

Evoluční a systematická zoologie

Základy taxonomie 2 – problematika druhu

Druh je základním stavebním kamenem živočišného systému.

- Jednotný koncept druhu, který by platil pro všechny živočichy však zatím není k dispozici. Dosud bylo navrženo více než 20 různých konceptů, které se často liší jen v detailech. Lze je rozdělit na 5 základních skupin:
- **1. Nominalistický koncept** – druhy v přírodě reálně neexistují, existují jen individua. Druhy jsou jen konstrukcí vědců, kteří hledají ve všem nějaký řád, ačkoliv ten tam vůbec nemusí být. Tato koncepce byla populární především v 18. stol. mezi francouzskými přírodovědci (Lamarck a další) a přestože je zcela evidentně mylná, má své ojedinělé zastánce dodnes.
- **2. Typologický koncept** – snaží se zařadit jedince do příslušných druhů podle jejich morfologické podobnosti. Byl to koncept, který zastával např. Carl Linné a řada jeho následovníků. Takto definované druhy se nazývají „*morphospecies*“ a tento přístup dosud zastává poměrně velké množství zoologů (hlavně někteří entomologové 😊).

Dva hlavní problémy spojené s typologickou koncepcí druhu:

- Příslušníky jediného druhu mohou být individua, která se svým vzhledem navzájem velmi odlišují. Do očí bijící příklady si každý umí představit. Např. pohlavní dimorfismus, různá vývojová stadia jedince (housenka x motýl), věková variabilita, sezonní variabilita (zajíc běláček v létě x v zimě), polymorfismus (rezavé x černě zbarvené veverky), atd. Aplikace typologické koncepce často vedou k několikanásobnému popisu identického druhu (= vznik synonym) – např. kachnu divokou popsal Linné jako druh dvakrát – jednou jako samce a podruhé jako samici. Podrobněji bude problematika variability probrána v jedné z příštích přednášek.
- Naopak, existují skupiny druhů, které jsou si morfologicky velmi podobné a běžnými morfologickými metodami je nelze rozlišit (tzv. *sibling species* – druhy dvojníci; někdy se pro ně též používá název „*kryptické druhy*“ /řecky: kryptein = ukrýt).

- **3. Biologický koncept** (tzv. *biologický druh* neboli *biospecies*). Tuto druhovou koncepci zavedl v 60-tých letech 20. stol. Ernst Mayr a jeho tehdejší definice je platná dodnes. S drobnými úpravami ji můžeme napsat takto:
 - **Druh je soubor populací, které se spolu mohou plodně křížit a jsou reprodukčně izolovány od populací příbuzných druhů.**
(Druh by měl mít jasně definovaný areál rozšíření).
- Vysvětlení některých termínů:
 - Populace* je soubor jedinců, kteří obývají **současně** určité území a mezi kterými proto probíhá tok genů (= mohou se křížit).
- *Plodné křížení* – nejenom F1, ale i F2 generace jsou plodné

Koncepce biospecies platí pro naprostou většinu živočichů. Platí ale jen pro synchronní (současně žijící) a biparentálně se množící druhy.

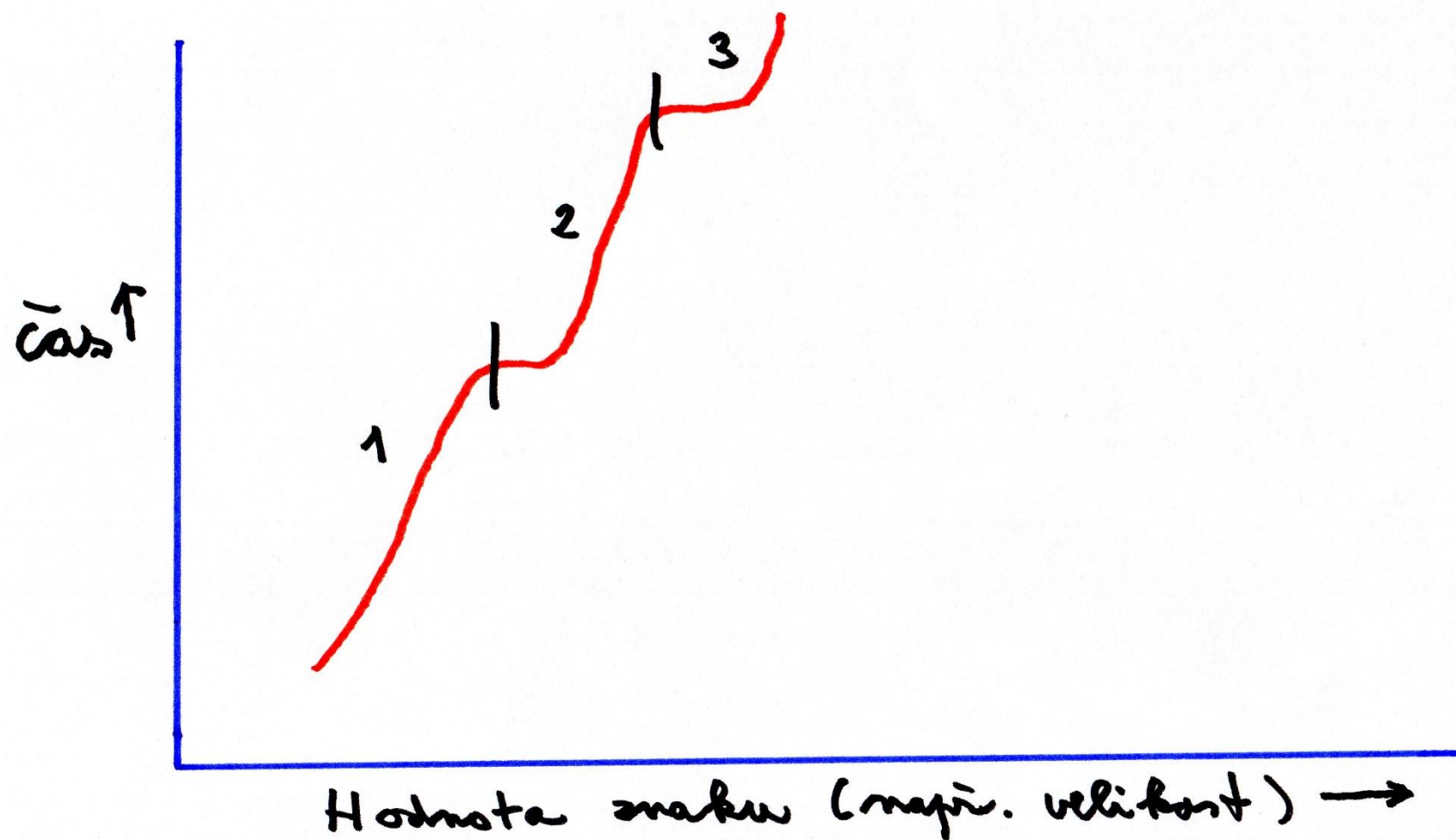
- Proto existují situace, kdy definici biospecies nelze aplikovat:

