

Evoluční a systematická zoologie

Základy taxonomie 3 – vnitrodruhová variabilita

Vnitrodruhová variabilita

- **Poznání zákonitostí vnitrodruhové variability živočichů je nezbytnou podmínkou pro studium jejich systematiky a taxonomie.**
- **Ignorování variability (a tedy také existence skupin fenotypově podobných jedinců v populaci – tzv. *phena*) vede obvykle k popisu objektivně neexistujících taxonů a vytváření nových synonym. Viz problém Typologického pojetí druhu, popisování tzv. *morphospecies*.**

Vysvětlení některých základních termínů:

- ***Phenon*** (mn. č. *phena*): skupina fenotypicky (=vzhledově) podobných jedinců v populaci. Např.: samci kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) ve svatebním šatě; rýhované samice potápníka vroubeného (*Dytiscus marginalis*).
- ***Synonymum***: dvě nebo více různých latinských jmen pro tentýž taxon (rozlišují se různé kategorie synonym, např. *starší synonymum* x *mladší synonymum*).
- ***Taxon*** (mn. č. *taxa*): skupina organismů rozeznávaných jako formální jednotka (na jakékoliv úrovni) – např. sýkory koňadry (*Parus major*), sýkory (rod *Parus*), pěvci (ř. Passeriformes) apod. /v poslední době je kladen důraz na to, aby se jednalo o monofyletickou skupinu, avšak to s definicí pojmu *taxon* nesouvisí/.

Typy variability

- **Naprostá většina živočišných druhů obsahuje různá phena, často jich bývá i 5 – 10. Různá phena se mohou vyskytovat uvnitř jedné populace (nebo i ve vzorku sebraném na jedné lokalitě současně) a proto by se snadno mohla stát součástí jediného vzorku, který by byl použit pro taxonomické vyhodnocení. To by však nejspíš vedlo k chybným závěrům.**
- **Proto je velmi důležité vyhodnotit variabilitu studovaného taxonu dříve než přistoupíme k jeho studiu.**
- **Byly vytvořeny různé kategorizace typů variability. Nejčastěji je využíváno dělení navržené již Mayrem (1963), který rozeznává dvě hlavní kategorie:**
 - **Variabilita genetická** (způsobená genetickými faktory)
 - **Variabilita negenetická** (nezávisající na genetice)

A) Negenetická variabilita

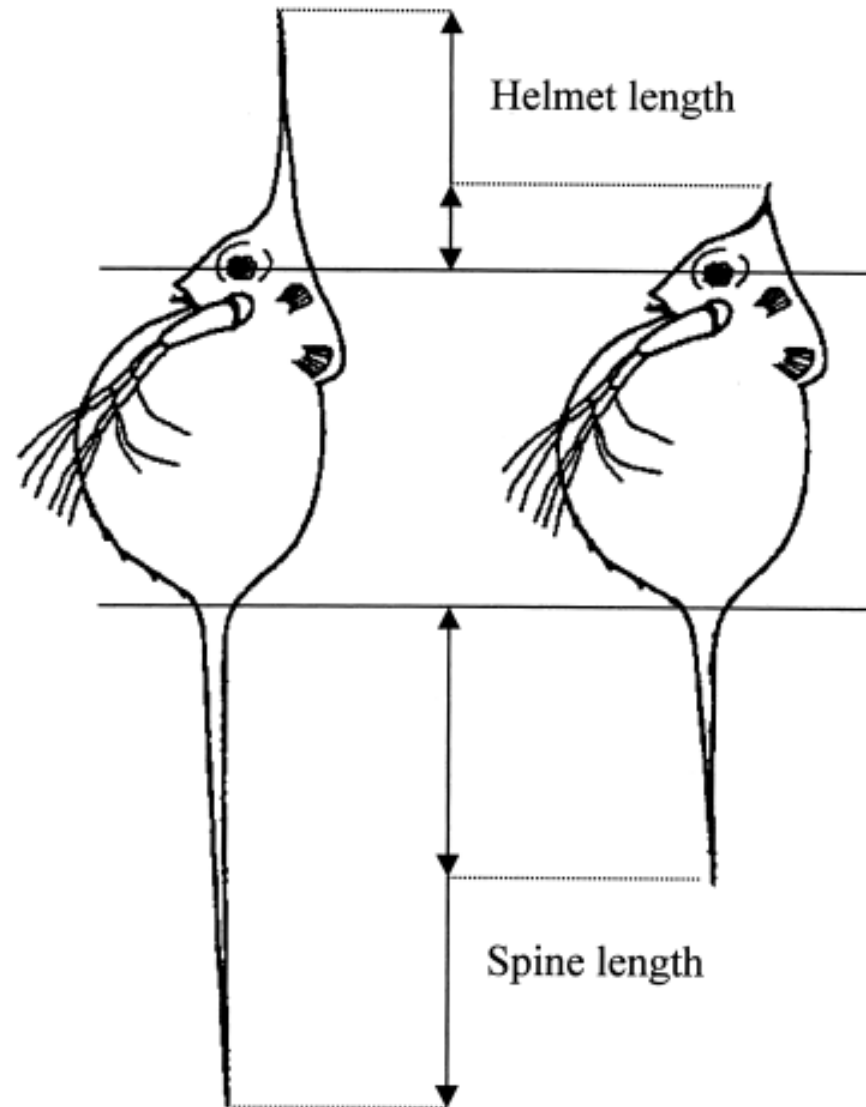
- **1. Individuální změny v čase** – patří sem nejenom obvyklé změny během růstu individua, které způsobují změny jeho tvaru a rozměrů, ale i další situace. Např.: larva nebo nymfa x imago u hmyzu s proměnou nedokonalou (Heterometabola); neoteničtí x metamorfovaní jedinci (např. axolotl, *Ambystoma mexicanum* byl popsán dvakrát, dokonce ve dvou různých rodech); nebo rozdílné zbarvení mláďat a dospělých jedinců (např. u rejska obecného, *Sorex araneus* byli mladí jedinci několikrát popsáni jako zvláštní taxony – někdy jako subspecie, jindy dokonce jako samostatné druhy).
- **2. Sezonní variabilita** – je velmi rozšířená u ptáků (tzv. svatební šat v době reprodukce, např. u špačka obecného); bílé zbarvení hranostaje nebo zajíce běláka v zimě.

Rejsek obecný (*Sorex araneus*) je v prvních měsících samostatného života zbarven skořicově hnědě, koncem září přelíná a jeho hřbet je hnědočerný. Tuto barvu pak má až do konce života (bez ohledu na další výměny srsti).



