

**Prírodovedecká fakulta**  
**Juhočeská univerzita v Českých Budejoviciach**

**Katedra zoológie**



**Fylogeografia Nearktických vtákov**

Bakalárska práca

**Ivan Mikuláš**

Školiteľ: RNDr. Roman Fuchs, CSc.

České Budejovice, 2011



## **Bakalárska práca**

Mikuláš, I. (2011). Fylogeografia Nearktických vtákov. [Phylogeography in Nearctic birds. Bc. Thesis, in Slovak.] - 64 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budejovice, Czech Republic.

Anotácia:

Birds are a group of the highly mobile animals in which phylogeographic differentiation might be comparatively minor. Geographic patterns of genetic variation were reviewed and compared in codistributed North American bird species. The second part of the thesis is focused on taxonomic rank of Nearctic bird subspecies.

Prehlasujem, že túto bakalársku prácu som vypracoval samostatne, iba s použitím citovanej literatúry.

Prohlasujem, že v súlade s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platnom znení súhlasím so zverejnením svojej bakalárskej práce, a to v nezkrátenej podobe elektronickou cestou vo verejne prístupnej časti databáze STAG prevádzkovej Juhočeskou univerzitou v Českých Budejoviciach na jej internetových stránkach, a to so zachovaním mojich autorských práv k odovzdanému textu tejto kvalifikačnej práce. Súhlasím ďalej s tým, aby rovnakou elektronickou cestou boli v súlade s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zverejnené posudky školiteľa a oponentov práce a záznam o priebehu a výsledku obhajoby kvalifikačnej práce. Rovnako súhlasím s porovnaním textu mojej kvalifikačnej práce s databázou kvalifikačných prác Theses.cz prevádzkovanou Národným registrom vysokoškolských kvalifikačných prác a systémom na odhaľovanie plagiátov.

V Českých Budejoviciach, dňa 29. 4. 2011

.....

Na tomto mieste by som chcel poďakovať hlavne môjmu školiteľovi Romanovi Fuchsovi, ktorý ma pri napísaní tejto práce usmerňoval.

Ďalej ďakujem mojej rodine za podporu počas mojich študijných rokov.

# OBSAH

<b>1. Úvod</b>	1
1. 1 Metódy fylogeografie	1
1. 2 Komparatívna fylogeografia	3
1. 3 Datovanie vzniku dnešných druhov vtákov, molekulárne hodiny	5
1. 4 Ciele práce	5
<b>2. Komparatívna fylogeografia vtákov Severnej Ameriky</b>	5
2. 1. Severský boreálny les a lesy na západe Severnej Ameriky	9
2. 1. 1. Ostrovy Kráľovnej Šarloty	12
2. 1. 2. Skalnaté vrchy/Kaskádové vrchy	14
2. 1. 3. Sierra Nevada	17
2. 1. 4. Transverse Ranges	19
2. 1. 5. Sierra Madre Occidentale	21
2. 1. 6. Zhrnutie	22
2. 2. Juhozápad USA	23
2. 2. 1. Stred Kalifornského polostrova	23
2. 2. 2. Sonorská púšť/Kalifornia	25
2. 2. 3. Sonorská púšť/púšť Chihuahuan	26
2. 2. 4. Zhrnutie	28
2. 3. Východ Severnej Ameriky	28
2. 3. 1. Pobrežné slaniskové biotopy	31
2. 3. 2. Floridský polostrov	32
2. 3. 3. Vnútrozemie východu Severnej Ameriky	34
2. 3. 4. Zhrnutie	38
2. 4. Beringia	39
2. 5. Záver	41

2. 5. 1. Fyziografické bariéry	42
2. 5. 2. Pseudokongruencie	44
2. 5. 3. Ekologické bariéry a sexuálna selekcia	45
2. 5. 4. Migračné chovanie	46
2. 5. 5. Zhrnutie	46
<b>3. Fylogeografia a tradičná systematika</b>	<b>49</b>
<b>4. Citovaná literatúra</b>	<b>53</b>

# 1. Úvod

Fylogeografia je odvetvím biogeografie, ktoré sa zaoberá geografickým rozmiestnením genealogických línií medzi blízko príbuznými taxónami (Avise et al. 1987, Avise, 2000). Často býva uvádzaná aj ako most medzi mikro- a makroevolučnými pohľadmi vďaka tomu, že spája populačnú genetiku, ekológiu a demografiu s fylogenetikou, paleontológiou a historickou biogeografiou (Kuchta and Meyer, 2001).

## 1.1. Metódy fylogeografie

Fylogeografia a rôzne fylogeografické metódy majú za úlohu zistiť a vysvetliť súčasné rozšírenie organizmov, aké historické príčiny viedli k ich súčasnému rozšíreniu a ako sa dané organizmy (najčastejšie druhy) vyvíjali v čase a v priestore. Informácie potrebné na zodpovedanie týchto otázok čerpá z rôznych DNA markerov. Mitochondriálna DNA sa hlavne od začiatku deväťdesiatych rokov začala používať (dnes už v tisíckach fylogeografických prác) a nahradila tak dovtedy prevládajúce allozýmy (nuDNA), ktoré často u vtákov neukazovali žiadnu vnútrodrohovú štruktúru (Avise, 2000). Pre fylogeografiu sa zdala ideálnou hlavne kvôli jej vlastnostiam (dedí sa matrilineárne, je nerekombinujúca a evoluje až 4x rýchlejšie ako jadrové gény), ale aj kvôli nenáročnosti jej používania (často sa v bunkách nachádza v mnohých kópiách, sekvenuje sa pomerne ľahko, rýchlo a lacno). Neskôr sa však začalo pochybovať o správnosti vysvetľovania histórie celého druhu iba na základe jedného génového stromu. Navyše sa zistilo, že ku rekombináciám u mtDNA v skutočnosti dochádza a to pomerne často (Piganeau et al., 2004 zistili rekombinácie až v 14% z 279 testovaných súborov u živočíchov). V súčasnosti sú však stále najviac používanými markermi vo fylogeografických prácach mtDNA markery (Beheregaray, 2008). Najnovšie práce ale väčšinou kombinujú dáta získané z mtDNA sekvencií s dátami z mikrosatelitov (nuDNA), a tým ich robia oveľa dôveryhodnejšími ako tie predošlé, založené len na skúmaní jedného (mitochondriálneho) génu.

Na druhú stranu však v práci Zink and Barrowclough, 2008 porovnali práce robené na mtDNA a na nukleárných génoch (prevažne mikrosateilty) a zistili, že väčšina výsledkov založených na mtDNA je spoľahlivým indikátorom populačnej štruktúry, fylogeografických patternov a charakteristík, na základe ktorých môžeme vymedzovať jednotlivé genetické línie. Veľa nimi zahrnutých prác malo zhodné patterny populačnej štruktúry u mitochondriálnej DNA aj u mikrosatelitov. U tých pár druhov, kde sa

výsledky medzi nukleárnymi a mitochondriálnymi génami nezhodovali sa dajú tieto rozdiely vysvetliť napríklad rôznymi disperznými schopnosťami u rôznych pohlaví. Je všeobecne známe, že ak sú u určitého druhu filopatrické samice (alebo je tok génov u samíc obmedzený iným spôsobom) a tok génov medzi populáciami zabezpečujú hlavne samci, tak na mtDNA vďaka matrilineárnej dedičnosti nájdeme oveľa väčšiu genetickú štruktúru ako u jadrových génov (Van Wagner and Baker, 1990; Shields, 1990) a vice versa.

Výraznejšia genetická štruktúra zistená u mtDNA línií môže však byť spôsobená až 4x rýchlejšou evolúciou u mtDNA ako u nukleárných génov (Avisé and Walker, 1998; Avisé et al., 1998). Naopak chýbanie štruktúry u mtDNA línií, môže byť spôsobené zafixovaným mtDNA haplotypom, ktorý rýchlo nahradzuje ostatné haplotypy na rovnakom lokuse, tzv. „selective sweep“ (Zink, 1997; Barrowclough et al., 1999; Zink and Barrowclough, 2008), či NUMT (nukleárne kópie mitochondriálneho genómu). Tie sa môžu vyskytnúť, ale sú pomerne vzácne a často pozostávajú iba z malých fragmentov (Pereira and Baker, 2004).

Ďalším možným vysvetlením pre chýbanie genetickej štruktúry u mtDNA môže byť u novo vznikajúcich druhov aj „incomplete lineage sorting“ (Avisé and Walker, 1998; Topp and Winker, 2008), keďže fylogenetický status druhu je rôzny v čase. Proces ako sa z jedného ancestrálneho druhu stávajú dva môžeme sledovať cez jednotlivé druhy fylogenetických stromov - od polyfýlie, cez parafýliu, až po recipročnú monofýliu (Avisé, 2000).

Na základe vzniknutých fylogeografických patternov u jednotlivých druhov organizmov, Avisé et al., 1987 a Avisé, 2000 rozdelili jednotlivé druhy do piatich základných kategórií: 1.) Druhy so skupinami haplotypov, ktoré sú od seba hlboko oddelené a sú alopatrické, 2.) Druhy so skupinami haplotypov, ktoré sú od seba hlboko oddelené a sú sympatrické. 3.) Druhy so skupinami haplotypov, ktoré sú od seba len nevýrazne oddelené a sú alopatrické, 4) Druhy so skupinami haplotypov, ktoré sú od seba len nevýrazne oddelené a sú sympatrické, 5) Druhy s plytkou genetickou aj geografickou štruktúrou. Tieto kategórie vznikli hlavne ako určitý kľúč k vysvetleniu hlavných historických udalostí, ktoré predchádzali dnešnej fylogeografickej štruktúre (napríklad druhy z piatej kategórie pravdepodobne prešli nedávnym bottleneckom, alebo je u nich vysoký tok génov, zatiaľ čo druhy z prvej kategórie boli v minulosti alopatricky rozdelené) a majú mnoho prechodov.



## 1.2. Komparatívna fylogeografia

Porovnávaním takto vzniknutých fylogeografických patternov medzi druhmi s rovnakým areálom rozšírenia môžeme zistiť hlavné historické udalosti, ktoré formovali dnešné rozšírenie druhov a ich genetickú štruktúru. Obor, ktorý sa zaoberá touto časťou fylogeografie sa nazýva Komparatívna fylogeografia (Cracraft, 1989; Zink, 1996; Avise, 2000). Uberá sa podobným smerom ako vikariančná biogeografia - hľadá jednotlivé genetické línie, ktoré zodpovedajú rovnakej sade vikariančných udalostí (Abrogast and Kenagy, 2001). Medzi jednotlivými druhmi sa môžu genealogické línie zhodovať, alebo si odporovať. Pre zhodnosť genealogických línií medzi druhmi sú významné štyri odlišné aspekty (Avise, 2000; Kuchta and Meyer, 2001): 1.) Zhoda medzi charakteristikami v rámci jedného génu (napr. vysoká bootstrap podpora jednotlivých línií), 2.) Zhoda vo vzniknutom patterne u viacerých génov v rámci jedného druhu, 3.) Zhoda v geografickom rozmiestnení genetických línií u viacerých druhov, 4.) Rozdelenie línií sa zhoduje s tradične rozpoznávanými biogeografickými provinciami. Čím je v zhrňujúcich prácach komparatívnej fylogeografie viac rôznych druhov organizmov, tým sa táto práca stáva robustnejšou a môžu sa z nej vyvodzovať širšie historické súvislosti (Avise, 1992; Brunfeld et al., 2001; Soltis et al., 2006). Tým pádom sa však môžu strácať dôležité informácie o charakteristike jednotlivých fylogeografických patternov.

Vzniknuté fylogeografické patterny by mali odpovedať aj rovnakej časovej udalosti. Čas koalescencie (a divergencie) sa odhaduje pomocou tzv. molekulárnych hodín, ktorých presnosť nie je úplne prekazateľná. Problematikou okolo molekulárnych hodín sa zaoberám v nasledujúcej kapitole.

## 1.3. Datovanie vzniku dnešných druhov vtákov, molekulárne hodiny

Datovanie časov koalescencie, alebo divergencie jednotlivých genetických línií je veľmi kontroverzné, a keďže v tejto práci uvádzam veľmi často čas divergencie dvoch sesterských línií, chcel by som sa teraz zamerať hlavne na to, čo sú to molekulárne hodiny a akú úlohu hrajú v rámci evolučných procesov vtákov. Molekulárne hodiny predstavujú čas rozchodu dvoch sesterských fylogenetických línií podľa počtu molekulárnych rozdielov meraných u druhej DNA sekvencie, alebo u proteínov (Kumar, 2005). Keďže práce, z ktorých neskôr vychádzam, sú robené skoro výlučne na mtDNA a tá má približne 4x vyššiu mutačnú rýchlosť ako nukleárna DNA (Avise, 1986),

budem sa ďalej zaoberať iba datovaním u mitochondriálnej DNA. Použitie molekulárnych hodín na datovanie mitochondriálnych línií je založené na predpoklade, že mutácie v mitochondriálnom genóme sú akumulované v čase konštantnou rýchlosťou a v ideálnom prípade môžu byť kalibrované na základe fosílnych záznamov, či známych geologických udalostí (Lovette, 2004). Medzi potenciálne zdroje chýb pri výpočte molekulárnych hodín sa zaraďuje rozdiel v mutačnej rýchlosti medzi rôznymi fylogenetickými skupinami, či medzi jednotlivými génmi (Abrogast et al., 2002). Molekulárne hodiny sú najčastejšie udávané ako percento očakávaných párových báz, ktoré sa zmenia každých milión rokov. Shields and Wilson, 1987 ako prvý argumentujú, že kalibrovanie molekulárnych hodín u cicavcov – 2% divergencie sekvencií, sedí aj na vtáky. Toto kalibrovanie molekulárnych hodín u vtákov je v súčasnosti široko rozšírené, hoci do roku 2004 bolo podporené iba piatimi kalibráciami (Lovette et al., 2004). V roku 2008 však Weir and Schluter uvádzajú nových 74 kalibrácií u dvanástich radov vtákov u cytochrómu *b* s priemernou molekulárnou rýchlosťou 2,1% divergencie sekvencií. Zdá sa teda, že všeobecne uznávané „pravidlo 2%“ je u vtákov vysoko konzervatívne aj medzi tak odlišnými vtákami ako sú spevavce (*Passeriformes*), či zúbkozobce (*Anseriformes*). Treba však brať v úvahu, že aj pri najlepšej kalibrácii molekulárnych hodín, je táto metóda veľmi náchylná na nahromadenie možných chýb (Abrogast et al., 2002). V súčasnosti však neexistuje iná možnosť ako datovať historické udalosti a mapovať ich na genealogické línie.

Autory zo šesťdesiatych a sedemdesiatych rokov minulého storočia uvádzajú ako hlavné obdobia, v ktorých sa sformovali dnešné druhy vtákov v Severnej Amerike posledné dva glaciály, Ris a Würm (Savage, 1960 ex Upton and Murphy, 1997; Hubbard, 1973 ex Zink and Blackwell, 1998). Tento koncept sa začal spochybňovať hneď ako sa zistilo, že glaciálov bolo značne viac ako ako do vtedy rozoznávané štyri (Porter, 1989). V devedesiatych rokoch, práve vďaka molekulárnym hodinám použitých na molekulárne (mtDNA) údaje, posúvajú hlavné špeciálne procesy ďalej do minulosti, niekedy až na koniec Pliocénu a začiatok Pleistocénu (Zin and Slowinski, 1995; Klicka and Zink, 1997; Klicka and Zink, 1999). Zink and Slowinski, 1995 dokonca uvádzajú, že procesy dverzifikácie druhov sa v neskorom Pleistocéne spomalili, zatiaľ čo vymieranie hralo v tomto období významnejšiu úlohu. V období Pleistocénu však vymieranie pravdepodobne išlo u vtákov ruka v ruke so špeciálnymi procesmi (Zink et al, 2004). Navyše sa zdá, že tempo diverzifikácie sa mení s meniacou sa zemepisnou šírkou (Weir and Schluter, 2004). Druhy na severe boli viac ovplyvnené ľadovými dobami, ako druhy na juhu a sú

„mladšie“ ako druhy z mierneho a tropického pásma. Toto môže byť spôsobené rýchlejšou evolúciou u boreálnych druhov vtákov (Weir and Schluter, 2004). Toto však môže byť len ilúzia, pretože dané výsledky môžu byť ovplyvnené aj vyššou mierou extinkcie u druhov žijúcich viac na severe.

## 1.4. Ciele práce

Vtáky sú kvôli ich disperzným schopnostiam, výnimočnou skupinou medzi stavovcami (Ball et al., 1988). Práve vďaka ich vysokej vagilite sa u nich nedá predpokladať výrazná fylogeografická štruktúra (Avisove kategórie 1 a 3). Naopak, ak aj došlo k nejakým historickým udalostiam, ktoré spôsobili alopatričné rozdelenie populácií v rámci druhu, tak tieto populácie sa vďaka vysokému toku génov, či veľkej vagilite v budúcnosti vysoko pravdepodobne premiešajú a ich história sa nebude dať geograficky interpretovať (Ball et al., 1988; Zink, 1996a). Mnoho vtáčích druhov na území Severnej Ameriky je navyše rozdelených na množstvo poddruhov. Ich počet sa neustále mení a aj v súčasnosti sa opisuje kvantum nových poddruhov, ktoré sa u niektorých druhov dajú počítať v desiatkach.

V tejto práci som sa snažil porovnať fylogeografickú štruktúru u vtákov Severnej Ameriky a najisť odpovede na nasledujúce otázky:

- 1.) Akú fylogeografickú štruktúru majú vtáky na území Severnej Ameriky?
- 2.) Prešli severoamerické druhy vtákov s rovnakým súčasným areálom výskytu rovnakou evolučnou históriou?
- 3.) Sedí počet poddruhov opísaných na základe morfológie na počet mtDNA línií u jednotlivých druhov severoamerických vtákov?

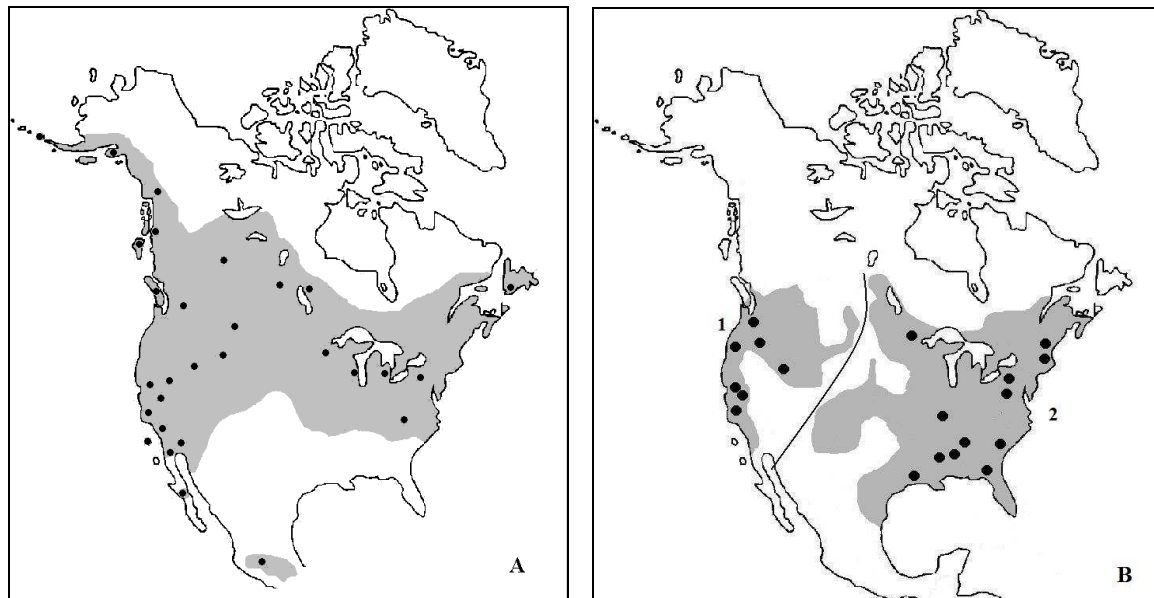
## 2. Komparatívna fylogeografia vtákov Severnej Ameriky

Komparatívna fylogeografia sa zaoberá porovnávaním genealogických línií druhov s rovnakými areálmi výskytu (Cracraft, 1989; Zink, 1996a; Avise, 2000). Zink, 1996a porovnával zistené fylogeografické patterny u piatich široko rozšírených druhov nearktických vtákov. Moja práca sa od tej jeho líši hlavne tým, že v rámci celej Severnej Ameriky porovnávam vyše šesťdesiat nearktických druhov vtákov. Ďalej sa snažím odpovedať na otázky typu: Prečo majú dnešné druhy nearktických vtákov distribúciu takú ako majú a akú ju mali v minulosti? Aké procesy viedli ku vzniku a tvarovaniu areálov

dnešných vtáčích druhov na území Severnej Ameriky? Na aké historické obdobia sa datujú hlavné procesy vzniku druhov vtákov Severnej Ameriky?

Zink, 1996a vo svojej práci zahŕňa druhy vtákov, ktoré su rozšírené v rámci celého kontinentu. Podobne moja práca začína logicky u druhov, ktorých areál rozšírenia zaberá prakticky celú Severnú Ameriku. Mnoho druhov vtákov, vďaka vysokej vagilite, obýva prakticky celé územie Nearktídy, ako je tomu napríklad u strnádlika spevavého (*Melospiza melodia*, vid' obr. 1.A.)

Za vznik mnohých sesterských druhov nearktických živočíchov, vrátane vtákov sú z veľkej časti zodpovedné Pleistocénne ľadové doby, počas ktorých vznikli západné a východné lesné refúgiá oddelené kontinentálnym ľadovcom a aridnými biotopmi vo vnútrozemí (Mengel, 1964; Mengel, 1970 ex Bermingham et al., 1992; Pielou, 1991; Hewitt, 2000).

