

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: biologie
Studijní obor: biologie



Markéta Šárová

Význam hybridizace v evoluci živočichů
The role of hybridization in animal evolution

Bakalářská práce

Vedoucí práce: RNDr. Radka Reifová, PhD.

Praha, 2017

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svojí školitelce RNDr. Radce Reifové, PhD. za trpělivost a cenné připomínky při psaní mé bakalářské práce.

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 23. 8. 2017

Markéta Šárová

Abstrakt

V současnosti se objevuje stále více studií, které ukazují, že mezidruhov \acute{a} hybridizace a s n \acute{y} spojen \acute{a} genov \acute{a} introgrese mají zcela zásadn \acute{i} vliv na evoluci živočichů. Tyto studie zdůrazňují, že hybridizace a s n \acute{y} spojen \acute{a} genov \acute{a} introgrese jsou důležitým zdrojem genetické variability. V rámci procesu adaptivn \acute{i} genov \acute{e} introgrese se mezi druhy mohou šířit i adaptivn \acute{i} vlastnosti, které mohou druhům pomoci rozšířit se do nových prostředí. Mezidruhov \acute{a} hybridizace může přispívat ke vzniku zcela nových fenotypů a unikátních evolučn \acute{i} ch novinek a vést tak k adaptivn \acute{i} m radiacím. Hybridizace také může být příčinou paraleln \acute{i} evoluce u mnohých organismů. Dalš \acute{i} způsob, jak hybridizace ovlivňuje evoluci, se týká speciace. Hybridn \acute{i} speciace může být jednou z příčin vzniku nových druhů, čímž může přispět ke zvýšen \acute{i} biodiverzity. V mnoha případech má však hybridizace zcela opačn \acute{e} dopady a představuje nebezpeč \acute{i} zániku druhů. Cílem této bakalářsk \acute{e} práce je shrnutí a vysvětlen \acute{i} výše popsaných procesů a mechanismů jejich fungování, uvést vybrané příklady živočichů, kterých se tyto procesy týkají, a celkově zhodnotit roli mezidruhov \acute{e} hybridizace v evoluci živočichů.

Klíčov \acute{a} slova: mezidruhov \acute{a} hybridizace, adaptivn \acute{i} genov \acute{a} introgrese, adaptivn \acute{i} radiace, paraleln \acute{i} evoluce, hybridn \acute{i} speciace

Abstract

There is a growing number of studies showing that interspecific hybridization and gene introgression have a creative role in the evolution of animals. These studies emphasize that hybridization and a gene introgression represent an important source of a genetic variability. Within the process of adaptive introgression, adaptive traits may spread among species and help them to colonize new environments. Interspecific hybridization may also contribute to the emergence of new phenotypes and evolutionary novelties and thus contribute to adaptive radiations. Hybridization can be also a cause of parallel evolutions in many organisms. Another way how hybridization affects evolution is related to a speciation. Hybrid speciation could be one of ways how new species arise, and in this way increase the biodiversity. However in many cases the hybridization has an opposite impact on species richness and present a danger of species extinction by hybridization. The aim of this bachelor thesis is to explain and discuss the

above described processes, introduces selected examples of animals related to these processes, and finally evaluate the role of interspecies hybridization in animal evolution.

Key words: interspecific hybridization, adaptive introgression, adaptive radiation, parallel evolution, hybrid speciation

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Hybridizace jako důležitý zdroj genetické variability.....	3
3. Adaptivní introgrese.....	4
3.1 Adaptivní introgrese u člověka.....	5
3.2 Müllеровské mimikry u motýlů rodu <i>Heliconius</i>	6
3.3 Adaptivní introgrese u komárů <i>Anopheles</i>	7
3.4 Rezistence myší vůči pesticidům.....	7
4. Hybridizace a adaptivní radiace.....	8
4.1 Adaptivní radiace u Darwinových pěnkav.....	9
4.2 Adaptivní radiace u cichlid.....	11
5. Hybridizace a paralelní evoluce.....	13
6. Hybridní speciace.....	14
7. Zánik druhů hybridizací.....	16
7.1 Ztráta biologické diverzity u koljušek.....	16
7.2 Zánik linií u Darwinových pěnkav.....	17
7.3 Zánik cichlid činností člověka.....	17
8. Závěr.....	18
Seznam použité literatury.....	20

1. Úvod

Druh je základní taxonomická jednotka. Podle biologické koncepce druhu tvoří druh skupina jedinců, kteří se vzájemně plodně kříží a od jedinců ostatních druhů jsou odděleny reprodukčně izolačními mechanismy (Mayr 1942). V přírodě nejsou vždy tyto reprodukční bariéry dostatečně silné a někdy tak dochází k mezidruhovému křížení (hybridizaci) a vzniku hybridů. K přírodní hybridizaci dochází nejčastěji, když se změní areály druhu. Původně fragmentované areály se opětovně rozšíří a dojde k sekundárnímu kontaktu. Vznikne sympatrická populace, která vyústí v hybridní zóny, což jsou místa styku dvou populací, ve kterých dochází ke křížení dvou geneticky odlišných taxonů a je tak produkována hybridní populace jedinců s kombinovaným genomem. Hybridní zóny mohou být úzké nebo široké, stabilní po mnoho desetiletí, nebo se mohou jednosměrně posunovat (Grant a Grant 1992). Pokud jsou hybridi životaschopní a alespoň částečně plodní, mohou se zpětně křížit s rodičovskými druhy. To může vést ke genové introgresi neboli genovému toku mezi druhy (Baack a Rieseberg 2007). Hybridizace a s ní spojená genová introgrese se obvykle objevuje u blízce příbuzných druhů, které se oddělily v relativně nedávné době a nemají dostatečně vyvinuté reprodukčně izolační bariéry. Populace s dobře vytvořenými bariérami mohou žít sympatricky nebo může jedna druhou vytlačit.

Reprodukčně izolační mechanismy dělíme podle toho, v jakém stádiu vývoje působí. Tzv. prezygotické reprodukčně izolační mechanismy působí ještě před vznikem zygoty. Dělí se na prekopulační a postkopulační. Mezi nejjednodušší prekopulační mechanismy patří například geografická či časová izolace (Coyne a Orr 1998). Obecně to jsou mechanismy, které zabraňují tomu, aby se dva jedinci odlišného druhu spářili. Druhým typem jsou postkopulační reprodukčně izolační mechanismy, které umožňují páření, avšak zabraňují oplození (gametická izolace). Příkladem je gametická inkompabilita, což je neschopnost splynutí dvou pohlavních buněk. Vedle výše uvedených prezygotických mechanismů je nutno se zmínit o postzygotických reprodukčně izolačních mechanismech, které se dále dělí na vnější, které jsou ovlivněny vnějšími faktory, a vnitřní, které naopak nejsou ovlivněny vnějšími podmínkami, a způsobují sterilitu a neživotaschopnost hybridů.

Hybridizace a s ní spojená genová introgrese hrají důležitou roli v evoluci jak rostlin (Mallet 2005), tak živočichů (Bullini 2009). Odhaduje se, že k mezidruhové hybridizaci dochází u 25 % druhů cévnatých rostlin, 12 % evropských druhů motýlů, 10 % druhů ptáků, 25 % druhů britských kachen nebo 6 % evropských savců (Schwenk *et al.* 2008).

Cílem této práce je shrnout mechanismy, kterými mezidruhov \acute{a} hybridizace m \acute{u} že ovlivňovat evoluci, a to zejména u živočichů, i když podobné mechanismy se samozřejmě mohou uplatňovat i u rostlin. Tyto mechanismy detailněji popíší v následujících kapitolách.

2. Hybridizace jako důležitý zdroj genetické variability

Většina evolučních procesů, jako je genetický drift, molekulární tah a ve většině případů i selekce, snižují genetickou variabilitu v populaci. V opačném směru působí mutace, které genetickou variabilitu generují a jsou jejím základním zdrojem. K mutacím dochází obvykle chybami v průběhu replikace, ale také působením mutagenů či pomocí přeskoků transpozonů (Loewe 2008). Mutace můžeme dělit podle jejich rozsahu na bodové, kam patří záměny jednotlivých nukleotidů, případně inserce a delece malého rozsahu. Dále chromosomové, kdy dochází k rozsáhlejším translokacím či větším insercím či delecím postihující větší část chromosomu (Smeds *et al.* 2016). A v poslední řadě jsou to mutace genomové, kam se řadí např. polyploidizace. Obecně platí, že čím větší rozsah mutace mají, tím jsou méně časté. Většina nových mutací je pro svého nositele škodlivá, ale některé mohou vést ke vzniku užitečných znaků, což umožňuje do organismu zavádět nové vlastnosti.

Z hlediska populací jsou mutace a jimi vzniklá genetická variabilita velmi důležité, protože umožňují druhům přizpůsobovat se měnícím se podmínkám (Lynch 2010). Populace s malou genetickou variabilitou se mohou hůře přizpůsobovat měnícím se podmínkám než populace s velkou genetickou variabilitou (Frankham *et al.* 2005). Genetická variabilita je snižována zejména v malých populacích, ve kterých silně působí genetický drift. Ve velmi malých populacích, které např. prošly efektem hrdla lahve (tzv. bottleneck), se mohou genetickým driftem rozšířit i mírně nevýhodné mutace a díky omezené velikosti populace pak může docházet k jevům jako je inbrední deprese, které mohou vést až k vyhynutí populace (Charlesworth a Willis 2009).

Vznik genetické variability pomocí mutací je obvykle velmi pomalý jev. Mutační rychlost, tj. množství mutací vznikajících v dané pozici za časovou jednotku u všech členů populace, závisí především na přesnosti procesu replikace, účinnosti reparačních procesů, intenzitě působení mutagenů a mutabilitě sekvenčního motivu v dané konkrétní pozici řetězce DNA. S rostoucí velikostí populace a za stresových podmínek mutační rychlost roste. Mění se s velikostí genomu živočicha a závisí také na tom, zda je živočich dlouhověký a jakou má velikost těla (Smeds *et al.* 2016). Mutační rychlost se liší také mezi genomovými částmi a je závislá na typu nukleotidů i na typu mutace. Častěji například vznikají tranzice než transverze (Nachman a Crowel 2000). Mutační rychlost je tedy například na mt DNA vyšší než na jaderné DNA. Ovlivnit ji může blízkost k replikačnímu počátku, či míra transkripce (Lynch *et al.* 2010).

Pomocí mutační rychlosti je možno odhadnout čas, kdy došlo k oddělení dvou příbuzných druhů nebo populací (Scally a Durbin 2012).

Mutační rychlost pro substituce je u rostlin a živočichů řádově 10^{-8} až 10^{-9} . Konkrétně octomilka má mutační rychlost asi 5-10 krát vyšší než obratlovci. Mezi savci je vysoká mutační rychlost u hlodavců, nižší u kopytníků a nejnižší u primátů (Smeds *et al.* 2016).

