

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie

Faktory ovlivňující rychlost speciace a diverzifikace u ptáků

Factors affecting speciation and diversification
rate in birds

Bakalářská práce



Markéta Jindrová

Školitel: RNDr. Radka Storchová, Ph.D.

Praha, duben 2009

PODĚKOVÁNÍ

Děkuji svojí školitelce RNDr. Radce Storchové, Ph.D. za cenné rady a pomoc při psaní této práce a shromažďování literatury. Dále bych chtěla poděkovat svému konzultantovi Mgr. Jiřímu Reifovi, Ph.D. za důležité připomínky. Můj dík patří také mým rodičům Janě Jindrové a Ing. Davidu Jindrovi, CSc. za trpělivost a podporu během celého bakalářského studia a Mgr. Aleně Jindrové za korektury a pomoc s angličtinou.

ABSTRAKT

Tempo vzniku nových druhů organismů na Zemi je značně různorodé. Existují taxony, které divergují rychlostí několik set druhů za necelý milion let, a na druhé straně ty, jež dají vzniknout jen několika málo druhům za stovky milionů let. Rychlost diverzifikace je výslednicí rychlosti speciace a extinkce. Poznatky o vlivech působících na tyto procesy se stále vyvíjejí. Dnes se vědci přiklánějí k názoru, že proces diverzifikace je nejvíce ovlivněn pohlavním výběrem a tudíž že taxony, v nichž je uplatněn silný pohlavní výběr, jsou druhově početnější. Mezi další faktory ovlivňující druhovou diverzitu patří např. zeměpisná šířka, velikost a míra fragmentace areálu a uvažuje se o mnohých dalších, jako je například velikost mozkovny či míra specializace. Cílem této práce bylo shrnout poznatky o znacích a vlastnostech, jež mohou ovlivňovat rychlost speciace a diverzifikace u ptáků, a popsat a utřídit metody, kterými můžeme odlišné rychlosti vznikání nových druhů studovat.

Klíčová slova: diverzifikace, speciace, druh, diverzita, ptáci, druhová bohatost

ABSTRACT

The speed of new species of organisms coming into existence on the Earth varies considerably. There exist taxons that diverge at the speed of several hundreds of species in less than a million years and, on the other hand, some that give rise to only a few species in hundreds of thousands of years. The diversification rate is the result of the speciation and extinction rate. The findings of influences on these processes are still evolving. Nowadays scientists prefer the idea of the diversification process being most influenced by sexual selection and that is why the taxons with strong sexual selection present are more numerous. Among further factors influencing the diversity of species can be counted geographical latitude, the size and extent of fragmentation of the area and many others, such as the size of cerebrum or the rate of specialization. The aim of this paper has been to summarize what is known about the signs and features that can influence the speed of speciation and diversification of birds and to describe and organize methods of studying varying speed of new species coming into existence.

Key words: diversification, speciation, species, diversity, birds, abundance of species

OBSAH

1. ÚVOD.....	6
2. BIODIVERZITA.....	8
2.1 Biodiverzita u ptáků.....	8
2.2 Diverzifikace	8
3. JAK MĚŘIT RYCHLOST DIVERZIFIKACE	9
3.1 Analýza fylogenetických stromů.....	9
3.2 Analýza sesterských taxonů	10
3.3 Analýza sesterských druhů.....	11
4. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ RYCHLOST DIVERZIFIKACE	12
4.1 Znaký, které ovlivňují druhovou bohatost u ptáků.....	13
4.1.1 Zeměpisná šířka	13
4.1.2 Schopnost šíření.....	14
4.1.3 Velikost areálu.....	14
4.1.4 Míra fragmentace areálu.....	15
4.1.5 Pohlavní výběr.....	15
4.1.6 Životní strategie	19
4.2 Znaký, které lze použít ve srovnávacích studiích ke zjištění rysů urychlujících speciaci	20
4.3 Volný ekologický prostor a adaptivní radiace.....	20
5. RYCHLOST DIVERZIFIKACE A DRUHOVÝ VÝBĚR	22
6. ZÁVĚR	25
7. LITERATURA.....	27

1. ÚVOD

Biodiverzita neboli biologická rozmanitost či různorodost má mnoho definic. V podstatě se jedná o rozmanitost organismů na všech úrovních organizace druhů, populací i společenstev. Jednou z nejzajímavějších částí studia biodiverzity na Zemi je diverzita druhová.

Počet druhů na naší planetě dosud nebyl vyčíslen, ale odhaduje se, že na Zemi žije v současnosti 10-100 milionů druhů. Z toho byly doposud popsány a vědecky zařazeny necelé dva miliony druhů. Uvádí se, že v průměru každou jednu hodinu zmizí z planety jeden živočišný druh. Naštěstí probíhá i opačný proces, a dochází tedy i ke vzniku nových druhů neboli specií. V dlouhodobém historickém měřítku, v průběhu období zvaného fanerozoikum, za které se považuje posledních 540 milionů let existence Země, biodiverzita stoupá (Benton 1997) s výjimkou přechodných poklesů počtu druhů v průběhu hromadných vymírání. Porozumění mechanismům ovlivňujícím rychlost speciace a extinkce neboli vymírání nám může pomoci odhalit zákonitosti týkající se druhové diverzity a odhadnout stav a vývoj biodiverzity v budoucnosti.

Při popisu druhové diverzity se setkáváme s problematickou otázkou definice a vymezení druhu. Existuje vůbec tato taxonomická jednotka, nebo je uměle vytvořená člověkem? Dnes převládá názor, že právě druh (species) je základní, přirozenou taxonomickou jednotkou, která v přírodě existuje objektivně, nezávisle na člověku a není jím uměle vytvořena jako vyšší taxonomické jednotky. Nejčastěji uplatňována v praxi je tzv. typologická definice druhu, podle níž jsou si jedinci patřící ke stejnému druhu fenotypově podobnější než jedinci patřící k druhům různým. Naopak v teoretické rovině se upřednostňuje koncepce biologického druhu, která je občas nazývána také izolační koncepcí druhu. Podle tohoto pojetí je druh skupina populací, mezi nimiž se mohou jedinci pohlavně rozmnožovat, a je reprodukčně izolovaná od ostatních skupin (Flegr 2005). Existuje však mnoho dalších definic, např. buffonovská koncepce druhu (Mayr 1982), podle níž jsou jedinci téhož druhu schopni produktivního rozmnožování, koncepce vnitrodruhového rozpoznávání (Paterson 1985), která tvrdí, že existují specifické mechanismy rozpoznávání pohlavních partnerů, koncepce fenotypové koheze (Templeton 1989) a mnohé další.

Rozdílná rychlost speciace a extinkce může být ovlivněna různými faktory (Barraclough et al. 1998a; Barraclough et al. 1998b; Cracraft 1982; Cracraft 1985; Guyer & Slowinski 1995; Nee et al. 1996; Nee et al. 1992; Purvis 1996; Slowinski & Guyer 1989). Mohou to být jak vlastnosti jednotlivců daného druhu, tak znaky charakteristické pro celý druh jako celek, ale i rysy okolního prostředí, které daný druh obývá. Které z těchto vlastností jsou pro rychlosti speciací a extinkcí zásadní a ovlivňují je nejvíce? Na tuto otázku se snaží odpovědět biologové už dlouhou dobu. Cílem této práce je shrnout současné poznatky o faktorech, které ovlivňují rychlost speciace a extinkce u ptáků.

2. BIODIVERZITA

2.1 Biodiverzita u ptáků

Třída ptáci (Aves) je ideální modelovou skupinou pro výzkum obecných mechanismů podléjících se na formování biodiverzity. Jde o velmi diverzifikovanou skupinu živočichů. Jednotlivé skupiny ptáků se liší v mnoha morfologických (tvar zobáku, křídla či nohy, atd.), fyziologických (výživa semeny, hmyzem, atd.), behaviorálních či life-history (tělesné hmotnosti, velikosti těla, délce inkubace, velikosti a počtu snůšek za rok, atd.) vlastnostech a dále také ve vlastnostech týkajících se celých druhů (např. velikost a míra fragmentace areálu, populační hustota, míra roční disperze, atd.). Není tedy divu, že se jednotlivé čeledi v rámci tohoto řádu liší i počtem druhů.