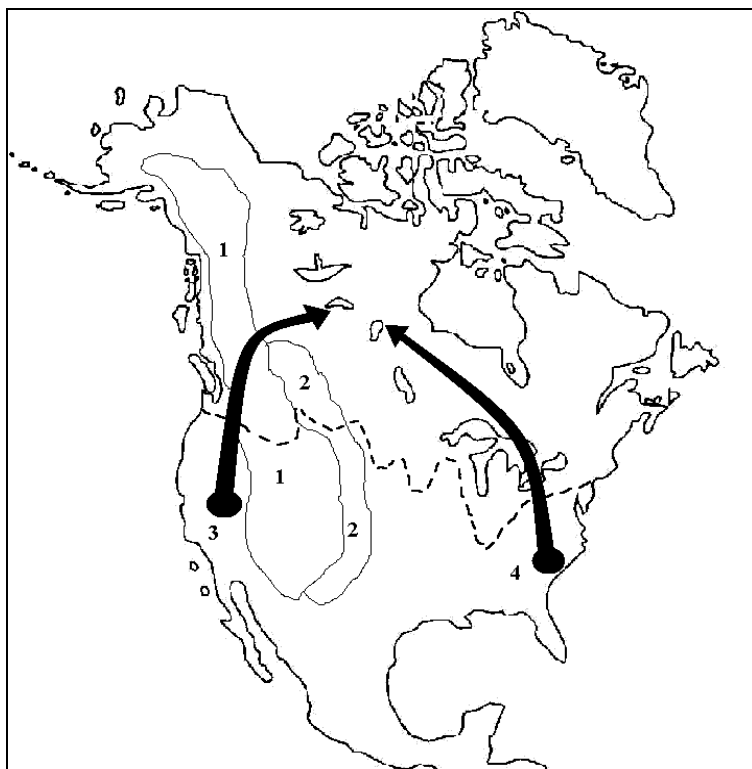


Obr. 1.: A) Areál rozšírenia strnádlika spevavého (*Melospiza melodia*) a sampling použitý v práci Zink and Dittmann, 1993. B) Areál rozšírenia kačici obojkovej (*Aix sponsa*), 1 – genetická línia na západ od Skalnatých vrchov, 2 – genetická línia na východ od Skalnatých vrchov. Sampling použitý v práci Peters et al., 2005.

Rozdelenie ancestrálnej populácie do rôznych refúgií po oboch stranách Skalnatých vrchov vysvetľuje špeciáciu a rozdelenie genetických línií u deviatich široko rozšírených druhov vtákov, horárika zlatého (*Dendroica petechia*, Klein and Brown, 1994; Milot et al., 2000; Gibbs et al., 2000; Boulet and Gibbs; 2006), kačici obojkovej (*Aix sponsa*, Peters et al., 2005, vid' obr. 1.B.), d'atľa zlatého (*Colaptes auratus*, Moore et al., 1991), strnádlika červenookého (*Pipilo erythrophthalmus*, Ball and Avise, 1992), horárika pastvinového (*Geothlypis trichas*, Ball and Avise, 1992; Lovette et al., 2004), trupiála

žltoprsého (*Icteria virens*, Lovette et al., 2004) a u horárika húštinového (*Vermivora ruficapilla*, Lovette et al., 2004), myšiaka hrdzavokrídleho (*Buteo lineatus*, Hull et al., 2008) a u poddruhu jastraba čiarkavého (*Accipiter striatus velox*, Hull and Girman, 2005). Tieto druhy sa líšia ekologickými nárokmi, spojitosťou areálu výskytu, migračným chovaním, ale aj hĺbkou koalescencie medzi jednotlivými líniami, a je preto nepravdepodobné, že pre ne budú jednotlivé refúgiá lokalizované v rovnakých oblastiach, a že ich vznik bude rovnako datovaný v čase.

Disjunktné areály výskytu majú z vyššie uvedených druhov napríklad kačica obojková a horárik húštinový. U horárika uvádzajú Lovette et al, 2004 divergenciu sekvencií u mtDNA na 1,7-2,3 %, k rozštiepeniu jednotlivých líní tak došlo pravdepodobne pred 1 miliónom rokov. U kačici obojkovej je čas divergencie rozdielny a Peters et al., 2005 ho datujú len 34 000 rokov p. n. l. Tieto časy sa markantne líšia a je pravdepodobné, že tieto druhy prešli rovnakou vikariančnou históriou (viď. obr. 2.), ale v inom čase.



Obr. 2.: Predpokladaný scenár kolonizácie severu Severnej Ameriky z východného a západného pleistocénneho refúgia pre viacero druhov nearktických vtákov, vrátane horárika pastvinového a horárika zlatého. 1 – Skalnaté vrchy, 2 – Veľké prérie, 3 – Západné refúgium a rekolonizácia severu, 4 – Východné refúgium a rekolonizácia severu. Čiarkovane je naznačené južné ohraničenie kontinentálneho ľadovca podľa Barendregt and Irving, 1998.

Ostatné druhy majú v súčasnosti viac, či menej spojitý areál výskytu, čas divergencie u nich rovnako kolíše, ale vždy je to v rámci Pleistocénu (od 85 000 rokov p. n. l. u horárika zlatého, po viac ako 1 milión rokov u horárika červenookého a horárika pastvinového). Horárik červenooký (*Pipilo erythrophthalmus*) je v súčasnosti dokonca rozdelený do dvoch druhov a to na západ od Skalnatých vrchov žjúceho horárika červenookého (*P. erythrophthalmus*) a na východ od Skalnatých vrchov žijúceho horárika škvrnitého (*P. maculatus*). Oba druhy sa líšia aj morfológicky hlavne vo sfarbení peria.

U týchto druhov sa dá vypozerovať ešte jeden trend, čím majú jednotlivé druhy areál výskytu siahajúci viac na sever, tým skôr u nich dochádza k hybridizácií medzi jednotlivými líniami. Tak je tomu napríklad u horárika zlatého a horárika pastvinového. Oba druhy sú viazané na podmáčané biotopy. Spojenie medzi východnou a západnou líniou je u nich sprostredkované Kanadskými prériami, ktoré ponúkajú dostatok vhodného biotopu k zahniezdenu (Boulet and Gibbs, 2006).

Scenáru s dvomi rozdielnymi pleistocénnymi refúgiami na západ a na východ od Skalnatých vrchov zodpovedá aj množstvo sesterských druhov severoamerických vtákov – dážd'ovník Vauxov (*Chaetura vauuxii*) žijúci na západ od Skalnatých vrchov a dážd'ovník komínový (*Chaetura pelagica*) obývajúci východ USA, kapuciarky (*Cyanocitta stelleri*) a (*Cyanocitta cristata*), či kardinály (*Passerina amoena*) a (*Passerina cyanea*).

U mnohých druhov vtákov, ktoré sú široko rozšírené v rámci nearktídy však neboli nájdené žiadne fylogeografické divízie. Je tomu tak napríklad u strnádlika spevavého (*Melospiza melodia*, Zink and Dittmann, 1993a; Fry and Zink, 1998, vid' obr. 1.A.), trupiála červenokrídleho (*Agelaius phoeniceus*, Ball et al., 1988), trupiálovca čierneho (*Molothrus ater*, Ball and Avise, 1992), hrdličky smútočnej (*Zenaida macroura*, Ball and Avise, 1992), d'atľa ozdobného (*Picoides pubescens*, Ball and Avise, 1992), strnádlika vrbčieho (*Spizella passerina*, Zink and Dittmann, 1993b). Ball and Avise, 1992 uvádza dve možné vysvetlenia chýbania fylogeografickej štruktúry u d'atľa ozdobného (*Picoides pubescens*) – 1.) Populácia prešla nedávnym bottleneckom a následne sa rozšírila do celej Severnej Ameriky, 2.) „Selective sweep“ (favorizovná mtDNA mutácia sa rýchlo rozšírila v populácií vďaka vysokému toku génov).

Zink and Dittmann, 1993 uvádzajú bazálne haplotypy pre strnádlika spevavého u jedincov z Newfoundlandu a z ostrovov Kráľovnej Šarloty, čo by mohlo naznačovať rozšírenie druhu minimálne z dvoch pleistocénnych refúgií, čo podporuje aj práca na mikrosatelitoch (Fry and Zink, 1998). Rovnako predpokladajú Gill et al., 1993 oblasť v okolí Newfoundlandu ako možné refúgium pre sýkorku severskú (*Poecile hudsonicus*) a

sýkorku čiapočkatú (*Poecile atricapillus*). Zink and Dittmann, 1993 u strnádlika spevavého ďalej naznačujú expandovanie areálu výskytu po poslednom glaciálnom maxime a recentný vysoký tok génov medzi populáciami. Rovnako uvádzajú Ball and Avise, 1988, pre trupiála červenokrídeho, nedávne zväčšenie areálu výskytu, pravdepodobne z jedného refúgia. Oba druhy, a zvlášť strnádlik spevavý, sú známe vysokou morfológickou variabilitou, ktorá sa pripisuje rýchlej prirodzenej selekcii.

Väčšina nearktických druhov vtákov sa však vyskytuje len na určitom území Severnej Ameriky. V nižšie uvedených kapitolách som Severnú Ameriku rozdelil do viacerých oblastí, ktoré obývajú rôzne druhy vtákov a tie sa od seba líšia okrem iného svojou ekológiou a históriou.

## **2. 1. Severský boreálny les a lesy na západe Severnej Ameriky**

Ihličnatý boreálny les sa v Severnej Amerike nachádza na severe Kanady, na Aljaške a popri západnom pobreží USA až po Kaliforniu, kde kopíruje hlavne vyššie pohoria, ako sú napríklad Skalisté vrchy, Sierra Nevada a Prímorské vrchy.

Aby sme pochopili vzniknuté fylogeografické patterny na západe Severnej Ameriky, je treba sa pozrieť, čo všetko mohlo v minulosti ovplyvniť dnešné rozšírenie boreálneho lesa a evolučnú históriu avifauny na tomto území. Boreálny les na severe Ameriky je kontinuálny, nevyskytujú sa tu žiadne významné medzery v habitate, a to spôsobuje vysoký tok génov v danej oblasti. Navyše severský boreálny les, tak ako ho vidíme dnes ešte pred 20 000 rokmi neexistoval. Skoro celý sever Severnej Ameriky až po severské štáty USA bol pokrytý kontinentálnym a kordilerským ľadovcom (Barendregt and Irving, 1998; Hewitt, 2000; Weir and Schluter, 2004). Ten zatlačil zvyšky pleistocénneho severského ihličnatého lesa do východného refúgia s neistým umiestnením, odkiaľ začiatkom Holocénu expandoval až do dnešnej podoby (Pielou, 1991). Oproti tomu ihličnaté lesy na západe USA sú viac fragmentované, medzery v habitate sú oveľa častejšie a väčšie (napr. Great Basin desert, Central Valley, Mohavská púšť, vid' obr. 6.). Populácie majú ostrovkovité rozšírenie, tok génov je obmedzený a genetický drift hral a hrá významnú úlohu v jednotlivých oddelených subpopuláciách. Navyše počas Pleistocénu bolo na danom území, ako viaceré pobrežných refúgií na severozápade, tak viaceré refúgií hlboko pod južnou hranicou kontinentálneho ľadovca (Pielou, 1991; Hewitt, 2000; Brunsfeld et al., 2001; Jacobs et al., 2004; Swenson and Howard, 2005).

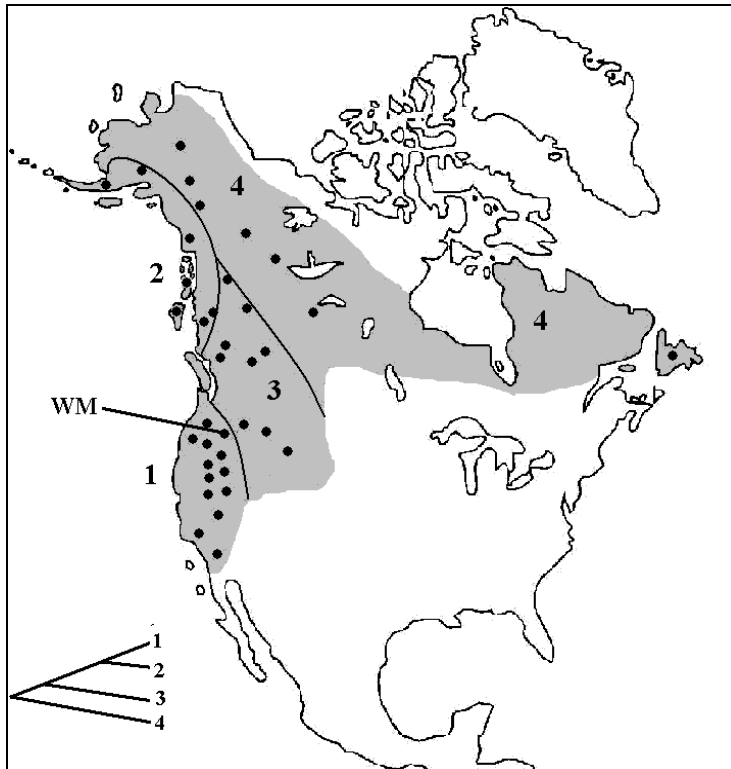
Spomenutá história sa prejavila u obrovského počtu rôznorodých druhov organizmov

od húb, cez lišajníky, rastliny, chrobáky, parazity, obojživelníky, plazy až po cicavce (Brunsfield et al., 2001; Abrogast and Kenagy, 2001; Calsbeek et al., 2003; Shafer et al., 2010). K najčastejším divíziám u týchto druhov patria: 1.) Skalnaté vrchy, 2.) Kaskádové vrchy, 3.) Sierra Nevada, 4.) Transverse Ranges, 5.) Prímorské a Pobrežné vrchy. Pre niektoré druhy (hlavne rastlín a cicavcov) sú identifikované aj pobrežné refúgiá na sever od južnej hranice ľadovca počas maximálneho zaľadnenia a to hlavne v oblastiach okolo Vancouverovho ostrova, ostrovov Kráľovnej Šarloty, Alexandrovho súostrovia, či z pobrežia Aljašky (Shafer et al., 2010).

Na danom území prebieha aj slušný fylogeografický výskum vtákov. V náväznosti na vyššie spomínanú históriu územia je u mnohých druhov vtákov severská populácia viac, či menej geneticky homogénna, zatiaľ čo populácia zo “Západu” je geneticky oveľa bohatšia a rôznorodejšia. Jedná sa napríklad o druhy ako strnádlik gaštanový (*Passerella iliaca*, Zink, 1994; Zink and Weckstein, 2003; Zink, 2008), horárik vrbový (*Wilsonia pusilla*, Kimura et al., 2002), drozd olivový (*Catharus ustulatus*, Ruegg and Smith, 2002; Ruegg et al., 2006), či kôrovník lesný (*Certhia americana*, Manthey et al., 2011).

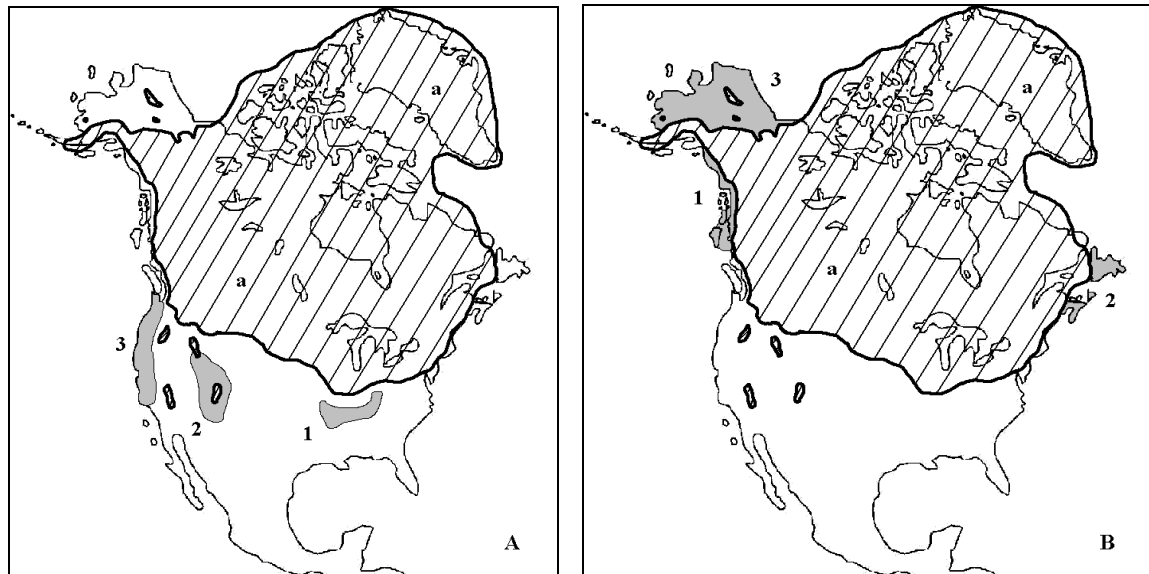
Modelovým organizmom pre ihličnaté lesy západu Severnej Ameriky je určite strnádlik gaštanový (*Passerella iliaca*). Ako na mtDNA (Zink, 1994; Zink and Weckstein, 2003), tak na mikrosatelitoch (Zink, 2008) boli u neho zistené štyri geneticky rozdielne populácie – 1.) Prímorské vrchy, Kaskádové vrchy a Sierra Nevada, 2.) Severozápadné pobrežie, 3.) Skalnaté vrchy, 4.) Boreálny les na severe Kanady a v Aljaške (viď obr. 3.). Tieto populácie sú v súčasnosti rozoznávané ako poddruhy (“*megarhyncha*”, “*unalaschensis*”, “*schistacea*” a “*iliaca*”), či druhy v rámci “superdruhu” *Passerella iliaca*. Fylogeneticky sú si najpríbuznejšie formy 1 a 2, ktorým je sesterskou skupinou 3 a najbazálnejšou je forma z Kanady. V kontaktných zónach v súčasnosti často dochádza ku spätnému kríženiu, čo by mohlo vysvetľovať menej výrazný pattern nájdený na mikrosatelitoch. Tie nepodporujú hlavne formu “*schistacea*” zo Skalistých vrchov. Možným vysvetlením pre populáciu zo Skalistých vrchov však môže byť aj izolácia vzdialenosťou a incomplete lineage sorting (Zink, 2008). Zink, 1994 predpokladá parapatrickú špeciáciu u strnádlika gaštanového medzi pohoriami na západe Severnej Ameriky.





Obr. 3.: Areál rozšírenia a fylogenetické vzťahy jednotlivých populácií u strnádlika gaštanového (*Passerella iliaca*), 1 – Prímorské vrchy, Kaskádové vrchy a Sierra Nevada, 2 – Severozápadné pobrežie, 3 – Skalisté vrchy, 4 – boreálny les na severe Kanady a v Aljaške, sampling z práce Zink, 2008, WM – populácia z White Mountains.

Podobný pattern zdieľajú so strnádlikom aj iné vtáky ihličnatých lesov. Sú to superspecies so samostatnými druhmi v troch oblastiach: 1.) Skalisté vrchy, 2.) Severozápadné pobrežie, vrátane Prímorských a Kaskádových vrchov a 3.) Kanada a Aljaška. Konkrétne sa jedná o “superdruhy” - miazgojedy (*Sphyrapicus nuchalis*, *Sphyrapicus ruber*, *Sphyrapicus varius*), horáriky (*Dendroica townsendi*, *Dendroica occidentalis*, *Dendroica virens*), horáriky (*Vermivora virginiae*, *Vermivora ridgwayi*, *Vermivora ruficapilla*), vireovia (*Vireo plumbeus*, *Vireo cassinii*, *Vireo solitarius*) a pamucháry (*Empidonax difficilis*, *Empidonax occidentalis*, *Empidonax flaviventris*, Lovette et al., 1999; Rohwer et. al. 2001; Johnson and Cicero, 2002; Weir and Schluter, 2004). Rovnaký pattern bol nájdený aj u kôrovníka lesného (*Certhia americana*, Manthey et al., 2011). U týchto druhov sa predpokladá rozšírenie ancestrálnych populácií z troch odlišných boreálnych refúgií (Weir and Shulter, 2004, vid’ obr. 4.A.). Ako však uvidíme ďalej, významnú úlohu vo formovaní druhov v Severnej Amerike hrali aj refúgiá nachádzajúce sa severne od južnej hranice kontinentálneho ľadovca, Newfoundland, Haida Gwaii a Beringia (vid’ obr. 4.B.).



Obr. 4.: A) Predpokladané rozšírenie ihličnatého lesa počas posledného glaciálneho maxima, podľa Williams, 2003, 1 – refúgium pre severný boreálny les, 2 – refúgium pre Skalnaté vrchy, 3 – refúgium pre pobrežný mezický les, a – územie pokryté kontinentálnym ľadovcom počas posledného glaciálneho maxima. B) Predpokladané refúgiá pre viacero druhov vtákov severne nad južnou hranicou kontinentálneho ľadovca, 1 – Haida Gwaii, 2 – Newfoundland a Nové Škótsko, 3 – Beringia, a – územie pokryté kontinentálnym ľadovcom počas posledného glaciálneho maxima.

U iných druhov býva neúplne geneticky oddelená populácia zo Skalistých vrchov (rovnako ako tomu je u strnádlika gaštanového). Patrí medzi ne drozd olivový (*Catharus ustulatus*, Rugg and Smith, 2002; Rugg et al., 2006), či horárik vrbový (*Wilsonia pusilla*, Kimura et al., 2002). U drozda olivového je prakticky geneticky zhodná so severskou populáciou, zatiaľ čo u horárika vykazuje izoláciu vzdialenosťou od populácie z Kaskádových vrchov.