Mezidruhový genový tok může představovat vedle mutací důležitý zdroj genetické variability. Ta může být významná zejména pro malé populace a pro populace, které prošly efektem hrdla lahve. Pomocí genové introgrese může dojít k velmi rychlé obnově genetické variability. Nová genetická variabilita se však svým složením alel bude lišit od té předchozí, což může významným způsobem ovlivnit fenotyp daného druhu. Vynikající systém pro zkoumání rolí genetické variability a introgrese spojené s tvorbou nových fenotypů představují ryby *cyprinodon bifasciatus* a *c. atrorus*, známy svou vysokou tolerancí vůči nepříznivým a proměnlivým podmínkám prostředí. Poskytují systém pro zkoumání vzorků fenotypové diverzifikace ve vztahu k rozdílům v podmínkách prostředí a výskytu introgrese u populací jednotlivých druhů (Nordlie 2006).

Reprodukční bariéra mezi druhy je obvykle selektivně propustná. Bariérou nejsou schopny projít geny, které na genetickém pozadí cizího druhu jsou nevýhodné, ale mohou jí projít geny, které jsou na genetickém pozadí jiného druhu neutrální či dokonce výhodné (Harrison a Larson 2014). Pokud dojde k rozšíření adaptivního znaku mezi druhy, mluvíme o tzv. adaptivní introgresi. V poslední době přibývá příkladů tohoto jevu a ukazuje se, že jde o důležitý evoluční mechanismus. Proto se mu budu více věnovat v následující samostatné kapitole.

3. Adaptivní introgrese

Živočišné druhy se přizpůsobují změnám v jejich přirozeném prostředí, včetně změn způsobených člověkem, výběrem vhodných genů, které se již vyskytují v populacích nebo nově vznikají prostřednictvím mutací. Možným alternativním mechanismem je získávání adaptivních genů od příbuzných druhů pomocí genové introgrese v procesu známém jako adaptivní introgrese (Norris *et al.* 2015). Adaptivní introgrese může být obzvláště účinná při získávání znaků, které byly časem ztraceny u druhů příjemce, a které již fungovaly u společného předka příjemce a druhů dárců (Rieseberg 2009). Může často vést k rychlejší adaptaci, než tomu je například u mutace. Hybridizace je tedy v tomto případě potenciálním

zdrojem nových alel již testovaných přirozeným výběrem. Tyto alely mohou překonat hranice druhu a začlenit se do genomu příbuzného druhu.

V poslední době přibývá příkladů adaptivní genové introgrese. Většina živočichů totiž žije v prostředích, která nejsou konstantní a stále se mění. Jedním z druhů, kde je tento jev asi nejintenzivněji zkoumán, je moderní člověk (*Homo sapiens*).

3. 1 Adaptivní introgrese u člověka

Před 40 000 lety, došlo ke kontaktu moderního člověka s neandrtálci a jejich vzájemnému křížení (Racimo *et al.* 2015). Archeologické důkazy potvrdily, že spolu tyto dvě skupiny koexistovaly po dobu neuvěřitelných 2600 let. V Izraeli byly objeveny nálezy, podporující hypotézu, že se v této oblasti průběžně střídali populace neandertálců a moderních lidí. Genetické výzkumy umožněné osekvenováním neandrtálčího genomu odhalily, že toto křížení vedlo ke genové introgresi z neandrtálce do člověka (Vernot a Akey 2004). Uvádí se, že 1-4 % genomu moderního člověka pochází z neandrtálců (Green *et al.* 2010). U některých z alel, které jsme zdělili od neandrtálců se zdá, že nám přinesly výhodu. Patří mezi ně alely genů podílející se např. na imunitě, pigmentaci vlasů a pokožky, pihování nebo metabolismu. Předpokládá se, že získání některých těchto alel mohlo modernímu člověkovi pomoci adaptovat se na nové klimatické podmínky při jeho expanzi z Afriky. Jeden z nejslavnějších příkladů je přizpůsobení Tibetanů na hypoxické prostředí vysokohorské Tibetské náhorní plošiny, které jim umožňuje alela získaná právě od neandrtálců (Huerta-Sánchez *et al.* 2014). Tibetská náhorní plošina je nehostinná po lidské osídlení, důvodem je nízký atmosférický tlak kyslíku, omezené zdroje a chladné klima. I přes těžké podmínky k životu byla populace lidí schopna osídlit toto prostředí, za což vděčí alele genu *EPAS1*, kterou populace získala od neandrtálců. Tato alela hraje důležitou úlohu v odezvě na hypoxii ve vysokých nadmořských výškách (Shriver *et al.* 2004). Na rozdíl od lidí žijících v nížinách, kteří se na vysokohorské prostředí aklimatizují tím, že se jim zvýší v krvi množství proteinu hemoglobinu. Tibetanům se hodnoty hemoglobinu zdaleka tolik nezvyšují. Pomáhá jim to vyhnout se srdečním potížím, které v důsledku zhuštění krve mohou způsobit kardiovaskulární problémy. Je to však spojeno i s dalšími výhodami. Tibetské ženy nemají tak vysoký tlak jako ženy z nížin. To způsobuje vyšší plodnost a nižší úmrtnost novorozenců. Problém by nastal v případě, kdy by tito lidé přešli do nižších nadmořských výšek. Došlo by totiž ke zvýšení hemoglobinu a hladiny krevního tlaku a to by mohlo vést ke zvýšení rizika infarktu. Při těhotenství mají tibetské ženy v nižších polohách vysoký tlak a novorozenci mají nižší porodní váhy, než je obvyklé (Racimo *et al.* 2015).

Neandertálci byli pravděpodobně dobře přizpůsobeni prostředí a místním patogenům. Moderní lidé vstupující do Evropy a západní Asie získali díky adaptivní introgresi alel od archaických lidí značnou výhodu. Tyto alely ovlivňují v expresi genů TLR (toll like receptors), konkrétně TLR1, TLR6 a TLR10, které se u lidí vyskytují na povrchu buněk, a jsou spojeny se zvýšenou mikrobiální rezistencí a zvýšeným alergickým onemocněním ve velkých kohortách. Je známo, že detekují bakteriální, plísňové a parazitární komponenty včetně flagellinu a glykolipidů. TLR jsou nezbytné pro vyvolání zánětlivých a antimikrobiálních odpovědí, stejně jako pro aktivaci adaptivní imunitní odpovědi (Akira *et al.* 2006). Introgresivní alely zvýšily vrozený imunitní dohled a intenzitu boje proti určitým patogenům, ale také hypersenzitivitu na nepatogenní alergeny, což vede ke zvýšené citlivosti na alergie u dnešních lidí (Mayerle *et al.* 2013). To dokazují, že proces adaptivní introgrese, zahrnující nejen tyto dříve popsané případy, ale i mnoho dalších, poskytl bohatý rezervoár nových genetických variací, který lidem umožnil rychle se přizpůsobit různým podmínkám prostředí (Racimo *et al.* 2015).

3. 2 Müllerovské mimikry u motýlů rodu *Heliconius*

Další pozoruhodným příkladem adaptivní introgrese byl popsán u skupiny neotropických motýlů rodu *Heliconius*. Tito motýli přešli od nočního na denní způsob života. To bylo spojeno s odpovídajícím zvýšením vizuální komunikace (Vieira a Rozas 2011). Dnes je tato bohatá skupina jihoamerických motýlů, známá hlavně kvůli evoluci stovky barevných vzorů na křídlech a Müllerovským mimikrám, které slouží jako ochrana před predátory. Geografické mozaiky řady barevných vzorů, jako je například *Heliconius melpomene*, jsou velmi podobné mozaikám u jiných druhů. To vedlo k hypotéze, že si jsou tyto druhy motýlů podobné v důsledku adaptivní genové introgrese. To je velmi výhodné, protože to druhům umožňuje podělit se o náklady na „vzdělávání“ predátora. Predátor uloví jednoho a od té doby ví, že jsou nechutní a nejedlí (Dasmahapatra *et al.* 2012).

Nejsilnější jednosměrná adaptivní introgrese byla zjištěna mezi *H. melpomene* a *H. timareta*, u nichž probíhá plynulý genový tok. Podle Pardo-Diaz *et al.* (2012) proběhly mezi *H. melpomene* na *H. timareta* mnohonásobné hybridizační události, které zprostředkovaly získání barevných adaptací. Tato introgrese dovolila *H. timareta* kolonizovat nová stanoviště, ve kterých lze dokonale využívat těchto ochranných Müllerovské mimikry.

3.3 Adaptivní introgrese u komárů *Anopheles*

Důležití vektorů, malárie, komáři rodu *Anopheles*, jsou dalším důkazem adaptivní genové introgrese. Tito komáři se vyskytují v přírodě ve dvou odlišných sympatrických populacích, *A. coluzzii* a *A. gambiae*. *A. coluzzii* je nově popsáný druh (Coetzee *et al.* 2013) morfologicky stejný jako *A. gambiae*. Oba jsou tedy nerozlišitelní a jejich identifikace je prováděna podle rozdílů v ribosomální DNA v blízkosti centromery chromozomu X. Důležitý rozdíl mezi *A. coluzzii* a *A. gambiae* spočívá v jejich citlivosti k insekticidům, které se používají pro kontrolu malárie. U *A. gambiae* se vyskytovala v mnohem vyšší frekvenci mutace *kdr Vgsc-1014F* na chromozomu X zodpovědná za rezistenci vůči insekticidům. Tato rezistence je výsledkem jediné bodové mutace v genu, který kóduje sodíkový kanál (Martinez-Torres *et al.* 1998).

V Mali byli nalezeni hybridy mezi *A. coluzzii* a *A. gambiae*, kteří měli typicky krátká životní stádia, pravděpodobně kvůli snížené kondici (Lee *et al.* 2013). V Guinea-Bissau (Marsden *et al.* 2011) a Ghana (Clarkson *et al.* 2014) byly dokonce zjištěny případy, kdy došlo ke zpětnému křížení s některým z mateřských druhů (Lee *et al.* 2013). V Mali byl podle Clarksona *et al.* (2014) roku 2006 gen způsobující rezistenci na insekticidy *kdr* stabilně introgresován z *A. gambiae* do *A. coluzzii*. Došlo tedy rozsáhlému mezidruhovému toku, který je příčinou rezistence na pyreteroidní insekticidy a DDT. Toto je příklad, kdy má introgrese zcela negativní dopady na lidstvo a představuje potencionální hrozbu týkající se realizace programů, které slouží jako prevence malárie. Z hlediska komárů a jejich přežití je výhodná.

3.4 Rezistence myši vůči pesticidům

Dalším živočichem, který si vyvinul rezistenci proti chemické ochraně pomocí adaptivní introgrese, jsou myši. V jejich případě šlo konkrétně o rezistenci proti warfarinu, což je lék užívající se na srážení krve v medicíně a antikoagulační rodenticid, který se používá již desetitisíciletí k hubení hlodavců. Inhibuje komplex vitamínu K epoxid reduktázy (*VKOR*), který je nezbytný pro recyklaci vitamínu K a koagulaci krve (Sadler 2004). Vitamin K je rozpustný v tucích. Velkou úlohu má v krevní srážlivosti, konkrétně v aktivaci koagulačních faktorů II, VII, IX, X, které jsou produkovány v játrech v neaktivní formě, a právě vitamin K je přeměňuje na jejich aktivní formy.