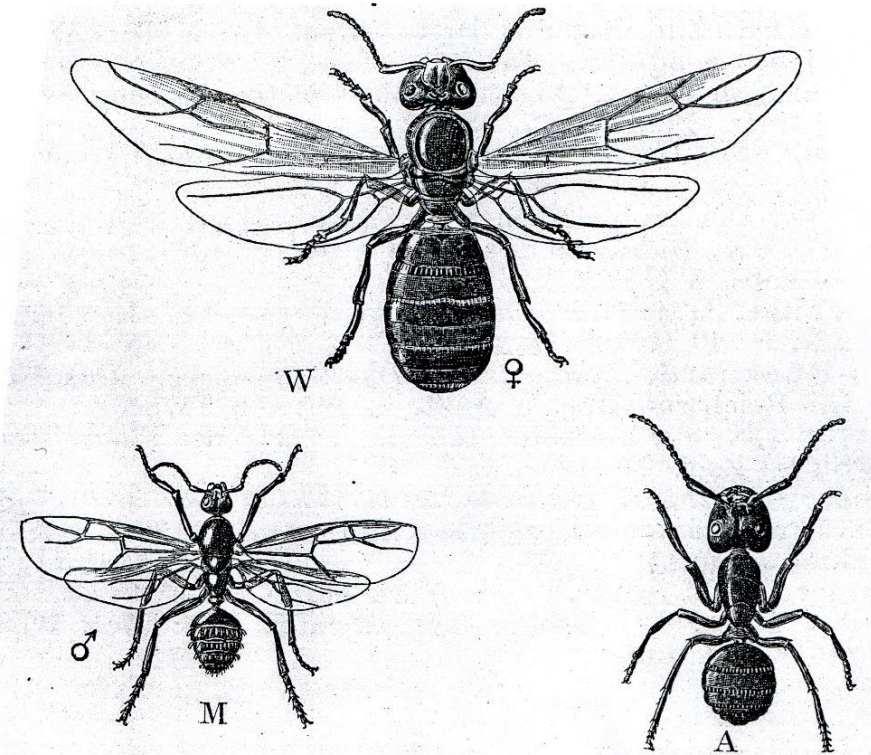
- **3. Variabilita následných generací** – např. u některých tropických motýlů se 1. a 2. generace liší zbarvením (vliv živných rostlin, které mají v první části sezony vlhko, zatímco koncem léta bývá sucho).
- Patří sem také *cyklomorphosa* u některých vodních organismů (perloočky, vířníci), kdy každoročně dochází k cyklickým změnám v morfologii jednotlivých generací. Např. některé druhy perlooček (*Daphnia*) vytvářejí během sezony formy s bizarními výrůstky na hlavě a dlouhými spinálními štěty. Jejich výskyt závisí na teplotě vody, která ovlivňuje její viskozitu (perloočky se musejí udržet v určité vrstvě vody, kde získávají potravu, výrůstky brání tomu aby se potopily příliš hluboko).

Cyclomorphosa u některých perlooček r. *Daphnia*.



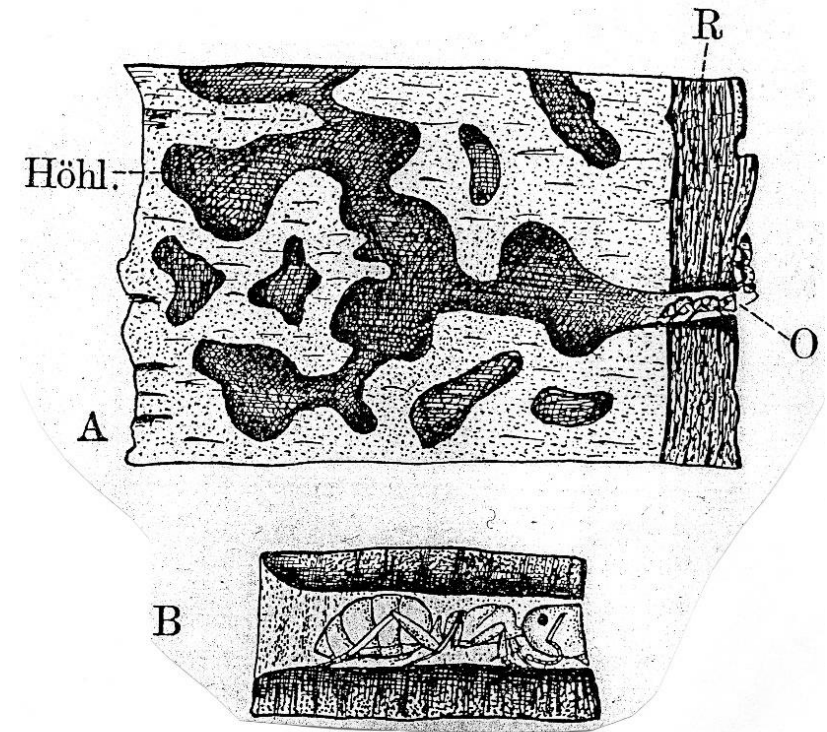
- **4. Sociální variabilita** se vyskytuje u sociálního hmyzu (např. včekaži a někteří blanokřídli: včely, vosy, mravenci). Základní sociální kategorie jsou obvykle oplození schopná samice (královna) a dělnice. Ale pozor – samec (=trubec) versus královna nebo dělnice jsou již příkladem pohlavního dimorfismu, tedy genetické variability !

Včela medonosná
(*Apis mellifera*)



Die drei typischen Formen: M Männchen (♂), W Weibchen (♀), A Arbeiter (♂) von *Camponotus ligniperdus* Ltr. Nach Ziegler.

Některé druhy mravenců a všekazů vytvářejí ještě speciální *kasty* oplození neschopných jedinců („vojáci“), kteří mohou v kolonii vykonávat nejrůznější funkce a často mají bizarní morfologická přizpůsobení. Např. „vrátní“ u mravence *Colobopsis truncata*.



A Durchschnitt eines in einem Birnbaumast eingemeißelten Nestes von *Colobopsis truncata* Spin. B Öffnung des Nestes mit dem als Tür funktionierenden Soldaten; vergrößert. Nach Forel.

Höhl Höhlungen (Kammern) des Nestes im Holze,
R Rinde des Astes, O Öffnung des Nestes nach außen
(von einem Soldaten geschlossen).

5. Ekologická variabilita – lze ji rozdělit na několik kategorií

- **5a. Biotopová variabilita** – patří sem vytváření tzv. *ekofenotypů* – populace stejného druhu, které žijí v odlišných ekologických podmínkách (např. různá teplota vody, její chemismus, salinita půdy, různost potravy) se mohou morfologicky lišit. Např. ryby žijící v chladnější vodě mají větší počet obratlů než ryby stejného druhu obývající teplejší vodu.
- **5b. Variabilita vyvolaná hostitelem** – vyskytuje se především u fytofágů nebo parazitů. Tímto způsobem se často vysvětluje vznik tzv. ekologických poddruhů (např. u motýlů může záležet na tom na které živné rostlině se vyvíjela housenka). /Zde již můžeme vidět náběh na tzv. Sympatrickou ekologickou speciaci, např. Bushovy modely/. U našich obratlovců by sem např. mohla patřit specializace kukačky na kladení vajec do hnízd různých druhů ptáků (např. červenky x různých druhů rákosníků) – barva vajec je u takto specializovaných populací kukaček podobná vejcím hostitele.