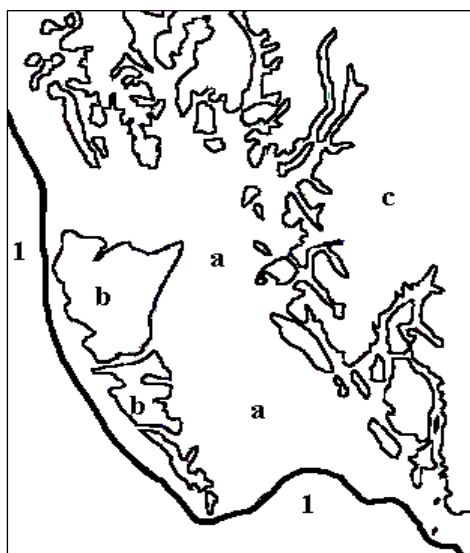
U všetkých vyššie uvedených druhov je čas divergencie medzi jednotlivými líniami datovaný na stredný, či neskorý Pleistocén, čo podporuje špeciáciu druhov na severe Severnej Ameriky priamo závislú na ľadových dobách (Weir and Schluter, 2004). Jednotlivým oblastiam “endemizmu” na západe Nearktídy sa venujem v nižšie uvedených kapitolách.

### **2.1.1. Ostrovy Kráľovnej Šarloty**

Počas ľadových dôb Pleistocénu bola veľká časť pevniny na severe Severnej Ameriky pokrytá kontinentálnym, či horským ľadovcom, ktorý tlačil organizmy stále viac na juh. Existujú však aj výnimky a na niektorých miestach sa udržali vhodné podmienky pre vytvorenie glaciálnych refúgií aj pomerne vysoko na severe (Swenson and Howard,

2005). Oblasť pri pobreží Pacifiku pravdepodobne slúžila ako jedno, či viacero refúgií, ktoré sú pre rôzne druhy organizmov lokalizované v oblasti Venkúverovho ostrova, Alexandrovho súostrovia, ostrovov Kráľovnej Šarloty, či na juhu Aljašky (Soltis et al., 1997; Byun et al., 1997; Swenson and Howard, 2005; Cook et al., 2006; Shafer et al., 2010).

Hlavnú úlohu u vtákov hralo hlavne jedno, či viacero refúgií v okolí súostrovia Kráľovnej Šarloty, v oblasti známej ako Haida Gwaii (Byun et al., 1997; Shafer et al., 2010). Toto súostrovie sa nachádza necelých 100 km od pobrežia Britskej Kolumbie (Kanada), od ktorého je oddelené prielivom Hecate strait. Počas Pleistocénu boli ostrovy Kráľovnej Šarloty spojené s nezaľadneným pobrežím Ameriky práve prielivom Hecate strait. Ten bol v tomto období z časti vyschnutý a zabezpečoval tok génov medzi ostrovmi a pobrežím (Barrie et al., 1993 ex Shafer et al., 2010, vid' obr. 5.).



Obr. 5.: Haida Gwaii, 1 – pobrežná línia počas maximálneho pleistocénneho zaľadnenia, a – prieliv Hecate strait, b – ostrovy Kráľovnej Šarloty, c – pobrežie Britskej Kolumbie (Kanada).

Fylogeografické vzťahy na oboch stranách prielivu Hecate strait boli skúmané u sýkorky hrdzavochrbtej (*Poecile rufescens*), kapuciarky diadémovej (*Cyanocitta stelleri*), pôtika škriplavého (*Aegolius acadicus*), d'atľa vlasatého (*Picoides villosus*) a smrečiara krivonosého (*Pinicola enucleator*, Burg et al., 2005; Burg et al., 2006; Topp and Winker, 2008). Topp and Winker, 2008 pracovali na cytochrome b sekvenciách a Burg et al., 2005, 2006 na mikrosatelitoch. Všetky uvedené druhy, okrem sýkorky hrdzavochrbtej, majú na základe morfológie v súčasnosti opísané poddruhy z ostrovov Kráľovnej Šarloty a všetky, vrátane sýkorky, majú geneticky odlišné populácie medzi ostrovmi a pevninou. Tento fylogeografický pattern sa však u nich nezhoduje, čo sa týka hĺbky koalescencie,

teda času rozchodu populácii. U sýkorky sa čas divergencie pohybuje okolo 15 000 p. n. l., u kapuciarky a pôtika okolo 50 000 p. n. l., zatiaľ čo u d'atla a smrečiara je to 250 000-300 000 p. n. l. (cytochrome *b* sekvencie, Burg et al., 2005) To naznačuje, že tieto druhy prešli inou kolonizačnou históriou. To či ostrovy slúžili ako refúgiá počas Pleistocénneho zaľadnenia, alebo či boli osídlené až sekundárne nie je úplne jasné u d'atľa vlasatého, smrečiara krivonosého a pôtika škriplavého. Za refúgiá svedčia u kapuciarky (Burg et al., 2005) a sýkorky (Burg et al., 2006) aj private alely nájdené u ostrovných jedincov a u jedincov z príľahlej pevniny – Britská Kolumbia a okolie Ketchikanu a mesta Haines (Aljaška). U sýkorky hrdzavochrbtej svedčí o refúgiu aj “izolácia vzdalenosťou” medzi populáciami na pobreží a Skalistými vrchmi (Burg et al., 2006) – možná kolonizácia Skalistých vrchov z Pobrežného refúgia.

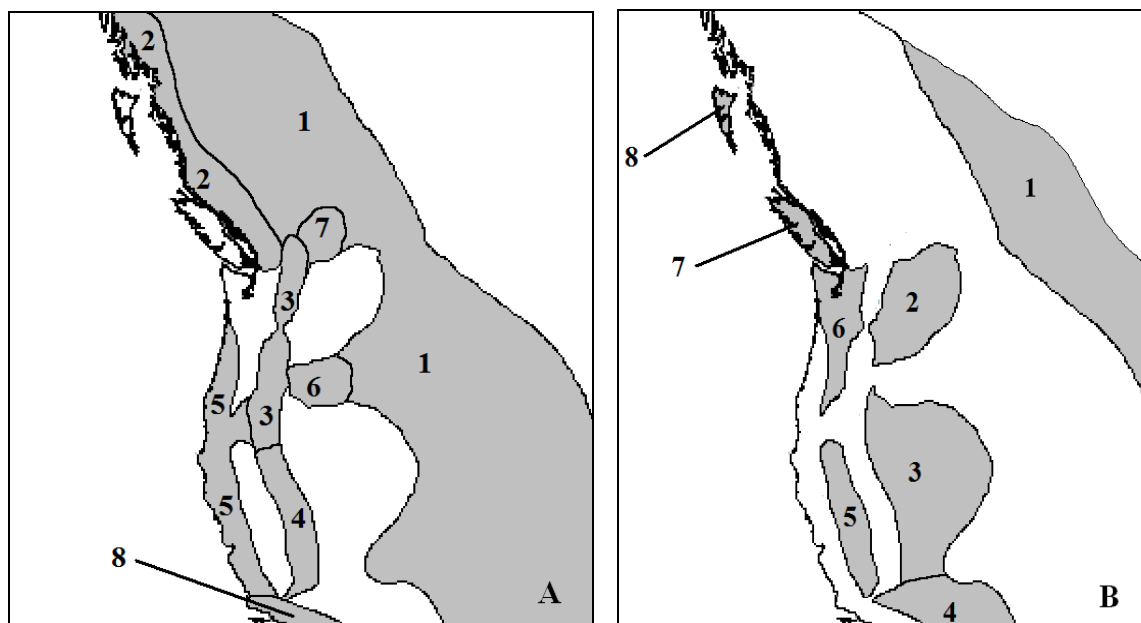
Ancestrálne haplotypy u jedincov z ostrovov Kráľovnej Šarloty boli nájdené aj u strnádlika spevavého (*Melospiza melodia*, Zink and Dittmann, 1993). Zvýšenú genetickú diverzitu u strnádlika spevavého na ostrovoch zistili aj Pruett and Winker, 2005.

### **2.1.2. Skalnaté vrchy/Kaskádové vrchy**

Skalnaté vrchy vznikli už počas Laramidského vrásnenia (100-50 miliónov rokov p. n. l.) a jedná sa o oveľa staršie pohorie ako Kaskádové vrchy. Počas Pleistocénu boli vo veľkej miere pokryté kompaktným Kordilerským ľadovcom a ihličnatý les bol na tomto území zrejme vytesnený do južných refúgií, odkiaľ nasledovne expandoval na sever (VanDevender et al, 1990 ex Manthey et al., 2011, vid' obr. 4.A.). Jedno z možných refúgií pre Skalnaté vrchy sa rozkladalo na území dnešného južného Idaha (Swenson and Howard, 2005).

Orogenéza Kaskádových vrchov a Sierra Nevada hrala významnú úlohu v rozmiestnení mezickej vegetácie na západe Severnej Ameriky. Hlavné orogénne procesy a teda vyzdvihnutie Kaskádových vrchov a Sierra Nevada sa datuje na 5-2 milióny rokov p. n. l. (Brunsfeld et al., 2001, Shafer et al., 2010).. Vytvorenie zrážkového tieňa spôsobeného Kaskádovými vrchmi je zodpovedné za rozsiahle rozšírenie stepnej vegetácie (Columbia River Basin), ktorá izoluje mezický les Prímorských a Kaskádových vrchov od ihličnatých lesov Skalnatých vrchov (Brunsfeld et al., 2001). Určitý tok génov však medzi Skalnatými a Kaskádovými vrchami existoval a existuje vďaka pohoriam, ktoré ohraničujú Columbia River Basin na severe Okanogan highlands a na juhu Central Oregon highlands. Tie spájajú mezickú vegetáciu Kaskádových vrchov so Skalnatými

(Brunsfield et al., 2001, vid' obr. 6.). Vznik Prímorských vrchov a Transverse Ranges úzko súvisí s tektonikou v okolí aktívneho kalifornského zlomu San Andreas.

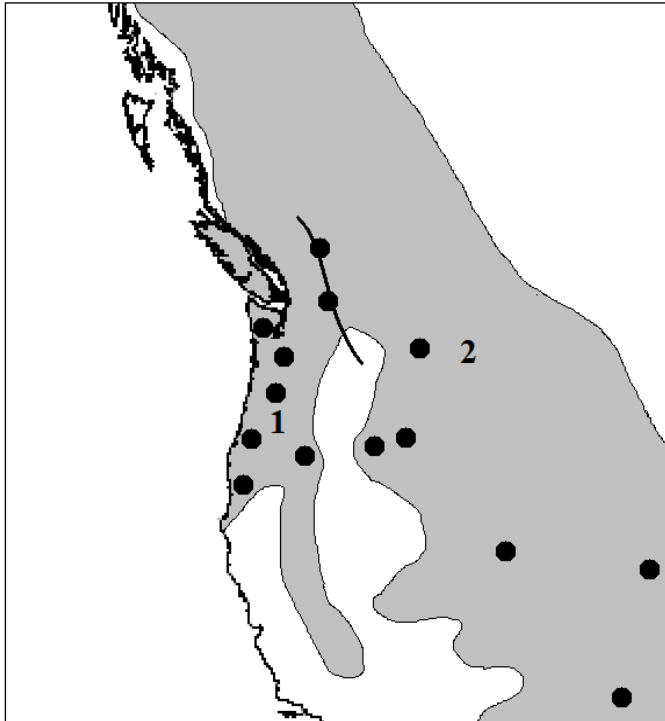


Obr. 6.: A) Hlavné pásma pohorí na západe Severnej Ameriky, 1 – Skalnaté vrchy, 2 – Pobrežné vrchy, 3 – Kaskádové vrchy, 4 – Sierra Nevada, 5 – Prímorské vrchy, 6 – Central Oregon highlands, 7 – Okanogan highlands. B) Hlavné znížneniny na západe Severnej Ameriky, 1 – Veľké prérie, 2 – Columbia River Basin, 3 – Veľká panva, 4 – Mohavská púšť, 5 – Central Valley a významné ostrovy na západnom pobreží, 7 – Venkúverov ostrov, 8 – ostrovy Kráľovnej Šarloty.

U viacerých druhov vtákov bol pozorovaný genetický zlom medzi Kaskádovými (niekedy vrátane Sierra Nevady) a Skalnatými vrchmi. Patrí k nim kupido bridlicový (*Dendragapus obscurus*, Barrowclough et al., 2004), strnádlik gaštanový (Zink, 1994; Zink and Weckstein, 2003; Zink, 2008), sýkorka Gambelova (*Poecile gambeli*, Gill et al., 1993; Spellman et al., 2007), d'ubník čiernochrbtý (*Picoides arcticus*, Pierson et al., 2010) a kôrovník lesný (*Certhia americana*, Manthey et al., 2011).

U d'ubníka čiernochrbtého (*Picoides arcticus*, Pierson et al., 2010) bola nájdená vysoká diverzita haplotypov v južnom Idahu, čo svedčí pre južné Idaho ako možné refúgium ihličnatého lesa pre Skalnaté vrchy (Swenson and Howard, 2005). Zdieľanie viacerých haplotypov medzi populáciami zo Skalnatých a Kaskádových vrchov hovorí o extenzívnom toku génov medzi nimi. Toto presakovanie génov je zabezpečené viac dispergujúcimi samcami ako samicami (Pierson et al., 2010). Recentný tok génov medzi Skalnatými a Kaskádovými vrchmi bol zistený aj u kupida bridlicového konkrétne v oblasti Okanogan highlands (Barrowclough et al., 2004, vid' obr. 6.A. a obr. 7.), či u strnádlika gaštanového medzi formami “*megarhyncha*” a “*schistacea*” hlavne vo White

mountains a Steens mountain (Zink, 2008, vid' obr. 3.). U sýkorky Gambelovej dochádza k recentnému toku génov v oblastiach Mono Lake a Mono Crater, ktoré sú od White mountains vzdialené len necelých 70 km (Spellman et al., 2007).



Obr. 7.: Areál rozšírenia kupida bridlicového (*Dendragapus obscurus*), 1 – línia z Kaskádových vrchov, 2 – línia zo Skalnatých vrchov a sampling použitý v práci Barrouclough et al., 2009.

Okrem vyššie uvádzaných piatich druhov slúžia Kaskádové vrchy ako kontaktná, či hybridná zóna pre dvojice sesterských druhov ako sú horárik krovinový (*Oporornis tolmiei*) a horárik sivohlavý (*Oporornis philadelphia*, Weir and Schluter, 2004; Irwin et al., 2009), horárik pustovnícky (*Dendroica occidentalis*) a horárik cecínový (*Dendroica townsendi*, Rohwer et al., 2001), či medzi poddruhmi výrčeka západného (*Megascops kennicottii kennicottii* a *M. k. macfarlanei*). Posledný menovaný druh má trochu iné ekologické nároky (žije prevažne v teplejších listnatých lesoch) a je limitovaný hlavne vysokými pohoriami nad 2300 m n.m. a polopúšťami (Proudfoot et al., 2007).

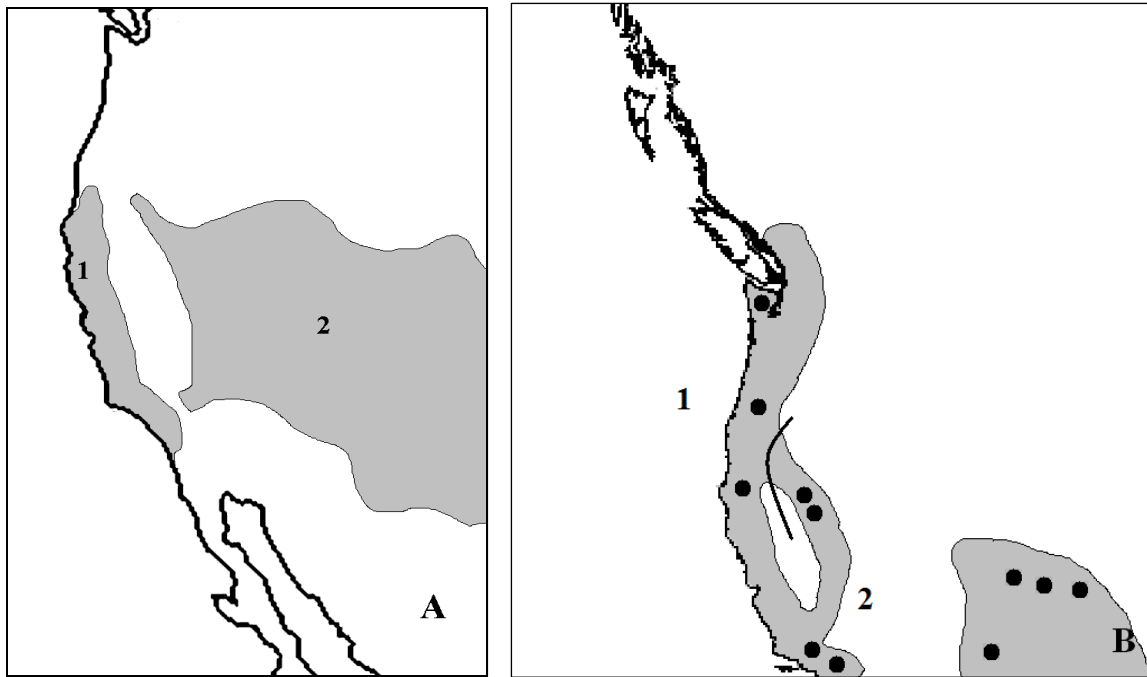
U všetkých uvedených druhov sa jedná o pomerne nedávnu Pleistocénnu špeciáciu spojenú s opakovanou alopatrickou fragmentáciou habitatu počas ľadových a medziľadových dôb.

### **2.1.3. Sierra Nevada**

Sierra Nevada sa od ostatných pohorí na západe USA odlišuje hlavne teplejšou klímou analogickou európskej mediterránnej (Brunefeld et al., 2001). Napriek tomu, že za posledné 3 milióny rokov sa Sierra Nevada vyzdvihla až o 1 km (Jacobs et al., 2004), sa lesy v Sierra Nevada zdajú byť počas Pleistocénu stále, len s miernymi posunmi habitatov (VanDevender et al, 1990 ex Manthey et al., 2011).

Sova škvrnitá (*Strix occidentalis*) a sova tmavá (*Strix nebulosa*) sú obyvateľmi primárnych horských ihličnatých lesov a u obidvoch druhov sú populácie zo Sierra Nevada geneticky odlišné od populácie z Kaskádových vrchov (Barrowclough et al., 1999; Haig et al., 2004; Funk et al., 2008; Hull et al., 2010, vid' obr. 8.B.). Populácie zo Sierra Nevady navyše u obidvoch druhov preukazujú nízku nukleotidovú diverzitu oproti ostatným populáciám. Barrowclough et al., 1999 to vysvetľujú u sovy škvrnitej tromi možnými spôsobmi. 1.) Populácia prešla bottleneck efektom a recentne jej počet narástol, 2.) Malý počet jedincov oproti ostatným populáciám, 3.) "Selective sweeps" - jeden mtDNA haplotyp rýchlo nahradzuje ostatné (tiahnuté selekciou). Rovnako platia tieto možnosti aj pre sovu tmavú. Uvádzané práce boli robené na control region (mtDNA, Barrowclough et al., 1999, Haig et al., 2004, Hull et al., 2010) aj na mikrosatelitoch (Funk et al., 2008, Hull et al., 2010). "Selective sweeps" je v danom prípade veľmi nepravdepodobný, vzhľadom na rovnaké výsledky u mtDNA aj u mikrosatelitov. Pravdou je, že u oboch sov je v súčasnosti populácia v Sierra Nevada znížená na pár stoviek jedincov (u sovy tmavej je to dokonca len 100-200 jedincov). Obidve sovy na danom území prešli hlavne recentným bottleneck efektom v dôsledku straty a fragmentácie habitatu kvôli ľudskej činnosti, čo by malo dostatočne vysvetľovať nízku nukleotidovú diverzitu (Hull et al., 2010).

Rozdelenie línií z Kaskádových vrchov a zo Sierra Nevada sa datuje na 15 000 rokov p. n. l. u sovy škvrnitej (Haig et al., 2004) a 30 000 rokov p. n. l. u sovy tmavej (Hull et al., 2010). Populácie z obidvoch pohorí boli pravdepodobne geneticky spojené ešte počas poslednej doby ľadovej. Po jej skončení sa spolu s ihličnatým lesom posúvali aj sovy smerom do vyšších nadmorských výšok a zostali viazané na vyššie pohoria a navzájom spolu komunikovali len ojedinele.



Obr. 8.: A) Areál rozšírenia u sýkorky dubovej (*Baleophus inornatus*), 1 – populácia na západ od Sierra Madre, 2 – populácia na východ od Sierra Madre. B) Areál rozšírenia sovy škvrnitej (*Strix occidentalis*), 1 – populácia z Kaskádových vrchov, 2 – populácia zo Sierra Nevada a z Transverse Ranges a sampling použitý v Barrouclough et al., 1999.

Podobne boli nájdené genetické rozdiely medzi populáciami z Kaskádových vrchov a z pohoria Sierra Nevada aj u horárika pastvinového (*Geothlypis trichas*, Lovette et al., 2004). Zozbierané však boli iba tri jedince z okolia Sierra Nevada, z ktorých dva mali unikátny haplotyp líšiaci sa od haplotypov z Kaskádových vrchov 12-16 substitúciami (mtDNA).

Inú rolu hralo pohorie Sierra Nevada pri špeciácii sýkorky dubovej (*Baeleophus inornatus*, Gill and Slikas, 1992) a výrčeka západného (Proudfoot et al., 2007). Toto pohorie u nich pôsobí ako bariéra proti toku génov medzi populáciami na východ a na západ od Sierra Nevada (viď obr. 8.A.). Jedná sa o druhy listnatých a zmiešaných lesov mierneho a subtropického pásma a ako bolo už spomínané vyššie u výrčeka, nie sú schopné prekonať výškovú bariéru. Populácie sýkorky dubovej sú na oboch stranách Sierra Nevada od seba oddelené minimálne 2 milióny rokov (5% divergencie sekvencií, Gill and Slikas, 1992). U výrčeka sa jedná o poddruhy *Megascops kennicottii kennicottii* a *M. k. aikenii* a čas divergencie je nižší, len okolo 1 milióna rokov (Proudfoot et al., 2007).

Rovnaký pattern ako u sýkorky dubovej a výrčeka západného bol zistený aj u viacerých druhov obojživelníkov a plazov (Calsbeek et al., 2003).