Myš domácí (*Mus musculus domesticus*) a myš alžírská (*Mus spretus*) jsou dva druhy myši vyskytujících se v Evropě, které se od sebe oddělily před 1,5 až 3 miliony lety. Oba druhy mají dobře vytvořené reprodukčně izolační bariéry a v přírodě dochází k hybridizaci jen velmi vzácně (Hedrick 2013), nicméně v laboratořích se dokáží částečně plodně křížit. Výzkumy

ukázaly, že *M. m. domesticus* získal introgresí od *M. spretus* výhodnou alelu *vkorc1*. Gen *vkorc1* je evolučně konzervován od bezobratlých až po savce. Adaptivní molekulární vývoj *vkorc1* v *M. spretus* vedl k fixaci alel, které poskytují rezistenci k warfarinu, která se pak rozšířila i do *M. m. domesticus* (Song *et al.* 2011). Právě tato alela je zodpovědná za odolnost vůči tomuto přípravku, který se používá v domácnosti. Odolné kolonie myši domácích byly objeveny v Evropě, Americe, Asii a Austrálii (Jackson a Ashton 1986). Tento příklad dokazuje, že i velmi vzácná hybridizace mezi poměrně vzdálenými druhy může stačit k přenosu adaptivního znaku mezi druhy.

4. Hybridizace a adaptivní radiace

Dalším důležitým evolučním jevem, který se zdá být silně ovlivněn hybridizací a genovou introgresí jsou adaptivní radiace a obecně rychlost speciace. Tyto procesy jsou usnadněny mezidruhovým genovým tokem, díky kterému se mohou mezi druhy šířit adaptivní vlastnosti (Mallet 2007). Adaptivní radiace, je proces, kdy se z jednoho či několika málo rodičovských druhů za poměrně krátkou dobu pomocí speciace vyvine mnoho různých blízce příbuzných druhů, které se vzájemně liší svými adaptacemi. To je usnadněno mezidruhovou hybridizací při invazi do nových adaptivních zón (Seenhausen 2004).

Konkrétně Schluter (2000) definoval adaptivní radiaci jako "diferenciaci jediného předka do řady druhů, které obývají různá prostředí a liší se znaky využívanými k využívání těchto prostředí" a jako kritéria pro detekci adaptivního záření byly použity čtyři rysy:

- 1) společný rodový původ
- 2) korelace fenotyp-prostředí (empirický důkaz korelace mezi různými fenotypy druhů potomků a jejich odlišných prostředí)
- 3) užitečnost vlastností (experimentální nebo teoretické testy výkonu nebo vhodnosti vlastností v příslušném prostředí)
- 4) rychlá speciace

Tento proces vyžaduje vysokou úroveň dědičných změn v rysech spojených s ekologickou a reprodukční izolací. (Meier *et al.* 2017)

Známými příklady adaptivních radiací jsou např. Darwinovy pěnkavy (Petren *et al.* 2005) nebo cichlidy v Afrických jezerech (Seenhausen 2016). Otázkou proč u některých skupin druhů probíhá speciace a adaptivní radiace velkou rychlostí, zatímco u jiných ne,

se vědci zabývali po dlouhou dobu. Tradičně se zdůrazňovalo, že druhy radiují, pokud je jim umožněna ekologická příležitost proniknout do nového prostředí. Proto jsou adaptivní radiace tak časté na ostrovech dosud neosídlených příbuznými druhy (Schluter 2000). Tento proces umožňuje ekologické přizpůsobení celé řady často neosídlených nik, kdy pouze jedna linie obsadí nový prostor.

Nové studie ovšem naznačují, že k adaptivním radiacím může podstatně přispívat i hybridizace a s ní spojená introgrese (Seenhausen 2004, Palmer *et al.* 2015, Bernen *et al.* 2015, Reifová *et al.* 2016). Ukazuje se, že téměř u všech příkladů adaptivní radiace dochází k mezidruhovému hybridizaci, a to nejen mezi blízkými příbuznými druhy. Tato hybridizace může vést k výraznému obohacení genetické variability jednotlivých druhů, kombinací alel z různých druhů mohou vzniknout zcela nové fenotypy a evoluční novinky, díky kterým může za velmi krátkou dobu vzniknout ohromné množství fenotypově odlišných druhů.

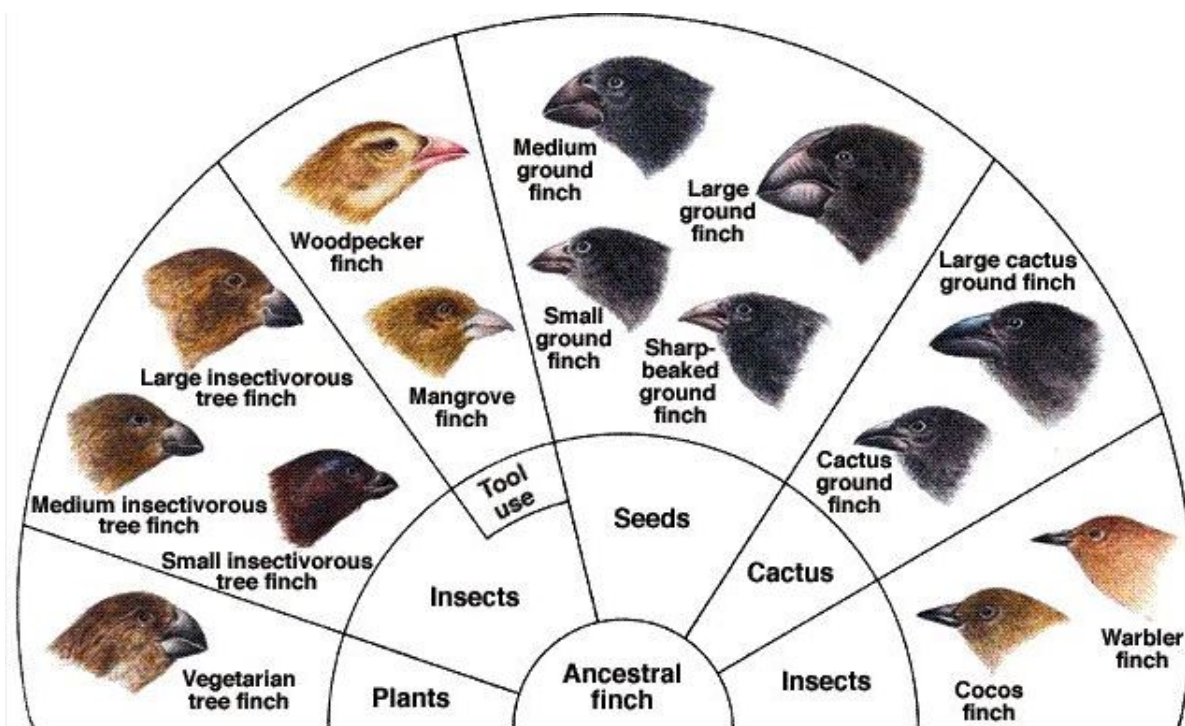
4.1 Adaptivní radiace u Darwinových pěnkav

Kultovním případem jsou Darwinovy pěnkavy, jenž byly objeveny Charlesem Darwinem při jeho plavbě kolem světa na lodi Beagle v letech 1831-1836. Jeho zastávka na souostroví Galapágy byla klíčovou událostí. Toto souostroví vzniklo vulkanickou činností. Jednotlivé ostrovy se liší věkem, vegetací, topografií a velikostí. A díky izolaci ostrovů od pevniny je toto místo perfektním místem pro speciaci a evoluci. Dnes víme, že už tehdy vznikaly první Darwinovy evoluční myšlenky. Objevil zde skupinu ptáků, která se na toto souostroví dostala z jihoamerické pevniny a obývá patrně každý ostrovů. Tato skupina čtrnácti žijících druhů ptáků nemá však na každém ostrově stejné složení. Klíčovými adaptivními rysy jsou u jednotlivých jedinců velikost a tvar zobáku. Charles Darwin pravil: "Když vidíme tuto gradaci a rozmanitost struktury v jedné malé, úzce příbuzné skupině ptáků, člověk by si mohl opravdu představit, že z původního malého počtu ptáků v tomto souostroví byl jeden druh vzat a upraven pro různé účely" a upozornil na tvar zobáku a velkou rozmanitost v tomto rysu ve svém druhém vydání knihy *O vzniku druhů přírodním výběrem*.

V roce 1936 nazval britský ornitolog Percy Lowe tyto ptáky souhrnně Darwinovy pěnkavy. Darwinovy pěnkavy jsou uváděny jako učebnicový příklad evolučního přizpůsobení konkrétním podmínkám. Jediný rodový druh se vyvinul během několika milionů let do čtrnácti uznaných druhů, které se liší velikostí a tvarem zobáku specializovaných na použití různých potravinových zdrojů, kterým se konkrétní druh na určitém ostrově přizpůsobil (Schluter 2000). Každý druh má tvar a velikost zobáku jedinečný, zatímco jiné morfologické znaky jsou do značné míry konstantní s menšími odchylkami (například celková velikost, velikost křídla nebo

nohy) (Grant 1999). Tyto modifikace zobáku jsou důkazem, že se jednotlivé druhy přizpůsobily rozdílnému potravnímu zdroji, který je na každém ostrově víceméně odlišný a proběhla u nich adaptivní radiace. V díle od Abzhanova *et al.* (2004) byla studována genetika různých forem zobáků Darwinových pěnkav. Bylo zjištěno, že tuto variabilitu zobáku determinují prenasální chrupavky a premaxiliární kosti. Uvádí se zde také, že za hloubku a šíři zobáku je zodpovědná molekula *Bmp4*. Na vývoji délky zobáku se současně podílí signální dráha závislá na calmodulinu (Grant a Grant 2008). Pravděpodobně nejdůležitějším genem ovlivňujícím tvar zobáku, je gen *ALX1*. Alely genu *ALX1* se šíří mezi druhy pěnkav genovou introgresí. Jak ukázal výzkum genu *ALX1* u pěnkav, mírné proměny tohoto genu nevedou k defektům, ale otevírají cestu k evoluci a diverzifikaci. Žádní příslušníci jednoho druhu pěnkav nemají gen *ALX1* úplně totožný. Díky souhře těchto mechanismů se pěnkavy liší různými variacemi tlustého, či krátkého zobáku, který může být buď tupý nebo ostrý, malý nebo velký. Tvar zobáku mimo jiné přispívá k reprodukční izolaci mezi jednotlivými druhy pěnkav. Důkazy introgrese byly zjištěny porovnáním autosomálního fylogenetického stromu s lokusy na gonosomech a mtDNA a pomocí testů ABBA-BABA (Lamichhane *et al.* 2015).