Jako příklad druhově velmi chudé skupiny ptáků, kdy klad přetrvává dlouhou dobu prakticky bez diverzifikace, můžeme podle taxonomie, kterou vytvořil Sibley a Ahlquist (1990), uvést např. řád pštrosi (Struthioniformes). Tento řád obsahuje jen devět žijících druhů ve čtyřech čeledích. Naopak pěvci, mnohem mladší skupina ptáků (stáří cca 70 mil let) mají nesrovnatelně větší počet druhů. Druhová bohatost se liší i v rámci pěvců (Bruderer & Salewski 2008). Například rod vranule (*Picathartes*), skupina stará přibližně 45-47 milionů let, má jen dva druhy. Naopak čeleď kruhoočkovití (*Zosteropidae*) je stará přibližně 2 miliony let a obsahuje zhruba 83 druhů. Tato skupina vykazuje jeden z nejvyšších počtů nově vzniklých druhů za určitou časovou jednotku mezi obratlovci, který se pohybuje mezi 1,95-2,63 nových druhů za milion let (Moyle et al. 2009).

2.2 Diverzifikace

V evoluci všech organismů dochází ke vzniku nových druhů (speciaci) a zároveň k zániku druhů jiných (extinkci). V některých případech jsou tyto pochody v rovnováze, počet nově vzniklých druhů je eliminován počtem zaniklých, a taxon je stále přibližně stejně druhově bohatý. Pokud převažuje extinkce nad speciací, spěje daná taxonomická linie k zániku. Naopak pokud je speciace rychlejší, vzniká stále více nových druhů. Většinou však neznáme ani rychlost speciace ani rychlost extinkce, ale jen počet přeživších druhů. Zavádíme proto pojem rychlost diverzifikace neboli počet nově vzniklých druhů za určitou časovou jednotku. Rychlost diverzifikace můžeme vypočítat tak, že od rychlosti speciace odečteme

rychlost extinkce: $D = S - E$ (S = počet nově vzniklých druhů za jednotku času, E = počet vyhynulých druhů za jednotku času, D = počet přeživších druhů za jednotku času). Z definice je tedy zřejmé, že jde o čistý přírůstek nových druhů za určitou časovou jednotku, který může být zvýšený buď urychlením speciace nebo snížením rychlosti extinkce.

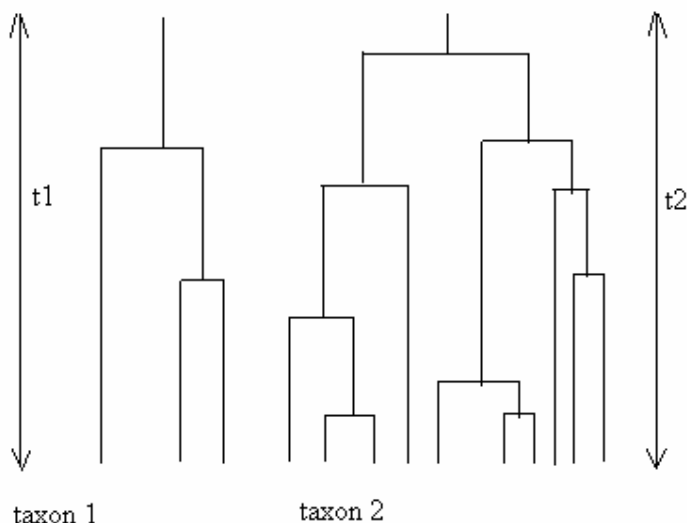
3. JAK MĚŘIT RYCHLOST DIVERZIFIKACE

Jak již bylo zmíněno dříve, je měření rychlosti speciace a extinkce často obtížné, protože ve většině případů neznáme děje, které probíhaly v minulosti, a musíme vycházet jen ze stavu současné biodiverzity. Proto obvykle neměříme odděleně rychlosti speciace a extinkce, ale celkovou rychlost diverzifikace. Schopnost odhadu rychlosti diverzifikace je důležitá pro porozumění vlivu jednotlivých faktorů na druhovou bohatost (Ricklefs 2007).

Existují tři základní metody, jak měřit rychlost diverzifikace. Jde o metody založené na studiu fylogeneze, metody využívající srovnání sesterských taxonů a metody porovnávající genetické divergence mezi sesterskými druhy.

3.1 Analýza fylogenetických stromů

První ze způsobů měření rychlosti diverzifikace je založený na rekonstrukci fylogeneze a následném zkoumání fylogenetických stromů (viz obr. 1). V praxi většinou porovnáváme fylogenetické stromy mnoha vývojových linií, které nemusí být blízce příbuzné, ale měly by mít co možná nejvíce společných znaků. Kromě zkoumaného faktoru tak na míru druhové bohatosti působí co nejméně dalších. Z nákresu je zřejmá rychlost diverzifikace podle počtu koncových větví u obou kladů v současnosti. Dále však musíme znát čas, během něhož došlo k větvení a který většinou není u porovnávaných taxonů stejný. Abychom tedy mohli porovnávat druhovou bohatost u různých taxonů, musíme přepočítat vzniklý počet druhů na stejný čas. Pokud budeme porovnávat velké množství fylogenetických stromů, z nichž některé taxony nesou zkoumaný znak, a další ne, je možné určit, zda tento znak souvisí s druhovou diverzitou. Budou-li totiž taxony nesoucí daný znak v signifikantní většině případů druhově bohatší než linie s nimi porovnávané, bude tento znak nejspíše urychlovat diverzifikaci.



Obr. 1: Metoda analýzy fylogenetických stromů. Při této metodě porovnáváme druhové bohatosti mnoha různých taxonů na základě nákrešů fylogenetických stromů a zjišťujeme, zda určitý znak souvisí s různou početností druhů u daných taxonů. Pokud zkoumaný znak pozitivně ovlivňuje rychlost diverzifikace, taxony nesoucí daný znak jsou ve většině případů druhově bohatší než taxony, které tento znak nenesou.

3.2 Analýza sesterských taxonů

V současnosti se při snaze dokázat, zda určitý znak je či není příčinou větší druhové bohatosti velké množství různých testování provádí metodou srovnávání sesterských taxonů (Barracough et al. 1995; Cardillo 1999; Mitra et al. 1996). Sesterské skupiny jsou pro srovnávání vhodné z toho důvodu, že pocházejí ze stejného předka a jsou tedy stejně staré. Snahou je nejprve zjistit co největší množství sesterských skupin daného kladu, z nichž jedna je nositelem studované vlastnosti, a druhá nikoli. Pokud je ve většině sesterských srovnání druhově bohatší skupina, která nese testovanou vlastnost, je pravděpodobné, že by mohla daná vlastnost usnadňovat diverzifikaci (viz obr. 2).

Metoda sesterských srovnávání má oproti metodě porovnávání fylogenetických stromů ještě další výhody. První důležitou výhodou je nezávislost obou sesterských skupin a odlišností, které nesou. Nejdříve totiž došlo k oddělení obou skupin od společného předka a až poté se u skupin vyvinuly odlišné znaky a vlastnosti. Již zmíněnou výhodou je stejné stáří sesterských skupin, u kterých tudíž můžeme jednoduše srovnávat počet druhů, aniž by bylo třeba zabývat se časem, kdy

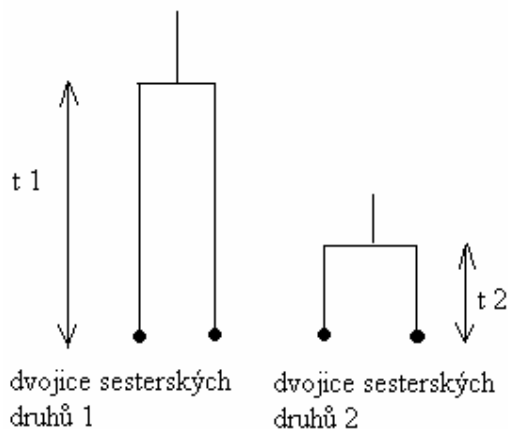
k oddělení skupin došlo. Není totiž třeba brát v úvahu korelaci stáří taxonů s počtem druhů, jak by bylo nutné v případě srovnávání taxonů nestejného stáří. Za třetí jsou si sesterské skupiny díky tomu, že se vyvinuly ze společného předka, podobné v mnoha ohledech, proto se zmenšuje počet odlišných vlastností a znaků mezi nimi, které by mohly ovlivnit výsledky studií (Barraclough et al. 1998a).