A) Uniparentální druhy (množí se asexuálně) – potomci každého jedince pak tvoří nezávislou linii. Mezi jednotlivými liniemi nedochází k přenosu genetické informace. Při reprodukci nedochází k genetickým rekombinacím (chybí zde jev „crossing-over“, kdy se při meiozi v její 1. profázi homologní chromozomy spárují a vymění si vzájemně část své DNA – to vede k genetické variabilitě potomstva). Jedná se vlastně o klonální reprodukci.

- **1. Vegetativním množením** – např. pučením (láčkovci, salpy).
- **2. Partenogeneticky** – potomstvo vzniká z neoplozených vajíček, která ale nemají sníženou ploidii – perloočky, mšice, ještěrky ze skupiny „*Lacerta saxicola*“
- **3. Autogenní hermafroditi** (některé tasemnice, motolice nebo hlísti).
- Pro druhy, které se množí výhradně asexuálně se používá termín **Agamospecies**.

- **B) Paleospecies (chronospecies)** – situace běžná v paleontologii. Jednotlivé druhy na sebe ve fosilním záznamu časově navazují a plynule přecházejí jeden v druhý. Proto nelze zjistit zda mezi nimi existovala reprodukční izolace. Paleontologové to často řeší arbitrážně (viz příští obr.)

Paleospecies (chronospecies)



- **C) Druhy množící se hybridogenezí** – situace známá např. u našich zelených skokanů: *Pelophylax synklepton esculentus* (*Pelophylax* kl. *exculentus*, *P. ridibundus*, *P. lessonae*). Kříženec (*P. esculentus*) se rozmnožuje hybridogenezí. Při ní je v průběhu meiozy genom jednoho z rodičů eliminován a vznikají gamety, které nesou genom pouze jednoho z rodičů. Kříženec se poté rozmnožuje zpětným křížením s jedním nebo druhým rodičovským druhem.
- Podobně nelze aplikovat biologický koncept druhu na živočichy množící se **gynogenezí**. V tomto případě vajíčko s neredukovanou ploidií nesplyne se spermií, ta se jej pouze dotkne a aktivuje jeho rýhování. Výsledkem je klon mateřského organismu. Gynogeneze se vyskytuje se u některých ryb, např. u karase stříbřitého (*Carassius gibelio*)

- **4. Evoluční koncept druhu:**
- **Druh je nejmenší odlišitelná skupina jedinců mezi kterými existuje vztah rodičů a potomků a je reprodukčně izolována od příbuzných skupin.**
- Od definice biospecies se tedy vlastně liší jen tím, že zde chybí potencialita („mohou plodně křížit“). V důsledku tedy znamená, že bychom na druh mohli povýšit každou geograficky izolovanou populaci. V současné době toho velmi využívají ochránci přírody, kteří vyžadují pro izolované populace vzácnějších druhů druhový status, a tudíž i přísnější ochrannářská opatření + finanční prostředky (např. nedávno deklarovaný druhový status severní populace nosorožce tuponosého, *Ceratotherium cottoni* , dříve *C. simum cottoni*).

- **5. Genetic species concept.**
- Nejprve (cca 1950 – 1990) byl studován **karyotyp** (byla hledána nekompatibilita v počtu a struktuře chromosomů), později (1990 – 2000) byla populární **elektroforeza** enzymů, v současné době je využívána **analýza DNA**.
- Obvykle jsou porovnávány některé úseky **mtDNA** (nejčastěji cytochrom *b*) se situací u příbuzných, všeobecně uznávaných druhů. Zjišťuje se počet (%) bází ve kterých se porovnávané vzorky liší. K vyjádření míry genetických rozdílů mezi zkoumanými vzorky se používají různé parametry, nejčastěji je to Kimura 2 parameter (K2P), další je např. Tamura & Nei parameter (TN93) apod.
- Míra rozdílů nutných k uznání samostatného druhu se proto u různých skupin živočichů liší. Např. u hlodavců bývá hranicí hodnota KP2 = 4,7 %.