U iných druhov vtákov je populácia zo Sierra Nevada veľmi často geneticky podobná (ak nie zhodná) s populáciou z Kaskádových vrchov (strnádlik gaštanový, Zink, 2008, sýkorka Gambelova, Spellman et al, 2007, či kôrovník lesný, Manthey et al., 2011) a spolu tvoria sesterskú líniu ku Skalnatým vrchom, čo úzko súvisí so spoločnou históriou týchto dvoch pohorí. U iných druhov, ako napríklad u kupida bridlicového (Barrowclough et al., 2004), neboli v danej práci zahrnuté jedince z pohoria Sierra Nevada a tak sa nedá povedať o tejto populácii kupida vôbec nič.

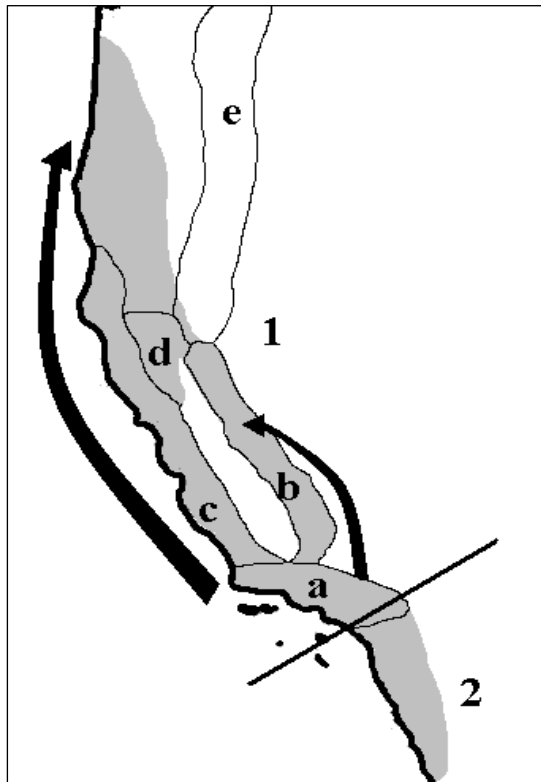
#### **2.1.4. Transverse Ranges**

Pohorie Transverse Ranges sa nachádza v južnom cípe štátu Kalifornia, USA. Táto oblasť bola v Pliocéne (5-1,6 mya) oddelená od zvyšku Kalifornie plytkými, ale zato širokými morskými kanálmi, ktoré sa vytvorili ako dôsledok zdvihnutia hladiny oceánu (Norris and Webb, 1990). Zároveň dochádzalo k hlavným orogénnym procesom na území Kalifornie (Chamberlain and Poage, 2000), ktoré boli výrazné hlavne počas Pleistocénu, kedy sa niektoré časti Transverse Ranges vyzdvihli až o 2 km (Jacobs et al., 2004). Nemenej dôležitým faktorom určujúcim súčasné rozmiestnenie druhov organizmov bola postupná dezertifikácia oblasti počas Holocénu, ktorá spôsobila mozaikovitú prepojenie medzi ihličnatými porastami, ktoré ustupovali a krovinatými oblasťami, ktoré naopak expandovali (Woolfenden, 1996).

Množstvo druhov živočíchov, vrátane článkonožcov, obojživelníkov, plazov, či cicavcov preukazuje na rôznych úrovniach geneticky rozdielne populácie na oboch stranách Transverse Ranges (Calsbeek et al., 2003; Burns and Barhoum, 2005). Daný fylogeografický pattern bol zistený aj u troch druhov vtákov, ďateľ bielohlavý (*Picoides albolarvatus*, Alexander and Burns, 2006), drozdca kosákovitého (*Toxostoma redivivum*, Sgarglia and Burns, 2003; Burns et al, 2007) a kamei pásikavej (*Chamea fasciata*, Burns and Barhoum, 2005). Jedná sa o sedentárne teritoriálne druhy, ktoré môžeme ekologicky odlišiť do dvoch skupín. Zatiaľ čo ďateľ bielohlavý obýva prevažne ihličnaté horské lesy, zostávajúce dva druhy sú viazané na husté krovinaté biotopy, typické pre Kaliforniu a polostrov Baja California, tzv. chaparral. Každý z týchto troch druhov má za sebou inú evolučnú históriu.

Ďateľ bielohlavý pravdepodobne v minulosti rozšíril areál svojho výskytu na juh od Transverse Ranges, kde sa predtým nevyskytoval (ancestrálne haplotypy na severe), následné suché podnebie v Holocéne viedlo k alopatickej fragmentácii jednotlivých

populácii a obmedzenému toku génov. Táto fragmentácia biotopu a výrazné vyzdvihnutie Transverse Ranges v Pleistocéne sa podpísala pod vytvorenie rôznych genetických línií na oboch stranách pohoria (Alexander and Burns, 2006). Naopak, kamea a drozdec expandovali smerom na sever od Transverse Ranges súbežne s tým ako sa na začiatku Holocénu šíril subtropický krovinatý biotop pozdĺž pacifického pobrežia a do vnútrozemia USA (vid' obr. 9.). Napriek tomu, že tieto dva druhy pravdepodobne zdieľajú na prvý pohľad rovnakú históriu, predsa len by sa medzi nimi dali nájsť určité rozdiely. Kamea pásikavá preukazuje výrazne menšiu mieru divergencie medzi populáciami na juhu a severe Transverse Ranges, ako drozdec kosákovitý. Toto môže byť spôsobené väčšími disperznými schopnosťami u kamei pásikavej. Túto teóriu podporuje aj to, že sa kamea vyskytuje aj na väčšine územia Oregonu, kam sa drozdec nikdy nedostal, hoci podmienky na to má (Sgarglia and Burns, 2003, Burns and Barhoum, 2005).



Obr. 9.: Areál rozšírenia kamei pásikavej (*Chamaea fasciata*) a predpokladané historické expandovanie areálu rozšírenia smerom na sever, 1 – línia na sever od Transverse Ranges, 2 – línia na juh od Transverse Ranges, a – Transverse Ranges, b – Sierra Nevada, c – Prímorské vrchy, d – Klamath mountains, e – Kaskádové vrchy.

Burns et al., 2007 uvádzajú rovnaké rozdelenie línií u všetkých troch druhov – okolo 1 milióna rokov čo hovorí za vznik týchto rozdielnych populácií už pomerne hlboko v Pleistocéne, vďaka fragmentáciám habitatu počas ľadových dôb.

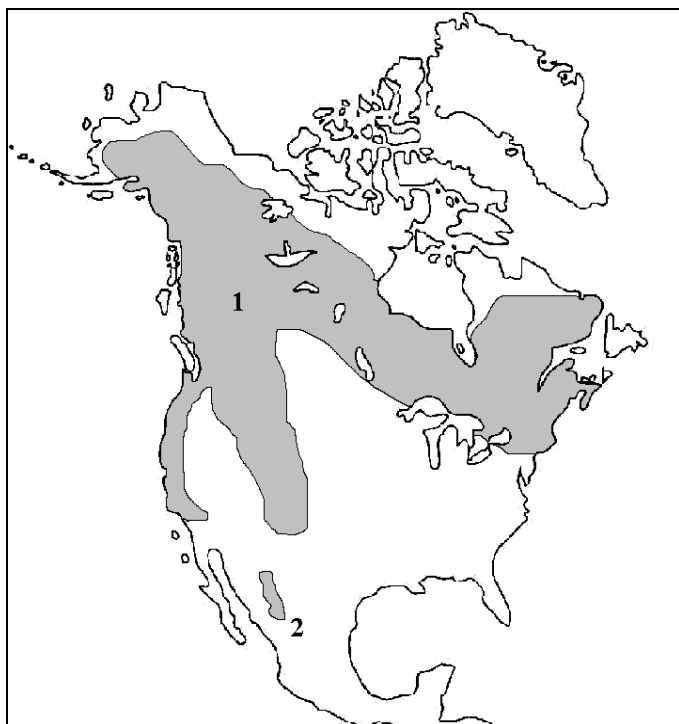
### **2.1.5. Sierra Madre Occidentale**

Vyzdvihnutie Sierra Madre Occidentale a Mexickej plošiny začalo už v Neogéne a bolo výrazné až do neskorého Pleistocénu. Vďaka svojej výraznej výške slúži ako vikariančná bariéra pre mnoho nížinných druhov, alebo ako ostrovný biotop pre horské druhy.

Toto pohorie je známe svojou biodiverzitou a vysokým počtom endemitov viazaných na borovicovo-dubové horské lesy, ktoré sa vyskytujú v nadmorskej výške 1500 – 3000 m n.m. Jedná sa o významný medzník medzi dvomi dobre definovanými typmi horského ihličnatého lesa – temperátny, vyskytujúci sa v Severnej Amerike a subtropický viazaný viac na Strednú Ameriku (Wade et al., 2003). Rovnaký prelom sa dá sledovať aj vo výskyte severoamerickej a stredoamerickej avifauny.

Na danom území boli do súčasnosti skúmané dva druhy vtákov. U oboch druhov bola zistená pomerne dlhá doba divergencie. U horárika zlatohlavého (*Dendroica coronata*, vid' obr. 10.) je divergencia sekvencií medzi stálou populáciou zo Sierra Madre Occidentale a migrujúcou Severoamericou populáciou 3,07%, čo by naznačovalo rozdelenie línií v skorom Pleistocéne (1,7 milióna rokov, Milá et al., 2007) u kôrovníka lesného sa čas rozdelenia datuje na Pliocén (4,6 milióna rokov, Manthey et al., 2011).

Sierra Madre Occidentale slúži okrem iného u mnohých polopúštnych druhov severného Mexika ako vikariančná bariéra (viac v podkapitole Sonorská púšť/púšť Chihuahuan).



Obr. 10.: Areál rozšírenia horárika zlatohlavého (*Dendroica coronata*), 1 – severská populácia, 2 – populácia zo Sierra Madre Occidentale.

### **2.1.6. Zhrnutie**

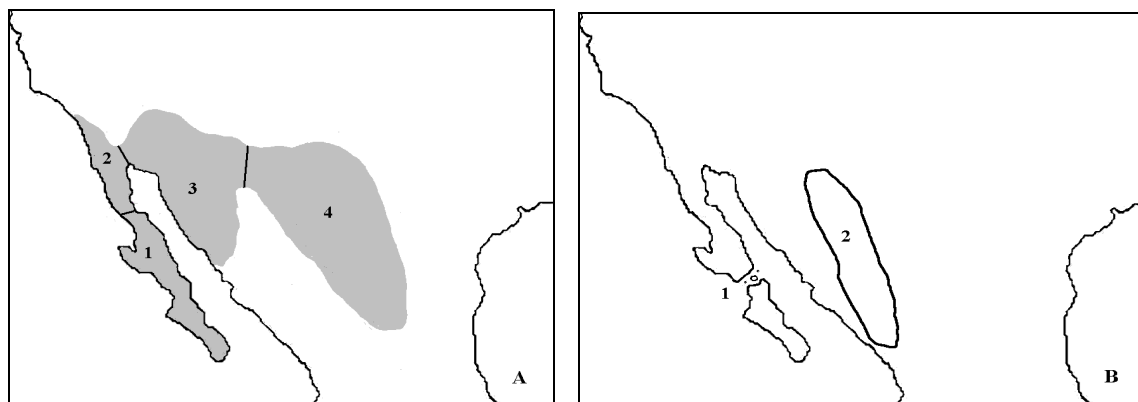
Hlavných faktorov, ktoré ovplyvnili geografické rozšírenie genetických línií na danom území je niekoľko. U severského boreálneho lesa je to hlavne výrazné Pleistocénne zaľadnenie, ktoré spôsobilo utiahnutie ancestrálnej populácie do niekoľkých západných a jedného východného refúgia (Pielou, 1991; Hewitt, 2000). Zatiaľ čo jedince zo severského boreálneho lesa tvoria geneticky uniformnú populáciu, populácie na zovratelne veľkom území západu USA majú oveľa vyššiu nukleotidovú diverzitu, spôsobenú vytvorením viacerých pleistocénnych refúgií na území dnešných ostrovov Kráľovnej Šarloty, Idaho (Skalisté vrchy), Prímorských vrchov, či Sierra Nevady (Swenson and Howard, 2005). Veľmi často sa objavuje pattern geneticky odlišných populácií na rozdielnych stranách Kaskádových vrchov, či medzi Severozápadným pobrežím a Skalistými vrchami. Kaskádové vrchy a Sierra Nevada sú si geneticky veľmi blízke a často medzi nimi neexistujú genetické rozdiely. Podobne dôležitým miestom, ale na lokálnejšej škále sa zdajú byť Transverse Ranges. Genetika vtákov na západe Severnej Ameriky je teda ovplyvnená hlavne vysokými pohoriami, ktoré môžu slúžiť ako bariéra pre recentný tok génov, ale pre horské druhy vtákov naopak ako spojnice spájajúca jednotlivé populácie.

## 2.2. Juhozápad USA

Juhozápad USA sa vyznačuje pomerne suchou klímou s nízkymi zrážkami a vysokou priemernou ročnou teplotou. To viedlo k vytvoreniu aridných oblastí, ako je napr . Sonorská, či Mohavská púšť.

Rozsiahle polopúštne biotopy začali pravdepodobne hrať významnú úlohu v treťohorách, kedy dochádzalo k postupnej aridifikácii rozsiahlych oblastí, vrátane Veľkých prérii. V tejto dobe sa vytvárali a tvarovali púšte a polopúšte juhozápadu USA, ako sú Sonorská, Mohavská púšť, či púšť Chihuahuan. V skorom Pliocéne dosahujú suché biotopy maximálnu rozlohu, ktorá zamenáva výrazné kolísanie vo veľkosti pôsobením ľadových a medziľadových dôb v Pleistocéne. (Axelrod, 1983 ex Riddle and Hafner, 2006).

Dané územie by sme mohli pre vtáky rozdeliť do štyroch hlavných fylogeografických oblastí – 1.) Juh Kalifornského polostrova, 2.) Sever Kalifornského polostrova a príahlé územie štátu Kalifornia, 3.) Sonorská púšť, 4.) púšť Chihuahuan (Zink, 2002; Zink et al., 2001; Riddle and Hafner, 2006, vid' obr. 11.A.). Následne môžeme medzi týmito oblasťami hovoriť o troch fylogeografických zlomoch.



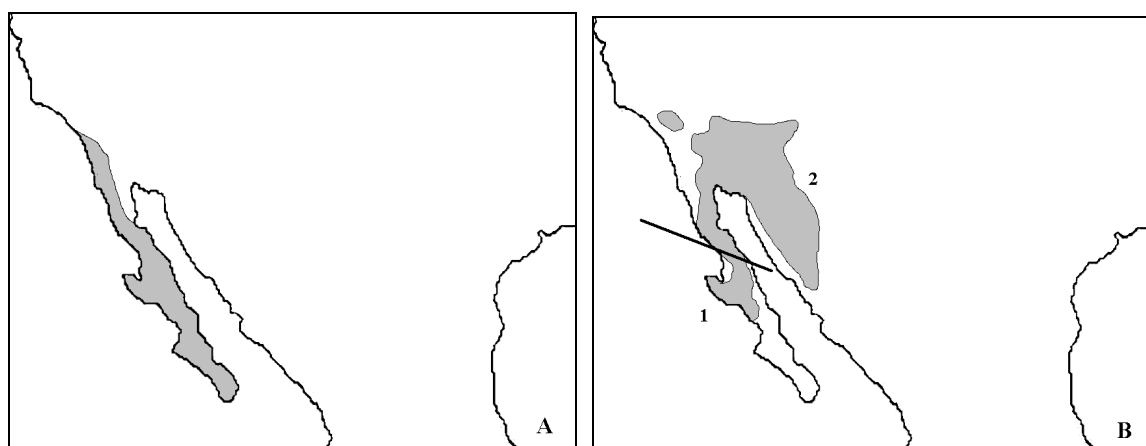
Obr. 11.: A) Rozšírenie polopúštneho biotopu na juhozápade Nearktídy a jednotlivé fylogeografické oblasti, 1 – juh Kalifornského polostrova, 2 – sever Kalifornského polostrova a príahlé územie štátu Kalifornia, 3 – Sonorská púšť, 4 – púšť Chihuahuan. B) Hlavné historické udalosti, ktoré modelovali genealogické línie na juhozápade Nearktídy, 1 – pliocénne morské kanály oddelujúce juh Kalifornského polostrova od zvyšku Severnej Ameriky, 2 – pohorie Sierra Madre Occidentale. V mape nie je naznačená fragmentácia polopúštneho biotopu na konci Pliocénu.

### 2.2.1. Stred Kalifornského polostrova

Južný cíp Kalifornie je jednou z významných oblastí endemizmu na druhej úrovni na západe Severnej Ameriky (Riddle B. R. and Hafner D. J., 2006). Z historického hľadiska

to mohlo byť spôsobené dvomi rôznymi udalosťami, ktoré sa navzájom časovo prelínajú. Predpokladá sa, že približne pred 1,5-5 miliónmi rokov sa v strede Kalifornského polostrova nachádzalo viacero morských kanálov spájajúcich Tichý oceán s Kortézovým morom. Tieto morské kanály spôsobili, že juh a stred Kalifornského polostrova bol pravdepodobne rozdrobený a vzniklo tu súostrovie (Upton and Murphy, 1997; Riddle et al., 2000). Druhým recentnejším faktorom bolo pôsobenie ľadových dôb, ktoré spôsobili ekologické zmeny súvisiace s posunmi habitatov. (Savage, 1960 ex Upton and Murphy, 1997, Hubbard, 1973 ex Zink and Blackwell, 1998a). Monofyletické skupiny v rámci druhu na juhu a na severe Kalifornského polostrova boli zistené u viacerých druhov stavovcov (Riddle et al., 2000, Riddle and Hafner, 2006) vrátane vtákov (Zink et al., 2001; Zink R. M., 2002). Všetky dané práce boli robené na mtDNA a jednalo sa ako o samotné sekvencie, tak o RFLP dáta.

Zo šiestich študovaných druhov vtákov na danom území, štyri vykazovali monofyletické skupiny stretávajúce sa na úrovni približne 28-30° N - žltohlávk sýkorčí (*Auriparus flaviceps*), oriešok kaktusový (*Campylorhynchus brunneicapillus*), drozdec stepný (*Toxostoma lecontei*, vid' obr. 12.B.) a strnádlik kalifornský (*Pipilo crissalis*). U všetkých štyroch druhov sa jedná o pomerne hlbokú koalescenciu – neupravená divergencia sekvencií sa pohybuje medzi 3,5 až 6%, čo súhlasí so staršou vikariančnou udalosťou (Zink et al., 2001; Zink R. M., 2002; Zink R. M. and Blackwell R. C., 1997). Tá by sa dala vysvetliť práve spomínanými morskými kanálmi, ktoré sa pravdepodobne na danom území nachádzali pred pár miliónmi rokov.



Obr. 12.: A) Areál rozšírenia komárolovky kalifornskej (*Polioptila californica*) B) Areál rozšírenia dvoch genetických línií drozdca stepného (*Toxostoma lecontei*), 1 – juh Kalifornského polostrova, 2 – sever Kalifornského polostrova a Sonorská púšť.

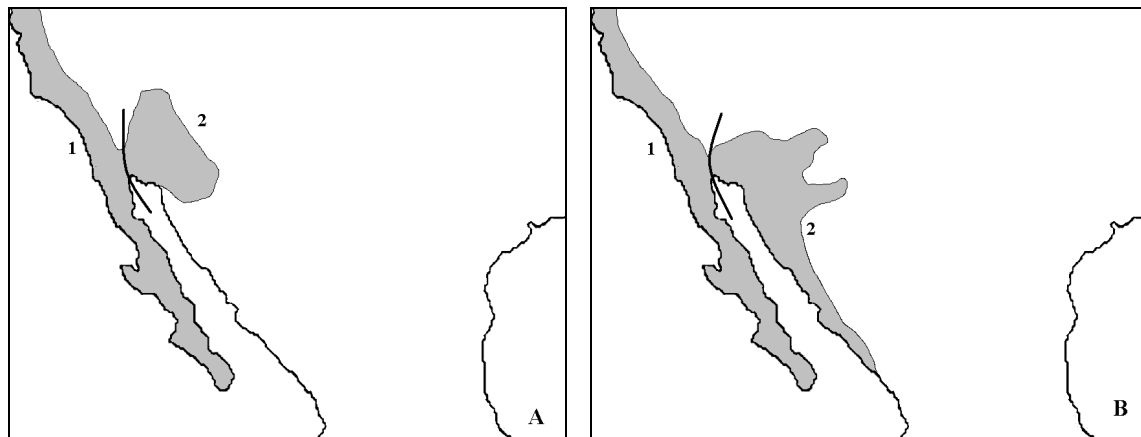
Populácie zvyšných dvoch druhov, komárolovky kalifornskej (*Polioptila californica*, vid'

obr. 12.A.) a prepelky korunkatej (*Callipepla californica*), sa javia ako homogénne (Zink et al., 2001; Zink R. M., 2002). Viacero dôkazov, ako bazálne haplotypy, tvar mismatch distribution svedčí o nedávnom expandovaní komárolovky kalifornskej z južného refugia smerom na sever až po štát Kalifornia (Zink et al., 2000). Tento druh sa pravdepodobne počas Pleistocénu utiahol na juh Kalifornského polostrova, odkiaľ sa po zlepšení klimatických podmienok časť populácie vydala na sever. Ancestrálna populácia komárolovky sa počas existencie morských kanálov kľudne mohla rozdeliť na severnú a južnú, s tým rozdielom, že severná jednoducho vymrela a nahradila ju až recentne expandujúca južná populácia. Tento scenár sa úplne nevylučuje s predchádzajúcim. Podobnú minulosť by mohla mať za sebou aj prepelka kalifornská (Zink R. M., 2002). Všetky uvádzané druhy majú rovnaké ekologické nároky.