Obr. 2: Metoda srovnávání sesterských taxonů. Touto metodou srovnáváme dvojice sesterských skupin, z nichž jedna nese zkoumaný znak, druhá nikoli a zjišťujeme, v kolika případech jsou skupiny nesoucí daný znak druhově bohatší.

3.3 Analýza sesterských druhů

Třetí a v současnosti stále více využívanou metodou je analýza sesterských druhů. Při zkoumání diverzity touto metodou srovnáváme dvojice sesterských druhů a musíme znát čas oddělení sesterských druhů od společného předka. Následně testujeme, zda určitý znak ovlivňuje rychlost diverzifikace a do jaké míry. Přibližně polovina z dvojic sesterských druhů zahrnutých do studie by měla vykazovat daný znak, a druhá polovina ne. Nakonec porovnáme, jestli souvisí doba oddělení obou druhů signifikantně s tím, zda druhy nesou daný znak či ne. Pokud je čas oddělení sesterských druhů kratší u dvojic nesoucích daný znak než u těch, které daný znak nenesou, je rychlost diverzifikace nejspíš daným znakem ovlivněna. Vzhledem k relativně krátké době existence obou samostatných sesterských druhů se soudí, že případná pomalá či rychlá diverzifikace je ovlivněna hlavně změnami v rychlosti speciace než extinkce (viz obr. 3).



Obr. 3: Metoda srovnávání sesterských druhů. Porovnáваме mnoho dvojic sesterských druhů a sledujeme, zda souvisí doba, kdy došlo k jejich oddělení s tím, zda nesou studovaný znak.

4. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ RYCHLOST DIVERZIFIKACE

Na rychlost a průběh diverzifikace působí velké množství různých vnějších i vnitřních faktorů od vlastností skupin (populační hustota, velikost a fragmentace areálu, atd.), přes vlastnosti jedinců (počet mláďat ve snůšce, věk při dosažení pohlavní dospělosti, míra péče o mláďata, atd.) až po vlastnosti prostředí (zeměpisná šířka, geografická členitost, atd.). Všechny tyto faktory mohou rychlost diverzifikace snížit nebo zvýšit, a to buď ovlivněním rychlosti speciace nebo extinkce. Dále mohou rychlost speciace urychlit znaky, které umožní osídlení nového ekologického prostoru. Těmto znakům se říká klíčové inovace (key innovations) (Zrzavý et al. 2004) nebo lépe klíčové faktory (key factors), protože ne všechny musí být inovacemi, ale třeba jen preadaptacemi (Coyne & Orr 2004). V následujících kapitolách popíši znaky, u nichž bylo zjištěno, že ovlivňují rychlost diverzifikace u ptáků.

4.1 Znaky, které ovlivňují druhovou bohatost u ptáků

4.1.1 Zeměpisná šířka

Jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících míru druhové diverzity ptáků je zeměpisná šířka. Studie prováděná pomocí srovnání sesterských skupin ptáků (řád pěvců) a motýlů (čeleď otakárkovití) ukázala, že klady v nižších zeměpisných šířkách jsou druhově diverzifikovanější, rychlost diverzifikace na jednotku času je vyšší směrem k rovníku a střed rozšíření na Zemi je v průměru mezi 18° a 19° šířky, což zjevně ukazuje na vyšší druhovou početnost v nižších latitudách (Cardillo 1999). Tento trend je stejný na obou polokoulích, mezi suchozemskými i vodními organismy a můžeme ho sledovat u endotermních i ektotermních taxonů (Hillebrand 2004). Počet druhů je sice větší v oblastech kolem rovníku, nemusí to však být způsobeno urychlenou speciací, ale i zpomalenou extinkcí, například proto, že se v tropech nacházejí početnější populace (Gaston 2000; Wright 1983). Tendenci vyšší druhové bohatosti v nižších zeměpisných šířkách můžeme obecně vysvětlit několika hypotézami (Mittelbach et al. 2007). Ty můžeme rozdělit na (1) ekologické, které se snaží vysvětlit vyšší druhovou bohatost v tropech na základě koexistence mnoha druhů a na základě většího počtu dostupných nik. Mezi ně patří například hypotéza, která říká, že díky větším oblastem v tropech vznikají větší areály, a proto probíhá extinkce pomaleji a speciace rychleji (Rosenzweig 1975; Rosenzweig 1995). Další skupinou jsou hypotézy evoluční (2). Tyto hypotézy vysvětlují vyšší druhovou bohatost v tropech urychlením speciace (Rohde 1992; Rosenzweig 1975; Rosenzweig 1995) (díky zvýšenému počtu příležitostí ke vzniku reprodukčně-izolačních bariér, zrychlené molekulární evoluci nebo zvýšenému počtu biotických interakcí) nebo snížením rychlosti extinkce. Díky tomu se v tropech nahromadí větší počet druhů než v jiných zeměpisných šířkách za stejnou dobu. Dokonce se uvažovalo o hypotéze, podle které je v nízkých šířkách průměrná teplota vyšší, a to může vést k rychlejší speciaci (Rohde 1992). Poslední důležitou skupinou teorií jsou hypotézy historické (3), které se odkazují na to, že oblast s tropickým klimatem je větší a vývojově starší, a tudíž zde v průběhu času vzniklo více příležitostí ke speciacím (Farrell & Mitter 1993). Podle této teorie by měla mít většina kladů kořeny v tropech a klady obývající oblasti s vyššími zeměpisnými šířkami by od nich měly být odvozené.

Existuje však i spousta výjimek a např. u čeledi jestřábovitých (Accipitridae) se objevila dokonce pozitivní korelace - s rostoucí zeměpisnou šířkou stoupá počet druhů v této čeledi (Krüger 2008).

Zásadní pro studium vlivu zeměpisné šířky na druhovou bohatost se však stala práce Weira a Schlutera (2007). Pomocí srovnání sesterských druhů ptáků ukázali, že ve vyšších zeměpisných šířkách druhy vznikají a zanikají rychleji, rychlosti speciace i extinkce jsou zde vyšší a čas nutný k odlišení sesterského druhu je zde nižší. Tím se konečně podařilo vyřešit otázku, proč jsou taxony v nižších zeměpisných šířkách druhově početnější. Čas k oddělení sesterských druhů je sice kratší ve vyšších zeměpisných šířkách a delší v tropech, ale vyšší druhová diverzita v tropech je způsobena zejména výrazně pomalejší extinkcí.

4.1.2 Schopnost šíření

Druhová bohatost by mohla být v některých případech ovlivněna i schopností šíření. Některé druhy jsou schopné se šířit rychleji než jiné, umí se přizpůsobit různým podmínkám životního prostředí, a tudíž kolonizují nová území úspěšněji a rychleji. Budou obývat větší území a pravděpodobnost, že dojde ke geografické izolaci a speciaci, je vyšší než u druhů, které jsou rozšířené na menším území (Rosenzweig 1995). Schopnost šíření by tedy mohla být jedním z důležitých ekologických faktorů ovlivňujících druhovou bohatost. U ptáků byla při srovnání sesterských taxonů prokázána slabá pozitivní korelace mezi roční disperzí a druhovou bohatostí (Owens et al. 1999). Metodou zkoumání fylogenetických stromů celé třídy ptáků byla dokonce objevena silná pozitivní korelace (Phillimore et al. 2006).