- **Zatím žádný z více než 20 navržených konceptů druhu není univerzálně použitelný pro všechny zástupce živočišné říše.**
- **Nejširší uplatnění má zatím koncepce biospecies (především pro obratlovce), z důvodů ochrany izolovaných populací (např. na ostrovech) je stále častěji využívána koncepce evolučního druhu, velké naděje jsou vkládány do genetického pojetí druhu.**

Druhy monotypické x polytypické

- **Polytypické druhy** jsou takové u nichž můžeme v rámci jejich areálu rozšíření pozorovat zřetelné morfologické rozdíly mezi skupinami jejich populací.
- Takové skupiny populací byly v minulosti (až do poloviny 20. stol.) často pokládány za samostatné druhy. Po akceptování koncepce Biospecies se ale u mnohých ukázalo, že mezi nimi není reprodukčně-isolační bariéra a proto dostávaly pouze status **geografických poddruhů (subspecií)**. To u některých skupin (např. ptáci) vedlo k drastickému snížení počtu rozeznávaných druhů.
- Subspecie se označuje latinským (nebo latinizovaným jménem), které se píše za jménem druhovým (např. *Cervus elaphus montanus*). Celé je to tzv. trinomen.
- Jednotlivé subspecie mohou být geograficky izolované, ale často spolu sousedí a přecházejí jedna v druhou protože mezi nimi není reprodukčně izolační bariéra.
- Je třeba poznamenat, že pojetí subspecie není jednoznačně definováno a jejich uznávání proto často záleží na uvážení jednotlivých specialistů.
- **Monotypické druhy** nemají žádné poddruhy (subspecie).

Uznávané poddruhy (subspecie) sovy pálené (*Tyto alba*)

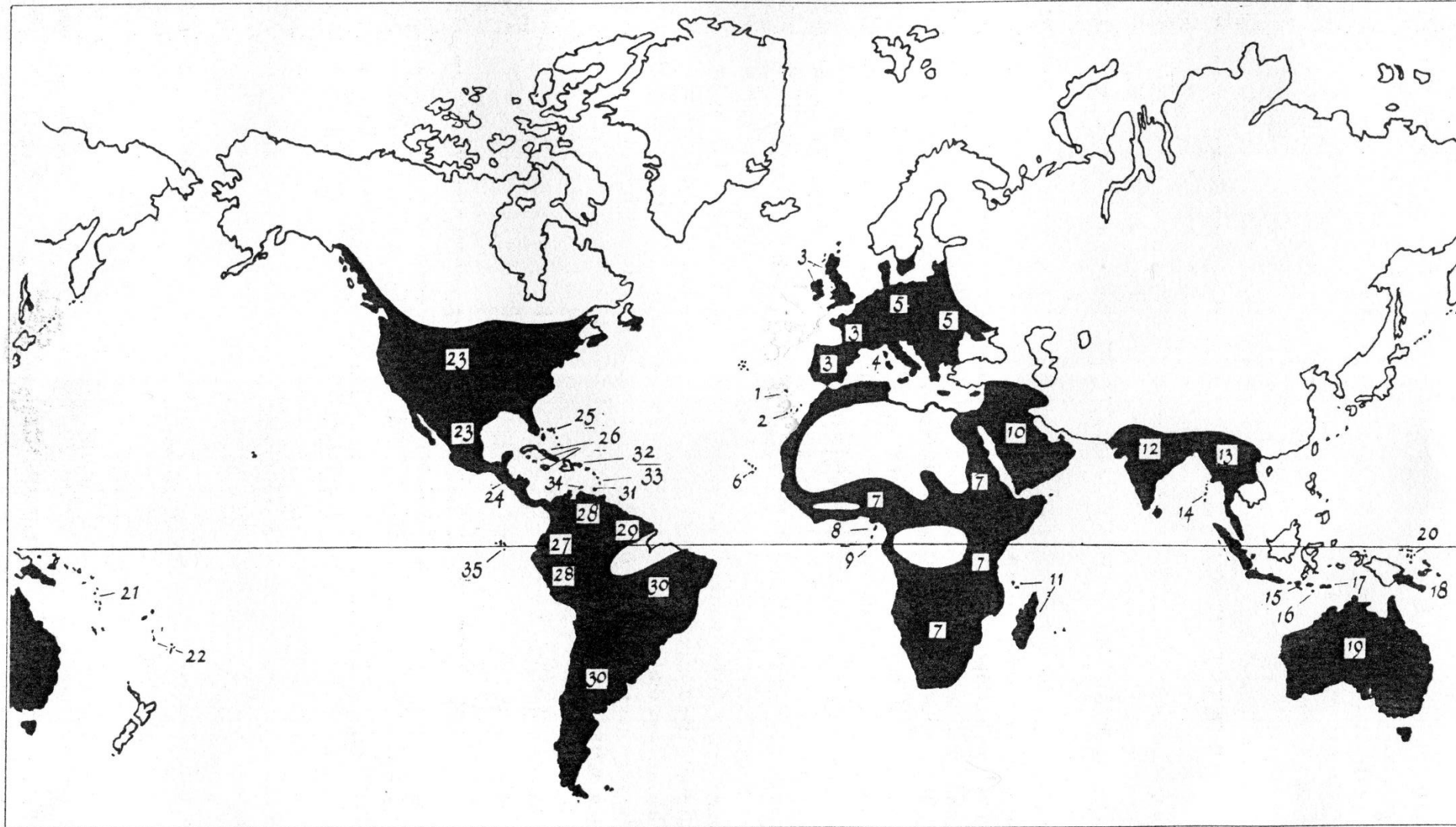
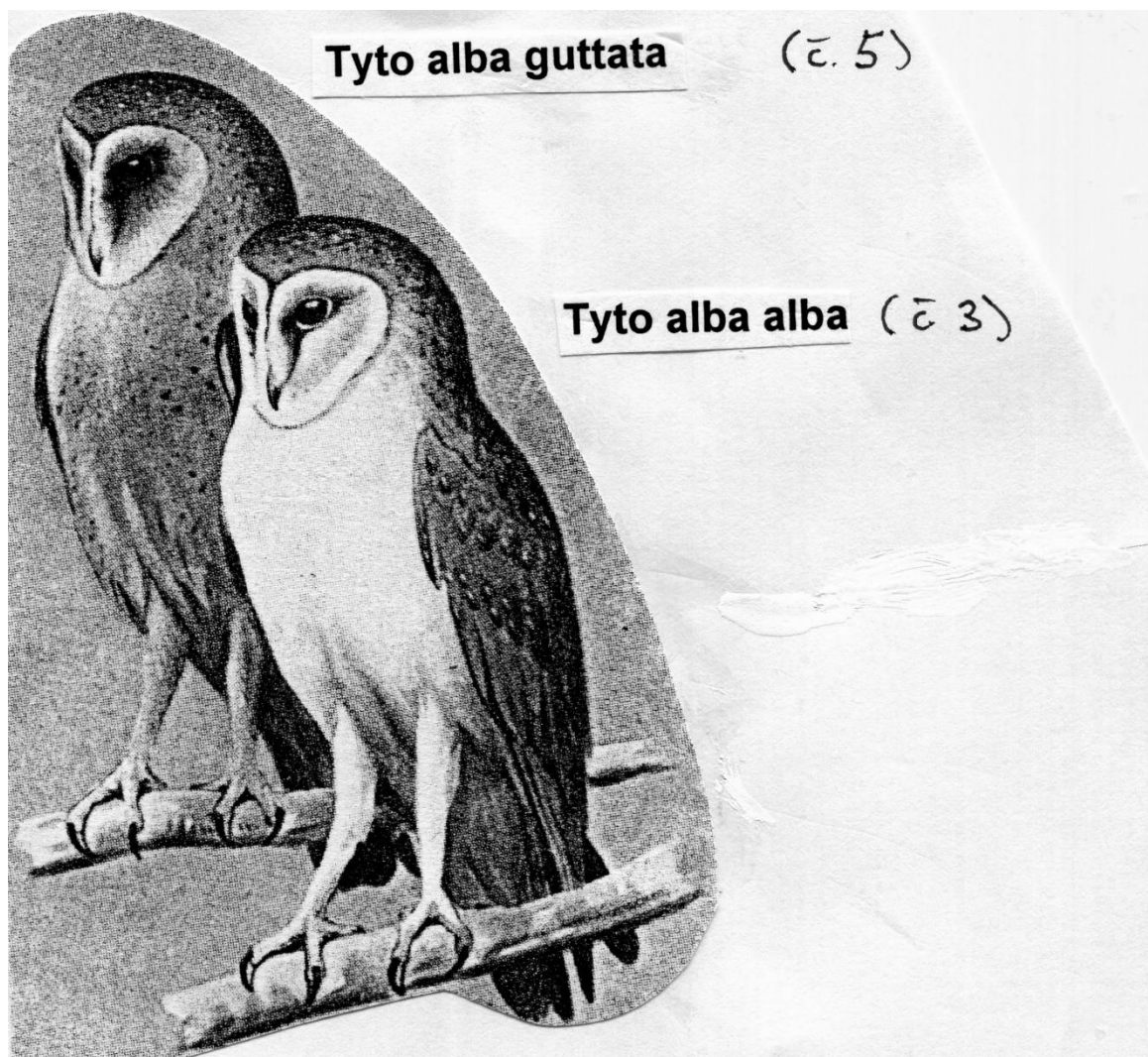