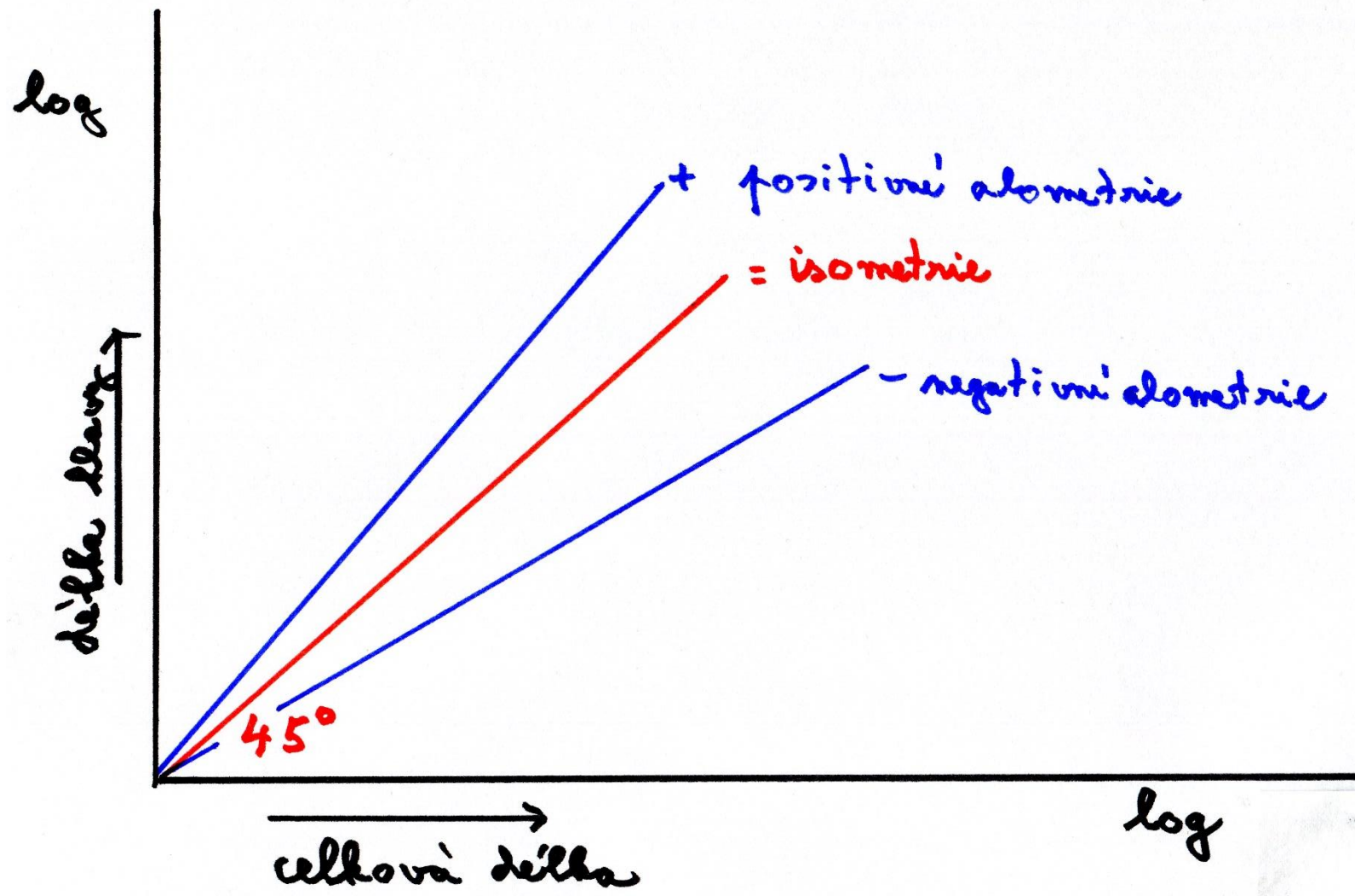
5c. Variabilita vyvolaná hustotou populace.

Saranče stěhovavá (*Locusta migratoria*) se vyskytuje ve dvou formách: soliterní nebo pospolité (gregariozní), které se liší zbarvením, velikostí i chováním. O tom, která forma vznikne se rozhoduje již během stadia bezkřídlé nymfy. Pokud je hustota nymf vysoká, sdružují se do velkých skupin, které zpočátku migrují po zemi, když dospějí do adultního stadia, mají křídla a vytvářejí obrovská migrující hejna.

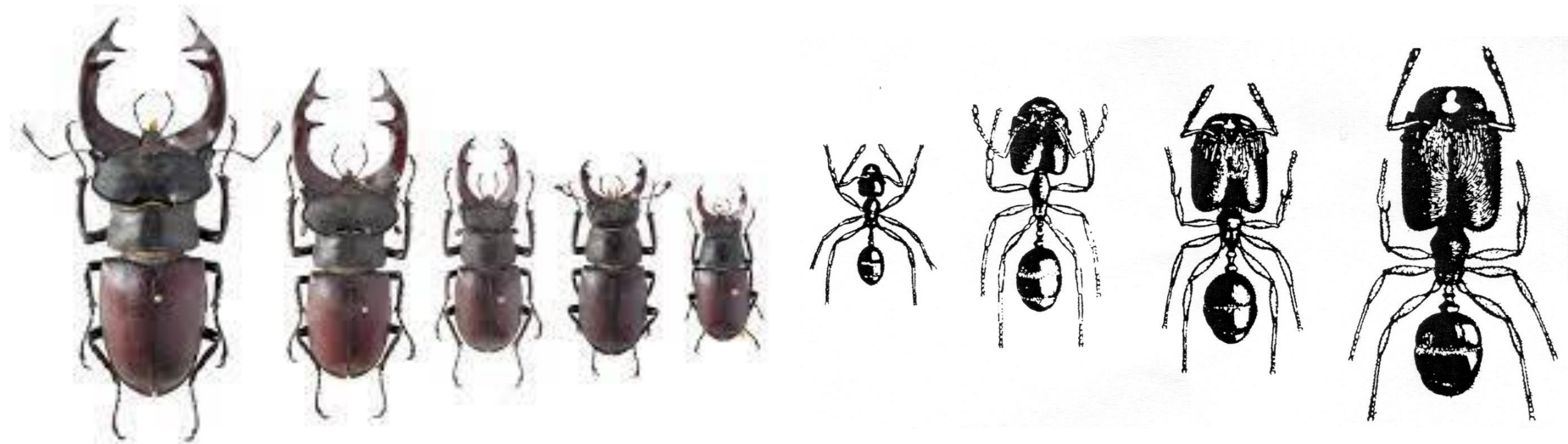
Vlevo soliterní nymfa a imago (mají krycí zbarvení – zelená nebo hnědá, podle toho zda je kolem zelená nebo suchá vegetace). Vpravo gregariozní nymfa a imago (mají aposematické /=výstražné/ zbarvení, aby odradily predátory).



5d. Alometrická variabilita – alometrický růst některé části těla vede k jeho disproporční velikosti ve vztahu k celkové velikosti živočicha. Nejčastěji se jedná o pozitivní alometrii. Vyskytuje se především u hmyzu.

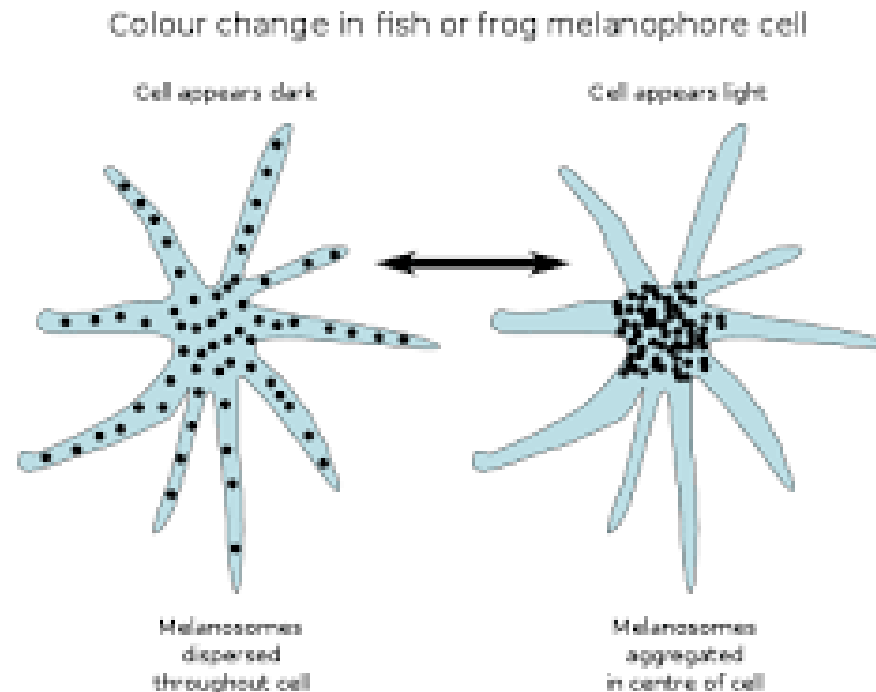


Příklady alometrické variability u roháče obecného (*Lucanus cervus*) a mravence r. *Pheidole*. Kusadla a hlava samce roháče i hlava mravence vykazují ve vztahu k celkové velikosti těla nápadnou pozitivní alometrii.