4.1.3 Velikost areálu

Často se diskutuje také o možném vlivu velikosti areálu na druhovou diverzitu. Čím větší jsou areály, tím menší je pravděpodobnost extinkce. A zároveň čím je areál větší, tím je větší i pravděpodobnost, že dojde ke geografické izolaci, a tudíž ke speciaci. Skutečná data však přinášejí rozporuplné výsledky. Při použití fylogenetických metod na ptácích celého nového světa (Ameriky a Austrálie) se nepodařilo prokázat žádnou závislost (Gaston & Blackburn 1997), jakmile však bylo do studie zahrnuto 145 sesterských skupin ptáků a použila se metoda srovnávání sesterských taxonů, byl prokázán vztah, že s rostoucí velikostí areálu stoupá i druhová diverzita (Krüger 2008; Owens et al. 1999). Phillimore naopak ukázal negativní

závislost, když použil metody srovnávání fylogenezí na celé třídě ptáků (Phillimore et al. 2006). Rozdílné výsledky mohou být důsledkem použití různých metod (zkoumání fylogenetických stromů, srovnání sesterských taxonů,...) nebo zkoumáním různých taxonů, které možná opravdu reagují na stejné faktory jiným způsobem. Podobný vliv jako velikost areálu má na rychlost diverzifikace také populační hustota charakterizující daný taxon, jak se ukázalo v některých případech. Konkrétně na ptačí čeledi jestřábových (Accipitridae), u nichž s rostoucí populační hustotou roste i druhová diverzita (Krüger 2008).

4.1.4 Míra fragmentace areálu

S velikostí areálu souvisí i další faktor, kterým je míra fragmentace areálu. Při srovnávání sesterských taxonů u ptáků byla ukázána slabá pozitivní korelace s druhovou diverzitou (Owens et al. 1999). Není však zřejmé, zda větší fragmentace zvyšuje rychlost speciace nebo naopak snižuje rychlost extinkce. Pokud je areál více fragmentován, může častěji docházet k alopatické speciaci, a tudíž vznikají rychleji nové druhy. Extinkce může být snížena díky tomu, že jsou izolované populace lépe chráněny proti predaci, parazitaci nebo nemocem, ale může být díky fragmentaci areálu i zvýšena tím, že populace jsou více náchylné k náhodným fluktuacím.

4.1.5 Pohlavní výběr

Už od dob Darwina se předpokládá, že speciace vyplývá ve větší či menší míře z procesů pohlavního výběru (Andersson 1994; Darwin 1871). Obecně se předpokládá, že pohlavní výběr urychluje speciaci, a to může být vysvětleno různými hypotézami. Podle jedné z nich díky pohlavnímu výběru rychleji vznikají reprodukční bariéry, populace se mezi sebou dále nemohou křížit a dojde k oddělení druhů. Reprodukční bariéry mohou být buď prezygotické, při nichž vůbec nedojde k páření a vzniku zygoty, nebo postzygotické, jejichž následkem sice dojde ke vzniku zygoty, potomek je však neživotoschopný nebo neplodný.

K prezygotickým bariérám značně přispívá samičí preference při výběru pohlavního partnera. Samice si vybírá partnera podle určitého znaku a upřednostní samce, který má daný znak nejvíce vyvinutý. Díky tomu dochází k rychlému vývoji tohoto samčího znaku a zároveň i k samotné rychlé evoluci dané samičí preference. Uplatňuje se tedy asortativnímu párování a probíhají koevoluční závody mezi evolucí samičí preference a samčího znaku. V dané populaci tím pádem samičí preference

souvisí s mírou vývoje samčího znaku (Fisher 1930). Zároveň působí proti sexuálnímu výběru výběr přirozený a díky tomu nedochází k extrémnímu vývoji daných znaků. Velké odlišnosti ve vývoji samičí preference a samčích sekundárních pohlavních znaků mezi populacemi nakonec vedou ke speciaci (Lande 1981; Lande 1982).

Vlastnosti související s pohlavním výběrem jsou v současné době považovány za nejsilnější koreláty druhové diverzity. Taxony s vlastnostmi signalizujícími silnější pohlavní výběr jsou druhově bohatší než taxony, které tyto vlastnosti postrádají. K tomuto shodnému závěru dospěly mnohé studie (Barraclough et al. 1995; Mitra et al. 1996; Moller & Cuervo 1998). Zároveň se často při působení silné pohlavní selekce zvyšuje rychlost extinkce. K tomu může dojít například zmenšením populace působením silné polygynie či polyandrie nebo kvůli evoluci některých samčích znaků do takových extrémů, že je snížena jejich životaschopnost nebo zvýšena citlivost k predátorům nebo parazitům. Ukázalo se, že sexuálně dichromatické druhy severoamerických ptáků vykazují vyšší míru lokálních extinkcí než monochromatické druhy (Doherty et al. 2003) a že mortalita samců u severoamerických kachen je vyšší ve srovnání se samicemi při vzrůstající míře sexuálního dichromatismu (Promislow et al. 1994). Je zřejmé, že pokud je u taxonu se silnou sexuální selekcí zvýšená extinkce a tyto taxony jsou i přesto druhově bohatší, musí být nutně urychlený proces speciace. Míra pohlavního výběru u ptáků se může měřit pomocí řady charakteristik, jako je například typ reprodukčního systému, míra sexuálního dimorfismu, atd. Těmito charakteristikami se budu zabývat v následujících odstavcích.

Reprodukční systémy

Typ reprodukčního systému je jednou z charakteristik, která často souvisí s druhovou bohatostí a poukazuje na silnější pohlavní výběr. Ukázalo se, že promiskuitní taxony jsou druhově početnější. Při srovnávání sesterských taxonů ptáků byl ve většině případů druhově početnější taxon, v němž funguje promiskuita nebo polygynie bez otcovské péče než sesterský taxon s jiným reprodukčním systémem (Mitra et al. 1996). Tato závislost je však velmi slabá. Při jiné srovnávací studii na větší skupině ptáků byl již výsledek statisticky neprokazatelný (Owens et al. 1999). Při srovnávací studii na čeledi jestřábovitých (Accipitridae) se ukázalo, že pokud převažuje u dané skupiny polygynie, je skupina druhově početnější, a pokud se uplatňuje spíše monogamie, nebo dokonce polyandrie, nápadně klesá počet druhů (Krüger 2008).

Sexuální dimorfismus, dichromatismus a ozdoby peří

Na třídě ptáci je asi nejzřetelněji ze všech živočichů viditelný fenomén sexuálního dimorfismu (pohlavní dvojtvárnost) a dichromatismu (odlišnosti ve zbarvení samce a samice). Mnoho biologů se zabývá problematikou vlivu pohlavního dichromatismu na druhovou početnost a zdá se, že se jedná o jednu z nejprokazatelnějších závislostí. Při srovnávání sesterských taxonů ptáků byla prokázána pozitivní korelace mezi sexuálním dichromatismem a druhovou diverzitou u řádu pěvců (Passeriformes) (Barraclough et al. 1995). Stejná závislost se potvrdila i v další studii provedené na 145 sesterských taxonech ptáků (Owens et al. 1999) a při srovnávací studii na čeledi jestřábových (Accipitridae) (Krüger 2008). Tato závislost souvisí s hypotézou, že samičí preference zvyšuje speciální rychlost daného taxonu.