Ptáci s mohutnými zobáky se adaptovali na louskání tvrdých plodů a semen. Ptáci s úzkými šídlovitými zobáky se přizpůsobili k lovu hmyzu. Pěnkavy rodu *Geospiza*, žijící převážně na zemi, mají mohutný, trojúhelníkovitý zobák. Specializují na semínka roztroušená po zemi, která drtí svým silným zobákem. Zajímavým druhem patřícím do tohoto rodu je pěnkava ostrozubá (*Geospiza difficilis*). Pěnkava ostrozubá si získala zlověstný pseudonym „pěnkava upíří“. Svým velmi ostrým a silným zobákem napadá jiné druhy ptáků, většinou tereje, jejichž krev jí slouží pravděpodobně jako zdroj proteinu a tekutin, kterých je na ostrově nedostatek (Bowman a Billeb 1965). Tato drobná pěnkava se dále živí semeny, hmyzem, nektarem opuncí, ale také vejci větších ptáků. Vejce jsou však často dvakrát tak větší, jako jejich útočníci (vejce váží kolem 55 g, pěnkava jen 20 g) (Tebbich *et al.* 2010). S oblibou je vyvaluje z hnízd a následně je rozbíjí pomocí svého zobáku o kameny. Na Galapágách dále žijí pěnkavy rodu *Camarhynchus*, stromové pěnkavy. Hledají většinou larvy hmyzu pod dřevem, k čemuž mají uzpůsoben dolu zahnutý zobák. Rod *Certhidea* má zobák přizpůsobený k lovu hmyzu. Čtvrtým rodem je *Pinarolaxias*, žijící na kokosovém ostrově, charakteristický svým dlouhým špičatým zobákem (Sato *et al.* 1999).



Obrázek 1

Variety zobáků Darwinových pěnkav a jejich specializace na odlišné zdroje potravy.

(More, R. et al. 1998, upraveno)

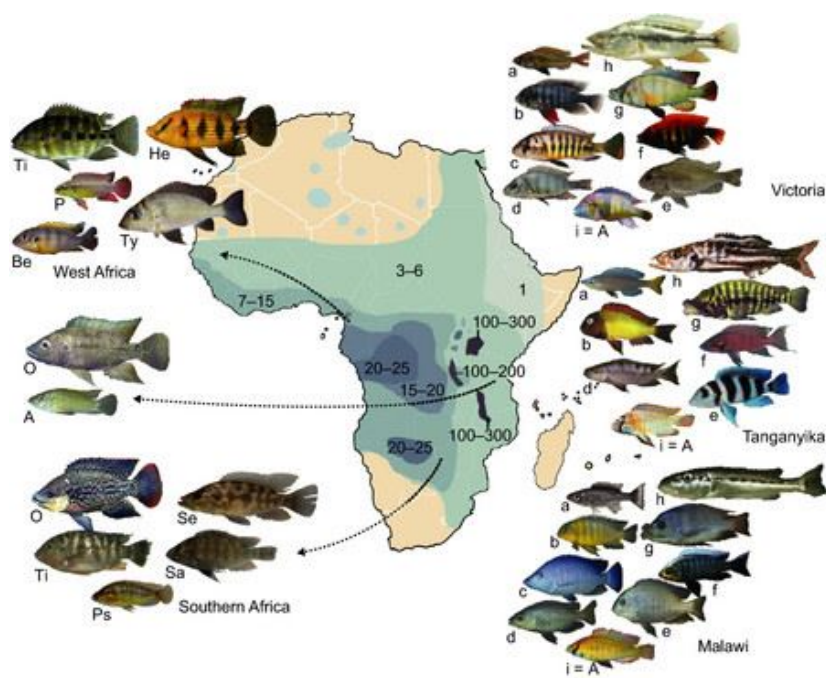
4.2 Adaptivní radiace u cichlid

Cichlidy, tvořící rodinu nejrozmanitějších sladkovodních ryb. Jejich evoluce se vyznačuje rychlou speciací a adaptivní radiací., jenž jsou učebnicovým příkladem těchto procesů. Jedná se o ryby obývající sladké vody především afrických jezer Tanganika, Malawi a Viktoriino jezero. Cichlidy obývají skalnaté úseky jezera, některé žijí alopatricky, některé sympatricky. Mnoho párů blízce příbuzných sympatricky žijících druhů cichlid se liší se svatebním zbarvením, které je důležité při speciaci, výběru partnera (Allender 2003) reprodukční izolaci. Kvůli izolaci v jezerech vzniklo za posledních 15 000 milionů let více než 500 fenotypově odlišných druhů, kolem 220 rodů a stále se velký počet nových druhů ryb vytváří (Johnson *et al.* 2000). Předpokládá se, že počet druhů koreluje s velikostí jezer, což odpovídá očekávání, že rozmanitost druhů se zvyšuje s heterogenitou stanoviště a s možností oddělení na základě vzdálenosti a diverzifikace (Seehausen 2006). Vývoj těchto linií a jejich genomů byl pravděpodobně utvářen cykly populační expanze, fragmentace a kolonizace jezera. K diverzifikaci, přispělo vysušení některých částí jezer, následná re-kolonizace a epizodická

adaptace na množství ekologických nik (Joyce *et al.* 2011). V jezerech byla však zaznamenána velká diverzifikace cichlidních ryb, která je spjata se speciací (Bezault 2011) a jasnou hybridizací mezi druhy (Seehausen 2008). K tomu mohla přispět špatná viditelnost jezera (Seehausen 2006) nebo kolísání hladiny jezera, jenž sloučilo stanoviště, a tak došlo k následnému křížení mezi druhy (Sturmbauer 2001). Existují dvě příbuzné hybridizační hypotézy, které mohou vysvětlit vznik rozmanitosti afrických cichlid. První z nich je, že hybridizace mezi dvěma druhy může poskytnout genetické variace, a tím umožnit vznik adaptivní radiace. To znamená, že tato počáteční hybridizační událost je zdrojem celé adaptivní radiace. Další myšlenkou je "syngameonova hypotéza", která tvrdí, že hybridizace mezi blízkými příbuznými liniemi (tj. prvotními druhy adaptivního záření) může generovat genotypy, které umožňují dosažení dříve neobsazených nik, a příležitostná hybridizace mezi radiujícími liniemi pak může i nadále usnadňovat osazování nových prostředí (Seehausen 2004). Meier *et al.* (2017) podporují první hypotézu, že stará hybridizační událost poskytla potřebné rozdíly k osazení nových nik a tím umožnila adaptivní radiaci.

Adaptivní radiací vzniklo velké množství druhů, jejichž fenotypová rozmanitost se liší v chování, tvaru těla, zbarvení a ekologickou specializací. V pozoruhodně krátkém vývojovém období vytvořily cichlidy oslnivou řadu morfologií čelistí a zubů, které jsou přizpůsobeny různým způsobům krmení (Kocher 2004). Byly objeveny býložravé i masožravé druhy, druhy s ústy a zuby přizpůsobenými k chytání drobného zooplanktonu, či k drcení plžů. Některé cichlidy jsou adaptovány také k lovení jiných ryb. Nalezneme zde i formy specializované na požívání pouze ploutví, šupin, nebo očí jiných ryb. Aby se rodina cichlid mohla vyvíjet ve velké množství druhů v geograficky omezené oblasti, populace se musí rychle stát dostatečně odlišnými, aby koexistovaly a zůstávaly reprodukčně izolovány v sympatiích.

Rozdíly v mitochondriálním DNA jsou u cichlid ještě menší než u současných lidí. To by znamenalo, že k adaptivní radiaci došlo ještě před kratší dobou, než se datuje vznik Viktoriina jezera (Wilson 1995).



Obrázek 2

Vzory rozmanitosti cichlid v Africe. Mapa znázorňuje kontinentální rozložení druhové bohatosti cichlid.

(Sungani *et al.* 2017, upraveno)

5. Hybridizace a paralelní evoluce

Paralelní evoluce je děj, kdy nezávisle na sobě v populacích různě rozmístěných po světě dojde k nějaké adaptaci, která je podmíněna například podmínkami prostředí. U všech dotčených populací se adaptace projeví stejně i přesto, že jsou od sebe vzdálené stovky kilometrů (Colosimo *et al.* 2005). K paralelní evoluci často dochází, když se reprodukční izolace vyvine jako vedlejší produkt ekologicky založeného divergentního výběru a předpovídá, že vlastnosti, které určují reprodukční izolaci, by se měly vyvíjet ve vztahu k životnímu prostředí. Výsledkem je reprodukční kompatibilita mezi populacemi, které obývají podobné prostředí, a reprodukční izolace mezi populacemi, které obývají různá prostředí (Rundle *et al.* 2000).

Koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) představují výkonný systém pro studium paralelní evoluce. Mezi mořskými a sladkovodními formami koljušek dochází ke genovému toku podél pobřežních řek (Colosimo *et al.* 2005). Genová introgrese umožňuje šíření adaptivních alel mezi populacemi (Barton *et al.* 1993) a vznik paralelních fenotypů. Při postupném pronikání do spletitého světa regulačních genů jsem se již několikrát setkala s podivuhodným případem, kdy je jeden a ten stejný gen zodpovědný za mnohonásobný

nezávislý vznik a následnou evoluci nějakého morfologického znaku. V tomto případě to je gen *Ectodysplasin* (*Eda*). Nedávné molekulární důkazy (Colosimo *et al.* 2004) naznačují, že dochází k opakovanému přechodu mořských populací do sladkých vod, který je z velké části ovlivněn účinky tohoto jediného hlavního genu *Ectodysplasinu*.

Koljušky jsou ve svém původním mořském prostředí vybaveny pancéřovanými deskami na bocích a pánevními trny. Po kolonizaci sladkých jezer a řek, ke které došlo mnohokrát, se opakovaně pancéřované desky i trny ztratily a došlo k velké změně fenotypu. Původní mořská forma má 32 až 36 pancéřových desek od hlavy k ocasu, sladkovodní forma má ve středu řady desek mezeru nebo si uchovává pouze nulový počet až devět desek na předním konci (Deagle *et al.* 1996). S kolonizací sladkovodního prostředí byly mimo jiné zahrnuty změny tvaru těla, kostry, trofické specializace, pigmentace, hospodaření se solí, délka života a preference partnera při páření (McKinnon *et al.* 2002). Sladkovodní ekotypy mají větší velikost těla, jsou neobvykle melanisticky zbarveny a podstatně delší ostny než mořská forma koljušek.

Fylogeneze založená na genu *Ectodysplasinu*, který odpovídá za určité rozdíly mezi mořskou a říční formou ukazuje, že alely způsobující sladkovodní fenotyp jsou staré a do řek se musely dostat už při kolonizaci mořskou formou (Jones *et al.* 2012). Podstatné tedy je, že mutace podmiňující sladkovodní fenotyp nevznikly v různých řekách *de novo*, ale jsou sdílené, což svědčí o tom, že se mezi populacemi sladkovodních koljušek rozšířili introgresí z mořské formy (Deagle *et al.* 2011).

6. Hybridní speciace

Důsledky hybridizace mohou být rozsáhlé, protože hybridizace v některých případech může ovlivnit celé evoluční linie druhů (Schwenk *et al.* 2008). Další způsob, jak hybridizace ovlivňuje evoluci se týká speciace. Druhy vznikají nejčastěji tzv. štěpnou speciací, kdy se jeden druh rozdělí do dvou dceřiných. Existuje ale čím dál tím víc případů, kdy nový druh vznikl pomocí mezidruhově hybridizace (Mallet 2005).