5e. Neurohumorální variabilita

- Jedná se o rychlé změny barvy individua jako odpověď na podněty z prostředí (reakce na barvu okolí, behaviorální podnět – např. ohrožení, vyrušení apod.).
- Vyskytuje se např. u chameleonů, některých obojživelníků, ryb, korýšů nebo hlavonožců.
- Rychlé změny zbarvení jsou způsobeny migrací barviva uvnitř zvláštních buněk – chromatofor, které jsou umístěny v pokožce.



6. Traumatická variabilita

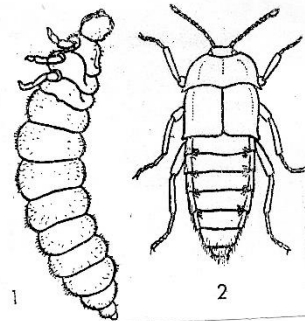
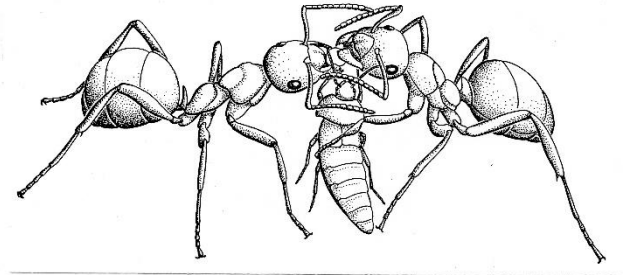
Mimo snadno vysvětlitelné změny vzhledu živočichů - např. ještěrky s ulomeným ocasem, myšice (*Apodemus* spp.) nebo myši bodlinaté (*Acomys* sp.) s chybějící částí ocasu sem patří také morfologické změny vyvolané parazitem.

Známým příkladem je např. elefantiáza vyvolaná hlístem vlasovcem mízním (*Wuchereria bancrofti*). Larvy hlísta, jsou přenášeny komáry, po bodnutí komárem jsou roznášeny krví a usazují se v mízních uzlinách konečného hostitele (člověk, primáti), kde dorostou a ucpou lymfatické dráhy. Lymfa se pak shromažďuje v periferních částech těla a způsobuje obludné deformace.

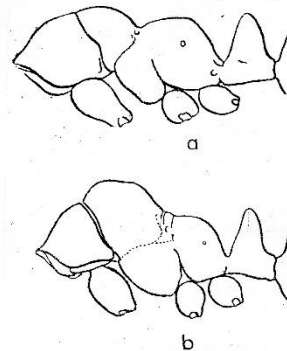


7. Teratologická variabilita

Jedná se o **vývojové poruchy**. Např. u žížal (Lubricidae) se u jednotlivých druhů tvoří na zcela konkrétních článcích těla tzv. opasek, kde ústí nejružnější žlázy. Je-li žížala přeseknuta, může regenerovat, avšak opasek se může vytvořit na zcela jiných článcích než je u daného druhu pravidlem. Podobně může u mravence *Formica sanguinea* jehož larvy byly krmeny dělnicemi, které holdovaly aromatickému výměšku, který vylučují larvy drabčíka *Lomechusa strumosa* dojít k vývojovým poruchám, které způsobí, že mravenci, kteří se z těchto larev vyvinou mají deformovanou hrud', jsou zakrslí a brzy hynou.



drabčík *Lomechusa strumosa* s larvou

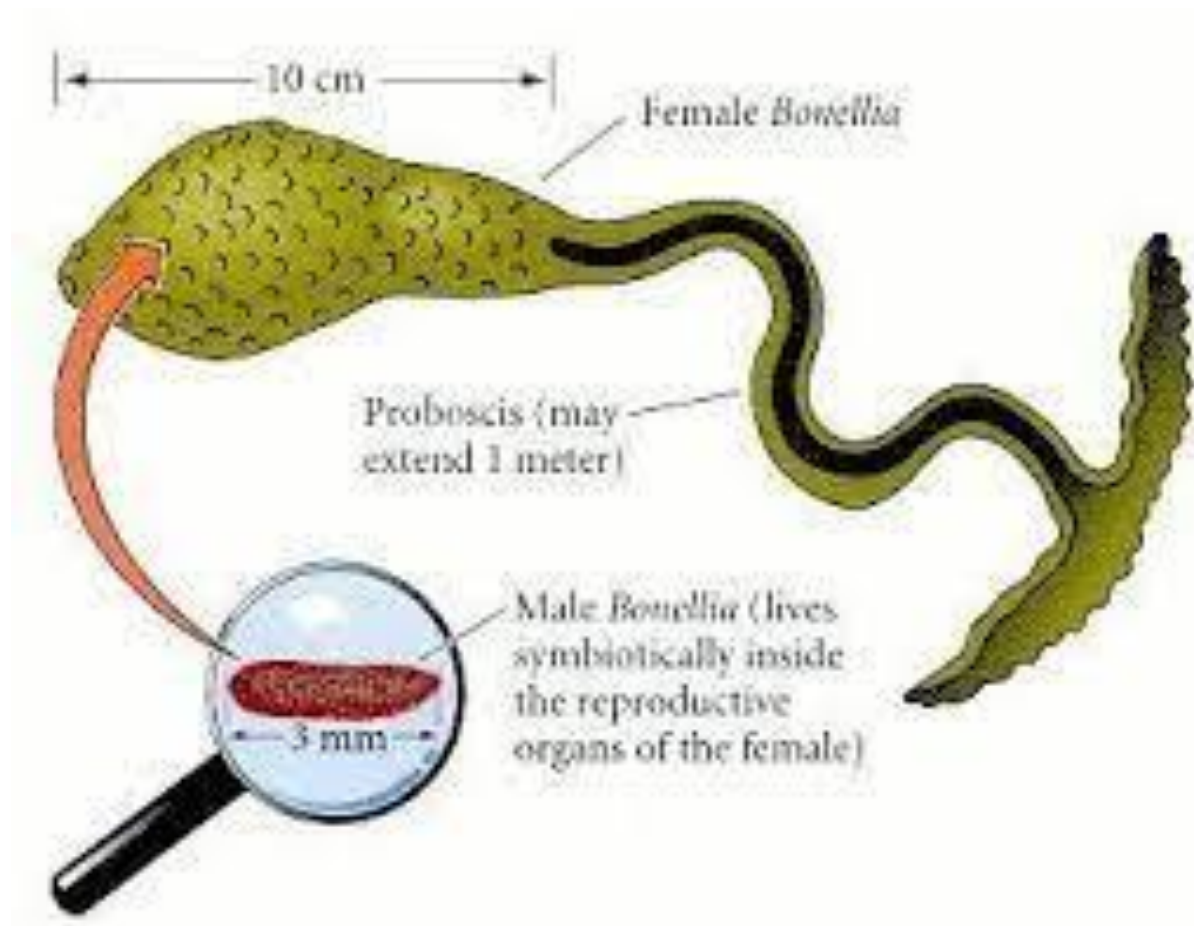


Obr. 22.
Hrud' normální (a) a pseudo-gynní, (b) dělnice mravence druhu *Formica sanguinea*.