### **2.2.2. Sonorská púšť/Kalifornia**

Jedným z hlavných vysvetlení recentného výskytu monofyletických skupín na západ a na východ od Mohavskej púšte uvádza už Hubbard 1973 ex Zink et al., 2000. Podľa neho to je spôsobené hlavne Pleistocénnymi ľadovými dobami. Tie spôsobili utiahnutie ancestrálnej populácie do viacerých refúgií, z ktorých následne geneticky oddelené “druhy” opäť expandujú do pôvodného areálu populácie. Hubbard datuje tieto zmeny zhruba do obdobia posledných dvoch ľadových dôb – 250 000 – 100 000 rokov p. n. l.

Daný fylogeografický pattern bol zistený u piatich dvojíc blízko príbuzných druhov (Brooks and McLennan, 2001; Zink, 2002; Riddle and Hafner, 2006). Jedná sa o tieto taxóny: drozdec sivý (*Toxostoma cinereum*)/drozdec kaktusový (*Toxostoma bendirei*, Zink et al., 1999; Zink, 2002), strnádlik tmavolíci (*Pipilo aberti*)/strnádlik kalifornský (*Pipilo crissalis*, Zin et al., 1998; Zink, 2002, vid' obr. 13.A.), komárolovka černochovej (*Polioptila melanura*)/komárolovka kalifornská (*Polioptila californica*, Zink and Blackwell, 1998b, Zink, 2002), prepelka korunkatá (*Callipepla californica*)/prepelka Gambelova (*Callipepla gambeli*, Zink and Blackwell, 1998a; Zink, 2002, vid' obr. 13.B.), horárik malý (*Vermivora luciae*)/horárik húštinový (*Vermivora ruficapilla*, Zink, 2002).



Obr. 13.: A) Areál rozšírenia u dvoch alopatrických druhov strnádlikov, 1 – strnádlik kalifornský (*Pipilo crissalis*), 2 – strnádlik tmavolící (*Pipilo aberti*) B) Areál rozšírenia u dvoch alopatrických druhov prepeliek, 1 – prepelka kalifornská (*Callipepla californica*), 2 – prepelka Gambelova (*Callipepla gambeli*).

U týchto dvojíc sesterských druhov sa jedná o pomerne hlbokú koalescenciu (divergencia sekvencií 2-6%). Najmenšiu divergenciu sekvencií vykazujú horáriky, zatiaľ čo najväčšiu dvojica komároloviék. Čas koalescencie sa teda u týchto druhov rapídne mení. To môže byť spôsobené z časti aj preferenciami habitatov, pretože rôzne druhy prostredí mohli byť kolonizované v odlišnej časovej škále (Riddle, 1996, Zink et al., 2000b). Horáriky žijú v zalesnených biotopoch, zatiaľ čo zvyšné taxóny uprednostňujú “pravé” polopúšte s riedkou krovinatou vegetáciou. Ďalšou možnosťou je, že na každú dvojicu druhov jednoducho pôsobili iné vikariančné udalosti. Nemenej pravdepodobný je fakt, že boli v spomínaných prácach použité rôzne markery, ktoré jednoducho evolujú inou rýchlosťou (Zink, 2002). V každom prípade molekulárne dáta nasvedčujú tomu, že tieto sesterské druhy boli rozdelené už začiatkom Pleistocénu a nie až na jeho konci (Klicka and Zink, 1997, Klicka and Zink, 1999). Tri vtáčie druhy na danom území nevykazujú žiadny pattern, sú to – oriešok kaktusový, žltohlávkový sýkorčí, drozdec stepný. Tieto tri taxóny prešli inou fylogeografickou históriou (viď. kapitola Stred Kalifornského polostrova) a je dosť pravdepodobné, že na územie na východ od Mohavskej púšte sa dostali len pomerne nedávno, alebo je ich genetická homogenita vysvetliteľná vysokým tokom génov.

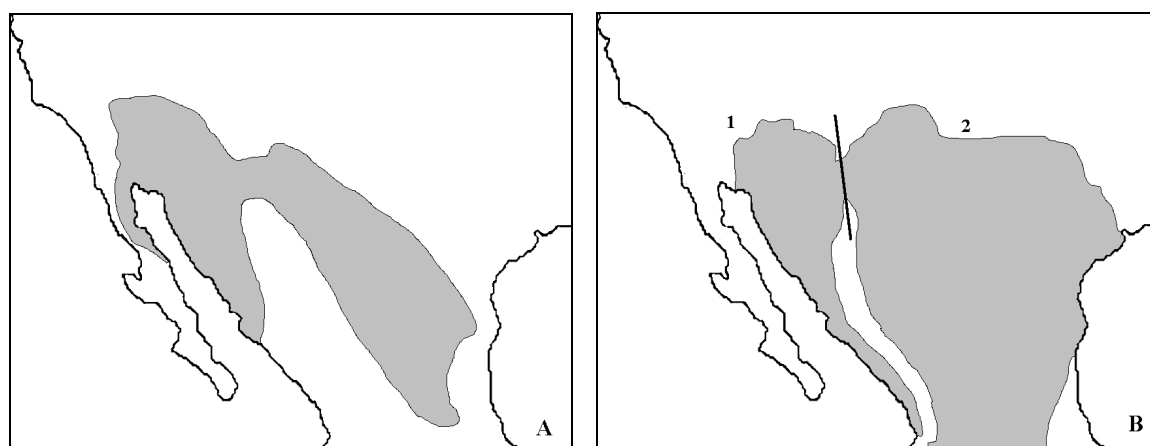
### **2.2.3. Sonorská púšť/púšť Chihuahuan**

Na súčasné fylogenetické vzťahy v rámci taxónov obývajúcich Sonorskú púšť a púšť Chihuahuan mali najväčší vplyv dva faktory. Už spomínaný posun habitatov počas Pleistocénneho zaľadnenia a oveľa skôr aj vyzdvihnutie Sierra Madre Occidentale a



Mexickej plošiny, ktoré začalo už v Neogéne a bolo výrazné až do neskorého Pleistocénu. Sonorská púšť a púšť Chihuahuan boli v Pleistocéne opakovane spojované obdobným habitatom na juhu Nového Mexika, Demingské pláne (Riddle and Hafner, 2006). Viacero druhov cicavcov, plazov a obojživelníkov zdieľa túto disjunkciu (Riddle et al., 2000; Riddle and Hafner, 2006).

U avifauny bol tento pattern zistený u drozdca krivozobého (*Toxostoma curvirostre*, Zink and Blackwell-Rago, 2000; Rojas-Soto et al., 2007, vid' obr. 14.B.) a strnádlika kaňonového (*Pipilo fuscus*, Zink et al., 2001). U oboch druhov sú monofyletické skupiny na oboch stranách Sierra Madre Occidentale od seba oddelené približne 1 milión rokov (Zink and Blackwell-Rago, 2000; Rojas-Soto et al., 2007). U drozdca majú za sebou obe populácie rovnakú minulosť – recentný nárast populácie, zatiaľ čo u strnádlika sa populácia zo Sonorskej púšte javí stabilnejšia, kým tá z púšte Chihuahuan prešla recentným bottleneckom. U strnádlika môžu byť tieto výsledky skreslené malým počtom skúmaných jedincov (len 28, Zink et al., 2001). Oba druhy sa počas ľadových dôb utiahli do dvoch rôznych refúgií po oboch stranách Sierra Madre Occidentale, kde podľahli špeciácii.



Obr. 14.: A) Areál rozšírenia komárolovky čiernochvostej (*Polioptila melanura*) B) Areál rozšírenia dvoch genetických línií drozdca krivozobého (*Toxostoma curvirostre*), 1 – Sonorská púšť, 2 – púšť Chihuahuan.

Sierra Madre occidentale a Mexická plošina rozdeľujú aj populácie kuvička (*Glaucidium brasilianum*) – ten sa len zriedka vyskytuje v nadmorskej výške nad 1300 m.n.m. Obe populácie sa vyznačujú nízkou haplotypovou diverzitou – pravdepodobné expandovanie areálu výskytu z južného Mexika na sever. Tieto populácie sa od seba oddelili približne pred 1,04-3,14 miliónmi rokov. Obýva otvorené a riedko zalesnené suché biotopy. Populácie z Texasu (iba JV) a Arizony sa nestretávajú na Demingských

pláňach (Proudfoot et al., 2006).

U troch druhov žijúcich na oboch stranách pohoria neboli zistené žiadne genetické rozdiely, a to u orieška kaktusového, žltohlávka sýkorčieho a komárolovky čiernochvostej (vid' obr. 14.A.). U žltohlávka je populácia z Chihuahuan geneticky oveľa chudobnejšia ako tá zo Sonorskej púšte, čo by mohlo znamenať iba recentné osídlenie púšte Chihuahuan. Naproti tomu populácia orieška v Chihuahuan sa javí ako stabilnejšia a obe populácie komárolovky zaznamenávajú populačný rast a pomerne vysoký tok génov medzi nimi (Zink, 2002). Z toho vyplýva, že tieto tri druhy majú spoločný vysoký recentný tok génov medzi populáciami zo Sonorskej púšte a púšte Chihuahuan a rozdielnu históriu osídlenia tejto oblasti.

#### **2.2.4. Zhrnutie**

Datovanie jednotlivých fylogeografických udalostí sa na juhozápade USA posúva až do skorého Pleistocénu, či Pliocénu a zdá sa že na vznik druhov v danej oblasti nemali hlavný dopad posledné dve ľadové doby, Ris a Würm (Hubbard 1973 ex Zink et al., 2000), ale historické udalosti skôr datované v skorom Pleistocéne, či Pliocéne (Zink and Klicka, 1997; Zink and Klicka, 1999; Weir and Schluter, 2004). Medzi ne môžeme zaradiť napríklad vznik morských kanálov medzi Pacifikom a Kortézovým morom (Upton and Murphy, 1997; Riddle et al., 2000), vyzdvihnutie Sierra Madre Occidentale (Riddle and Hafner, 2006), či fragmentáciou predtým rozšíreného polopúštného biotopu na začiatku Pleistocénu (Axelrod, 1983 ex Riddle and Hafner, 2006, vid' obr. 11.B.).

Fylogeografické patterny u jednotlivých druhov vtákov sa preto zhodujú len málo a avifauna juhozápadu USA prešla rôznou evolučnou históriou.

### **2.3. Východ Severnej Ameriky**

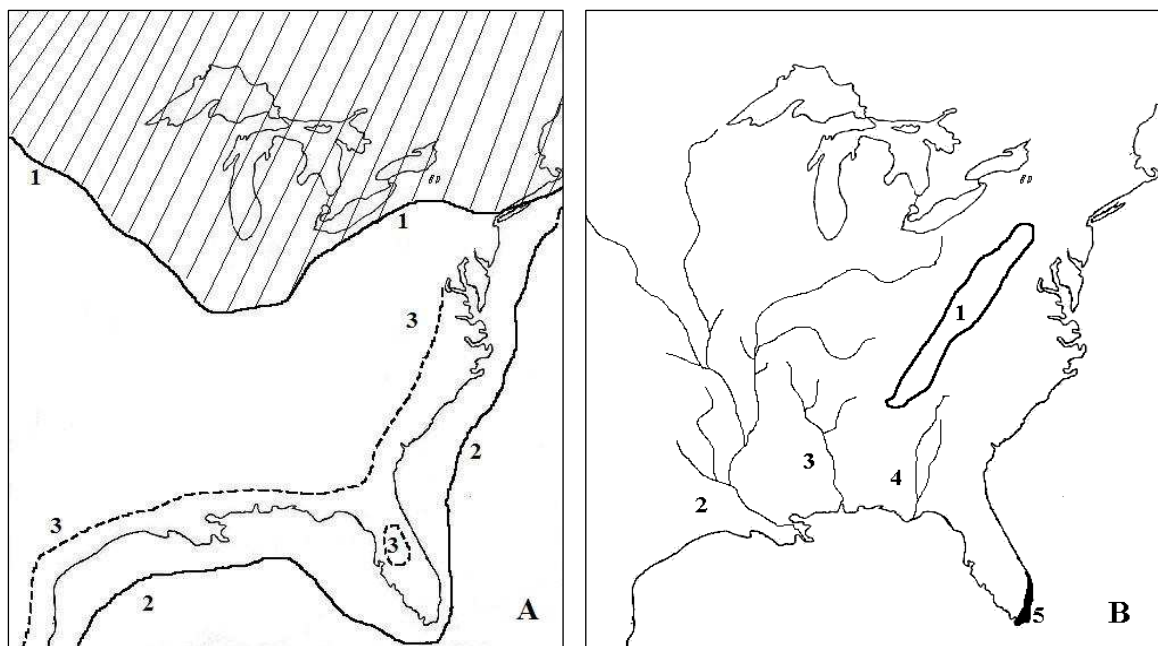
Daná kapitola zahŕňa územie na východ od Veľkých prérii, na juh po Floridu a riekou Rio Grande a na sever po Hudsonov záliv, Labrador a Newfoundland.

To, ako vznikali a vyvíjali sa vtáacie druhy na východ od Skalistých hôr je v porovnaní so západom Severnej Ameriky málo známe (McKay, 2009). Viacero prác sa pritom zaoberalo porovnávaním fylogeografických patternov u iných organizmov na území juhovýchodu USA (Bermingham and Avise, 1986; Avise, 1992; Avise, 2000; Soltis et al., 2006). Hlavné fylogeografické divízie zistené v týchto prácach boli: 1.) Apalačské vrchy,

2.) pobrežie Mexického zálivu/pobrežie Atlantiku a 3.) rieky Tombigbee, Apalachicola a Mississippi (viď obr. 15.B.). Prvá divízia platí pre rôzne druhy stromov, axolotly a korytnačky. Druhá pre pobrežné druhy rýb, krabov, škeblí, či sladkovodných korytnáčiek, teda pre druhy žijúce v brakických vodách, na pobreží a v pobrežných biotopoch (slaniská, mangrovy...) a tretia platí hlavne pre sladkovodné druhy rýb, ale napríklad aj pre užovky, jašterice, či žaby.

Na vznik druhov na východe USA mali hlavný podiel klimatické zmeny v Pleistocéne. Kontinentálny ľadovec siahal počas vrcholu posledného zaľadnenia (20 000 rokov p. n. l.) po 39°N (Soltis et al., 2006, viď obr. 15.A.). Každý typ vegetácie, ktorý sa v súčasnosti nachádza na sever od 39°N bol v minulosti viazaný na južné refúgiá. Na juhovýchod USA sa zaľadnenie nedostalo, ale počas Pleistocénnych ľadových a medziľadových dôb bolo výrazné kolísanie hladiny oceánu. Tá v čase najväčšieho zaľadnenia klesla až o 150 metrov pod súčasný stav, čo spôsobilo výrazné zväčšenie Floridského polostrova (Avice, 1992; Avice, 2000, viď obr. 15.A.). Ten bol v tomto období oveľa suchší ako dnes a slúžil ako refúgium pre mnoho temperátnych druhov. Na druhú stranu však suchšia klíma spôsobila fragmentáciu pobrežných biotopov a slanísk, čo mohlo pôsobiť ako bariéra pre druhy z Mexického zálivu a z pobrežia Atlantiku. Naopak v medziľadových dobách (klíma podobná tej dnešnej) boli slaniská menej izolované a kompaktnéjšie pozdĺž pobrežia Mexického zálivu, avšak na juhu Floridy sa vytvorila tropická mangrovová vegetácia, ktorá mohla slúžiť u striktno temperátnych druhov ako bariéra medzi Mexickým zálivom a pobrežím Atlantického oceánu. Naopak u subtropickejších eurytermálnych druhov mohlo dôjsť k prepojeniu medzi týmito dvoma populáciami (Avice, 1992; Avice, 2000).

Výrazné zvýšenie hladiny oceánu bolo zaznamenané počas Oligocénu a recentnejšie v Pliocéne, kedy bola Florida tvorená len jedným, či viacerými ostrovmi oddelenými od kontinentu plytkými morskými kanálmi (Avice, 2000; Stanley, 1986 ex Soltis et al., 2006, viď obr. 15.A.).



Obr. 15.: A) Hlavné historické udalosti tvarujúce dnešné rozmiestnenie genealogických línií na východe USA, 1 – rozsah maximálneho pleistocénneho zaľadnenia, 2 – pobrežná línia počas maximálneho pleistocénneho zaľadnenia, 3 – pobrežná línia počas najteplejších období Pliocénu. B) Recentné bariéry brániace v toku génov medzi populáciami, 1 – Apalačské vrchy, 2 – rieka Mississippi, 3 – rieka Tombigbee, 4 – rieka Apalachicola, 5 – výskyt červeného mangrovu *Rhizophora mangle* na Floridskom polostrove, podľa Avise et al., 1992; Avise et al., 2000.

Pochopiteľne pôsobilo zaľadnenie vo veľkej miere aj na tvarovanie riečnej siete, ktorá sa flexibilne menila v závislosti na zaľadnení. Hlavne počas ľadových dôb je veľmi pravdepodobné, že dochádzalo ku spájaniu niektorých riečnych sietí a veľmi často sa menili korytá riek. V súčasnosti môžeme rieky na juhovýchode USA rozdeliť na dve povodia. Rieky prameniace na juhozápade Apalačských vrchov sa vlievajú do Mexického zálivu, zatiaľ čo rieky prameniace na juhovýchode Apalačských vrchov priamo do Atlantického oceánu. Rieky ako Apalachicola, alebo Tombigbee v Alabame sú na prelome týchto dvoch povodí a tvoria značnú bariéru hlavne pre sladkovodné druhy rýb, či korytnačiek (Avise, 1992; Avise, 2000).

Apalačské vrchy predstavujú fylogeografickú bariéru pre axolotla, sladkovodné korytnačky a viacero druhov rastlín. Ako vysvetlenie sú uvádzané dve rôzne refúgiá na východ a na západ od Apalačských vrchov (Soltis et al., 2006).

Otázkou je, či vyššie uvedené fylogeografické členenie platí aj pre rôzne druhy vtákov. V nasledujúcich podkapitolách som zahrnul vtáčie druhy, na ktorých boli robené fylogeografické práce na východe Severnej Ameriky a snažím sa vysvetliť, či sa jednotlivé patterny zhodujú, alebo nie, a prečo je tomu tak.

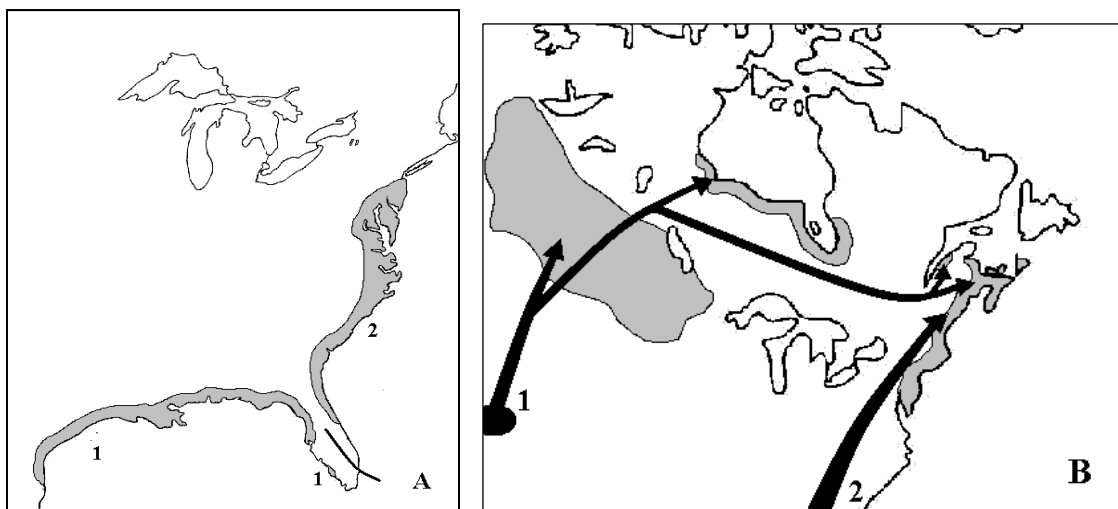
### **2.3.1. Pobrežné slaniskové biotopy**

Druhy (alebo vybrané populácie druhu) zahrnuté v tejto kapitole sú viazané viac, či menej na pobrežné bažiny, slaniská, či mangrovové porasty na morskom pobreží.

Strnádlik prímorský (*Ammodramus maritimus*) je stály, sedentárny druh obývajúci pobrežné slaniská na juhovýchode USA. Lesnaté porasty červeného mangrovu *Rhizophora mangle* na južnom cípe Floridy slúžia ako ekologická bariéra pre tento druh, ktorý sa na juhu Floridy nevyskytuje. Avise and Nelson, 1989 u neho zistili dve geneticky oddelené populácie (RFLP, mtDNA), jednu na Atlantickom pobreží a druhú na pobreží Mexického zálivu (viď. obr. 16.A.), ktoré korelujú s morfológiou aj s areálovou disjunkciou. Tento scenár by naznačoval oddelenie ancestrálnej populácie závisiace na objavení sa mangrovového porastu na juhu Floridy. To je však datované až pred 4000 rokmi (Sherrod and McMillan, 1985 ex Buerkle, 1999) čo nesedí s oddelením jednotlivých línií u strnádlika (250 000-500 000 rokov p. n. l., divergencia sekvencií je 1,1%, Avise and Nelson, 1989). Môže to byť spôsobené buď skoršou vikariančnou udalosťou (fragmentácia habitatu počas maximálneho zaľadnenia a následné udržiavanie geneticky odlišných línií vytvorením subtropického mangrovového porastu), alebo zlou kalibráciou molekulárnych hodín u RFLP, mtDNA. Druhú možnosť by sme mohli vylúčiť, vzhľadom na zistenie rovnakého geografického patternu aj u iných druhov živočíchov, u ktorých sa pritom divergencie sekvencií rapídne líšia (od 9,6% medzi rybami *Opsanus tau* a *O. beta*, až po rozdiely v jednej zafixovanej "mtDNA restriction-site" u korytnačky *Malacemys terrapin*, Avise, 2000) a naznačujú tak vznik rovnakej vikariančnej udalosti v iných časových obdobiach.