Jako první s pojmem hybridní speciace přišel Carl Linne. Zaujala ho svou květní strukturou rostlina *Linaria* (*Linaria vulgaris*), kterou později nazval *Peloria*. Linne se odpoutal od svých tehdejších jistot a navrhl novou evoluční hypotézu-možnost vzniku nových druhů pomocí hybridizace. Jeho hypotézu však podporovala pouze malá skupina vědců. Ve 20. století se však díky cytogenetickým studiím skutečně potvrdilo, že hybridizace může směřovat ke vzniku nového druhu. Na rozdíl od zoologů, tyto studie přesvědčily mnoho botaniků. Velmi

dlouho probíhaly mezi těmito dvěma skupinami rozpory o tom, jaká je pravděpodobnost, že nový druh může skutečně vzniknou hybridizací. Dnes máme mnoho metod ke genetické detekci druhů, které naznačují, že proces hybridizace je důležitým zdrojem biologické rozmanitosti.

K hybridní speciaci dochází, pokud jsou hybridní jedinci alespoň částečně plodní. Podle Hermansena *et al.* (2011) by za hybridní druh měly být považovány jen takové populace hybridů, které mají vůči oběma rodičovským druhům vytvořeny reprodukční bariéry. Ty jsou u hybridní speciace velmi důležité, jelikož izolují hybridní jedince od rodičovských druhů. Pokud jsou tyto bariéry silné, mohou hybridní druhy žít sympatricky s rodičovskými druhy.

Existuje hybridní speciace polyploidní nebo homoploidní. Nově vzniklé druhy polyploidní hybridní speciací mají zmnožené sady chromozomů. Homoploidní hybridní speciace nezahrnuje změny plodie hybridu. U živočichů je běžnější homoploidní hybridní speciace, zatímco u rostlin polyploidní. Příčinou je to, že rostliny nemají oddělenou germinální a somatickou linii, nemají ukončený růst a často jsou hermafroditické (dochází k samooplození). Zpětným křížením polyploidních hybridních druhů s diploidními rodiči, vznikají triploidní hybridy, kteří jsou sterilní, neboť mají problém s meiózou (Mallet 2007). Reprodukční bariéry tedy při tomto typu speciace vznikají mnohem snadněji než při speciaci homoploidní. Příkladem z říše živočichů je rosnička měnivá (*Hyla versicolor*), první objevený tetraploidní živočich vzniklý ze dvou diploidních rodičů (Holloway *et al.* 2006). Pokud při křížení dvou odlišných linií vzniká třetí, zcela nová stabilní linie beze změny počtu chromozomů, mluvíme o tzv. homoploidní hybridní speciaci (Mallet 2007). Tento typ se objevuje mnohem častěji u živočichů. Je však daleko vzácnější než polyploidní hybridní speciace a hybridy, vzniklé homoploidní hybridní speciací, mívají často problém s fertilitou. Vznik reprodukčních bariér je velmi důležitý pro vznik nového druhu. Aby byli homoploidní hybridy evolučně úspěšní, fertilní a stabilní, musí být reprodukčně izolováni od rodičovských druhů prezygotickými izolačními bariérami nebo genetickými, či chromozomálními faktory, způsobujícími sterilitu (Paun *et al.* 2009). Potomci mohou od každého rodiče získat 50% genomu, pokud se jedná o F₁ generaci. Avšak dochází i k situacím, kdy v důsledku zpětného křížení nese hybrid nerovnoměrný příspěvek genomů rodičovských druhů. To může vést k tvorbě nových rekombinantních fenotypů, lišících se od rodičovských, a tím k možné kolonizaci nového prostředí, díky novým vlastnostem. Nově osídlené prostředí nemusí být pro rodičovské druhy dostatečně vyhovující a dostupné, proto nemusí dojít k páření. Jiný fenotyp může způsobit, že hybridy odmítnou své rodičovské druhy jako potencionální partnery, což také přispívá k reprodukční izolaci.

S hybridní speciací u živočichů se můžeme setkat hlavně u hmyzu, ryb, ptáků ale i u savců. Nejnovějším příkladem je delfín *Stenella clymene* (Tobler 2010), mořský savec, který vzniká přirozenou hybridizací. Převážná většina nových hybridních druhů se objevuje u hmyzu, kde to jsou hlavně motýli, jako motýl rodu *Heliconius* (Jiggins 2008), modrásek rodu *Lycaeides* (Nice et al. 1999) nebo otakárek apalačský (*Papilio appalachiensis*) (Kunte 2011). U ryb jsou nejznámější mečovky (Jones et al. 2012) a cichlidy (Bezault 2011). U cichlid bylo zjištěno 6 druhů, které vznikly pomocí homoploidní hybridní speciace. Dalšími druhy jsou kaprovitá ryba *Gila seminuda* (DeMarais 1992), pěnice *Dendroica auduboni* (Brelsford 2011), či vrabec italský (*Passer italiae*) (Hermansen 2011). Kolik druhů živočichů vzniklo touto cestou není přesně známo. Víme však o 22 druzích živočichů vzniklých homoploidní hybridní speciací (Schumer et al. 2014).

7. Zánik druhů hybridizací

Hybridizace a genová introgrese jsou mocným nástrojem evoluce. To platí jak v pozitivním (Stebbins a Daly 1961), tak i v negativním (Rhymer a Simberloff 1996) slova smyslu. Pokud dojde ke změně životního prostředí, jsou mladé druhy v důsledku zvýšené hladiny genového toku velmi náchylné k zániku. Homogenizace prostředí může způsobit rychlou ztrátu biologické rozmanitosti a speciální kolaps, či extinkci. V důsledku hybridizace, může dojít ke splynutí nově vzniklých druhů. Tento proces je často nazýván reverzní speciace, či introgresivní vyhynutí (Rudman a Schluter 2016). Zjištěná hybridizace v souvislosti s introgresí nemusí být vždy důvodem k obavám. Introgrese může v některých případech představovat problém, avšak není potřeba situaci řešit vždy, když k ní dojde, protože určitá míra genového toku je normální. Nepředstavuje nebezpečí, a dokonce může být důležitým evolučním procesem (Allendorf et al. 2001). Těmto případům by se měla však věnovat zvýšená pozornost zejména tehdy, jedná-li se o ohrožené druhy, protože hybridizace může způsobit jejich vyhynutí nebo početní pokles, jehož vinou bude druh vystaven vyššímu riziku dalších ohrožujících faktorů (Rhymer a Simberloff, 1996). Tento jev byl popsán před více jak 70 lety (Seehausen 2016), nebyl však tehdy podrobně zkoumán. Dnes se vyskytuje v populacích koljušek, Darwinových pěnkav i u cichlid.

7.1 Ztráta biologické diverzity u koljušek

V jezeře Enos, které se se rozkládá na jihovýchodě ostrova Vancouver v Kanadě k takové reverzní speciaci došlo v letech 1994 až 2002 u koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) (Rudman 2016). Koljuška tříostná se dělí do dvou morfologicky lišících se, sympatricky

žijících ekotypů. Větší typy jsou bentické, žijící u mořského dna a živí se mořskými bezobratlými. Limnické typy jsou menší a jejich potravu tvoří zooplankton. Obecně se tyto dva typy liší ve funkčním chytání potravy, barvách, tvaru těla a barevným viděním. Pravděpodobně vždy docházelo k minimálnímu genovému toku, mezi těmito dvěma populacemi. Vzniklé hybridy byly většinou eliminovány přirozeným výběrem. Pokud se však podmínky změnily, mohlo dojít ke zlepšení zdatnosti hybridů. Před několika lety bylo zjištěno, že došlo k rozpadu reprodukční izolace, populace se hroubí a vzniká hybridní populace (Seenhausen 2016). Díky hybridizaci se hybridy 5krát více podobají bentickému než limnickému ekotypu. Ze dvou populací může vzniknout jedna a není zaručeno, že pokud dojde k obnovení ekologických podmínek, bude biologická rozmanitost vrácena na předchozí úroveň (Scheffer *et al.* 2001).

7.2 Zánik linií u Darwinových pěnkav

Ostrov Floreana je dalším příkladem, kdy změna prostředí vede k mezidruhové hybridizaci a ztrátě biologické diverzity. Tento ostrov hostí tři druhy pěnkav žijící sympatricky v horském lese Scalesia, které se liší velikostí a tvarem zobáku. Malý druh pěnkavy *Camarhynchus parvulus* je běžný, zatímco středně velký druh pěnkavy *C. pauper* je kriticky ohrožený a velká *C. psittacula* je vzácná (Bowman 1963). Biologové v posledních letech zaznamenali, že tyto tři odlišné druhy pěnkav začaly hybridizovat. Pouhých 100 let soužití v sympatrii a hybridizace mezi druhy způsobilo, že z původních tří linií, zbyly pouze dvě. Pravděpodobně nejvzácnější z těchto tří druhů *C. psittacula* se totiž začal křížit s jinými druhy pěnkav (Kleindorfer *et al.* 2014). Analýza DNA sekvenčních markerů potvrzuje, že v současné době existují pouze dva odlišné druhy pěnkav na Floreaně, malé a střední, a s nimi smíšená skupina hybridů. Tito hybridy jsou odolnější vůči parazitní mouše *Philornis downsi*, což jim poskytuje výhodu v přežívání (Dudaniec *et al.* 2007.) Současné srovnávací studie morfologie zobáku a velikosti těla ukazují, že někteří ptáci vykazují jak znaky od malých, tak od středních druhů pěnkav, což naznačuje, že dochází k další hybridizaci. To může být potencionální hrozbou, protože z původně tří odlišných druhů může nakonec zůstat jen jeden (Kleindorfer 2014).

7.3 Zánik cichlid činností člověka

Podobný případ se odehrál ve Viktoriině jezeře. Cichlidy při páření používají vizuální zbarvení a znamení, typická pro jedince stejného druhu. Lidská činnost však znemožnila jejich komunikaci znečištěním jezera a odlesňováním vedoucím k erozi. Souhra těchto faktorů způsobila zákal, který je příčinou snížení viditelnosti zvyšuje schopnost náhodného páření.

Kdysi čisté vody jsou nyní temné. Špatná viditelnost vede k hybridizaci, která s velkou pravděpodobností snížila rozdíly mezi druhy, ovlivnila vývoj barevných vzorů a mateřských preferencí u těchto druhů a vedla k jejich intergaci. Polovina druhů cichlid je považována za vyhynulou a většina za ochroženou (Seenhausen 2006).

8. Závěr

Předložená bakalářská práce se zabývá tématem mezidruhové hybridizace a jejím významem v evoluci živočichů. V minulosti byla role hybridizace v evoluci živočichů značně podhodnocena. Postupem času se této tématice začalo věnovat stále více biologů, kteří ukázali, že hybridizace je mezi živočišnými druhy běžným jevem s výrazným dopadem na jejich evoluci.

Hybridizace je důležitým zdrojem genetické variability. Prostřednictvím genového toku mezi druhy mohou živočichové získat také adaptivní vlastnosti, které jim mohou pomoci přizpůsobit se novému prostředí a podstatným způsobem tak rozšířit své areály. Případů adaptivní introgrese je mnoho a týkají se i moderního člověka. V práci jsem dále uvedla dva příklady týkající se adaptivní introgrese genů způsobujících rezistenci vůči pyretroidní insekticidů, DDT a antikoagulačním rodenticidům, kterým je člověk v podstatě také ovlivněn. A dále pozoruhodné přizpůsobení motýlů rodu *Heliconius*, které mu umožnilo přežívání v rámci rozšíření varovných vzorů na křídlech mezi příbuznými druhy.