B) Genetická variabilita

- **1. Pohlavní dimorfismus**
- 1a) **Primární pohlavní znaky** jsou prakticky jen testes a ovarium. Tyto znaky jen zřídka způsobují problémy při výběru homogenních vzorků pro taxonomické studie.
- 1b) **Sekundární pohlavní znaky** byly velmi často důvodem opakovaného popisu jediného živočišného druhu pod různými jmény (vytváření *synonym*).
- Ostatně i Carl Linné (1758) se ve svém 10. vydání Systema Naturae zmýlil a kachnu divokou zde popsal 2 x – samici jako *Anas platyrhynchos* a samce jako *Anas boschas*.
- Příkladů pohlavního dimorfismu bychom našli mnoho: zbarvení samců a samic u ptáků, parohy jelenovitých, atd. Někdy jsou rozdíly mezi samci a samicemi enormní – např. v moři žijící rypohlavec zelený (*Bonellia viridis*) – viz následující slide.

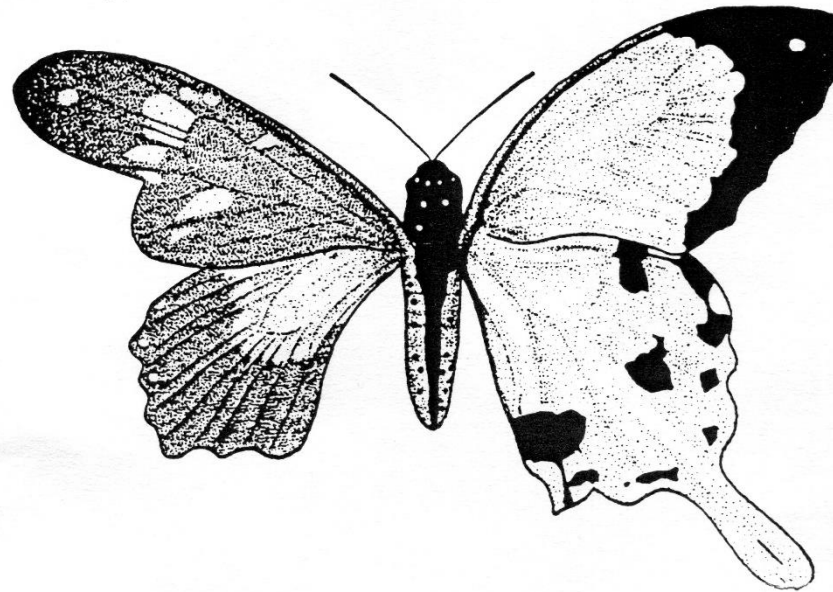
Bonellia viridis (patří mezi mořské kroužkovce, Annelida) – je příkladem extrémního pohlavního dimorphismu



2. Gynandromorpha a Intersex

- **Gynandromorpha** (z řečtiny: gyné + andros) – jedná se o prostorovou mozaiku samičích a samčích druhotných pohlavních znaků. Často se vyskytuje u motýlů.
- **Intersex** – jedinec u kterého podle fenotypu není jasné, zda se jedná o samce či samici (jedná se o daleko jemnější namíchání samčích a samičích pohlavních znaků než je tomu u gynandromorphy). Tento jev je nejlépe prostudován u motýlů, ale vyskytuje se i jinde.

FIGURE 4-3
Gynandromorph of *Papilio dardanus*; left wing female, right wing male. (From Wells and Huxley.)



3. Střídání pohlavních a nepohlavních generací

- Střídání pohlavních a nepohlavních generací se vyskytuje u řady skupin živočichů (žahavci, někteří vodní korýši, hmyz, salpy).
- Skupiny jedinců, kteří se v rámci celého cyklu vyskytují se mohou velmi podstatně lišit a v minulosti způsobovaly zoologům značné taxonomické problémy. Např. oozoid x různé typy blastozoidů u salp nebo okřídlení x bezkřídlí jedinci u mšic (viz následující slide).

Střídání pohlavních a nepohlavních generací u mšic

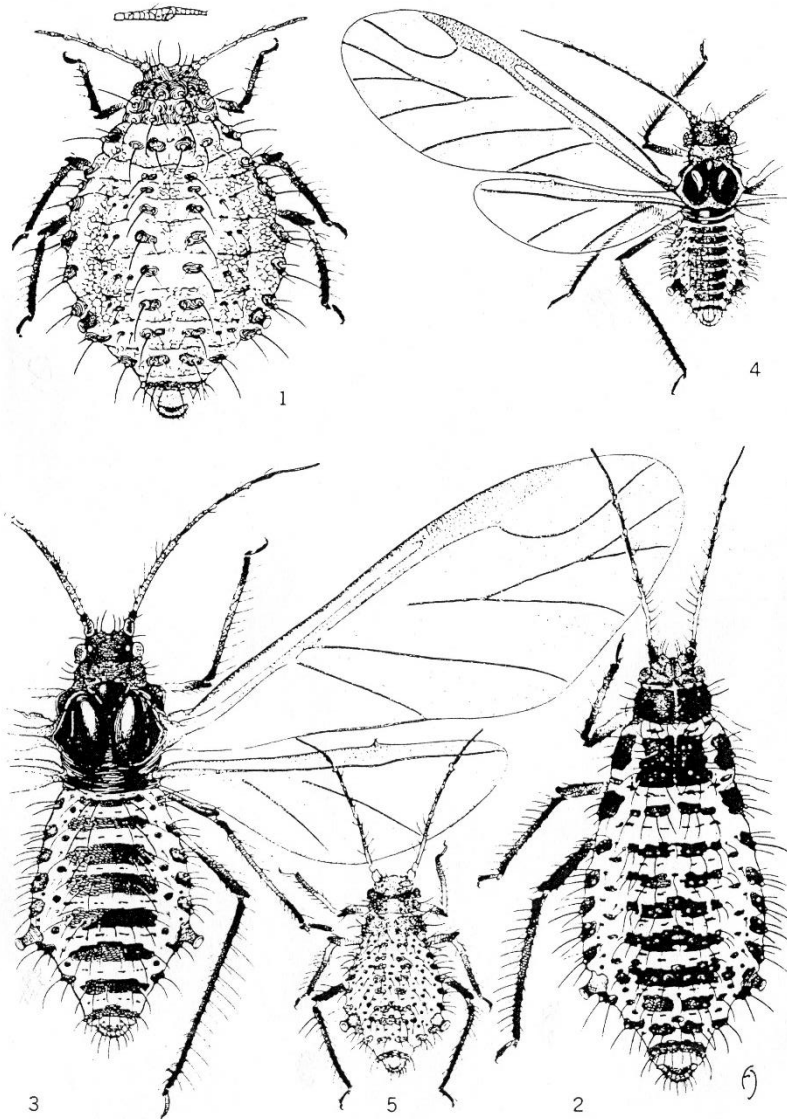


FIGURE 4-4

Periphyllus californiensis (Shinji). 1 = fundatrix or stemmother; 2 = normal apterous parthenogenetic viviparous female; 3 = alate of same; 4 = smallest spring alate viviparous female. (From Essig and Abernathy 1952.)