Fig. 2 World distribution of the Barn Owl *Tyto alba*. The numbers correspond to the numbered descriptions in the text (pages 27–30).

Nominotypická subspecie sovy pálené *Tyto alba alba* obývající Skandinávii a západní Evropu a středoevropská subspecie *Tyto alba guttata*



Areály rozšíření jednotlivých subspecií tarbíkomyši *Dipodomys ordii* na západě USA a v Mexiku

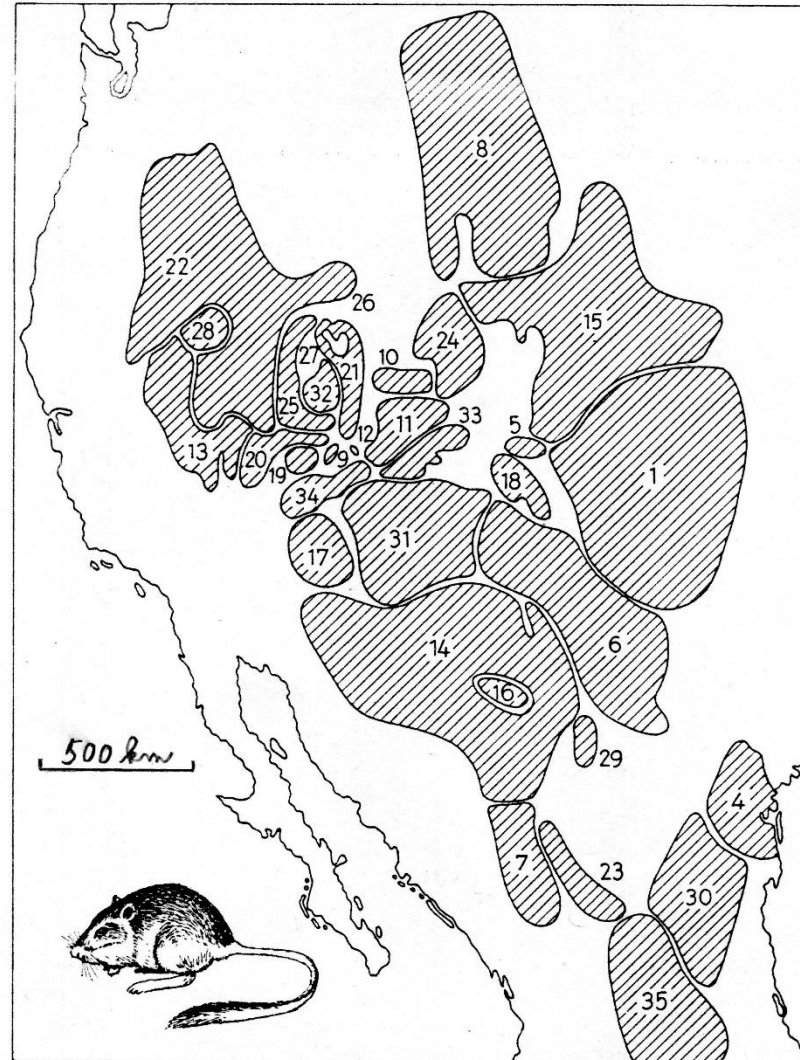


Abb. 86. Ein Beispiel für die restlose Aufteilung des Artareals auf einzelne Unterarten. Die Verbreitung von 35 Unterarten der Känguruhratte *Dipodomys ordii* - tarbíkomyš (Heteromyidae)

Další kategorie používané taxonomy v souvislosti s pojetím druhu:

- V minulosti byly používány k vyjádření morfologické variability některé infrasubspecifické kategorie:
- **Varieta** – termín zavedl již Linné, ale protože byl později používán v různých a často nejasně definovaných situacích, současná taxonomie jej nepoužívá.
- **Morpha** – vyjadřuje diskontinuální variabilitu nějakého druhu (např. hladké a rýhované samice potápníka vroubeného *Dytiscus marginalis*)



- **Aberace** – nezávislá odchylka (mutace), nemá vlastní areál a může se vyskytnout kdekoliv v rámci areálu příslušného druhu (např. u člověka by to mohli být zrzaví jedinci).
- **Natio** – „subspecie druhého řádu“ – morfologicky mírně odlišná populace obývající vlastní geografický areál uvnitř areálu nějaké subspecie. Označovala se latinským (nebo latinizovaným) jménem umístěným za jménem subspecie (quadrinomen, latinské jméno složené ze 4 slov). V současné době jsou natia vyřazena ze zoologické nomenklatury, avšak někteří entomologové (především amatéři) věnující se sběru komerčně atraktivních skupin (motýli, velcí brouci – např. střevlíci) je stále používají. Např. *Carabus cancellatus cancellatus rapax* – popsán ze severní Moravy (jedno z natií střevlíka měděného).

Použitelnost x nepoužitelnost infrasubspecifických jmen

- **Infrasubspecifická jména (tedy quadrimina) např. *Cervus elaphus montanus minor* jsou vyřazena ze zoologické nomenklatury (tzv. nepoužitelná jména /unavailable names).**
- **V popisech uveřejněných po r. 1960 (= od 1. 1. 1961) jsou nepoužitelná i ta jména, kdy autor navrhl jméno jako subspecii (trinomen, latinské jméno složené ze 3 slov) ale použil k jejímu označení termín „abrace“, „morpha“, „varieta“ nebo „forma“.**
- **Naopak u jmen publikovaných před 1. 1. 1961, pokud nebyla uveřejněna jako infrasubspecifická quadrimina (latinské jméno složené ze 4 slov) a v jejich popisu byl použit termín „varieta“ nebo „forma“ získávají status subspecie a jsou tedy použitelná.**