Zcela nové poznatky ukazují, že hybridizace mezi druhy může podstatným způsobem urychlovat adaptivní radiaci, Hybridizace a genová introgrese může mimo jiné být zodpovědná, za vznik stejných adaptací na různých částí Země v důsledku sdílení alel, a podporovat tak paralelní evoluci u živočichů. Může výrazně urychlit adaptivní radiace, tím že umožňuje vznik zcela nových kombinací fenotypů. Tato rozrůzněná do nových linií byla zkoumána hlavně na zobáku u Darwinových pěnkav a u cichlid, které si vyvinuly nesmírné množství nových fenotypových forem a adaptací během neuvěřitelně krátké doby.

V posledních letech byl u různých skupin živočichů zaznamenán rostoucí počet živočišných druhů hybridního původu. Většina příkladů hybridních druhů je z třídy hmyz (zejména motýli) a ryby (především cichlidy a mečovky). Kvůli přibývajícím příkladům hybridní speciace v živočišné říši, můžeme konstatovat, že je hybridní speciace důležitým mechanismem vzniku nových druhů.

Na základě dostupné literatury jsem však zjistila, že hybridizace má dvojí roli v dynamice biodiverzity. Na jedné straně, jak jsem výše uvedla, může přispět ke zvýšení počtu nových druhů. Na straně druhé může způsobit fúzi živočišných taxonů a zánik druhu. Mezi nejvíce prozkoumané druhy, u kterých měla hybridizace takto negativní dopad patří koljušky, Darwinovy pěnkavy a cichlidy, kterým jsem věnovala samostatné kapitoly.

Mezidruhovú hybridizace má v evoluci živočichů značný význam. Studium této problematiky se rozvíjí zejména v poslední době, a to díky novým metodám sekvenování, které umožňují snadno získat genetická data celého genomu nebo jeho velké části pro téměř libovolné druhy.

Seznam použité literatury

- ABBOTT, R., D. ALBACH, S. ANSELL *et. al.* 2013. Hybridization and speciation. *Journal of Evolutionary Biology* 26 (2): 229-246.
- ABI-RACHED, L., M. J. JOBIN, S. KULKARNI *et al.* 2011. The Shaping of Modern Human Immune Systems by Multiregional Admixture with Archaic Humans. *Science (New York, NY)* 334 (6052): 89-94.

- ABZHANOV, A., M. PROTAS, B. R. GRANT, P. R. GRANT a C. J. TABIN 2004. *Bmp4* and Morphological Variation of Beaks in Darwin's Finches. *Science* 305 (5689): 1462-1465.
- AKIRA, S., S. UEMATSU a O.TAKEUCHI 2006. Pathogen Recognition and Innate Immunity. *Cell* 124 (4): 783-801.
- ALLENDER, C. J., O.SEEHAUSEN, M. E. KNIGHT, G. F. TURNER A N. MACLEAN 2003. Divergent selection during speciation of Lake Malawi cichlid fishes inferred from parallel radiations in nuptial coloration. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (24):14074-14079.
- ALLENDORF, F. W., R. F. LEARY, P. SPRUELL a J. K. WENBURG 2001. The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (11): 613-622.
- AMARAL, A. R., G. LOVEWELL, M. M. COELHO, G. AMATO, H. C. ROSENBAUM a N. JOHNSON 2014. Hybrid Speciation in a Marine Mammal: The Clymene Dolphin (*Stenella clymene*). *PLoS ONE* 9 (1).
- ANDERSON, E. 1953. Introgressive hybridization. *Biological Review* 28 (3): 280-307.
- ANDERSON, E. a G. L. STEIBBINS 1954. Hybridization as an evolutionary stimulus. *Evolution* 8 (4): 378-388.
- ARNOLD, M. L. 1997. Natural hybridization and evolution. *New York, Oxford University Press*.
- ARNOLD, M. L. 2004. Transfer and Origin of Adaptations through Natural Hybridization: Were Anderson and Stebbins Right? *The Plant Cell* 16 (3): 562-570.
- BAACK, E. J. a L. H. RIESEBERG 2007. A genomic view of introgression and hybrid speciation. *Current Opinion in Genetics* 17 (6): 513-518.
- BALIN, S. J. a M. CASCALHO 2010. The rate of mutation of a single gene. *Nucleic Acids Research* 38 (5): 1575-1582.
- BARRETT, R. D. a D. SCHLUTER 2007. Adaptation from standing genetic variation. *Trends in Ecology and Evolution* 23 (1): 38-44.
- BARTON, N. H. a G. M. HEWITT 1985. Analysis of Hybrid Zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16 (1): 113-148.

- BECHSGAARD, J. T. H. JORGENSEN a M. H. SCHIERUP 2017. Evidence for Adaptive Introgression of Disease Resistance Genes Among Closely Related *Arabidopsis* Species. *G3journal* 7 (8): 2677-2683.
- BELTRÁN, M., C. D. JIGGINS, V. BULL V, M. LINARES, J. MALLET a W. O. MCMILLAN, E. BERMINGHAM 2002. Phylogenetic discordance at the species boundary: comparative genegenealogies among rapidly radiating *Heliconius* butterflies. *Molecular Biology and Evolution* 19 (12): 2176-90.
- BERNER, D. a W. SALZBURGER 2015 The genomics of organismal diversification illuminated by adaptive radiations. *Trends in Genetics* 31 (9) :491–499.
- BESANSKY, N. J., J. KRZYWINSKI, T. LEHMANN *et al.* 2013 Semipermeable species boundaries between *Anopheles gambiae* and *Anopheles arabiensis*: Evidence from multilocus DNA sequence variation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100 (19): 10818-10823.
- BEZAULT, E., S. MWAIKO a O. SEEHAUSEN 2011. Population genomic tests of model sof adaptive radiation in lakem Victoria region cichlid fish. *Evolution* 65 (12): 3381-3397.
- BOWMAN R. I. a S. L. BILLEB 1965. Blood-eating in a Galápagos finch. *The Living Bird* 4 (1) :29–44.
- BOWMAN, R. I. 1983. The evolution of song in Darwin's Finches. In: Bowman R.I, Berson M, Leviton A.E, editors. Patterns of evolution in Galápagos organisms. *American Association for the Advancement of Science; Pacific Division* 237–537.
- BRAWAND, D., C. E. WAGNER, Y. I. LI *et al.* 2014. The genomic substrate for adaptive radiation in African cichlid fish. *Nature*. 513 (7518): 375-381.
- BRELSFORD, A., B. MILA a D. E. IRWIN 2011. Hybrid origin of Audubon's warbler. *Molecular Ecology* 20 (11): 2380-2389.
- BRET, A. P. a L. H. RIESEBERG 2016. A genomic perspective on hybridization and speciation. *Molecular ecology* 25 (11): 2337–2360.
- BULLINI, L. 2009. Speciation by hybridization in animals. *Bolletino di zoologia* 58 (1-2): 121-137.
- BURKE, J. M. a M. L. ARNOLD 2001. Genetics and the fitness of hybrids. *Annual Reviews of Genetics* 35: 31-52.

- CASTRIC, V., J. BECHSGAARD, M. H. SCHIERUP a X. VEKEMANS 2008. Repeated Adaptive Introgression at a Gene under Multiallelic Balancing. *PLoS Genetics*. 4(8): DOI: 10.1371/journal.pgen.1000168.
- CLARKSON, C. S., D. WEETMAN, J. ESSANDOH *et al.* 2014. Adaptive introgression between *Anopheles* sibling species eliminates a major genomic island but not reproductive isolation. *Nature Communications* 5 (1): 4248.
- COBBEN, M. M. P., O. MITESSER a A. KUBISCH 2017. Evolving mutation rate advances the invasion speed of a sexual species. *BMC Evolutionary Biology* 17 (1): 150.
- COETZEE, M., R. H. HUNT, R. WILKERSON, A. DELLA TORRE, M. B. COULIBALY a N. J. BESANSKÝ 2015. *Anopheles coluzzii* and *Anopheles amharicus*, new members of the *Anopheles gambiae* complex. *Zootaxa* 3619 (3): 246-274.
- COLOSIMO, P. F., C. L. PEICHEL, K. NERENG K *et al.* 2004. The Genetic Architecture of Parallel Armor Plate Reduction in Threespine Sticklebacks. *PLoS Biology* 2 (5): e109.
- COLOSIMO, P. F., K. E. HOSEMANN, S. BALABHADRA *et al.* 2005. Widespread Parallel Evolution in Sticklebacks by Repeated Fixation of Ectodysplasin Alleles. *Science* 307 (5717): 1928-1933.
- CUVIER, G. L. a M. A. VALENCIENNES 1829. Histoire naturelle des poissons: Tome quatrieme. *Museum of Comparative Zoology*.
- COYNE, J. A. a H. A. ORR 1998. The evolutionary genetics of speciation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 353 (1366): 287-305.
- DANNEMANN, M., A. M. ANDRÉS a J. KELSO 2016. Introgression of Neandertal-and Denisovan-like Haplotypes Contributes to Adaptive Variation in Human Toll-like Receptors. *American Journal of Human Genetics* 98 (1): 22–33.
- DASMAHAPATRA, K. K., J. R. WALTERS, A. D. BRISCOE *et al.* 2012. Butterfly genome reveals promiscuous exchange of mimicry adaptations among species. *Nature* 487 (7405): 94-98.
- DEAGLE, B. E., T. E. REIMCHEN a D. LEVIN 1996. Origins of endemic stickleback from the Queen Charlotte Islands: mitochondrial and morphological evidence. *Canadian Journal of Zoology* 74 (1): 1045-1056.

- DEAGLE, B. E., F. C. JONES, Y. F. CHAN, D. M. ABSHER, D. M. KINGSLEY a T. E. REIMCHEN 2011. Population genomics of parallel phenotypic evolution in stickleback across stream–lake ecological transitions. *Proceeding of the royal society* 279 (1732): 1277-1286.
- DEMARAIS, B. D., T. E. DOWLING, M. E. DOUGLAS, W. L. MINCKLEY a P. C. MARSH 1992. Origin of *Gila seminuda* (Teleostei: Cyprinidae) through introgressive hybridization. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 89 (7): 2747-2751.
- DIECKMANN, H., M. METZ, M. DOEBELI, a D. TAUTZ 2004 Adaptive speciation. *Cambridge Univerzity Press*.
- DING, O., Y. HU, S. XU, J. WANG a L. JIN 2014. Neanderthal Introgression at Chromosome 3p21.31 Was Under Positive Natural Selection in East Asians. *Molecular Biology and Evolution* 31 (3): 683–695.
- DUDANIEC, R., B. FESSL a S. KLEINDORFER 2007. Interannual and interspecific variation in intensity of the parasitic fly, *Philornis downsi*, in Darwin’s finches. *Biological Conservation* 139 (3–4): 325-332.
- ELISSA, N., J. MOUCHET, F. RIVIÈRE, J. Y. MEUNIER a K. YAO 1993. Resistance of *Anopheles gambiae s.s.* to pyrethroids in Côte d’Ivoire. *Ann Soc Belge Méd Trop* 73 (4): 291-294.
- EPIFANIO, J. a D. PHILIPP 2000. Simulating the extinction of parental lineages from introgressive hybridization: the effects of fitness, initial proportions of parental taxa, and mate choice. *Fish Biology and Fisheries* 10 (3): 339–354.
- FITZPATRICK, B.M., J.R. JOHNSON, D.K. KUMP, J. J. SMITH, S. R. VOSS a H.B. SHAFFER 2010. Rapid spread of invasive genes into a threatened native species. *Web of Science* 107 (8): 3606-3610.
- FELINER, G. N., I. ÁLVAREZ, J. FUERTES-AGUILAR, M. HEUERTZ, I. MARQUES, F. MOHARREK, R. PIÑEIRO, R. RIINA, J. A. ROSSELLÓ, P. S. SOLTIS AND I VILLA-MACHÍO 2017. Is homoploid hybrid speciation that rare? An empiricist’s view. *Heredity* 18 (6): 513-516.
- FRANKHAM, R. 2005. Genetics and extinction. *Biological Conservation* 126 (2): 131-140.