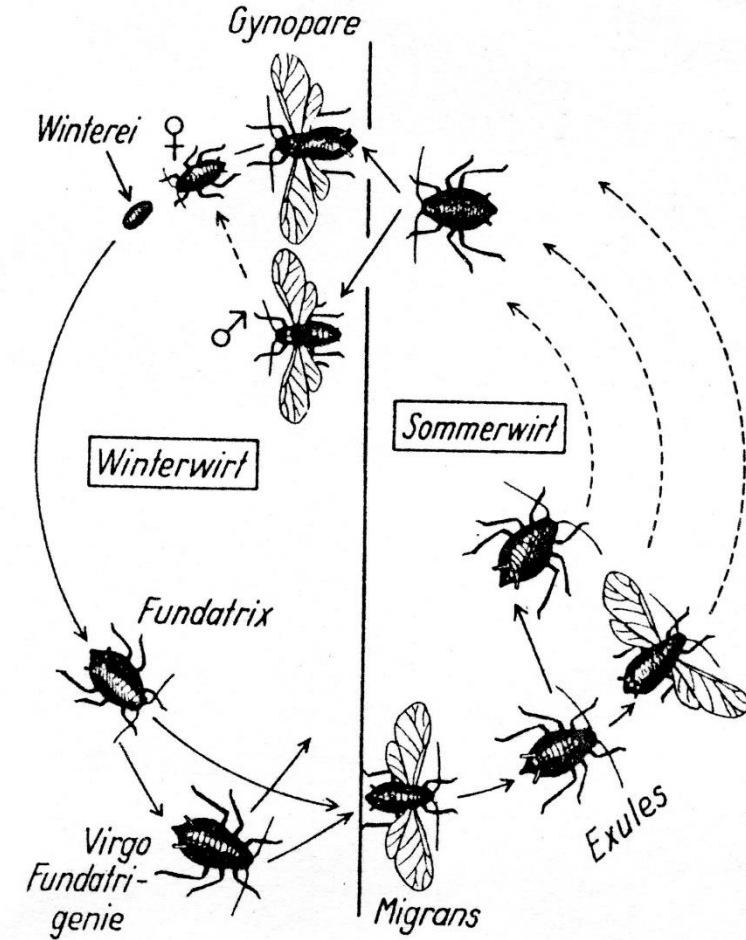


Abb. 17. *Doralis fabae*, Schwarze Bohnenlaus
Generations- und Wirtswechsel (vereinf.); Winterwirt: *Euonymus*-Sträucher, Sommerwirt: krautige Pflanzen, z.B. Bohne. Nach Davidson und Weber.

4. Běžná genetická variabilita

- **4a. Polymorfismus** – jedná se o diskontinuítní variabilitu, kdy se v jedné populaci vyskytují dvě nebo více fenotypových variant bez jakýchkoliv přechodů.
- Příslušný znak je většinou kontrolován jediným genem a dědí se podle Mendelových zákonů.
- Tento druh variability má velký biologický význam, protože na něj může snadno navazovat přírodní výběr (selekce).
- Příkladů je mnoho, např. ve střední Evropě rezavé x tmavé veverky; rýhované x hladké samice potápníka vroubeného (viz předchozí přednáška); šedá x hnědá samice kukačky obecné (samci jsou vždy šedí); pestře zbarvení x melaniční křečci polní; slunéčko dvoutečné (*Adalia bipunctata*).

Sciurus vulgaris (veverka obecná) – příklad barevného polymorfismu: tmavé převládají v jižní Evropě, rezavé jsou ve Velké Británii, Irsku a v nížinách Německa a Polska. Ve střední Evropě jsou obě formy, v jednom vrhu mláďat se často objeví obě. Nevytvářejí žádné přechodné varianty.



Polymorfismus u křečka polního (*Cricetus cricetus*): normálně pestře zbarvený exemplář a melanický exemplář. Melanická forma se vyskytuje společně s tou normální, ale jen v některých částech areálu rozšíření (Durynsko, Ukrajina, Tatarstán).



Společný výskyt normálně zbarvených a melanických křečků polních na Ukrajině a v Rusku; zastoupení dvou forem (přerušované x nepřerušené pruhy u samců ještěrky obecné (*Lacerta agilis*) na území bývalého SSSR.

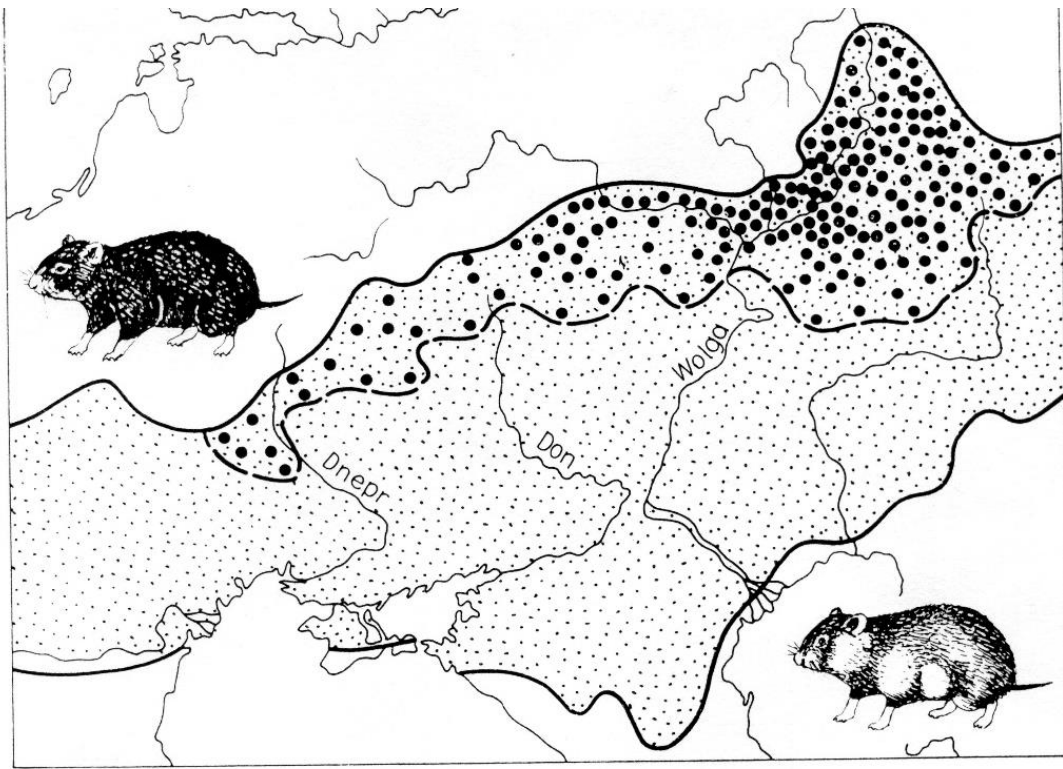


Abb. 74. Die Verbreitung der melanistischen rezessiven Mutation beim Hamster (*Cricetus cricetus*) längs der nördlichen Grenze des Artareals. Nach S. V. KIRIKOV 1934.

Andere Beispiele einer Begrenzung der Verbreitung von Mutationen siehe Abb. 38, 39, 61.