Jednou z dalších vlastností, která souvisí s pohlavním výběrem a kterou můžeme řadit mezi sexuálně dimorfní znaky, je u ptáků míra ozdob peří. Byl objeven vyšší stupeň vývoje ozdob u druhů s reprodukčním systémem, v němž probíhá silnější pohlavní výběr, tedy u druhů polygynních nebo druhů tvořících leky. Například samice druhu vida kohoutí (*Euplectes progne*) upřednostňuje samce s ocasními pery přirozeně dlouhými nebo uměle prodlouženými před samci s ocasními pery normální či zkrácené délky. Bylo ukázáno, že tento znak se vyvíjí právě díky samičí preferenci a ne díky kompetici mezi samci, protože nezávisle na délce ocasního peří si všichni samci udržovali a hájili svá teritoria stejně dlouho (Andersson 1982). Jak již bylo řečeno, samičí sekundární pohlavní znaky a zvláště ozdoby peří jsou více vyvinuté u polygynních ptačích druhů. Mohlo by tomu tak být také u monogamních druhů, protože samičí preference k výraznějším ozdobám může mít za následek dřívější páření a to zajistí samcům větší reprodukční úspěch zvýšením kvality nebo počtu jejich potomků za rok. Samičí preference bude upřednostňována pohlavním výběrem, protože vybírává samice bude mít pravděpodobně více potomků, u kterých se vyvinou podobné ozdoby jako u jejich otců, a potomci budou mít také větší pravděpodobnost, že se spáří dříve než ostatní. Tato hypotéza byla potvrzena na příkladu monogamní vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), u které se samci s uměle prodlouženými ocasními pery pářili dříve než ostatní a měli za jednu sezónu více potomků (Moller 1988). Samice promiskuitní vdovky královské (*Vidua regia*) si také raději vybíraly samce s dlouhými ocasními pery. Zároveň byla pozorována pozitivní korelace mezi délkou ocasního peří (přirozenou nebo uměle upravenou) a mírou zpěvu a předvádění

se před samicí (Barnard 1990). Jiným příkladem může být velikost prsní skvrny u strdimila zelenopláštíkového (*Nectarinia johnstoni*). Samci tohoto druhu jsou jasně duhově zelení a na prsou mají různě velkou šarlatovou skvrnu. Žijí celoročně na svém teritoriu, kde se živí nektarem rostliny *Lobelia telekii*. Bylo pozorováno, že samci s větší skvrnou si uhájí více rostlin *L. telekii* a dosahují vyššího reprodukčního úspěchu (Evans & Hatchwell 1992).

Při srovnávání sesterských skupin ptáků se ukázalo, že taxony s větší mírou různých péřových ozdob jsou v průměru 1,86 krát druhově bohatší a mají větší počet poddruhů než jejich sesterské skupiny (Moller & Cuervo 1998), přičemž za ozdobu peří se považoval jakýkoli znak, který se lišil v délce mezi samci a samicemi alespoň o pět procent nebo byl vyvinut pouze u samců. Samice tedy preferují samce s delším peřím, z čehož můžeme usuzovat, že péřové ozdoby jsou v evoluci udržovány jako důsledek samičích preferencí (Anderson 1992; Andersson 1982; Barnard 1990; Evans & Hatchwell 1992; Moller 1988; Moller 1994). Ze všech doposud provedených studií tedy zatím vyplývá, že míra ornamentace a ozdob peří jasně souvisí s pohlavním výběrem a urychluje tak speciaci.

Hnízdní kolonialismus

Někteří ptáci v době rozmnožování zakládají hnízdní kolonie čítající velké množství jedinců, jiné druhy upřednostňují hnízdit odděleně od ostatních jedinců svého druhu. I to může hrát významnou roli ve spojení s druhovou diverzitou. V taxonech tvořících kolonie by měl působit silněji pohlavní výběr díky tomu, že se samice může pářit ještě s dalšími samci v kolonii a nejenom se svým pohlavním partnerem. Tudiž by tyto taxony měly speciovat rychleji než ty, jejichž jedinci hnízdní kolonie netvoří. Hypotézu, že koloniální ptáci speciují rychleji (Birkhead & Moller 1992) testoval Mooers and Møller (1996) pomocí metody srovnávání sesterských skupin, ale došli k závěru, že samotný hnízdní kolonialismus nejspíš nebude hnacím motorem diverzifikace u ptáků. Nicméně Rosenzweig (1996), který klade větší důraz na metodu srovnávání vyšších taxonů, věří, že tvorba kolonií v době množení skutečně může zvyšovat rychlost diverzifikace.

4.1.6 Životní strategie

Rychlost diverzifikace mohou ovlivnit i různé životní strategie. Často se biologové přiklání k hypotéze, že počet potenciálních nik pro taxony s malou velikostí těla je větší. Zatím je tato závislost prokázána spíše u třídy savců. Při srovnávací studii na přibližně 65% savčích druhů světa byla objevena slabá negativní korelace druhové diverzity s průměrnou tělesnou hmotností (Gardezi & Silva 1999). Jiná srovnávací studie ukázala podobně slabou negativní závislost pro psovitě šelmy, ale pro šelmy kočkovité a primáty nebyla objevena závislost žádná (Gittleman & Purvis 1998). U ptáků se došlo k různým výsledkům a je nutné provést ještě další měření. Van Valen (1973) sice tvrdil, že skupiny ptáků s větší velikostí těla obsahují méně druhů, Kochmer a Wagner (1988) zase ukázali, že v početnějších skupinách ptáků nalezneme spíše jedince s malou velikostí těla. Pomocí metody srovnávání sesterských taxonů však nebyla prokázána žádná závislost (Owens et al. 1999). Byla-li do studie zahrnuta jen samčí velikost těla u čeledi jestřábových (Accipitridae), opět se neukázala žádná závislost (Krüger 2008). V případě, že byla použita metoda srovnávání fylogenezí a do studie zahrnuta jen hmotnost samice, ukázala se negativní korelace s druhovou diverzitou (Phillimore et al. 2006).

V některých studiích byla prokázána korelace druhové bohatosti u ptáků s různými dalšími životními strategiemi (Dial & Marzluff 1988; Van Valen 1973), například krátkou generační dobou (Marzluff & Dial 1991), vysokou mobilitou či velikostí snůšky. Owens et al. (1999) pomocí metody srovnávání sesterských taxonů naopak žádnou ze souvislostí druhové bohatosti s životními strategiemi, konkrétně s velikostí snůšky a věkem prvního rozmnožování, nenašli.

Dalším korelátem druhové bohatosti je potravní a habitatová specializace u ptáků. Čím více je taxon specializovaný na určitý typ potravy nebo habitatu, tím méně obsahuje ptačích druhů (Owens et al. 1999) a čím větší je potravní generalismus, tím stoupá i druhová diverzita (Phillimore et al. 2006), jak bylo ukázáno při použití metody fylogeneze na celé třídě ptáků. Zvláště silná je tato závislost, pokud byl do studie zahrnut pouze řád pěvců.

Velmi zajímavým znakem by mohla být velikost mozku. Pokud má určitý taxon větší mozkovnu, má nejspíš také lepší kognitivní schopnosti, a dokáže tudíž lépe a úspěšněji osídlit nová území a používat nové zdroje. Dále se taková populace lépe uchytlí na novém stanovišti, čímž se zvýší i pravděpodobnost alopatrické speciace

a zároveň se sníží pravděpodobnost extinkce. Je tedy možné, že velikost mozkovny koreluje s druhovou diverzitou, na což byla zaměřena studie zahrnující přibližně 75 % všech ptačích druhů (Sol & Price 2008). Sol a Price (2008) ukázali slabou pozitivní korelaci mezi velikostí mozku a mírou diverzifikace u ptáků, ale je třeba provést ještě další zkoumání.