- GIVNISH, T. J. A K. J. SYTSMA 1997. *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*.
Cambridge University Press.
- GRANT P. R. AND B. R. GRANT 1992. Hybridization of bird species. *Science* 256 (5054):
193-197.
- GRANT P. R. 1999. *Ecology and evolution of Darwin's finches*. *Princeton University Press*.
- GRANT, B. R. A P. R. GRANT 2008. Fission and fusion of Darwin's finches populations.
Philosophical Transactions of the Royal Societ 363 (1505): 2821–2829.
- GREEN, R. E., J. KRAUSE, A. W. BRIGGS, T. MARICIC, U. STENZEL, M. KIRCHER 2010.
A Draft Sequence of the Neandertal Genome. *Science* 328 (5979): 710-722.
- GROSS, B. L. a L. H. RIESEBERG 2005. The Ecological Genetics of Homoploid Hybrid
Speciation. *Journal of Heredity* 96 (3): 241-252.
- HAGEN, D. W. 1967 Isolating Mechanisms in Threespine Sticklebacks (*Gasterosteus*).
Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 24 (8): 1637-1692.
- HAGEN, D. W. a L. G. GILBERTSON 1972. Geographic variation and environmental
selection in *gasterosteus aculeatus* l. in the pacific northwest, america. *Evolution* 26 (1):
32–51.
- HARRISON, R. G. 1993. Hybrids and hybrdi zones: historical perspective. In: Harrison, R.G.
(ed): *Hybrid zones and the evolutionary process*. NY: *Oxford University Press, New York*
3-12
- HARRISON R, G. a E. L. LARSON 2014. Hybridization, Introgression, and the Nature of
Species Boundaries. *Journal of Heredity* 105 (1): 795–809.
- HATFIELD, T. a D. SCHLUTER. 1999. Ecological speciation in sticklebacks: Environment-
dependent hybrid fitness. *Evolution* 53 (3): 866-873.
- HEDRICK, P. W. 2013. Adaptive introgression in animals: examples and comparison to new
mutation and standing variation as sources of adaptive variation. *Molecular Ecology*
22 (18): 4606–4618.
- HERMANSEN, J. O. S., S. A. SAETHER, T. O. ELGVIN, T. BORGE, E. HJELLE a G. P.
SAETRE 2011. Hybrid speciation in sparrows I: phenotypic intermediacy, genetic
admixture and barriers to gene flow. *Molecular Ecology* 20 (18): 3812-3822.

- HOHENLOHE, P. A., S.BASSHAM, P. D. ETTER, N. STIFFLER, E. A. JOHNSON a W.A. CRESKO 2010. Population Genomics of Parallel Adaptation in Threespine Stickleback using Sequenced RAD Tags. *PLoS Genetics* 6 (2): e1000862.
- HOLLOWAY, A. K., D. C. CANNATELLA, H. C. GERHARDT a D.M. HILLIS 2006. Polyploids with Different Origins and Ancestors Form a Single Sexual Polyploid Species. *The American Naturalist* 167 (4): 88-101.
- HUERTA-SÁNCHEZ, E., X. JIN, ASAN *et al.* 2014. Altitude adaptation in Tibet caused by introgression of Denisovan-like DNA. *Nature* 512 (7513): 194-197.
- CHARLESWORTH, D. J. H.WILLIS 2009. The genetics of inbreeding depression. *Nature Reviews Genetics* 10 (11): 783-96.
- JACKSON, W. B. a D. ASHTON 1986. Pesticide resistance: strategies and tactics for management. *Washington D.C.: National Academy Press Case Histories of Anticoagulant Resistance* 355–369.
- JIGGINS, C. D, C. SALAZAR, M. LINARES a J. MAVAREZ 2008. Hybrid trait speciation and Heliconius butterflies. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 363 (1506): 3047-3054.
- JOHNSON, T. C., K. KELTS a E. ODADA 2000. The Holocene history of Lake Victoria. *AMBIO* 29 (1): 2–11.
- JONES, F. C., M. G. GRABHERR, Y. F. CHAN *et al.* 2012. The genomic basis of adaptive evolution in threespine sticklebacks. *Nature*. 484 (7392):55-61.
- JOYCE, D. A., D. H. LUNT, M. J. GENNER, G.F. TURNER, R. BILLS, O. SEEHAUSEN 2011. Repeated colonization and hybridization in Lake Malawi cichlids. *Current Biology* 21 (3): 108-109.
- KLEINDORFER, S., J. A. O’CONNOR, R.Y. DUDANIEC, S. A. MYERS, J. ROBERTSON AND F. J. SULLOWAY 2014. Species Collapse via Hybridization in Darwin’s Tree Finches. *The American Naturalist* 183 (3): 325-341.
- KOCHER, T. D. 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature genetics review* 5 (4): 288-298.
- KUNTE, K., C. SHEA, M. L. AARDEMA, J. M. SCRIBER, T. E. JUENGER, L. E. GILBERT, M. R. KRONFORST a N. A. MORAN 2011. Sex Chromosome Mosaicism and Hybrid

- Speciation among Tiger Swallowtail Butterflies. *PLoS Genetics* 7 (9). DOI: 10.1371/journal.pgen.1002274.
- LAMICHHANEY, S., J. BERGLUND, M. S. ALMÉN, K. MAQBOOL, M. GRABHERR, A. MARTINEZ-BARRIO, M. PROMEROVÁ, C. RUBIN, CH. WANG, N. ZAMANI, B. R. GRANT, P. R. GRANT, M. T. WEBSTER A L. ANDERSSON 2015. Evolution of Darwin's finches and their beaks revealed by genome sequencing. *Nature* 518 (7539): 371–375.
- LARSON, J. L. 1968. The Species Concept of Linnaeus. *Isis*. 59 (3): 291-299.
- LEE, Y., C. D. MARSDEN, L.C. NORRIS *et al.* 2013. Spatiotemporal dynamics of gene flow and hybrid fitness between the M and S forms of the malaria mosquito, *Anopheles gambiae*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 110 (49):19854-19859.
- LOEWE, L. 2008. Genetic mutation. *Nature Education* 1 (1): 113.
- LYNCH, M. 2010. Evolution of the mutation rate. *Trends in genetics* 26 (8): 345-352.
- MAIN, B. J., Y. LEE, T. C. COLLIER *et al.* 2015. Complex genome evolution in *Anopheles coluzzii* associated with increased insecticide usage in Mali. *Molecular Ecology*. 24 (20): 5145-5157.
- MALLET, J. 2005. Hybridization as an invasion of the genome. *Trends in Ecology* 20 (5) 229-237.
- MALLET, J. 2007. Hybrid speciation. *Nature* 446 (7133): 279-283.
- MARKERT, J. A., M. E. ARNEGARD, P. D. DANLEY a T. D. KOCHER 1999. Biogeography and population genetics of the Lake Malawi cichlid *Melanochromis auratus*: habitat transience, philopatry and speciation. *Molecular Ecology* 8 (6): 1013-1026.
- MARSDEN, C. D., Y. LEE, C.C. NIEMAN *et al.* 2011. Asymmetric introgression between the M and S forms of the malaria vector, *Anopheles gambiae*, maintains divergence despite extensive hybridisation. *Molecular ecology*. 20 (23):4983-4994.
- MARTINEZ-TORRES, D., F. CHANDRE, M. S. WILLIAMSON, F. DARRIET, J. B. BERGÉ, A. L. DEVONSHIRE, P. GUILLET, N. PASTEUR a D. PAURON 1998.

- Molecular characterization of pyrethroid knockdown resistance (*kdr*) in the major malaria vector *Anopheles gambiae* s.s. *Insect Molecular Biology* 7 (2): 179–184.
- MAYERLE, J., C. M. DEN HOED, C. SCHURMANN *et al.* 2013. Identification of genetic loci associated with *Helicobacter pylori* serologic status. *JAMA* 309 (18): 1912-1920.
- MARTIN, P. A., T. J. REIMERS, J. R. LODGE, J. R. a P. J. DZIUK 1974. The effect of ratios and numbers of spermatozoa mixed from two males on proportions of offspring. *J. Reprod. Fertil.* 39 (2): 251-258.
- MAYR E. 1942. Systematics and the Origin of Species Columbia. *University Press, New York.*
- MAYR, E. 1966 Animal species and evolution. *Cambridge: Harvard University Press, 795 s.*
- MCCARTHY, E. M. 2006. Handbook of Avian Hybrids of the World. *Oxford University Press.*
- MCKINNON J. S. a H. D. RUNDLE 2002. Speciation in nature: the threespine stickleback model systems. *Trends in Ecology a Evolution* 17 (10): 480-488.
- MEIER, J. I., A. M. DAVID, M. SALOME, E. W. CATHERINE E, E.LAURENT A O. SEEHAUSEN 2017. Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations. *Nature Communications* 8 (1): 14363.
- NACHMAN, M. W. a S. L. CROWELL 2000. Estimate of the mutation rate per nucleotide in humans. *Genetics*, 156 (1): 297-304.
- NEI, M., T. MARUYAMA a R. CHAKRABORTY 1975. The bottleneck effect and genetic variability in populations. *Evolution* 29 (1): 1–10.
- NICE, C. C. a A. M. SHAPIRO 1999. Molecular and morphological divergence in the butterfly genus *Lycaeides* (Lepidoptera: Lycaenidae) in North America. *Journal of Evolutionary Biology* 12 (5): 936-950.
- NORDLIE, F.G. 2006. Physicochemical environments and tolerances of cyprinodontoid fishes found in estuaries and salt marshes of eastern North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16 (1): 51–106.
- NORRIS, L. C., B. J. MAIN, Y. LEE, T. C. COLLIER, A. FOFANA, A. J. CORNEL a G. C. LANZARO 2014. Adaptive introgression in an African malaria mosquito coincident with the increased usage of insecticide-treated bed nets. *Proceeding of national academy of science* 112 (3): 815-820.