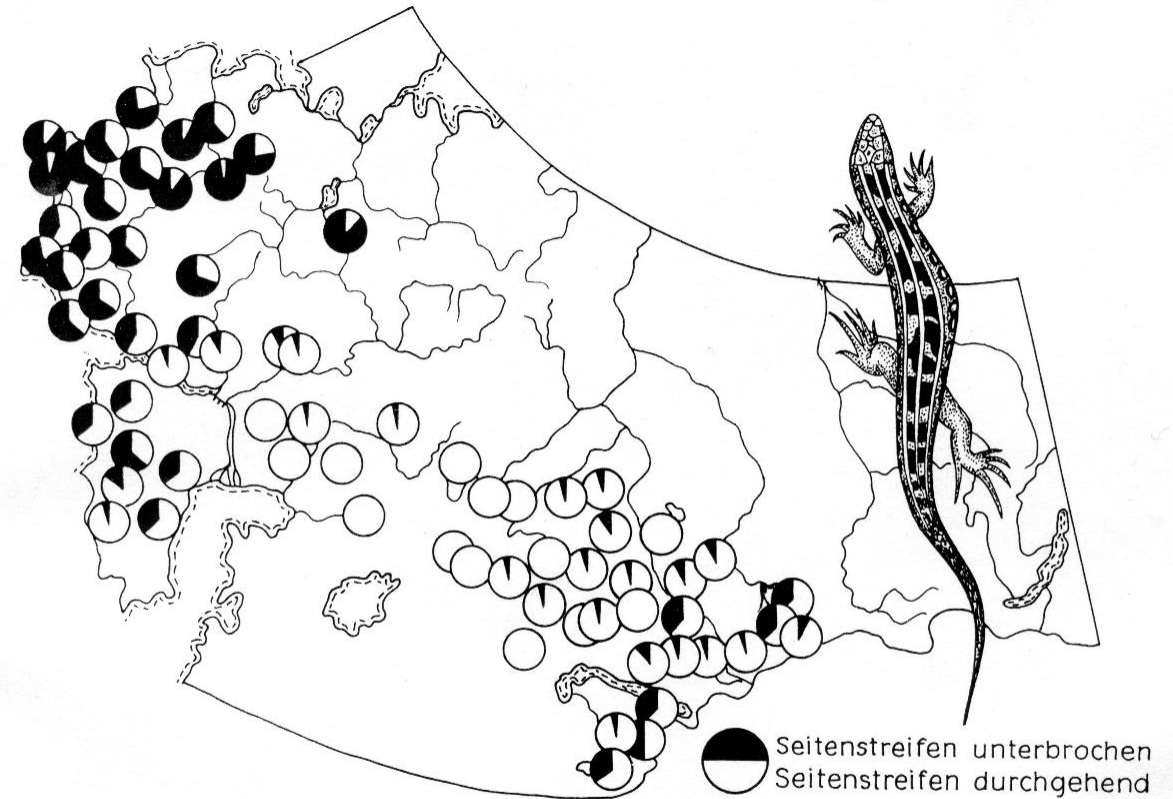


Abb. 70. Phänogeographie von zwei Phänen der Zauneideckse (*Lacerta agilis*). Die Art der Seitenstreifen auf dem Rücken der Männchen (schwarz — das Phän unterbrochener Streifen, weiß — das Phän durchgehender Streifen). Nach Materialien einer Expedition des Institutes für Entwicklungsphysiologie. Originalzeichnungen von A. S. BARANOV.

Polymorfismus slunéčka dvoutečného (*Adalia bipunctata*) – bíle zbarvené plochy jsou ve skutečnosti červeně zbarveny.

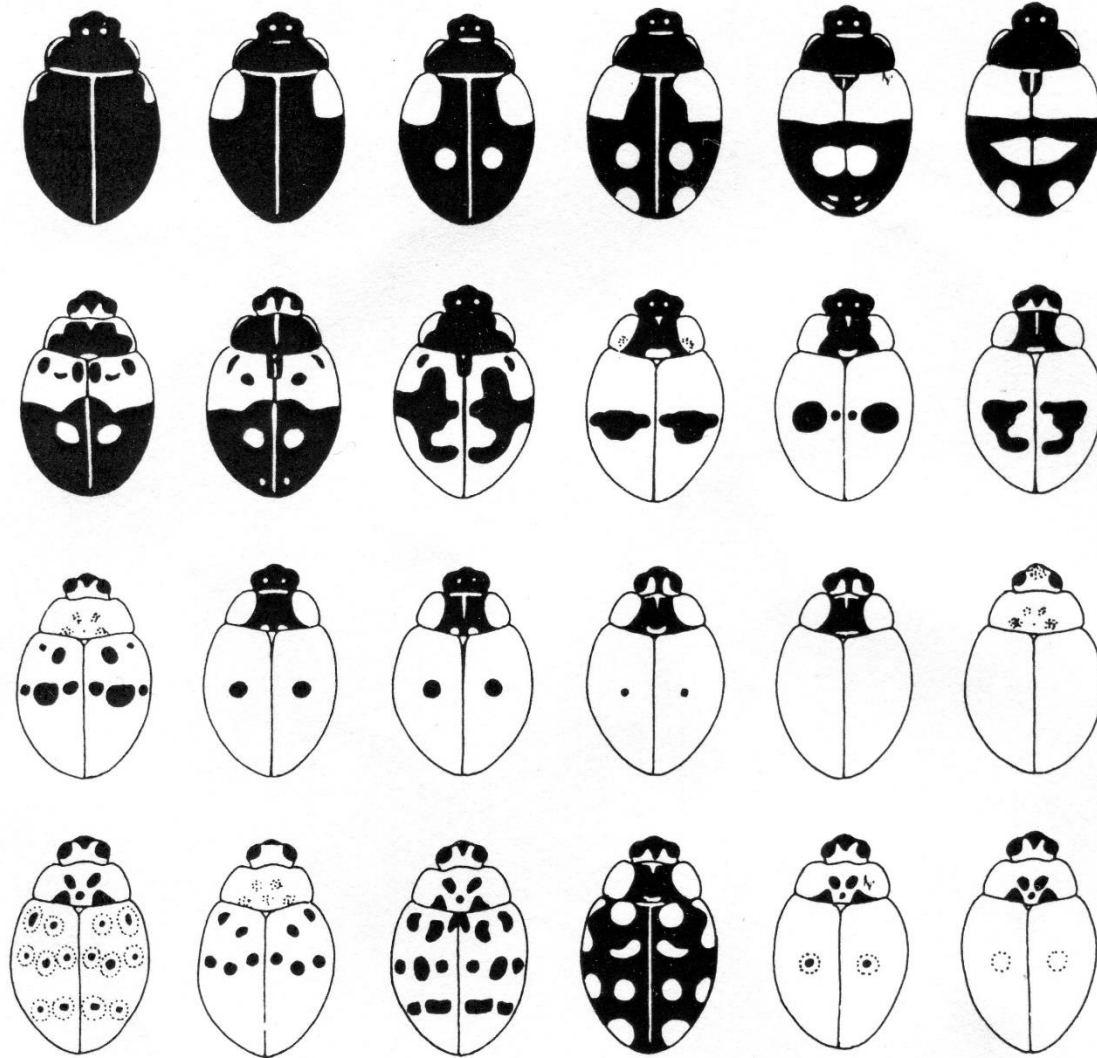


Abb. 52. Die Färbung der Flügeldecken des Zweipunkt-Marienkäfers (*Adalia bipunctata*).

4b. Plynulá genetická variabilita

- Z hlediska evoluce je to nejdůležitější typ variability. Jedná se o drobné genetické rozdíly mezi jedinci uvnitř jedné populace. Mimo jednovaječná dvojčata totiž žádní dva jedinci nejsou zcela stejní.
- Je to způsobeno genovými rekombinacemi (*crossing over*), kdy se při meiozi, v její 1. profázi homologní chromozomy spárují a vymění si vzájemně část své DNA. To vede k genetické variabilitě potomstva.
- Mnoho znaků (třeba barva vlasů) je ovlivňováno několika geny. Každý z nich může mít v populaci více alel. Výsledkem pak může být téměř kontinuální variabilita na kterou může navazovat přírodní výběr (selekce).
- Výsledkem selekce (např. vliv plynule se měnících abiotických podmínek prostředí v rámci areálu druhu) může být jakási plynulá zákonitost v proměnlivosti fenotypu jedinců v rámci areálu rozšíření druhu – tzv. **klinální variabilita** (je to odvozeno od slova cline [klín] = svah).