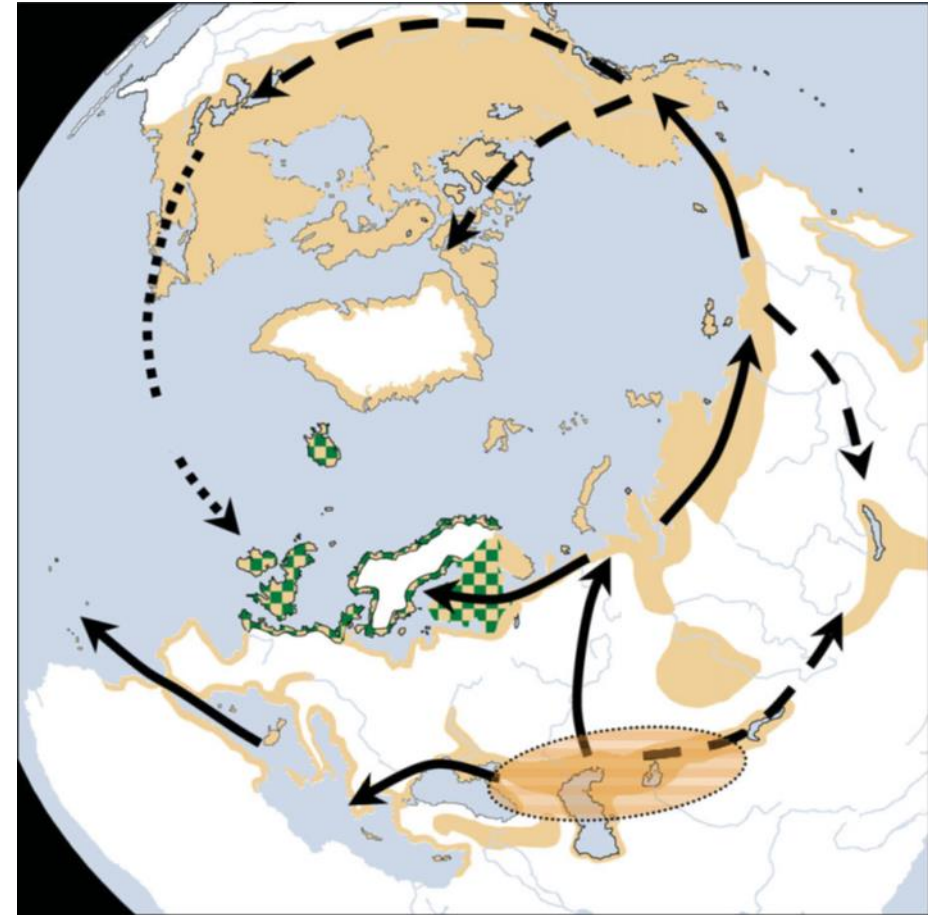
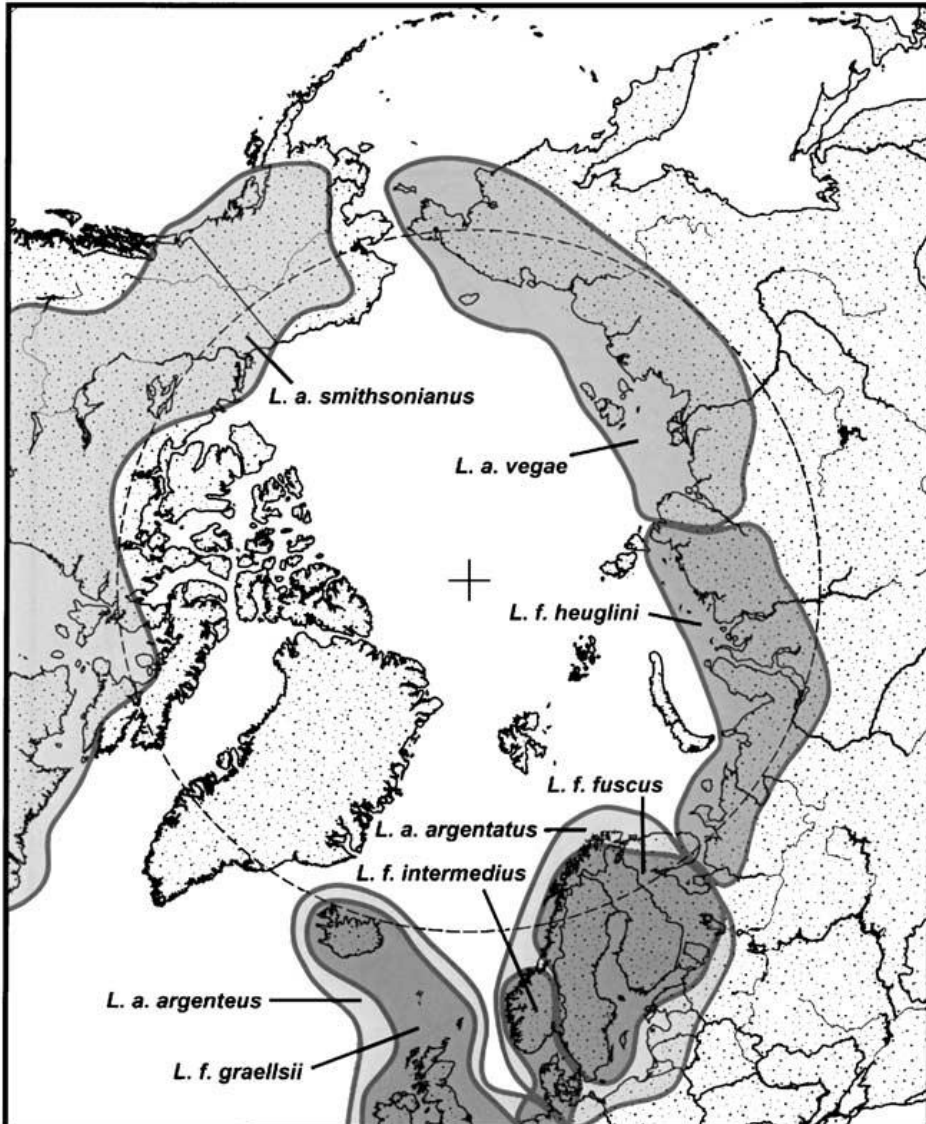
Sibling species (také kryptické druhy)

- Jedná se o dobré biologické druhy (biospecies) mezi kterými existuje reprodukčně-izolační bariéra. Morfologické rozdíly, které by umožnily jejich rozlišení jsou však málo zřetelné.
- Kryptické druhy byly většinou odhaleny u skupin, kterým byla věnována zvláštní pozornost pro jejich ekonomický nebo medicínský význam – např. komáři rodu *Anopheles*, rod *Drosophila* (mušky octomilky). Jejich přítomnost byla většinou zjištěna na základě odlišného karyotypu, neúspěchů při experimentálním křížení různých populací, rozdílných výsledků při elektroforeze bílkovin, na základě molekulárně genetických metod apod.
- Někdy byly odhaleny pomocí etologických znaků (např. odlišné hlasy některých severoamerických cvrčků, které předtím nebylo možné morfologicky rozlišit).
- Podrobnější studium následně většinou odhalilo drobné morfologické rozdíly, které nyní umožňují jejich spolehlivou determinaci i u muzejního materiálu.

