J. M. Diamond. 2001. *The birds of northern Melanesia: speciation, ecology, and biogeography*. Oxford University Press, New York.
- Musilová Z., O. Říčan a J. Novák. 2009. Phylogeny of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae) based on morphological and molecular data, with the description of a new genus. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 47: 234-247.

- Musilová Z., O. Říčan, K. Janko a J. Novák. 2015. Molecular phylogeny and biogeography of the Neotropical cichlid fish tribe Cichlasomatini (Teleostei: Cichlidae: Cichlasomatinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 46: 659-672.
- Musilová Z., O. Říčan, Š. Říčanová, P. Janšta, O. Gahura a J. Novák. 2015. Phylogeny and historical biogeography of trans-Andean cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae). *Vertebrate Zoology* 65: 333-350.
- Ricklefs R. E. 1970. Stage of taxon cycle and distribution of birds on Jamaica, Greater Antilles. *Evolution* 24, 2, 475.
- Ricklefs R. E. 2011. A biogeographical perspective on ecological systems: some personal reflections. *Journal of Biogeography*, 38, 2045–2056.
- Ricklefs R. E. a E. Bermingham. 1999. Taxon cycles in the Lesser Antillean avifauna. *Ostrich*, 70, 1:49-59.
- Ricklefs R. E. a E. Bermingham. 2002. The concept of the taxon cycle in biogeography. *Global Ecology & Biogeography*, 11, 353–361
- Ricklefs R. E. a G. W. Cox. 1972. Taxon cycles in the West Indian avifauna. *American Naturalist* 106:195–219.
- Ricklefs R. E. a G. W. Cox. 1978. Stage of taxon cycle, habitat distribution, and population density in avifauna of West Indies. *American Naturalist* 112: 875-895.
- Roughgarden J. a S. Pacala. 1989. Taxon cycle among *Anolis* lizard populations: review of evidence. Pages 403–432 in D. Otte and J. Endler, eds. *Speciation and its consequences*. Sinauer, Sunderland, MA.
- Whittaker R. 1998. *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. Oxford University Press, Oxford.
- Whittaker R. J. 2004. The importance of islands. Pp. 931–941 in M. V. Lomolino, D. F. Sax, and J. H. Brown, eds. *Foundations of biogeography: classic papers with commentaries*. University of Chicago Press, Chicago.
- Wilson E. O. 1959. Adaptive Shift and Dispersal in a Tropical Ant Fauna. *Evolution* 13, 1: 122

Wilson E. O. 1961. The nature of the taxon cycle in the Melanesian ant fauna. *The American Naturalist* 95, 169–193.