- PALMER, D. H., M. R. KRONFORST 2015. Divergence and gene flow among Darwin's finches: a genome-wide view of adaptive radiation driven by interspecies allele sharing. *Bioessays* 37 (1):968–74
- PARDO-DIAZ, C., C. SALAZAR, S.W. BAXTER, C.MEROT, W. FIGUEIREDO-READY, M. JORON, W. O. MCMILLAN a CH. D. JIGGINS 2012. Adaptive Introgression across Species Boundaries in *Heliconius* Butterflies. *Genetics* 8 (6): e1002752.
- PAUN, O., F. FOREST, M. F. FAY, M. W. CHASE 2009; Hybrid speciation in angiosperms: parental divergence drives ploidy. *The New phytologist*.182 (2): 507-518.
- PETREN, K., P. R. GRANT, B. R. GRANT a L. F. KELLER 2005. Comparative landscape genetics and the adaptive radiation of Darwin's finches: the role of peripheral isolation. *Molecular Ecology* 14 (10): 2943–2957.
- PFENNIG, D. W., A. M. RICE A R. A. MARTIN 2007. FIELD AND EXPERIMENTAL EVIDENCE FOR COMPETITION'S ROLE IN PHENOTYPIC DIVERGENCE. *Evolution* 61 (2): 257–271.
- PFENNIG, D. W. a K. S. PFENNIG KS. 2010 Character displacement and the origins of diversity. *The American Naturalist*. 176 (1): 26-44.
- RACIMO, F., S. SANKARARAMAN, R. NIELSEN a E. HUERTA-SÁNCHEZ 2015. Evidence for archaic adaptive introgression in humans. *Nature reviews Genetics* 16 (6): 359-371.
- RACIMO, F., D. MARNETTO a E. HUERTA-SÁNCHEZ 2016. Signatures of Archaic Adaptive Introgression in Present-Day Human Populations. *Molecular Biology and Evolution* 34 (2): 296-317.
- REIFOVÁ, R., V. MAJEROVÁ, J. REIF, M. AHOLA, A. LINDHOLM, P. PROCHÁZKA 2016. Patterns of gene flow and selection across multiple species of *Acrocephalus* warblers: footprints of parallel selection on the Z chromosome. *BMC Evolutionary Biology*.16:130.
- RHYMER, J. M. a D. SIMBERLOFF 1996. Extinction by hybridization and introgression. 27 (1): 83-109.
- RIESEBERG, L. H., H. C. CHOI a D. HAM 1991. Differential Cytoplasmic versus Nuclear Introgression in *Helianthus*. *Journal of Heredity* 82 (6): 489–493.

- RIESENBERG, L. H. 2009. Evolution: replacing genes and traits through hybridization. *Current Biology* 19 (3): 119-122.
- RIESEBERG, L. H., S. KIM, R. A. RANDELL, K. D. WHITNEY, B. L. GROSS, CH.LEXER a K. CLAY 2007. Hybridization and the colonization of novel habitats by annual sunflowers. *Genetica* 129 (2): 149–165.
- RIUS, M. a J. A. DARLING 2014. How important is intraspecific genetic admixture to the success of colonising populations? *Trends in Ecology and Evolution* 29 (4): 233-242.
- RUDMAN, S. M. a D. SCHLUTER 2016. Ecological Impacts of Reverse Speciation in Threespine Stickleback. *Current Biology* 26 (4): 490-495.
- RUNDLE, H. D., L. NAGEL, J. WENRICK BOUGHMAN A SCHLUTER D. a D. SCHLUTER 2004. Natural selection and parallel speciation in sympatric sticklebacks. *Science* 287 (5451): 306-308.
- SADLER, J, E. 2004. Medicine: K Is for Koagulation. *Nature* 427 (6974): 493-494.
- SALZBURGER, W. S. BARIC A C. STURMBAUER 2002. Speciation via introgressive hybridization in east African cichlids? *Molecular Ecology* 11 (3): 619-625.
- SATO, A., C. O'HUIGIN, F. FIGUEROA, P.R. GRANT, B.R. GRANT, H. TICHY a J. KLEIN 1999. Phylogeny of Darwin's finches as revealed by mtDNA sequences. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96 (9): 5101-5106.
- SCALLY, A. a R. DURBIN 2012. Revising the human mutation rate: implications for understanding human evolution. *Nature Review Genetics* 13 (10): 745-53.
- SEEHAUSEN, O., F. WITTE, E. F. KATUNZI, J. SMITS. a N. BOUTON 1997. Patterns of the Remnant Cichlid Fauna in Southern Lake Victoria. *Conservation Biology* 11 (4): 890–904.
- SEEHAUSEN, O., J. J. M. VAN ALPHEN a F. WITTE 1997. Cichlid Fish Diversity Threatened by Eutrophication That Curbs Sexual Selection. *Science* 277 (5333): 1808-1811.
- SEEHAUSEN, O., E. LIPPITSCH, N. BOUTON a H. ZWENNES 1998. Mbipi, the rockdwelling cichlids of Lake Victoria: description of three new genera and fifteen new species (Teleostei). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 9 (2): 129-228.

- SEEHAUSEN, O. a D. SCHLUTER 2004. Male-male competition and nuptial-colour displacement as a diversifying force in Lake Victoria cichlid fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271 (1546): 1345-1353.
- SEEHAUSEN, O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends and Ecology and Evolution* 19 (4): 198-207
- SEEHAUSEN, O. 2006. African cichlid fish: a model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273 (1597):1987-1998.
- SEENHAUSEN, O. 2006. Conservation: losing biodiversity by reverse speciation. *Current Biology* 16 (9): 334-337.
- SEEHAUSEN, O., Y. TERAJ, I. S. MAGALHAES, K. L. CARLETON, H. D. J. MROSSO, R. MIYAGI, I. VAN DER SLUIJS, M. V. SCHNEIDER, M. E. MAAN, H. TACHIDA, H. 27 IMAI a N. OKADA 2008. Speciation through sensory drive in cichlid fish. *Nature* 455 (7213): 620-626.
- SEEHAUSEN, O. 2015. Process and pattern in cichlid radiations – inferences for understanding unusually high rates of evolutionary diversification. *New Phytologist* 207 (2): 304–312.
- SETH, M. R., a D. SCHLUTER 2016. Ecological Impacts of Reverse Speciation in Threespine Stickleback. *Current Biology* 26 (4): 490–495.
- SHAW, K. L. a S.P. MULLEN 2011. Genes versus phenotypes in the study of speciation. *Genetica* 139 (5): 649–661.
- SHRIVER. M. D., G. C. KENNEDY, E. J. PARRA *et al.* 2004. The genomic distribution of population substructure in four populations using 8,525 autosomal SNPs. *Human Genomics*.1 (4): 274-286.
- SCHEFFER, M., S. CARPENTER, J. A. FOLEY, C. FOLKE A BRIAN WALKER 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413: 591-596.
- SCHLUTER, D. a P. R. GRAND 1984. Ecological correlates of morphological evolution in a darwin's finch, *geospiza difficilis*. *Evolution* 38 (4): 856-869.
- SCHLUTER, D. 2000. Ecological Character Displacement in Adaptive Radiation. *The American Naturalist* 156 (4): 4-16.

- SHRIVER, M. D., G. C. KENNEDY, E. J. PARRA *et al.* 2004. The genomic distribution of population substructure in four populations using 8,525 autosomal SNPs. *Human Genomics* 1 (4):274-286.
- SCHUMER, M., G. G. ROSENTHAL a P. ANDOLFATTO 2014. How common is homoploid hybrid speciation? *Evolution* 68 (6): 1553-1560.
- SCHWENK, K., N. BREDE a B. STREIT 2008. Introduction. Extent, processes and evolutionary impact of interspecific hybridization in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363 (1505): 2805–2811.
- SMEDS, L., A. QVARNSTRÖM, H. ELLEGREN. 2016. Direct estimate of the rate of germline mutation in a bird. *Genome Research*. 26 (9): 1211-1218.
- SONG, Y. S. ENDEPOLS, N. KLEMAN *et al.* 2011. Adaptive introgression of anticoagulant rodent poison resistance by hybridization between old world mice. *Current. Biology*. 21 (15): 1296–1301.
- SONG, Y., S. ENDEPOLS, N. KLEMANN *et al.* 2011. Adaptive introgression of anticoagulant rodent poison resistance by hybridization between Old World mice. *Current biology* 1 (15):1296-1301.
- STEBBINS, G.L. a K. DALY 1961. Changes in the variation pattern of a hybrid population of *Helianthus* over an eight-year period. *Evolution* 15 (1): 60-71.
- STURMBAUER, C., S. BARIC, W. SALZBURGER, L. RUBER a E. VERHEYEN 2001. Lake level fluctuations synchronize genetic divergences of cichlid fishes in African lakes. *Molecular Biology and Evolution* 18 (2): 144-154.
- TAKAHASHI T. a S. KOBLMÜLLER 2011. The Adaptive Radiation of Cichlid Fish in Lake Tanganyika: A Morphological Perspective. *International Journal of Evolutionary Biology* 23 (2): 71-74.
- TAYLOR, E. B., J. W. BOUGHMAN, M. GROENENBOOM, M. SNIATYNSKI, D. SHLUTER a J. L. GOW 2005. Speciation in reverse: morphological and genetic evidence of the collapse of a three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) species pair. *Molecular Ecology* 15 (2): 343–355.

- TOBLER, M. a E. W. CARSON 2010. Environmental variation, hybridization, and phenotypic diversification in Cuatro Ciénegas pupfishes. *Journal of Evolutionary Biology* 23 (7): 1475-1489.
- TEBBICH, S., K. STERELNY, I. TESCHKE 2010. The Tale of the Finch: Adaptive Radiation and Behavioural Flexibility. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B, Biological sciences* 365 (1543): 1099-1109.
- TOPFER, T., 2006. The taxonomic status of the Italian Sparrow - *Passer italiae* (Vieillot 1817): Speciation by stabilised hybridisation? A critical analysis. *Zootaxa* 1325: 117-145.
- TWYFORD AD, ENNOS RA. 2011. Next-generation hybridization and introgression. *Heredity* 108 (3): 179–189.
- TURNER, G. F. a N. MACLEAN 2011. Divergent selection during speciation of Lake Malawi cichlid fishes inferred from parallel radiations in nuptial coloration. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100 (24): 14074-14079.
- UECKER, H, D. SETTER D. a J. HERMISSON 2015. Adaptive gene introgression after secondary contact. *Journal of Mathematical Biology* 70 (7): 1523-1580.
- VERNOT, B. a J. M. AKEY 2014. Resurrecting Surviving Neandertal Lineages from Modern Human Genomes. *Science* 343 (6174): 1017-1021.
- VIEIRA, F.G. a J. ROZAS 2011. Comparative Genomics of the Odorant-Binding and Chemosensory Protein Gene Families across the Arthropoda: Origin and Evolutionary History of the Chemosensory System. *Genome Biology and Evolution*. 3 (1): 476-490.
- VICENTE, J. L., C. S. CLARKSON, B. CAPUTO *et al.* 2017. Massive introgression drives species radiation at the range limit of *Anopheles gambiae*. *Scientific Reports* 7 (1): 46451.
- VONLANTHEN, P., D. BITTNER, A. G. HUDSON, K. A. YOUNG, R. MÜLLER, B. LUNDSGAARD-HANSEN, D. ROY, S. DI PIAZZA, C. R. LARGIADER a O. SEEHAUSEN 2012. Eutrophication causes speciation reversal in whitefish adaptive radiations. *Nature* 482 (1): 357–362.
- WILSON, E. 1995 Rozmanitost života. *Nakladatelství Lidové noviny, Praha*