4.2 Znaky, které lze použít ve srovnávacích studiích ke zjištění rysů urychlujících speciaci

Jedním ze způsobů, jak rozlišit mezi vlivem speciace a extinkce na druhovou diverzitu, je studovat znaky, které působí na speciaci i extinkci stejným směrem. Pokud některý faktor urychlí extinkci a i přesto je skupina organismů druhově značně diverzifikovaná, je pravděpodobné, že tento faktor zvyšuje i rychlost speciace. Mezi tyto znaky můžeme řadit například pohlavní výběr. Ten může zrychlit extinkci sníženým přežíváním samců, kteří vlastní některý znak, podle něž si samice volí partnera, ale který je nevýhodný z hlediska samčího přežívání (např. peří na ručních letkách dlouhé natolik, že brání letu). Přesto jsou druhy, na něž působí silný pohlavní výběr, druhově bohaté. Dalším znakem může být zvýšená specializace na habitat nebo na zdroje, která na jednu stranu zvyšuje rychlost speciace, zároveň však může urychlit i extinkci v případě, že se změní podmínky a dojde například k vyčerpání specifického zdroje. Snížená schopnost migrace může usnadnit speciaci tvorbou izolovanějších populací, které jsou však zároveň více náchylné k extinkci. Většinou je ovšem nemožné doložit vliv daného faktoru či znaku na rychlost extinkce.

Ve srovnávacích studiích, které se snaží odhalit faktory urychlující speciaci, můžeme použít i znaky s protichůdným efektem na rychlost speciace a extinkce, jako je např. malá velikost těla. Ta může urychlit speciaci díky tomu, že vznikají větší populace a zvyšuje se pravděpodobnost alopatrické speciace, zároveň se zmenšuje riziko extinkce. V případě použití tohoto typu znaků však nemůžeme zjistit, zda dochází k urychlení speciace či zpomalení extinkce.

4.3 Volný ekologický prostor a adaptivní radiace

Velmi rychlá speciace (prudký nárůst druhů v rámci kladu) je často spojena se vznikem adaptací na různá životní prostředí. Pokud rychle vznikne velký počet nových druhů, musí se tyto druhy od sebe nějakým způsobem odlišit, aby si navzájem nekonkurovaly. Hovoříme potom o tzv. adaptivní radiaci. K té dochází

především při uvolnění nového ekologického prostoru (vznik ostrova, uvolnění prostoru po přírodní katastrofě, atd.) nebo při vzniku nového znaku, vlastnosti či chování (schopnost letu, možnost žít se jiným typem potravy díky morfologické úpravě zobáku, atd.). Díky tomu dojde k otevření úplně nové nebo prázdné adaptivní zóny, kterou organismy předtím nemohly využívat, a zvýší se tudíž rychlost speciace. K průběhu adaptivní radiace ovšem nestačí jen nový volný prostor, ten musí být naplněn určitými zdroji a hovoříme pak o ekologickém prostoru (Zrzavý et al. 2004). Nejznámějšími příklady rychlé diverzifikace jsou prudké nárůsty diverzity po velkých vymíráních. Adaptivní radiace je spojená s přirozeným výběrem působícím na skupiny organismů, které kolonizují nové území. Zpočátku je rychlost speciace obrovská a časem se snižuje spolu s tím, jak jsou zaplňovány jednotlivé niky (Schluter 2000). Jde tedy o rychlý nárůst počtu druhů a zvýšení adaptivní, ekologické rozmanitosti zároveň. Sledujeme nárůst diverzity (druhového bohatství), ale i disparity (různorodosti tělních plánů a způsobů života).

U ptáků adaptivní radiace proběhla například u tzv. Darwinových pěnkav (Geospizinae) na Galapágách. Ty jsou typickým příkladem druhové diverzifikace na základě přirozeného výběru. Jsou mnohem více rozrůzněné na Galapágách než klady jim příbuzných pevninských strnadů, a to například v tělesné velikosti nebo morfologii zobáku. Je to dáno tím, že na ostrovech jsou uvolněné niky, které jsou na pevnině obsazeny jinými druhy, jež však na ostrovech nežijí. Právě na základě variací v morfologii zobáku přizpůsobené k přijímání různé potravy (různá velikost a tvar semen) se ze společného jihoamerického předka vyvinulo přibližně patnáct druhů. Na základě nedávných studií se ukázalo, že souostroví procházelo v posledních třech milionech let velkými změnami a zároveň se vytvářely reprodukční bariéry díky variabilitě v morfologii a zpěvu, což dohromady mohlo vést k adaptivní radiaci (Grant & Grant 2002b). Předem ovšem nemůžeme předpovědět jejich evoluci v dlouhodobém měřítku, protože prostředí, které ovlivňuje směr a sílu selekčního koeficientu, fluktuuje nepředvídatelně (Grant & Grant 2002a). Na druhou stranu vzácné fluktuace prostředí způsobují změny v různých znacích. Na Galapágách došlo k evolučním změnám po několika jevech El Nino, které zapříčinily změny v zásobách potravy. Selektivně byl upřednostněn malý zobák u granivorních druhů, když začala být velká semena vzácná. Po hybridizaci tohoto druhu s některými dalšími dochází k výměně genů, ale pouze po jevu El Nino, když mají hybridy díky změnám v dostupné potravě vyšší fitness. Proto můžeme předpokládat, že pokud globální

oteplování zvýší frekvenci jevů El Nino na Galapágách, dojde k dalším mikroevolučním změnám (Grant & Grant 1993).

Dalším příkladem adaptivní radiace jsou šatovníci (Drepanididae) na Havajských ostrovech. Byla provedena studie zjišťující příčiny adaptivní radiace srovnávající šatovníky s kladem drozdů, kteří žijí na Havaji také, ale nedošlo u nich k takové diverzifikaci (Lovette et al. 2002). Vzhledem k tomu, že obě čeledi osídlily ostrovy přibližně ve stejné době, nemůžeme pokládat za příčinu radiace vnější faktory, ale vnitřní znaky charakteristické pro daný taxon. Po srovnání suchozemských předků obou čeledí se ukázalo, že pevninští předci šatovníků (Carduelinae) mají obrovskou diverzitu v morfologii zobáku a že tedy i šatovníci, kteří se vyvinuli z tohoto taxonu, mají predispozice k variabilitě v morfologii zobáku, díky čemuž mohla proběhnout adaptivní radiace.

5. RYCHLOST DIVERZIFIKACE A DRUHOVÝ VÝBĚR

Rozdílné rychlosti speciace a extinkce jsou základem druhového výběru. Nejzákladnější procesy probíhající v přírodě se však řídí principy přirozeného výběru (natural selection), který popsal již Darwin v 19. století (1859). Přirozený výběr probíhá mezi jedinci stejného druhu, kteří kompetují o to, kdo přenesou prostřednictvím potomků své alely do genofondu následujících generací, a Darwin ho zavedl jako analogii resp. protiklad výběru umělého (artificial selection) prováděného člověkem (Flegr 2005). Dále se přirozený výběr dělí na přírodní (environmental/natural selection) a pohlavní (sexual selection). Může probíhat na několika úrovních (alel, jedinců, populací,...) a podle toho hovoříme v rámci vnitrodruhového výběru o výběru individuálním, kdy je objektem výběru jedinec, skupinovém, při kterém mezi sebou soupeří populace, a příbuzenském neboli výběru mezi příbuzenskými klany. Nad úrovní druhu potom rozlišujeme výběr mezidruhový a mezispolečenskový. Individuální výběr je však nejspíš nejdůležitějším typem výběru přirozeného a často má klíčový význam (Flegr 2005). Jedinci mohou být díky svým vlastnostem zvýhodněni v kompetici proti ostatním jedincům, rozmnoží se dříve či vícekrát, a přenášejí tak své vlastnosti do další generace.