Příklad klinální variability v délce lebky (uvedené v setinách cm)
lišky obecné v rámci bývalého SSSR.

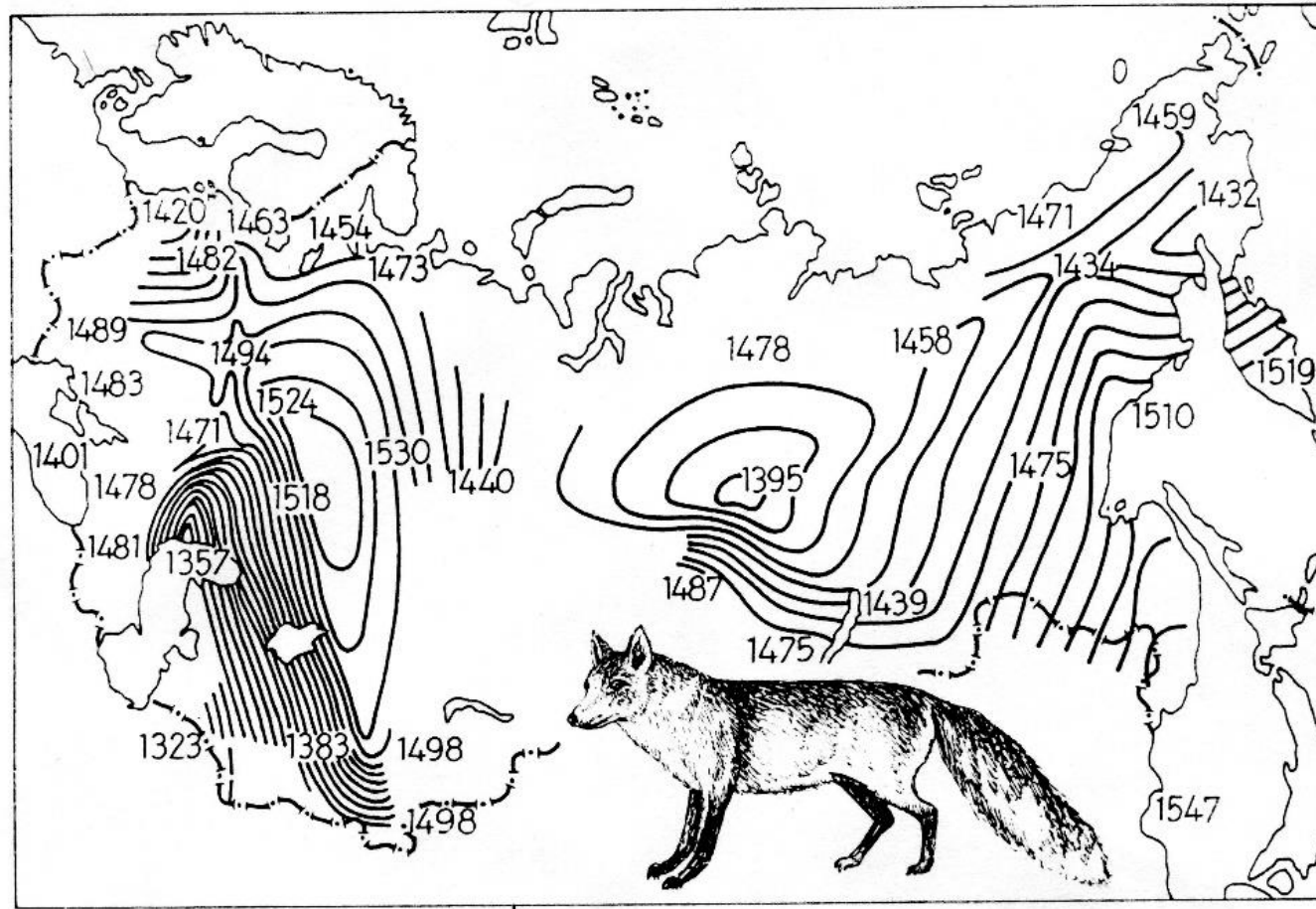


Abb. 87. Die clinale Variabilität der Schädellänge beim Fuchs (*Vulpes vulpes*).

Es ist zu erkennen, daß die Vergrößerung der Körpermaße sowohl nach den „Regeln“ als auch ohne solche erfolgt. Nach P. V. TERENT'EV 1965, vereinfacht.

- **Klinální variabilita je u živočichů velmi častá a projevuje se většinou v rozdílech ve velikosti a proporcích živočichů v rámci areálu rozšíření druhu.**
- Na základě nápadně shodných fenotypových zákonitostí u většího množství druhů, byla formulována tzv. ekogeografická pravidla. Např. :
- **Bergmanovo** - velikost těla teplokrevných živočichů se zvětšuje směrem do chladnějšího prostředí (ale pozor, např. u savců je zde velké množství výjimek).
- **Allenovo** – extremity těla jsou u teplokrevných živočichů v chladnějším prostředí kratší.
- **Glogerovo** – zbarvení teplokrevných živočichů je ve vlhčím a teplém prostředí tmavší než v suchém a teplém prostředí.

U většiny živočichů se projevuje několik typů variability současně.

- **Klasická zoologie často řeší problém, zda morfologicky odlišné vzorky (phena) patří ke stejnému nebo různým druhům.**
- **Proto při řešení taxonomické problematiky je třeba vzít všechny výše uvedené typy variability v úvahu a materiál rozdělit do vzorků tak, aby byla vzájemně porovnána identická phena (např. dospělí samci kachen ve svatebním šatě; samičí imaga solitérní formy saranče stěhovavé apod.).**

Numerická taxonomie - fenetika

- V 60-tých letech 20. stol. byla ve snaze odstranit předchozí, často velmi subjektivní metody zoologické klasifikace vyvinuta tzv. Numerická taxonomie – Fenetika. Je to metoda, která se snaží zařadit živočichy do taxonů na základě jejich celkové podobnosti. Cílem bylo zhodnotit co nejvíce znaků (často rozměry), které měly při hodnocení všechny stejnou váhu. Fenetika používala složité statistické metody a zavedla do zoologie využití počítačů.
- Numerická taxonomie zavedla termín Operational taxonomic unit (OTU) pro pojmenování jednotek s kterými pracovala (mohou to být individua, phena, populace, druhy nebo i vyšší taxonomické jednotky).
- V současné době ale dominují při výstavbě zoologického systému **molekulárně genetické metody a vytváření kladogramů.**

Při praktickém rozhodování, zda sympatrické vzorky patří jednomu, či více druhům lze využít jednoduchou tabulku vycházející z definice *biospecies*

- | | | |
|--------------|------------------------------|----------------------------|
| • Morfologie | Nejsou reprodukčně izolovány | Jsou reprodukčně izolovány |
| • Identická | Stejný phenon jednoho druhu | Sibling species |
| • Rozdílná | Různá phena jediného druhu | Různé druhy |
- Problémem je však většinou to, že informace o reprodukční izolaci srovnávaných vzorků chybí a není snadné je získat.
 - Pokud jsou srovnávané vzorky morfologicky identické (2. řádek tabulky) mohou při rozhodování pomoci teoretické znalosti o zákonitostech speciace.
 - Pokud jsou srovnávané vzorky morfologicky rozdílné (3. řádek tabulky) mohou při rozhodování, zda se jedná o jeden nebo dva druhy pomoci znalosti o možných typech variability - viz obsah dnešní přednášky ☺