Sesterským druhom strnádlikovy prímorskému je strnádlik pobrežný (*Ammodramus caudacutus*, Zink and Avise, 1990 ex Rising and Avise, 1993), ktorého areál výskytu siaha viac na sever a okrem pobrežných slanísk vyhľadáva aj vnútrozemské močariská, či podmáčané lúky. Navyše na zimu tiahne buď na JV USA (prímorské formy), alebo do Texaského zálivu a na pobrežie Kalifornie (vnútrozemské formy). Rising and Avise, 1993 zistili jednu vnútrozemskú genetickú líniu, vrátane SV pobrežia na juh až po južné hranice štátu Maine a druhú genetickú líniu pozdĺž pobrežia Atlantiku od štátu Maine po severnú Karolínu. V súčasnosti sú tieto dve fylogenetické línie rozoznávané ako dva druhy, strnádlik mokrinový (*Ammodramus nelsoni*) a strnádlik pobrežný (*Ammodramus caudacutus*). Jednotlivé RFLP, mtDNA línie sa od seba oddelili pred 600 000 rokmi, v ľadových dobách, kedy sa utiahli do dvoch rozdielnych refúgií. Jedného južného,

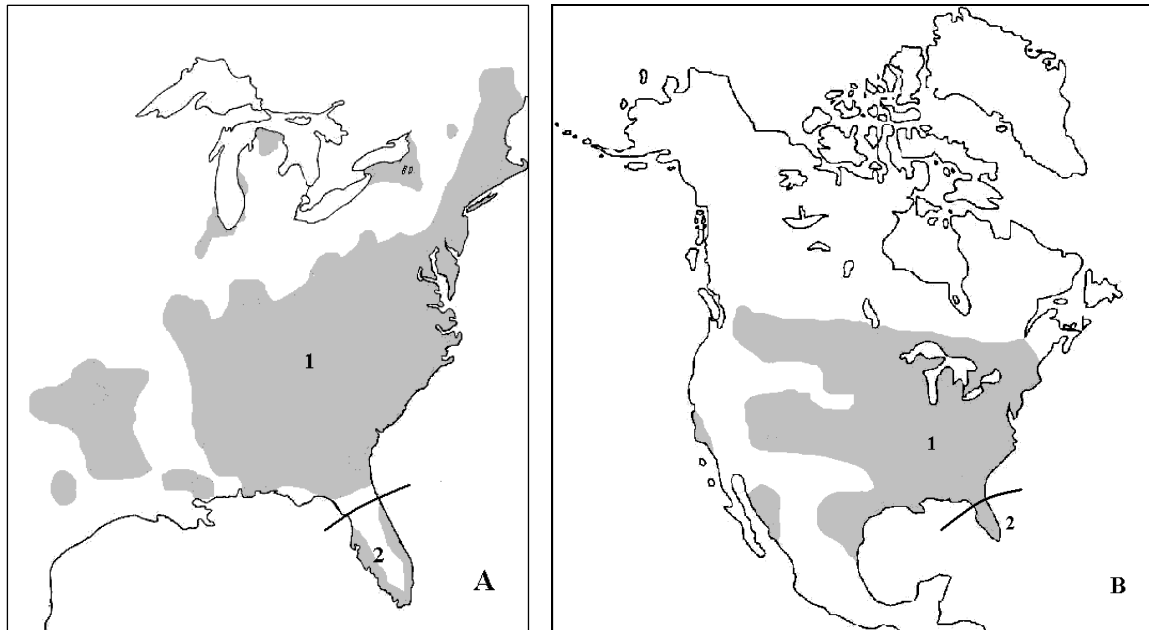
prímorského a jedného vnútrozemského na južnom okraji kontinentálneho ľadovca. Následne expandovali na začiatku Holocénu z južného refúgia pozdĺž pobrežia na sever (strnádlik pobrežný) a z vnútrozemského na východ cez Jamesov záliv a záliv sv. Vavrinca na juh až po Main (strnádlik mokrinový, Greenlaw, 1993, vid'. obr. 16.B.). Strnádlik pobrežný je v súčasnosti vytláčaný stále viac na sever svojho areálu agresívnejším strnádlikom prímorským, čo vedie k častému kríženiu medzi strnádlikom pobrežným a strnádlikom mokrinovým (Hodgman et al., 2002). Recentná hybridná zóna medzi týmito dvoma druhmi je lokalizovaná od štátu Main, cez New Hampshire po severný Massachusetts a v súčasnosti má tendenciu sa zväčšovať (Hodgman et al., 2002).



Obr. 16.: A) Geografické rozšírenie dvoch genetických línií u strnádlika prímorského (*Ammodramus maritimus*), 1 – línia z pobrežia Mexického zálivu, 2 – línia z pobrežia Atlantického oceánu. B) Kolonizácia územia pokrytého ľadovcom u strnádlika pobrežného (*Ammodramus caudacutus*), 1 – línia šíriaca sa z vnútrozemského refúgia – v súčasnosti druh strnádlik mokrinový (*Ammodramus nelsoni*), 2 – línia šíriaca sa z refúgia na pobreží Atlantického oceánu.

### **2.3.2. Floridský polostrov**

Nasledujúce štyri druhy zdieľajú podobný fylogeografický pattern, charakterizovaný pomerne nedávno oddelenou populáciou z Floridy. Jedná sa o kormorána ušatého (*Phalacrocorax auritus*, Waits et al., 2003; Green et al., 2006; Haig, 2008), horárika prériového (*Dendroica discolor*, Buerkle, 1999, vid'. obr. 17.A.), strnádlika savanového (*Ammodramus savannarum*, Bulgin et al., 2003, vid'. obr. 17.B.) a žeriava plavokrkého (*Grus canadensis*, Rhymer et al., 2001).



Obr. 17.: A) Areál rozšírenia horárika prériového (*Dendroica discolor*), 1 – migrujúca populácia, 2 – stála Floridská populácia. B) Areál rozšírenia strnádlika savanového (*Ammodramus savannarum*), 1 – migrujúca populácia, 2 – stála Floridská populácia.

Všetky štyri druhy migrujú s výnimkou populácií na Floride, ktoré sú stále. Tieto dve populácie sa líšia aj morfológiou a ekológiou. Buerkle et al. 1999, udáva pre horárika čas divergencie Floridskej línie na neskorý Pleistocén, až Holocén (control region, mtDNA), rovnako udávajú čas divergencie pre strnádlika savanového Bulgin et al., 2003 na obdobie pred 25 000 rokmi (control region, mtDNA, mikrosatelity). U kormorána neboli na mtDNA zistené žiadne rozdiely medzi populáciami (Waits et al., 2003) a na mikrosatelitoch len veľmi malé (Green et al., 2006), čo by mohlo rovnako naznačovať len nedávne rozdelenie tiahnucej a stálej populácie. Rovnako boli zaznamenané len minimálne genetické rozdiely na mtDNA u žeriava plavokrkého (Rhymer et al., 1999). U neho chýba práca na mikrosatelitoch zahrňujúca aj Floridskú populáciu (Jones et al., 2005), ktorá by mohla rozlúštiť skrytý pattern rovnako ako sa tomu udialo u kormorána. Všetky tieto druhy majú pomerne plytkú genetickú štruktúru, ktorá sa dá vysvetliť bottleneckom, spôsobeným ľadovými dobami. Morfologicky a ekologicky odlišná populácia z Floridy, ktorá u časti z nich nie je výraznejšie podporená molekulárnymi údajami, môže byť vysvetlená dvojakým spôsobom. Vysvetlením pre tento pattern môže byť ancestrálny polymorfizmus (incomplete lineage sorting) medzi stálou a migrujúcou populáciou, ktoré sa od seba v tomto prípade oddelili len nedávno a strata migračného chovania - rovnako ako morfologické a ekologické odlišnosti sa vyvinuli len pomerne nedávno pod silným tlakom selekcie (Buerkle et al., 1999; Bulgin et al., 2003; Davis et

al., 2006). Druhým možným vysvetlením je recentná hybridizácia medzi stálou Floridskou a ťažnou populáciou. Časť jedincov tiahnucich na zimu do oblasti Floridského polostrova môže na danom území za priaznivých podmienok zostať do nasledujúcej rozmnožovacej sezóny (pattern v Európe známy napríklad u bociana čierneho, či včelárika zlatého), čo by vysvetľovalo presakovanie génov medzi jednotlivými populáciami.

Ďalším druhom so stálou populáciou na Floride je kačica pobrežná, ktorá obýva disjunktný areál v Louisiane, Texase a na Floride. McCracken, 2001 u nej zistil dve geneticky odlišné línie (control region, mtDNA) s pomerne hlbokou koalescenciou a s nedávnym nárastom početnosti. Ani jedna skupina nezdiera rovnaký haplotyp, ako tá druhá a pravdepodobne dnes neprebíha žiadny tok génov medzi týmito populáciami. Podobný disjunktný areál stálych populácií má aj žeriav plavokrký (*Grus canadensis*) s jednou populáciou na Floride a s druhou v ústí rieky Mississippi. Tie však boli ešte v nedávnej minulosti (približne do roku 1900) spojené a tvorili súčasť oveľa väčšej populácie siahajúcej od Texasu až po Floridu (Rhymer et al., 2001). Niet sa preto čo čudovať, že medzi nimi neboli na mtDNA zistené žiadne genetické rozdiely.

### **2.3.3. Vnútrozemie východu Severnej Ameriky**

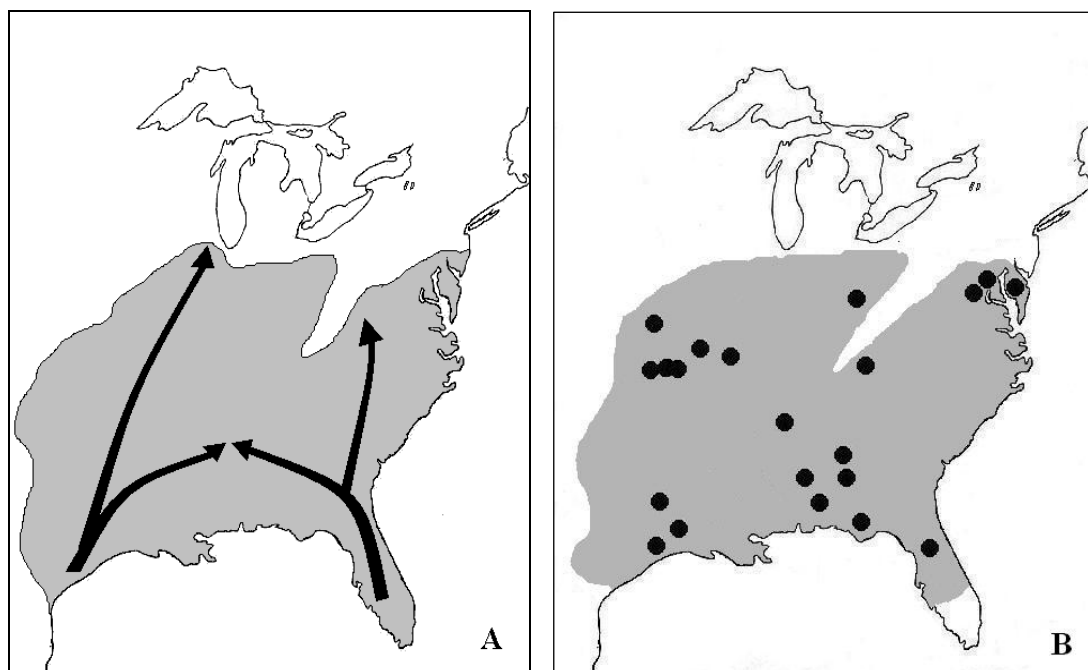
Hlavnými fyziografickými bariérami, ktoré modelujú genealogické línie druhov vo vnútrozemí na východe USA sú veľké riečne systémy a Apalačské vrchy. Toto platí hlavne pre mnoho druhov rýb, obojživelníkov, či rastlín (Soltis et al., 2006).

Na danom území podrobili fylogeografickým analýzám aj tri druhy vtákov. Horárik sivochrptý (*Dendroica dominica*), sýkorka karolínska (*Poecile carolinensis*) a sluka svišťavá (*Scolopax minor*) žijú na rovnakom území (vid' obr. 18.) a ich areál výskytu sa značne prekrýva. Vďaka tomu je možné porovnávať vzniknuté fylogeografické patterny u týchto druhov.

Sýkorka karolínska je bežným vtákom východu Severnej Ameriky na juh od Veľkých jazier. Jedná sa o sedentárny druh, žije vo svetlých zmiešaných lesoch, na ich okrajoch, či pasekách. Je to druh, ktorý je v celom svojom areáli výskytu morfológicky jednoliaty. To znamená, že v rámci druhu niesú rozoznávané žiadne morfotypy. No napriek tomu Gill et al., 1993 (RFLP, mtDNA) a Gill et al., 1999 (cytochrome *b*, mtDNA) u nej zistili dve fylogeografické línie na východ a západ od rieky Tombigbee. Prechod medzi týmito dvoma líniami je klinálny, čo sa dá vysvetliť buď sekundárnym krížením, alebo incomplete lineage sortingom, ktorý ešte na úrovni mtDNA nedobehol do stavu



mionofýlie. Rozdelenie línií je datované hlboko do Pleistocénu, pred 1-1,5 miliónmi rokov, Gill et al., 1993 a ak datovania neklamú (neistota okolo molekulárnych hodín), tak by som sa prikláňal ku sekundárnemu kontaktu a následnému presakovaniu génov medzi týmito dvoma líniami. Sýkorka karolínska, tak pravdepodobne prežívala v dvoch rozdielnych refúgiách počas pleistocénneho zaľadnenia, odkiaľ následne expandovala na sever (viď obr. 18.A.).



Obr. 18.: A) Areál rozšírenia a predpokladané historické expandovanie areálu z dvoch refúgií u sýkorky karolínskej (*Poecile carolinensis*). B) Areál rozšírenia horárika sivochrbtého (*Dendroica dominica*) a sampling v práci McKay, 2009.

Naproti tomu u horárika sivochrbtého môžeme v súčasnosti rozlíšiť dve hlavné morfoloicky, ekologicky a aj migračným správaním odlišné formy stretávajúce sa v Alabame (v okolí rieky Tombigbee). Forma “dendroica” migruje na Floridu a do Karibiku, forma “albilora” migruje na juhovýchod do Strednej Ameriky a niektoré populácie z Alabamy, či Floridy sú stálé. McKay, 2009 (control region, mtDNA) však nenašiel žiadny genetický pattern medzi týmito dvoma formami a zistil, že genetická variabilita vo vnútri populácií je oveľa vyššia ako medzi nimi (vysoký tok génov). Zároveň pre horárika predpokladá recentný nárast populácie z jednej ancestrálnej, čo by svedčilo pre jedno pleistocénne refúgium. Morfoloické, ekologické a migračné rozdiely medzi populáciami tak pravdepodobne vznikli len recentne vďaka rýchlej evolúcii riadenej selekciou (Buerkle et al., 1999; Bulgin et al., 2003; Davis et al., 2006; McKay, 2009).

Možné sú tri vysvetlenia pre nezhodnosť fylogeografického patternu medzi sýkorkou karolínskou a horárikom sivochrptým (McKay, 2009): 1.) Oba druhy podľahli rovnakej vikariančnej udalosti, ale tok génov u migrujúceho horárika je oveľa vyšší ako u sedentárnej sýkorky, pretože nemigrujúce a solitérne vtáky sú senzitívnejšie na medzery v habitatoch ako druhy migrujúce (Harris and Reed, 2002) V tomto prípade by ale musel byť horárik pod silnou prirodzenou selekciou, ktorá by vysvetlila morfológické rozdiely medzi populáciami. 2.) Vďaka cyklickej povahe ľadových a medziľadových dôb mohli sýkorka a horárik podľahnúť rovnakej vikariančnej udalosti, ale v rozdielnom čase (tzv. pseudokongruencie boli zistené aj u iných druhov organizmov na východe USA, Soltis et al., 2006). Horárik bol pod týmto scenárom ovplyvnený vikariančnou udalosťou až v poslednom glaciálnom maxime a na vzniknutých vikarizujúcich populáciach sa zmeny stihli vyvinúť iba morfológicky a nie na úrovni mtDNA (incomplete lineage sorting). Zatiaľ čo sýkorka podľahla tejto udalosti už oveľa skôr (pred 1 miliónom rokov (Gill et al., 1993, Gill et al., 1999) a na mtDNA sa to podpísalo vytvorením značných genetických rozdielov medzi líniami. 3.) Poslednou možnosťou je, že u horárika sa nejedná o rozdielne poddruhy, či línie. Rôzne populácie horárika sa miestne adaptovali na rôzne druhy prostredí. V tomto prípade by šlo o izoláciu vzdialenosťou, čo je podporené aj klinálnou variabilitou morfológických znakov, ako je veľkosť zobáka, či sfarbenie peria. Horárik by tak prešiel podobnou históriou ako sýkorka.

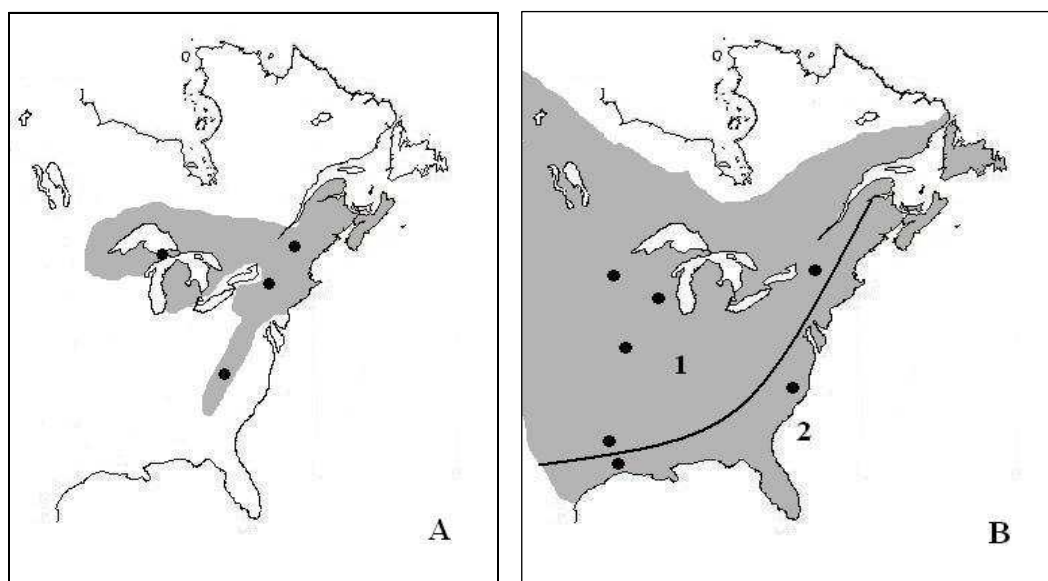
Podobne horárik sýkorčí (*Parula americana*) preukazuje rozdiely v speve po stranách rieky Tombegbee, ale Moldenhauer and Regelski, 1996 ex Gill et al., 1999 nenašli žiadne genetické rozdiely na RFLP, mtDNA.

Druhom s podobným areálom výsyty, ako majú sýkorka karolínska a horárik sivý je sluka svišťavá (*Scolopax minor*). Obýva podmáčaný les, najčastejšie v primárnych sukcesných štádiách. Vyskytuje sa od Veľkých jazier, Hudsonovho zálivu a Nového Škótska na severe až po Mexický záliv na juhu. Severské populácie migrujú na juh USA (Florida, Texas, Louisiana) a práve rozdielmi v migračných cestách môžeme rozdeliť sluku svišťavú na dve populácie. Populácie na východ od Apalačských vrchov migrujú tzv. mississippskou migračnou trasou, zatiaľ čo vtáky z východu migrujú tzv. atlantskou trasou. Medzi týmito dvoma populáciami neboli nájdené žiadne genetické rozdiely (mtDNA) a Rhymer et al., 2005 predpokladajú zväčšenie areálu rozšírenia po skončení poslednej doby ľadovej z jedného refúgia. Zdá sa, že jednotlivé migračné trasy niesú striktné dodržiavané a často dochádza k premiešavaniu jedincov medzi nimi (až 5% jedincov z východu bolo nájdených na mississippskej trase, Rhymer et al., 2005).

Vzhľadom na filopatriu samcov u sluky by bolo vhodné použiť aj nukleárne gény, napr. mikrosatelity, ktoré by mohli odhaliť detailnejšiu fylogeografickú štruktúru.

Ďalšie dva druhy horárikov, horárik topoľový (*Dendroica caerulea*) a horárik čiernohrdlý (*Dendroica caerulescens*) žijú viac na severe (viď obr. 19.A.) a ani u nich nebola nájdená žiadna fylogeografická štruktúra (Veit et al., 2005; Davis et al., 2006). Horárik topoľový je viazaný na mokrade, podmäčané lesy, či zmiešané lesy, vždy ho nájdeme v tesnej blízkosti vody. Migruje na sever Južnej Ameriky, kde sa v zime vyskytuje pozdĺž Ánd. Veit et al., 2005 u neho nenašli žiadnu genetickú štruktúru (control region, mtDNA; mikrosatelity), za čo je zodpovedné po-pleistocénne zväčšenie areálu rozšírenia, ale z časti aj recentný tok génov. Horárik čiernohrdlý migruje v zime na juh do Karibiku – vtáky z okolia Veľkých jazier migrujú na západ Karibiku a vtáky z Apalačských vrchov migrujú na východ Karibiku. Tieto dve populácie sa líšia aj v sfarbení peria u samcov, toto sfarbenie sa však mení plynule (klinálne). Opäť neboli nájdené žiadne genetické rozdiely medzi týmito populáciami (Davis et al., 2006). Davis et al., 2006 ďalej navrhujú ako možné vysvetlenie zväčšenie areálu z jedného refúgia na začiatku Holocénu. Pomerne vysoký tok génov medzi jednotlivými populáciami by mohol vysvetľovať vyššiu genetickú variabilitu vo vnútri populácií ako medzi nimi, ale aj klinálne zmeny v sfarbení u samcov jednotlivých populácií.