Semispecies (někdy bývá používán také termín Allospecies)

- **Tento termín bývá používán pro situace, kdy se jednotlivé populace určitého druhu chovají v části svého areálu rozšíření jako subspecie (=vzájemně se kříží) a v jiné části se chovají jako samostatný druh (jsou reprodukčně izolovány od sousední subspecie).**
- Zdá se, že tento termín byl nejprve vytvořen evolučními biology (konkrétně E. Mayrem v r. 1942) a teprve později pro něj byly hledány vhodné příklady.
- Nejčastěji byly uváděny příklady ptáků, jejichž rozšíření vytváří rozsáhlý kruh. Sousední populace se v něm bez problémů kříží, ale na nejvzdálenějším místě, kde se kruh uzavře již mezi nimi existuje reprodukčně-isolační bariéra. Např. cirkumpolární rozšíření druhového komplexu racků *Larus argentatus* & *Larus fuscus*. U těchto racků, kteří obývají celé severní pobřeží Evropy, Asie a S. Ameriky se předpokládalo, že sousední populace se spolu budou křížit, avšak na konci celého kruhu (Island, Velká Británie, Skandinávie), který byl uzavřen průnikem severoamerických populací do Evropy již mezi sousedními populacemi bude existovat reprodukčně-isolační bariéra (jednalo by se o příklad tzv. „isolation by distance“). Podrobnější fylogeografické analýzy však ukázaly, že současné rozšíření této druhové skupiny racků vzniklo serií kolonizačních událostí „long-distance-colonization events“ a jedná se o komplex několika „dobrých druhů“.

Příklad údajného důkazu vzniku semispecies u racků *Larus argentatus* a *L. fuscus*. Sousední populace obou druhů se spolu kříží, s výjimkou severní Evropy, kde došlo k uzavření celého kruhu průnikem populace *L. argentatus* ze Severní Ameriky (příklad „speciation by distance“). V tomto případě se ale ve skutečnosti jednalo o jiné kolonizační schéma.



Semispecies – dalším učebnicovým příkladem měla být „isolation by distance“ u sýkory koňadry (*Parus major*). Jednotlivé sousední poddruhy (subspecie) se většinou bez problémů kříží. Avšak v údolí řeky Amur na Dálném východě, kde se poddruhy, které obcházejí Himaláje a poušť Gobi z jihu setkávají s těmi, které tuto oblast obcházejí ze severu měla mezi oběma těmito skupinami vzniknout reprodukční izolace (isolation by distance). Nedávné výzkumy ale ukázaly, že tomu tak není a že se tyto poddruhy vzájemně kříží.



Semispecies

- Zatím nezpochybněným příkladem semispecies (druh se v části svého areálu rozšíření chová jako druh, v části jako subspecie) je situace u vrabce domácího (*Passer domesticus*). Ten žije v jižní Evropě sympatricky s vrabcem pokřovným (*Passer hispaniolensis*). V jižní Evropě jsou jejich hybridy velmi vzácné. Poté, co byl v 20. stol. vrabec domácí zavlečen do severní Afriky (Alžírsko, Tunis, Libye) se zde oba druhy běžně kříží.

Passer domesticus (vrabec domácí), *Passer hispaniolensis* (v. pokřovní)