Druhový výběr (species selection) je evolučním mechanismem, který byl popsán teprve nedávno, a je založený na makroevoluční kompetici celých druhů. Jeho

podstatou je rozdíl v rychlostech speciace a extinkce u různých taxonů (Stanley 1975), díky němuž se od mateřské linie různé počty nových druhů odštěpují různou rychlostí. Druhy, které častěji speciují a mají menší tendenci k vymírání, pak mohou potlačit ostatní vývojové linie. Druhový výběr může vést až k vyhynutí celé vývojové linie. Přitom nezáleží na tom, jak vhodně jsou jednotlivé druhy dané vývojové linie přizpůsobeny prostředí. Předmětem druhového výběru mohou být jak vlastnosti jednotlivců, tak vlastnosti celého druhu (vlastnosti emergentní). Pokud probíhá výběr na úrovni jednotlivců, jsou předmětem selekce výhradně vlastnosti jedinců. Dříve se za předmět druhového výběru považovaly pouze vlastnosti emergentní, tedy vlastnosti, jejichž nositelé jsou jednotlivé populace či druhy. Druhový výběr však mohou podmiňovat i vlastnosti jednotlivců, v tom případě ale jen těžko rozlišíme, zda se určitý znak rozšířil díky druhovému či individuálnímu výběru. Dnes víme, že při selekci na úrovni druhů mohou hrát roli jak vlastnosti celých druhů (velikost populace), tak vlastnosti jedinců (počet mláďat ve snůšce).

Druhový výběr ke své existenci požaduje stejné tři podmínky jako výběr individuální, a to variabilitu (ve vlastnostech jednotlivců i vlastnostech na úrovni druhů), dědičnost (znaků na úrovni druhů, které zdědí dceřinný druh od mateřského) a reprodukci.

Nejlepšimi příklady jsou procesy, při nichž dochází k usnadnění speciace díky znakům, které zesilují pohlavní výběr, jako je například sexuální dichromatismus, ozdoby peří u samců ptáků nebo polygynní či promiskuitní typ reprodukčního systému.

Pomocí existence druhového výběru můžeme vysvětlit procesy, které se přirozeným výběrem vysvětlit nedají. Jsou to například vlastnosti na úrovni populací nebo evoluční trendy. K některým anagenetickým dějům (změna vlastností taxonu nebo vývojové linie během fylogeneze) totiž v evoluci může docházet v časovém měřítku delším než doba trvání druhu (Simpson 1961). Jako evoluční trend je označován proces, při němž dochází k podobnému průběhu anageneze v rámci jedné i více vývojových linií, kdy se postupně mění některé z fenotypových vlastností. Typickým příkladem evolučního trendu je postupné zvětšování tělesných rozměrů, které je popsáno jako Copeho pravidlo (Stanley 1973). Tento trend byl testován na různých vývojových liniích. U ptáků pravděpodobně můžeme mluvit o evolučním trendu ve spojení s ornamentací a sexuálním dichromatismem (Barraclough et al. 1995; Moller & Cuervo 1998). Tyto znaky nejspíš poukazují na silný pohlavní

výběr, který může napomáhat diverzitě díky urychlení speciace pomocí behaviorální izolace. Pohlavní výběr nahradí alely pro sexuálně monomorfní znaky alelami pro znaky dimorfní. Dimorfní druhy budou speciovat rychleji. V čase se následně zvýší počet ptačích druhů, které budou sexuálně dimorfní, stejně jako se zvýší procento zastoupení jednotlivých ptáků, kteří mají sexuálně dimorfní znaky. Zvýšená diverzifikace nemůže být odvozena z fitness určitého genotypu uvnitř druhu. Evoluční trendy však mohou být vysvětleny pomocí druhového výběru. Ani zvýšení počtu jednotlivců s dimorfními znaky nemůžeme vysvětlit bez znalosti vlivu pohlavního výběru na rychlost speciace.

6. ZÁVĚR

Faktorů, které ovlivňují druhovou bohatost u ptáků je velké množství. Zatím přetrvává názor, že nejlépe a nejvýznamněji koreluje s rychlostí diverzifikace pohlavní výběr. Čím silnější je sexuální výběr u některého ptačího druhu, tím rychleji daný druh diverzifikuje. Zvláště sexuální dimorfismus a dichromatismus je velmi silným korelátům druhové diverzity a dále můžeme silný pohlavní výběr rozeznat podle dobře vyvinutých druhotných pohlavních znaků, např. zřetelných ozdob peří u samců, nebo podle polygynního reprodukčního systému.

V nižších zeměpisných šířkách žije jednoznačně více druhů a to je v současnosti vysvětleno tím, že v těchto oblastech probíhá extinkce pomaleji (Weir & Schluter 2007). Dále je druhová bohatost spojena s lepší schopností šířit se či větší mírou fragmentace areálů. Na základě dosavadních studií nemůžeme potvrdit vliv některých dalších faktorů, např. velikosti areálu, populační hustoty či životních strategií na rychlost diverzifikace, protože se projevila buď jen slabá korelace nebo žádná. Je proto nutné se danou problematikou dále zabývat, zahrnout do studia různé skupiny ptáků a použít pokud možno jednotné metody výzkumu, aby bylo možné výsledky přesvědčivě porovnávat a vyvozovat hodnověrné závěry.

Má bakalářská práce shrnuje dosavadní poznatky z oblasti zkoumání faktorů, které pravděpodobně ovlivňují rychlost diverzifikace u ptáků. Zároveň by měla být podkladem pro mou diplomovou práci. Při té se budu věnovat dalšímu zkoumání těchto faktorů a jejich vlivu na druhovou bohatost u ptáků. Nejprve vytvořím seznam sesterských druhů ptáků, ze kterého budu dále vycházet. Budu se věnovat zjišťování rozsáhlého množství různých vlastností, znaků a charakteristik (jednotlivců i celého druhu) jako je například velikost areálu, životní strategie (počet vajec ve snůšce, délka inkubace vajec, věk při dosažení pohlavní dospělosti,...), rozdíly v ekologii a morfologii, atd. Dále zjistím pomocí databáze GeneBank genetické vzdálenosti mezi zkoumanými druhy a budu hledat korelace mezi různými znaky a genetickou vzdáleností. Je-li totiž genetická vzdálenost mezi druhy kratší, potom znak, který s ní koreluje, urychluje s velkou pravděpodobností diverzifikaci. Nedostatkem současných studií je často fakt, že jsou založené na metodách fylogeneze nebo porovnávání sesterských taxonů a dá se jen těžko rozlišit, zda je rychlejší diverzifikace způsobena urychlením speciace nebo zpomalením extinkce. Proto ve své diplomové práci použiji metodu srovnávání sesterských druhů, která umožní zjistit především rychlosti

speciace. Výsledky zkoumání by pak měly být podkladem k vyslovení dílčích závěrů o faktorech ovlivňujících druhovou bohatost u ptáků a doufám, že by mohly přispět k posunu a konkretizaci poznatků z této velmi široké oblasti.

7. LITERATURA

- Anderson, S. 1992 Female preference for long tails in lekking Jackson's widowbirds. *Animal Behaviour* **43**, 10.
- Andersson, M. 1982 Female choice selects for extreme tail length in a widowbird. *Nature* **299**, 3.
- Andersson, M. B. 1994 *Sexual selection*: Princeton University Press.
- Barnard, P. 1990 Male tail length, sexual display intensity and female sexual response in a parasitic African finch. *Animal Behaviour* **39**, 5.
- Barracough, T. G., Harvey, P. H. & Nee, S. 1995 Sexual selection and taxonomic diversity in passerine birds. *Proceedings: Biological Sciences* **259**, 5.
- Barracough, T. G., Nee, S. & Harvey, P. H. 1998a Sister-group analysis in identifying correlates of diversification. *Evolutionary Ecology* **12**, 4.
- Barracough, T. G., Vogler, A. P. & Harvey, P. H. 1998b Revealing the factors that promote speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **353**, 9.
- Benton, M. J. 1997 Models for the diversification of life. *Trends in Ecology and Evolution* **12**, 6.
- Birkhead, T. R. & Moller, A. P. 1992 *Sperm competition: Evolutionary causes and consequences*. New York: Academic Press.
- Bruderer, B. & Salewski, V. 2008 Evolution of bird migration in a biogeographical context. *Journal of biogeography* **35**, 9.
- Cardillo, M. 1999 Latitude and rates of diversification in birds and butterflies. *Proceedings: Biological Sciences* **266**, 5.
- Coyne, J. A. & Orr, H. A. 2004 *Speciation*.
- Cracraft, J. 1982 A nonequilibrium theory for the rate-control of speciation and extinction and the origin of macroevolutionary patterns. *Systematic Zoology* **31**, 18.
- Cracraft, J. 1985 Biological diversification and its causes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **72**, 29.
- Darwin, C. 1859 *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- Darwin, C. 1871 *The descent of man and selection in relation to sex*. London: John Murray.
- Dial, K. P. & Marzluff, J. M. 1988 Are the smallest organisms the most diverse? *Ecology* **69**, 5.
- Doherty, P. F. J., Sorci, G., Royle, J. A., Hines, J. E., Nichols, J. D. & Boulonier, T. 2003 Sexual selection affects local extinction and turnover in bird communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100**, 5.
- Evans, M. R. & Hatchwell, B. J. 1992 An experimental study of male adornment in scarlet-tufted malachite sunbird: I. The role of pectoral tufts in territorial defence. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **29**, 7.
- Farrell, B. D. & Mitter, C. 1993 Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. In *Species diversity in ecological communities* (ed. R. E. Ricklefs & D. Schluter), pp. 416. Chicago: University of Chicago Press.
- Fisher, R. A. 1930 *The genetical theory of natural selection*. Oxford: Clarendon Press.
- Flegr, J. 2005 *Evoluční biologie*. Praha: Akademie věd České republiky.
- Gardezi, T. & Silva, J. d. 1999 Diversity in relation to body size in mammals: A comparative study. *American Naturalist* **153**, 14.
- Gaston, K. J. 2000 Global patterns in biodiversity. *Nature* **405**, 8.