U horárika čiernohrdlého vznikli rozdiely v migračnom chovaní a v sfarbení peria u samcov pomerne nedávno, napriek vysokému toku génov.



Obr. 19.: A) Areál rozšírenia horárika čiernohrdlého (*Dendroica caerulescens*) a sampling použitý v práci Davis et al., 2006. B) Rozšírenie dvoch morfológických foriem u vlhovca lesklého (*Quiscalus quiscula*), 1 – forma “bronzed“, 2 – forma “purple” a sampling použitý v práci Zink et al., 1991.

Posledným druhom, ktorého tu spomeniem je vlhovec lesklý (*Quiscalus quiscula*). Tento vták tvorí dve formy na základe sfarbenia peria – pobrežnú formu “purple” a vnútrozemskú “bronzed” (vid’ obr. 19.B.). Obidve formy sa medzi sebou často krížia a je známych viacero hybridizačných zón medzi nimi. Zink et al., 1991 nezistili žiadne genetické rozdiely medzi týmito formami (RFLP, mtDNA) a vzhľadom na nízku “haplotype diversity” predpokladajú recentnú kolonizačnú históriu východu Severnej Ameriky. Bronzové sfarbenie peria u vnútrozemskej formy sa v tomto prípade muselo vyvinúť veľmi rýchlo vďaka sexuálnej selekcii a tieto rozdiely sa ešte nestihli geneticky zafixovať (Zink et al., 1991).

#### **2.3.4. Zhrnutie**

Z fylogeografických divízií zistenými Soltis et al., 2006; Avise, 2000; Avise 1992; Bermingham and Avise, 1989 na rôznych živočíšnych skupinách podliehajú študované vtáčie druhy dvom. Strnádlik prímorský má geneticky odlišné populácie na pobrežiach Atlantiku a Mexického zálivu. Sýkorka karolínska podlieha fyziografickej bariére v podobe rieky Tombegbee.

Fylogeografickým patternom, ktorý vo vyššie spomínaných prácach nebol spomenutý je geneticky odlišná populácia na Floride oproti vnútrozemskej. Genetické rozdiely na rôznych úrovniach preukazujú migrujúce populácie z vnútrozemia USA a stále populácie z Floridského polostrova u horárika preriového a strnádlika savanového, kormorána ušatého a žeriava plavokrkého. Toto rozdelenie je datované do neskorého Pleistocénu, až začiatku Holocénu.

Druhy ako horárik sivochrbtý, sluka svišťavá, vlhovec lesklý sa vyznačujú len plytkou geografickou štruktúrou. To môže byť spôsobené nedostatočnými fyziografickými bariérami, ktoré u týchto druhov nebránia v toku génov v rámci celej populácie, ako je tomu napríklad na západe Severnej Ameriky, kde hrajú hlavnú úlohu v špeciácií druhov vysoké pohoria, či púštne oblasti. Apalačské vrchy, ktoré sú najvýznamnejším pohorím Severnej Ameriky na východ od Skalnatých vrchov, ležia severojužným smerom, majú skôr hôľny ako vysokohorský charakter (najvyšším vrchom je len 2037 m n.m. Vosoký Mount Mitchel) a z tohto dôvodu nepôsobili ako dôležitá fyziografická bariéra pri premiestňovaní habitatov počas ľadových a medziľadových dôb. Ďalším možným dôvodom je migračné chovanie u tých druhov, ktoré na zimu migrujú na zimovištia a majú väčšie disperzné schopnosti ako nemigrujúce druhy (Harris and Reed, 2002) .

Naproti tomu sýkorka karolínska, strnádlik prímorský a kačica pobrežná sú stále druhy a tok génov medzi jednotlivými populáciami z disjunktných areálov rozšírenia vôbec neprebíha (ako je tomu u posledných dvoch spomínaných druhov), alebo je obmedzený (u sýkorky karolínskej).

## 2.4. Beringia

Beringov prieliv tvorí v súčasnosti hranicu medzi Palearktickou a Nearktickou oblasťou a predstavuje významnú fyziografickú bariéru pre mnoho druhov organizmov. Počas maximálneho Pleistocénneho zaľadnenia, kedy hladina svetového oceánu klesla skoro o 200 metrov, sa obnažila veľká plocha na území dnešného prielivu, zároveň nebola podstatná časť Beringie zaľadnená (Ehlers and Gbbard, 2004, vid' obr. 20.) a mohla tak slúžiť ako pevninský most, či refúgium pre rôzne druhy organizmov.

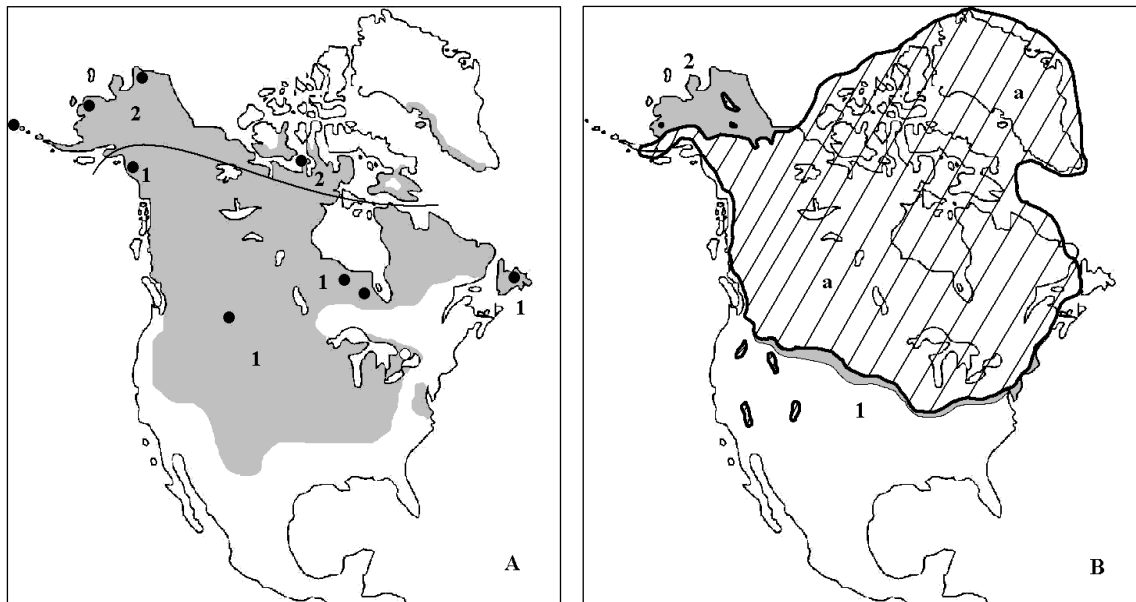


Obr. 20.: Hlavné historické udalosti za posledné dva milióny rokov v okolí Beringovho zálivu. 1 – Hladina svetového oceánu počas maximálneho zaľadnenia, 2 – Rozsah Kontinentálneho ľadovca počas maximálneho zaľadnenia (podľa Ehlers and Gibbard, 2004).

Beringov prieliv slúžil v minulosti ako pevninský most, či v súčasnosti ako bariéra proti toku génov aj pre mnoho druhov vtákov. Ďubník trojprstý (*Picoides tridactylus*), hvizdák malý (*Numenius phaeopus*), straka obyčajná (*Pica pica*), ľabťuška okrová (*Anthus rubescens*), čajka sivá (*Larus canus*), alka mramorovaná (*Brachyramphus marmoratus*) – všetky tieto druhy preukazujú geneticky odlišné populácie po oboch stranách Beringovho zálivu a dá sa predpokladať alopatrická špeciácia po oboch stranách prielivu (Zink et al., 1995). V súčasnosti u týchto druhov nedochádza ku kríženiu nearktickej a palearktickej populácie. Na druhú stranu u lastovičky obyčajnej (*Hirundo rustica*), rybára riečného

(*Sterna hirundo*), močiarnici mekotavej (*Gallinago gallinago*) a kormorána morského (*Phalacrocorax pelagicus*) boli nájdené oveľa menšie genetické rozdiely a je možné, že tieto druhy v minulosti rozšírili svoj areál, buď z Ázie do Severnej Ameriky alebo zo Severnej Ameriky do Ázie. V tomto prípade by za nejasné rozdelenie línií bol zodpovedný ancestrálny polymorfizmus, alebo recentný tok génov medzi Nearktickou a Palearktickou populáciou (Zink et al., 1995). V práci Zink et al., 1995 bolo urobené len minimálne ovzorkovanie jednotlivých populácií a jednotlivé tu uvedené druhy (ale aj iné vyskytujúce sa po oboch stranách Beringovho zálivu) by bolo vhodné, pre lepšie porozumenie histórie tejto oblasti, podrobiť väčšiemu samplingu a novším fylogeografickým analýzám.

Počas maximálneho pleistocénneho zaľadnenia však bola oblasť v okolí Beringovho zálivu bez zaľadnenia a z veľkej časti pokrytá tundrovou vegetáciou. Pre dnešné rozmiestnenie severoamerických druhov viazaných na tundrovú vegetáciu mali vplyv hlavne dve oblasti výskytu tundry počas Pleistocénu. Jedna z týchto veľkých tundrových plôch sa nachádzala práve na severovýchode Ázie, v Beringovom prielive a na Aljaške a druhá na juh od kontinentálneho a horského ľadovca (Newton, 2003). Obe uvedené oblasti hrali významnú úlohu pri formovaní severských druhov vtákov, žeriava plavokrkého (*Grus canadensis*, Rhymer et al., 2001, Jones et al., 2005) a bernikly veľkej (*Branta canadensis*, Van Wagner and Baker, 1990, Baker and Marshall, 1997). Oba druhy sú široko rozšírené v celej Severnej Amerike a u oboch boli zistené dve geneticky odlišné línie (mtDNA), jedna severská a jedna južná (viď obr. 21.A.). Rozdelenie ancestrálnej populácie je datované hlboko v Pleistocéne (1,2 – 1,5 miliónov rokov p. n. l.). Dá sa predpokladať, že počas zaľadnenia sa stiahli do rozdielnych arktických refúgií, jedného na juh od kontinentálneho ľadovca a druhého v oblasti dnešného Beringovho prielivu (Rhymer et al., 2001, viď obr. 21. B.), ktorý bol v tom období nezaľadnený. Na začiatku Holocénu, zhruba 10 000 rokov p. n. l., severská aj južná populácia výrazne zväčšila areál výskytu a v oblasti Kanadských Severozápadných teritórií došlo ku spätnému kríženiu medzi nimi. Jeho výsledkom je napríklad forma “rowani” u žeriava plavokrkého, ktorá je morfológicky niečo medzi nimi.



Obr. 21.: A) Areál rozšírenia u bernikly kanadskej (*Branta canadensis*), 1 – južná línia, 2 – severná línia, sampling použitý v práci Van Wagner and Baker, 1990. B) Predpokladané Pleistocénne rozšírenie tundrovej vegetácie 1 – južne od kontinentálneho ľadovca, 2 – Beringia.

## 2.5. Záver

Hlavným faktorom, ktorý určuje fylogeografickú štruktúru druhu je historický a súčasný tok génov medzi jednotlivými populáciami (Slatkin, 1987). Vtáky majú výborné disperzné schopnosti vďaka tomu, že sa dokážu pohybovať vzduchom a vďaka sklonom k migračnému chovaniu (možnosť prekonávania značných geografických bariér, Ball and Avise, 1992; Avise, 2000) Práve kvôli ich vysokej vagilite môže byť fylogeografická štruktúra vtáčích druhov len ťažko porovnateľná (Ball et al., 1988) a dá sa predpokladať, že fylogeografická štruktúra u jednotlivých druhov bude spadať do kategórií 2 alebo 4 (kategórie podľa Avise, 2000, vid' kap. 1.1.).

Preto nie je prekvapením, že geografická štruktúra populácií často chýba, alebo je len nevýrazná, ako je tomu u trupiála červenokrídleho (Ball et al., 1988), strnádlika vrabčieho (Zink and Dittmann, 1993), či strnádlika spevavého (Fry and Zink, 1998). Tieto druhy prešli dvomi rôznymi históriami. U trupiála červenokrídleho a strnádlika vrabčieho je za nevýraznú genetickú štruktúru zodpovedný nedávny genetický bottleneck a následné rozšírenie druhu do celej Severnej Ameriky. Strnádlik spevavý sa však po Holocénom zlepšení klimatických podmienok rozšíril z viacerých refúgií a za terajšiu fylogeografickú štruktúru je tak zodpovedný vysoký tok génov (Zin and Dittmann, 1993; Fry and Zink, 1998).

O to zarážajúcejšie je zistenie, že u väčšiny skúmaných druhov na území Severnej Ameriky bola nájdená fylogeografická štruktúra odpovedajúca Avisovej kategórii 1, či 3 (hlbšie aj plytšie alopatričné genetické línie, viď tab. 1.). Prečo nedochádza k rozšíreniu jednotlivých genetických línií a tým pádom k ich geografickému premiešavaniu ako je tomu u strnádlika spevavého? Na túto otázku sa budem pokúšať odpovedať v nasledujúcich odstavcoch.

### **2.5.1. Fyziografické bariéry**

Vznik vtáčích druhov je do veľkej miery ovplyvnený geografickými bariérami, ktoré bránia toku génov medzi jednotlivými populáciami. Tieto bariéry však môžu fungovať dvojakým spôsobom: 1.) vytvorením samotnej bariéry bola ancestrálna populácia rozdelená na viacero populácií, 2.) Ancestrálna populácia sa v minulosti stiahla do rôznych refúgií po oboch stranách bariéry, ktorá v súčasnosti bráni toku génov medzi takto vzniknutými populáciami.

Medzi fyziografické bariéry, ktoré bránia toku génov medzi vtáčimi populáciami môžeme zaradiť aridné oblasti na juhozápade Severnej Ameriky (Riddle and Hafner, 2006), či dokonca rieku Tombigbee na východe USA (Gill et al, 1993). Druhom, ktorý má geneticky rozdielne populácie po oboch stranách od rieky Tombigbee je sýkorka karolínska. Mnohé druhy sedentárnych vtákov z tropických oblastí len neochotne prekračuje bariéry vo forme veľkých riečnych tokov, ktoré takýmto spôsobom môžu hrať hlavnú úlohu vo fragmentácii jednotlivých populácií (napríklad u mravcosleďov rodu *Gymnopithis*, Hackett, 1993) Rovnako tomu môže byť aj u nearktiskej sýkorky karolínskej. Jedná sa o sedentárny druh vtáka, ktorý v súčasnosti pomaly rozširuje areál svojho výskytu viac na sever, kde sa kríži s príbuznou sýkorou čiapočkatou (Curry, 2005). Medzi dvomi genetickými líniami zistenými u sýkorky karolínskej neboli rozpoznané žiadne morfológické rozdiely a dokonca ani žiadne rozdiely v speve samcov medzi populáciami po oboch stranách rieky Tombigbee (Gill et al., 1999) a tak prípadné pre-zygotické bariéry brániace v krížení medzi líniami niesú zatiaľ známe. Rovnako potomstvo vzniknuté krížením týchto línií nie je na prvý pohľad nijako hendikepované. Fitness hybridných jedincov by zistili prípadné testy patternity, ktoré však ešte neboli robené. Je dosť pravdepodobné, že sa tento druh rozšíril z dvoch pleistocénnych refúgií a v súčasnosti bráni v splynutí týchto dvoch línií hlavne geografická bariéra v podobe širokej rieky Tombigbee.



Ďalšou len ťažko prekonateľnou bariérou pre mnoho druhov organizmov sú prielivy, ktoré bránia v toku génov medzi ostrovnou a kontinentálnou populáciou. Podarilo sa mi zahrnúť 11 druhov vtákov, u ktorých boli práce zamerané na genetiku ostrovných populácií v porovnaní s kontinentálnou populáciou. U deviatich z nich boli nájdené genetické rozdiely na rôznych úrovniach, medzi ostrovnými a kontinentálnymi populáciami (viď. tab. 1.). U strnádlika trávového (*Passerculus sandwichensis*) poddruhy “princeps” z ostrova Sable Island a “santorum” z ostrova Isla San Bernardino a u drozdca krivozobého poddruh “insularum” z ostrova Tiburón neboli geneticky podporené (Zink et al., 2005, Roias-Soto et al., 2007). Všetky tieto ostrovy sa nachádzajú blízko pobrežia Kalifornie (ostrov Tiburón je vzdialený od pobrežnej línie dokonca len 3,5 km). Je pomerne pravdepodobné, že medzi kontinentálnou a ostrovnou populáciou prebieha v obmedzenom množstve tok génov. Morfologické rozdiely vznikli teda na ostrove pomerne nedávno a môžu byť udržiavané sami výberom. Viacero ostrovov, či k nim priliehajúca pevnina, však mohlo zohrávať veľkú úlohu pri rekolonizácii Severnej Ameriky po ústupe poslednej doby ľadovej. Predpokladané refúgiá pre rôzne vtáčie druhy sú na ostrove Newfoundland (Zin and Dittmann, 1993; Gill et al., 1993; Zink, 1994) a ostrovoch Kráľovnej Šarloty (Burg et al., 2005; Burg et al., 2006; Topp and Winker, 2008).

Hlavnými geografickými bariérami, ktoré majú výrazný vplyv na formovanie druhov v kontinálnej Severnej Amerike sú však vysoké pohoria, ako Skalnaté vrchy, Kaskádové vrchy, či Sierra Nevada na západe USA (Shafer et al., 2010). Absencia vysokých pohorí na východe Severnej Ameriky, tak nezamädzuje toku génov a typy genealogických línií u druhov ako vlhovec lesklý, sluka svišťavá, či horárik sivochrbtý, môžeme zaradiť do Avisových kategórií 4 a 5 (plytká genetická štruktúra bez geografických návazností). Na dané bariéry v podobe vysokých pohorí však nereagujú všetky vtáčie druhy na západe USA rovnako citlivo. Navyše druhy ako strnádlik spevavý, alebo trupiál červenokrídly nepreukazujú žiadne markantné genetické rozdiely medzi jednotlivými geografickými populáciami a zvlášť u týchto druhov je celková genetická variabilita (mtDNA) veľmi nízka. U trupiála je veľmi pravdepodobné, že pomerne nedávno zväčšil areál svojho rozšírenia a že Severnú Ameriku kolonizoval len z jedného refúgia (Ball et al., 1988), u strnádlika je situácia zložitejšia. Ten Severnú Ameriku obsadil z viacerých refúgií (pravdepodobne zo štyroch, Fry and Zink, 1998). Fyziografické bariéry samy o sebe na túto otázku neodpovedajú.

Obdobnú bariéru proti toku génov by mohla tvoriť aj izolácia vzdialenosťou (“isolation

by distance”). Dajú sa ňou vysvetliť rozdiely medzi populáciami na opačných stranách areálu výskytu. Základným predpoladom izolácie vzdialenosťou je však pomerne veľká plocha kontinuálneho habitatu, bez výrazných bariér brániacich v toku génov (Zink, 1997). Hlavne kvôli tomu je izolácia vzdialenosťou pravdepodobnejšia u menej mobilných foriem organizmov ako sú vtáky, u ktorých pravdepodobne nezohráva významnejšiu úlohu.

### **2.5.2. Pseudokongruencie**

U druhov, ktorých populácie prešli rovnakými vikariančnými udalosťami, ale s rozdielnym časom divergencie líní (ako je tomu napríklad u druhov s rozdielnymi populáciami po oboch stranách Salnatých vrchov) sa pravdepodobne jedná o tzv. „pseudokongruencie” (Soltis et al., 2006). Počas cyklických vikariančných udalostí, akými bolo striedanie ľadových a medziľadových dôb, mohlo na danom území dôjsť k viacnásobným extinkciám a následným rekolonizáciám územia v rôznych časových obdobiach (Cunningham and Collins, 1998 ex Avise, 2000). Takto vzniknuté fylogeografické patterny (pseudokongruencie) sú si veľmi podobné a líšia sa len hĺbkou koalescencie genetických líní u jednotlivých druhov. U vysoko vagilných organizmov, akými vtáky bez pochyby sú, je možnosť pseudokongruencií veľmi vysoká.

Iným dôvodom, prečo rôzne druhy vtákov podliehajú rovnakým vikariančným udalostiam, ale s inými časmi koalescencie líní, môže byť rôzna ancestrálna veľkosť populácie. U veľkej, či značne geneticky štrukturovanej ancestrálnej populácie sa oddelenie dvoch dcérskych líní javí posunuté hlbšie do minulosti ako u malej, či neštrukturovanej populácie (Avise, 2000).

Rozdielne hĺbky vzniknutých fylogenetických stromov, či iné časy koalescencie medzi rôznymi radmi vtákov môžu však silno skreslovať aj použité molekulárne markery. Ako je známe, mtDNA je dedená matrilineárne a teda u druhov so silne filopatrckými samicami a u druhov so silne filopatrckými samcami bude vždy ukazovať rozdielne výsledky, hoci dané druhy mohli prejsť rovnakou evolučnou históriou (Avise, 2000). Tento rozdiel je pekne vidieť u zúbkozobých (Anseriformes), u ktorých sú filopatrcké samice, zatiaľ čo samce dispergujú. Niet sa preto čo čudovať, že zo štyroch druhov mnou uvedených zúbkozobých (vid'. tab. 1.), preukazujú všetky pomerne hlbokú koalescenciu medzi zistenými vnútrodrohovými líniami. Zatiaľ čo u spevavcov, u ktorých sú filopatrcký hlavne samci (ale nie je to rovnaké v rámci celej skupiny), sú rozdiely vo

vzniknutých fylogeografických patternoch ako u mtDNA, tak u mikrosatelitov oveľa väčšie.