Passer domesticus, P. hispaniolensis a jejich hybridi v severní Africe

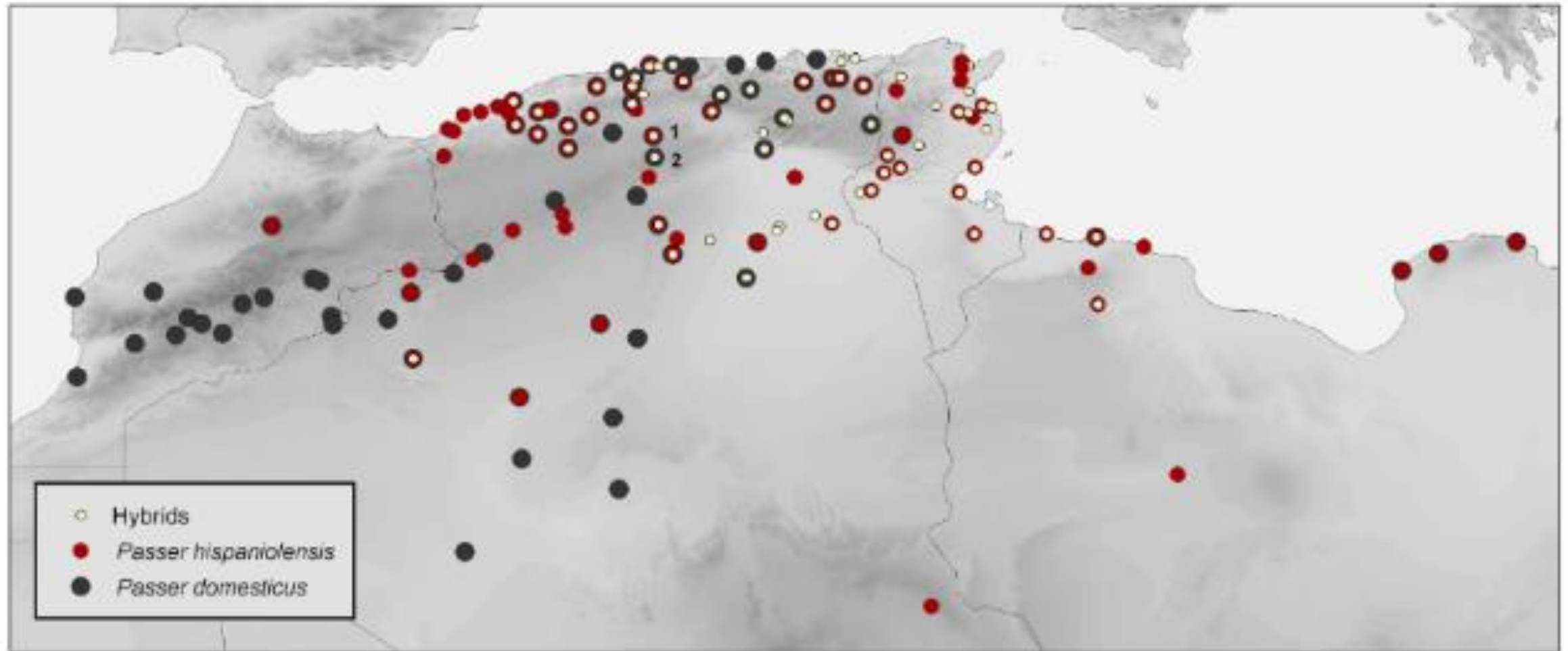
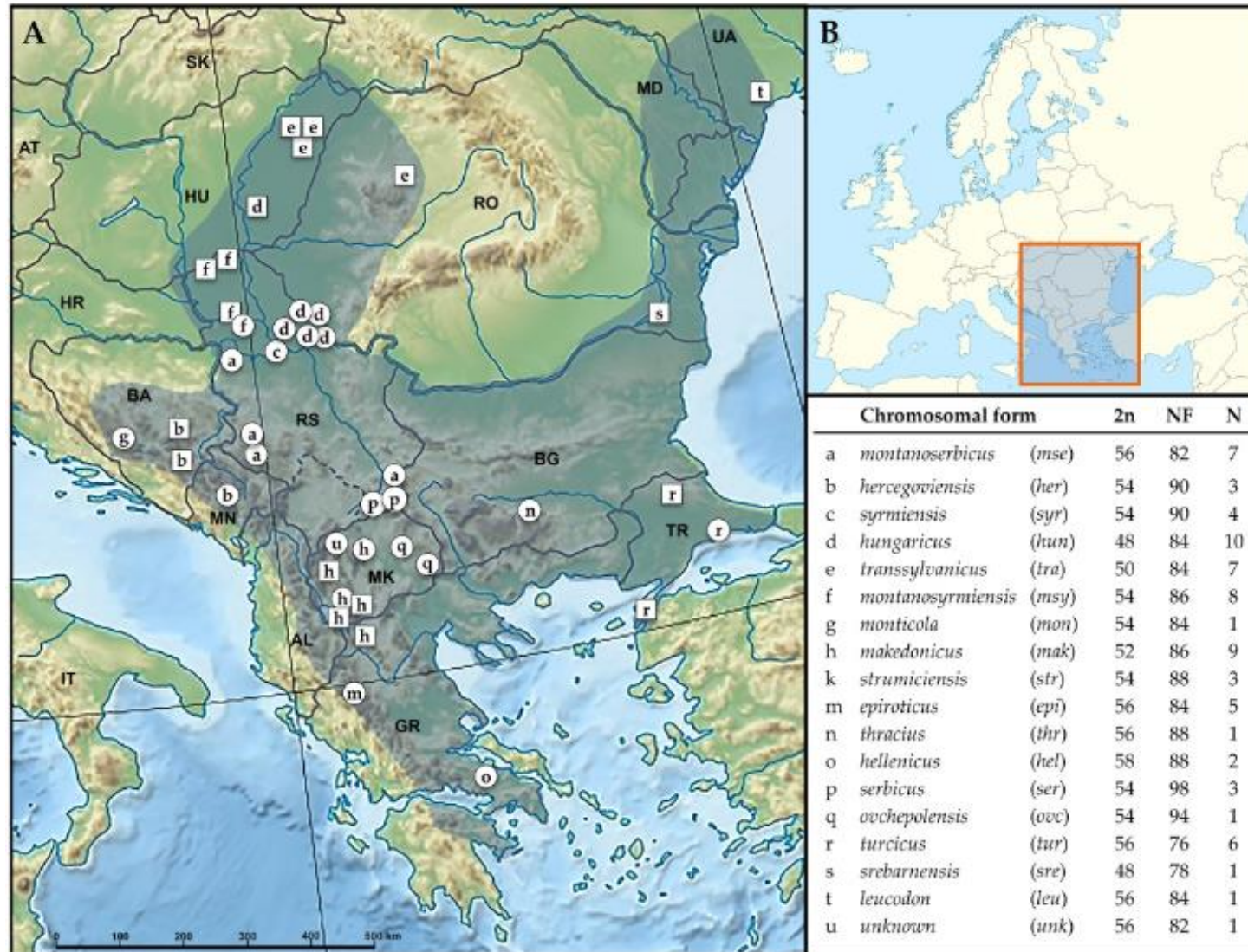


Figure 1. Distribution of the house sparrow (*P. domesticus*, dark gray), Spanish sparrow (*P. hispaniolensis*, dark red-brown), and hybrid phenotypes (light beige) in North Africa; different symbol sizes were chosen to show local co-occurrence of the three forms; main sources for occurrence data: Meise (1936), Johnston (1969), Summers-Smith and Vernon (1972), and Metzmacher (1986); our study sites in Algeria: (1) Hassi-El Euch; (2) Djelfa.

Superspecies

- Termín superspecies bývá obvykle používán v situaci, kdy máme co do činění s taxonomicky komplikovanou skupinou se kterou si zoologové nevědí rady. Superspecies je komplex druhů a poddruhů, které jsou obtížně určitelné a často se jedná o sibling species. Většinou se ale po důkladnějším studiu podaří celou situaci vyřešit.
- Jako klasický příklad bývala koncem 20. stol. uváděna skupina z okruhu hraboše polního (*Microtus arvalis*). Nyní ale již víme, že se jedná o 3 druhy, přičemž jeden z nich vytváří 2 karyologicky odlišné, avšak k jednomu druhu patřící formy.

Jako superspecies bychom mohli označit populace slepce malého (*Nannospalax leucodon*), který v rámci svého areálu rozšíření (Balkán, Pannonie a pobřeží Černého moře) vytváří velké množství chromozomových forem ($2n = 48$ až 58 , $NF=76$ až 98). Je velmi pravděpodobné, že mezi řadou z nich existuje reprodukční izolace.



Slepec (*Nanospalax* sp.)