- Gaston, K. J. & Blackburn, T. M. 1997 Age, area and avian diversification. *Biological Journal of the Linnean Society* **62**, 15.
- Gittleman, J. L. & Purvis, A. 1998 Body size and species-richness in carnivores and primates. *Proceedings: Biological Sciences* **265**, 7.
- Grant, B. R. & Grant, P. R. 1993 Evolution of Darwin's finches caused by a rare climatic event. *Proceedings: Biological Sciences* **251**, 7.
- Grant, P. R. & Grant, B. R. 2002a Adaptive radiation of Darwin's finches: Recent data help explain how this famous group of Galápagos birds evolved, although gaps in our understanding remain. *American scientist* **90**, 3.
- Grant, P. R. & Grant, B. R. 2002b Unpredictable evolution in a 30-year study of Darwin's finches. *Science* **296**, 5.
- Guyer, C. & Slowinski, J. B. 1995 Problems with null models in the study of phylogenetic radiations- reply. *Evolution* **49**, 2.
- Hillebrand, H. 2004 On the generality of the latitudinal diversity gradient. *American Naturalist* **163**, 20.
- Kochmer, J. P. & Wagner, R. H. 1988 Why are there so many kinds of passerine birds? Because they are small. A reply to Raikow. *Systematic Zoology* **37**, 2.
- Krüger, O. 2008 Engines of speciation: a comparative study in birds of prey. *Journal of Evolutionary Biology* **21**, 12.
- Lande, R. 1981 Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **78**, 5.
- Lande, R. 1982 Rapid origin of sexual isolation and character divergence in a cline. *Evolution* **36**, 11.
- Lovette, I. J., Bermingham, E. & Ricklefs, R. E. 2002 Clade-specific morphological diversification and adaptive radiation in Hawaiian songbirds. *Proceedings: Biological Sciences* **269**, 6.
- Marzluff, J. M. & Dial, K. P. 1991 Life history correlates of taxonomic diversity. *Ecology* **72**, 12.
- Mayr, E. 1982 *The growth of biological thought: Diversity, evolution, and inheritance*. Cambridge: Harvard University Press.
- Mitra, S., Landel, H. & Pruett-Jones, S. 1996 Species richness covaries with mating system in birds. *Auk* **113**, 8.
- Mittelbach, G. G., Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P. & Brown, J. M. 2007 Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* **10**, 17.
- Moller, A. P. 1988 Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow. *Nature* **332**, 640.
- Moller, A. P. 1994 *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford: Oxford University Press.
- Moller, A. P. & Cuervo, J. J. 1998 Speciation and feather ornamentation in birds. *Evolution* **52**, 11.
- Mooers, A. O. & Moller, A. P. 1996 Colonial breeding and speciation in birds. *Evolutionary Ecology* **10**, 11.
- Moyle, R. G., Filardi, C. E., Smith, C. E. & Diamond, J. 2009 Explosive Pleistocene diversification and hemispheric expansion of a "great speciator". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **106**, 6.
- Nee, S., Barraclough, T. G. & Harvey, P. H. 1996 Temporal changes in biodiversity: detecting patterns and identifying causes. In *Biodiversity* (ed. K. J. Gaston), pp. 23: Blackwell Scientific Press.

- Nee, S., Mooers, A. O. & Harvey, P. H. 1992 Tempo and mode of evolution revealed from molecular phylogenies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **89**, 5.
- Owens, I. P. F., Bennett, P. M. & Harvey, P. H. 1999 Species richness among birds: body size, life history, sexual selection or ecology? *Proceedings: Biological Sciences* **266**, 7.
- Paterson, H. E. H. 1985 The recognition concept of species. In *Species and speciation* (ed. E. S. Vrba): Pretoria: Transvaal museum.
- Phillimore, A. B., Freckleton, R. P., Orme, C. D. L. & Owens, I. P. F. 2006 Ecology predicts large-scale patterns of phylogenetic diversification in birds. *American Naturalist* **168**, 10.
- Promislow, D., Montgomerie, R. & Martin, T. E. 1994 Sexual selection and survival in North American waterfowl. *Evolution* **48**, 6.
- Purvis, A. 1996 Using interspecies comparisons to test macroevolutionary hypotheses. In *New uses for new phylogenies* (ed. P. H. Harvey, A. J. L. Brown, J. M. Smith & S. Nee), pp. 16: Oxford University Press.
- Ricklefs, R. E. 2007 Estimating diversification rates from phylogenetic information. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 10.
- Rohde, K. 1992 Latitudinal gradients in species diversity: The search for the primary cause. *Oikos* **65**, 14.
- Rosenzweig, M. L. 1975 On continental steady states of species diversity. In *Ecology and evolution of communities* (ed. M. L. Cody & J. M. Diamond). Cambridge: Belknap Press.
- Rosenzweig, M. L. 1995 *Species diversity in space and time*: Cambridge University Press
- Rosenzweig, M. L. 1996 Colonial birds probably do speciate faster. *Evolutionary Ecology* **10**, 3.
- Schluter, D. 2000 *The ecology of adaptive radiation*: Oxford University Press.
- Sibley, C. G. & Ahlquist, J. E. 1990 *Phylogeny and classification of birds*: Yale University Press.
- Simpson, G. G. 1961 *The major features of evolution*. New York: Columbia University Press.
- Slowinski, J. B. & Guyer, C. 1989 Testing null models in questions of evolutionary success. *Systematic Zoology* **38**, 3.
- Sol, D. & Price, T. D. 2008 Brain size and the diversification of body size in birds. *American Naturalist* **172**, 8.
- Stanley, S. M. 1973 An explanation for Cope's rule. *Evolution* **27**, 27.
- Stanley, S. M. 1975 A theory of evolution above the species level. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **72**, 5.
- Templeton, A. R. 1989 The meaning of species and speciation: genetic perspective. In *Speciation and its consequences* (ed. D. Otte & J. A. Endler). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates Inc.
- Van Valen, L. 1973 Body size and numbers of plants and animals. *Evolution* **27**, 9.
- Weir, J. T. & Schluter, D. 2007 The latitudinal gradient in recent speciation and extinction rates of birds and mammals. *Science* **315**, 3.
- Wright, D. H. 1983 Species-energy theory: An extension of species-area theory. *Oikos* **41**, 11.
- Zrzavý, J., Storch, D. & Mihulka, S. 2004 *Jak se dělá evoluce*. Praha: Paseka.