### **2.5.3. Ekologické bariéry a sexuálna selekcia**

Odhliadnúc od metodických chýb (ktoré sa pravdepodobne budú, kde tu vyskytovať, ale s tým už nič neurobím) môže hrať významnú úlohu pri formovaní jednotlivých línií (a následnému obmedzenému toku génov medzi nimi) ich ekológia, či sexuálna selekcia. Sexuálna selekcia často riadi utváranie druhovo špecifických morfológických znakov u mnohých druhov vtákov (Shulter and Weatherhead, 1990) a pôsobí tak, ako pre-zygotická bariéra pri sekundárnom kontakte dvoch alopatricky vzniknutých populácií (Zink, 1996b). Ekológia a sexuálna selekcia sa pri vysvetľovaní vzniku geneticky odlišných línií môžu navzájom dopĺňať. Tak je tomu napríklad u d'atľa bielohlavého. U neho boli zistené geneticky rozdielne populácie na juh a na sever od pohoria Transverse Ranges. Jedná sa o druh vysokohorských ihličnatých lesov s prevahou borovíc, ktorých šišky tvoria podstatnú časť jeho jedálnička. Zistené genetické línie (mtDNA) sa zhodujú s opísanými poddruhmi "albolarvatus" a "gravirostris". Poddruh "gravirostris" je viazaný na výskyt borovice *Pinus coulteri*, ktorá je známa najväčšími šiškami borovíc na svete. Samci tohoto poddruhu si na vylúskavanie obrovských a silných šišiek vytvorili oveľa silnejší zobák ako majú samci nominotypického poddruhu "albolarvatus", ktorý sa živí menšími šiškami borovice *Pinus lambertiana* (Koch et al., 1970). Vzniknuté morfológické rozdiely tak vznikli adaptáciou na rozdielny druh potravy, ktorý bol navyše u poddruhu "gravirostris" vysoko pravdepodobne podporený samičím výberom. Rovnako hrala ekológia významnú úlohu aj u strádnika trávového, u neho bolo z dvanástich skúmaných poddruhov molekulárne dokázaný len jeden, a to poddruh "rostratus", ktorý sa od ostatných odlišuje hlavne ekologicky – narozdiel od ostatných vnútozemských poddruhov totiž obýva slanská na pobreží Kalifornského polostrova a z pobrežia Kalifornského zálivu (Zink et al., 2005).

Mnohokrát však geograficky lokálne selekčné tlaky viedli k adaptívnym rozdielom v migračnom chovaní, sfarbení peria a ku ďalším odlišným znakom u vtákov bez toho, aby sa tieto zmeny stihli zafixovať na úrovni mtDNA (Buerkle et al., 1999; Bulgin et al., 2003; Davis et al., 2006; McKay, 2009). Toto však platí pre druhy na východe Severnej Ameriky, kde sa nenachádzajú výrazné fyziografické bariéry. Sexuálna selekcia tak sama o sebe pravdepodobne nestačí na vytvorenie samostatných genetických línií a musí byť

korelovaná s geografickou (poprípade ekologickou) bariérou zamädzujúcou toku génov, tak ako je tomu u druhov na západe Severnej Ameriky.

#### **2.5.4. Migračné chovanie**

Vzhľadom na vysokú vagilitu sa u vtákov z vyšších zemepisných šírok často môžeme stretnúť s druhmi migrujúcimi na zimu do tropických oblastí. Medzi stálymi a migrujúcimi druhmi môžeme vysledovať určitý trend a to, že nemigrujúce, solitérne a tropické druhy vtákov sú senzitivnejšie na medzery v habitatoch (Harris and Reed, 2002 ex Pierson et al., 2010). Z tohoto dôvodu by sa mali stále druhy vtákov vyznačovať výraznejšou geografickou štruktúrou genealogických línií. Tento predpoklad sedí pre východ USA (viď kap. 2.3.4.), ale aj pre väčšinu sedentárnych druhov vtákov v rôznych oblastiach Severnej Ameriky, ktoré majú značne geneticky aj geograficky štrukturované populácie (kupido bridlicový, d'ubník čiernochrbtý, brhlík bieloprký, sova tmavá, sova škvrnitá, drozdce rodu *Toxostoma*...). Aj u stálych druhov vtákov sa však nájdu výnimky, u ktorých genetika na geografiu jednoducho neseďí. Týmito druhmi sú sýkorka severská, sýkorka čiapočkatá, d'ateľ ozdobný, komárolovka čiernochvostá a komárolovka kalifornská. Druhy s obmäzeným areálom výskytu, boli viac pravdepodobne v minulosti izolované v 1 refúgiu, čo sa môže odrážať na chýbaní fylogeografickej štruktúry (Davis et al., 2006) u komárolovky kalifornskej. U migrujúcich druhov je počet druhov s výraznou fylogeografickou štruktúrou asi polovičný. Migračné trasy sú u viacerých druhov stále a v čase sa menia len pramálo (aj vďaka silnej fidelite k miestu vyliahnutia, Ball and Avise, 1992) Niektoré druhy využívajú staré migračné cesty aj po výraznom zväčšení sreálu rozšírenia (napr. u drozda olivového, Rugg and Smith, 2002). Tomuto všeobecnému predpokladu sa však niektoré recentné práce vymikajú (Buerkle et al., 1999; Davis et al., 2006; McKay, 2009). Migračné správanie môže byť podľa nich stratené a opätovne získané pomerne rýchlo. McKay, 2009 dokonca uvádza, že nové migračné trasy sa mohli vyvinúť nedávno rýchlou evolúciou riadenou selekciou. Otázka okolo migračného chovania v spojitosti s fylogeografiou zostáva otvorená a z doterajších údajov sa nedajú robiť celové závery.

#### **2.5.5. Zhrnutie**

Napriek svojej mobilite, vtáky na území Severnej Ameriky často ukazujú výraznú fylogeografickú štruktúru, ktorá je spôsobená fyziografickými bariérami podporenými

prezygotickými mechanizmami (sexuálna selekcia), ktoré bránia v toku génov medzi vzniknutými genetickými líniami po oboch stranách fyziografickej bariéry. Vzniknuté nezhody medzi druhami obývajúcimi rovnaký areál výskytu môžu byť spôsobené pseudokongruenciami, najrôznejšími genetickými faktormi (bottleneck efekt, incomplete lineage sorting, tok génov), rozdielami v ekológii, migračnom chovaní u daných druhov a tým, že každý druh si jednoducho mohol prejsť inou evolučnou históriou.

Datovanie jednotlivých divergencií medzi geneticky odlišnými populáciami v rámci druhu, či “superspecies” na území Severnej Ameriky spadá do rôznych časových období, ale vždy je to v rámci Pleistocénu. Výnimkou sú len druhy z juhozápadu Severnej Ameriky, u ktorých sa čas divergencie pohybuje už v Pliocéne a neskorom Pleistocéne. Tento fakt potvrdzuje, že druhy na severe Severnej Ameriky sú viac ovplyvnené ľadovými dobami a z tohoto dôvodu sa javia ako fylogeneticky “mladšie” ako druhy zo subtropických a z tropických oblastí (Weir and Schluter, 2004).

Tab. 1.: Fylogeografická štruktúra u nearktických vtákov, S – výrazná fylogeografická štruktúra (kategória 1), W – plytká fylogeografická štruktúra (kategória, 3), - - fylogeografická štruktúra kategórie 2, 4 a 5 (kategórie fylogeografickej štruktúry podľa Avise, 2000).

Taxon	Fylogeografická štruktúra	Geografická bariéra	Použitie molekulárne markery	Literatúra
Megascops asio/kennicottii	S	Skalnate vrchy	Cytochrome b, mtDNA	Proudfoot et al., 2007
Colaptes auratus	W	Skalnate vrchy	RFLP, mtDNA	Moore et al., 1991
Dendroica petechia	S	Skalnate vrchy	Control region, mtDNA	Boulet and Gibbs, 2006
Wilsonia pusilla	S	Skalnate vrchy	Control region, mtDNA	Kimura et al., 2002
Buteo lineatus	S	Skalnate vrchy	control region, mtDNA, mikrosatelity	Hull et al., 2008
Aix sponsa	S	Skalnate vrchy	Control region, mtDNA	Peters et al., 2005
Icteria virens	S	Skalnate vrchy	RFLP, mtDNA	Lovette et al., 2004
Geothlypis trichas	S	Skalnate vrchy	RFLP, mtDNA	Lovette et al., 2004
Vermivora ruficapilla	S	Skalnate vrchy	RFLP, mtDNA	Lovette et al., 2004
Pipilo erythrophthalmus/maculatus	S	Skalnate vrchy	RFLP, mtDNA	Ball and Avise, 1992
Molothrus ater	-W	Skalnate vrchy	RFLP, mtDNA	Ball and Avise, 1992
Melospiza melodia	-	-	RFLP, mtDNA, mikrosatelity	Zink and Dittmann, 1993, Fry and Zink, 1998
Agelaius phoeniceus	-	-	RFLP, mtDNA	Ball et al., 1988
Spizella passerina	-	-	RFLP, mtDNA	Zink and Dittmann, 1993
Zenaidura macroura	-	-	RFLP, mtDNA	Ball and Avise, 1992
Picoides pubescens	-	-	RFLP, mtDNA	Ball and Avise, 1992
Tympanuchus sp.	-	-	RFLP, mtDNA	Ellsworth et al., 1994
Dendragapus obscurus	S	SV/KV	Control region, mtDNA	Barrowclough et al., 2004
Megascops kennicottii	S	SV/KV	Cytochrome b, mtDNA	Proudfoot et al., 2007
Passerella iliaca	S/W	SV/KV	RFLP, mtDNA, mikrosatelity	Zink, 2008
Catharus ustulatus	S	SV/KV	Control region, mtDNA	Ruegg and Smith, 2002
Picoides arcticus	W	SV/KV	cytochrome b, mtDNA, mikrosatelity	Pierson et al., 2010
Poecile gambeli	S	SV/KV	ND2, mtDNA	Spellman et al., 2007
Certhia americana	S	SV/KV/SN	Cytochrome b, mtDNA	Manthey et al., 2011
Sitta carolinensis	S	SV/KV/SN	ND2, mtDNA	Spellman and Kricka, 2007
Strix occidentalis	S	KV/SN	Control region, mtDNA	Barrowclough et al., 1999
Strix nebulosa	S	KV/SN	control region, mtDNA, mikrosatelity	Hull et al., 2010
Baeolophus inornatus	S	SN	RFLP, mtDNA	Gill and Slikas, 1992
Picoides albolarvatus	W	TR	Cytochrome b, mtDNA	Alexander and Burns, 2006
Chamaea fasciata	W	TR	Cytochrome b, mtDNA	Burns and Barhoum, 2006
Toxostoma redivivum	S	TR	Cytochrome b, mtDNA	Sgariglia and Burns, 2003
Dendroica coronata	S	Sierra Madre Occidentale	Control region, mtDNA	Milá et al., 2007
Toxostoma lecontei	S	BC	Cytochrome b, mtDNA	Zink et al., 1997
Campylorhynchus brunneicapillus	S	BC	Control region, mtDNA	C
Auriparus flaviceps	S	BC	Control region, mtDNA	Zink et al., 2001
Poliotila californica	-	-	Control region, mtDNA	Zink et al., 2000
Toxostoma curvirostre	S	SP/ChP	Cytochrome b, mtDNA	Roias-Soto et al., 2007
Pipilo fuscus	S	SP/ChP	Control region, mtDNA	Zink et al., 2001
Poliotila melanura	-	-	Control region, mtDNA	Zink et al., 2001
Poliotila melanura/californica	S	SP/BC	Control region, mtDNA	Zink and Blackwell, 1998
Pipilo aberti/crisalis	S	SP/BC	RFLP, mtDNA	Zink et al., 1998
Toxostoma cinereum/bendirei	S	SP/BC	RFLP, mtDNA	Zink et al., 1999
Callipepla californica/gambeli	S	SP/BC	Cytochrome b, mtDNA	Zink and Blackwell, 1998
Baeolophus bicolor	S	Štát Texas	RFLP, mtDNA	Gill and Slikas, 1992
Megascops asio	S	Štát Texas	Cytochrome b, mtDNA	Proudfoot et al., 2007
Passerculus sandwichensis	S	Pobrežie JZ USA	ND2, ND3, mtDNA	Zink et al., 2005
Ammodramus maritimus	S	MZ/AO	RFLP, mtDNA	Avise and Nelson, 1989
Ammodramus caudatus	S	Štát Maine	RFLP, mtDNA	Rising and Avise, 1993
Dendroica discolor	W/S	Florida	Control region, mtDNA	Buerkle, 1999
Ammodramus savannarum	W	Florida	control region, mtDNA, mikrosatelity	Bulgin et al., 2003
Phalacrocorax auritus	-W	Florida	MtDNA, mikrosatelity	Waits et al., 2003, Green et al., 2006
Anas fulvigula	S	Florida	Control region, mtDNA	McCracken et al., 2001
Poecile carolinensis	W/S	Tombigbee river	RFLP, mtDNA	Gill et al., 1993
Dendroica dominica	-	-	Control region, mtDNA	McKay, 2009
Scotopax minor	-	-	Control region, mtDNA	Rhymer et al., 2005
Quiscalus quiscula	-	-	RFLP, mtDNA, mikrosatelity	Zink et al., 1991
Dendroica cerulea	-	-	Control region, mtDNA	Veit et al., 2005
Dendroica caerulescens	-	-	Control region, mtDNA	Davis et al., 2006
Branta canadensis	S	Beringia	RFLP, mtDNA	Wagner and Baker, 1990
Gruus canadensis	W/S	Beringia	control region, mtDNA, mikrosatelity	Rhymer et al., 2001, Jones et al., 2005
Aegolius acadicus	W	OKS	Cytochrome b, mtDNA	Topp and Winker, 2008
Picoides villosus	S	OKS	Cytochrome b, mtDNA	Topp and Winker, 2008
Cyanocitta stelleri	W	OKS	cytochrome b, mtDNA, mikrosatelity	Topp and Winker, 2008, Burg et al., 2005
Pinicola enucleator	S	OKS	Cytochrome b, mtDNA	Topp and Winker, 2008
Poecile rufescens	W	OKS	cytochrome b, mtDNA, mikrosatelity	Topp and Winker, 2008, Burg et al., 2006
Branta bernicla nigricans	S	Melvillov ostrov	RFLP, mtDNA	Shields, 1990
Lanius ludovicianus	W	Ostrov San Clemente	Cytochrome b, mtDNA	Mundy et al., 1997
Poecile hudsonicus	W	Newfoundland	RFLP, mtDNA	Gill et al., 1993
Poecile atricapillus	W	Newfoundland	RFLP, mtDNA	Gill et al., 1993
Passerculus sandwichensis	-	-	ND2, ND3, mtDNA	Zink et al., 2005
Toxostoma curvirostre	-	-	Cytochrome b, mtDNA	Roias-Soto et al., 2007

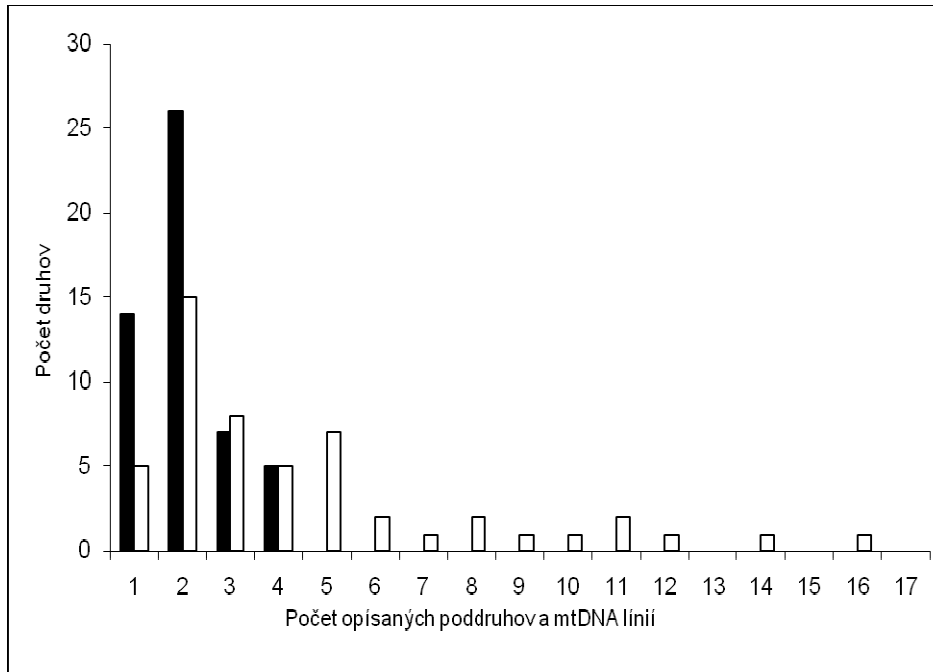
### 3. Fylogeografia a tradičná systematika

Pod týmto názvom sa skrýva kapitola, v ktorej hodnotím opisovanie vtáčích poddruhov na základe morfológie, z pohľadu dnešného fylogeografa.

Poddruhy sa u vtákov tradične považovali za skupiny jedincov, ktoré môžeme vytvoriť na základe rôznych fenotypových znakov vyskytujúcich sa v rámci druhu na určitom geografickom území. Takto opísané poddruhy, by tak odrážali špeciálne procesy v rámci jedného druhu (Mayr, 1982). Mnoho súčasných prác však tieto poddruhy na základe molekulárnej fylogenetiky nerozlišuje (Ball et al., 1988; Ball and Avise; 1992, Zink; 1996; Zink et al., 2001; Davis et al., 2006; McKay, 2009).

Mne sa podarilo zhrnúť 51 nearktických druhov vtákov s rôznym počtom tradične opísaných poddruhov (vid' tab. 2.), na ktorých boli robené práce na základe molekulárnej fylogenetiky. Jednotlivé práce boli robené na RFLP, mtDNA, či na samotných sekvenciách mitochondriálnej DNA (control region domain I, cytochrome *b* a ND2). U niektorých druhov autori siahli aj po mikrosatelitoch. Rôzne markery môžu ukazovať rôzne hĺbky divergencie medzi líniami dokonca aj v rámci jedného genómu (napr. control region, mtDNA vs. RFLP, Vallianatos et al., 2002). V prácach, ktoré som zhrnul neboli nájdené markantné rozdiely vo výsledkoch na mtDNA a mikrosatelitoch a vzhľadom na menší počet prác robených na mikrosatelitoch, už nukleárne gény nižšie spomínať nebudem.

Snažil som sa porovnať počet geneticky odlišných populácií (mtDNA línii) a počet opísaných poddruhov u jednotlivých druhov. Ako geneticky odlišné línie som počítal počet recipročne monofyletických línii (pre mtDNA je to  $2,0 N_e$ , podľa Avise and Walker, 1998, respektíve  $1,8 N_e$ , podľa Hudson and Coyne, 2002). Priemerný počet poddruhov, ktorý bol v daných prácach skúmaný je 4,5 na jeden biologický druh a priemerný počet zistených mtDNA línii u jednotlivých biologických druhov je len 2,1 (vid' obr. 22). Tieto hodnoty sa výrazne nelíšia od práce Zink, 2004, v ktorej autor zahrnul 41 druhov holarktických druhov vtákov. Priemerný počet zistených mtDNA línii je teda až o viac ako polovicu nižší, ale rovnako z toho vyplýva, že jednotlivé druhy niesú geneticky uniformné, a že vykazujú určitú genetickú štruktúru, tá však nie je zhodná s opísanými poddruhmi.



Obr. 22.: Rozmiestnenie počtu jednotlivých geneticky odlišných mtDNA línií (čierne) a jednotlivých poddruhov (bielo) u zahrnutých nearktických vtáčích druhov.

Iba u pár druhov severoamerických vtákov sa počet opísaných poddruhov zhoduje so zistenými mtDNA líniami (viď tab. 2). Medzi tieto druhy patria nepochybne sova škvrnitá (*Strix occidentalis*, poddruhy „occidentalis”, „caurina” a „lucida” odpovedajú trom zisteným mtDNA líniám, Barrowclough et al., 1999), trupiál žltoprsý (*Icteria virens*, poddruhy „virens” a „auricolis” odpovedajú dvom zisteným mtDNA líniám, Lovette et al., 2004) a horárik húštinový (*Vermivora ruficapilla*, poddruhy „ruficapilla” a „ridgwayi” odpovedajú dvom zisteným mtDNA líniám, Lovette et al., 2004).

Oveľa častejšie sa však zistené mtDNA línie nedajú stotožňovať s opísanými poddruhmi. Sú tri rôzne možnosti, ako jednotlivé poddruhy zachytávajú molekulárne dáta: Prvou možnosťou je, že skupina poddruhov anie samotný poddruh odpovedá zisteným mtDNA líniám, napr. strnádlik prímorský (*Ammodramus maritimus*, Avise and Nelson, 1989), bernikla veľká (*Branta canadensis*, Van Wagner and Baker, 1990), strnádlik pobrežný (*Ammodramus caudacutus*, Rising and Avise, 1993), oriešok kaktusový (*Campylorhynchus brunneicapillus*, Zink et al., 2001), žeriav plavokrký (*Grus canadensis*, Rhymer et al., 2001), strnádlik gaštanový (*Passerella iliaca*, Zink, 2008), brhlík bieloprsý (*Sitta carolinensis*, Spellman and Klicka, 2007), kôrovník lesný (*Certhia americana*, Manthey et al., 2011). 2.) Jednotlivé opísané poddruhy vôbec neodpovedajú zistenej mtDNA štruktúre, napr. trupiál červenokrídly (*Agelaius phoeniceus*, Ball et al., 1988), strnádlik vrabčí (*Spizella passerina*, Zink and Dittmann, 1993), strnádlik spevavý



(*Melospiza melodia*, Fry and Zink, 1998), komárolovka kalifornská (*Polioptila californica*, Zink et al., 2000), horárik čiernohrdlý (*Dendroica caerulescens*, Davis et al., 2006), horárik sivochrbtý (*Dendroica dominica*, McKay, 2009). 3.) Boli zistené mtDNA línie, ale žiadne opísané poddruhy. Tento posledný pattern sa zistil len u d'ubníka čiernochrbtého (*Picoides arcticus*, Pierson et al., 2009), kačici obojkovej (*Aix sponsa*, Peters et al., 2005) a sovy tmavej (*Strix nebulosa*, Hulle et al., 2010).

Zink, 2004 uvádza, že len 3% opísaných poddruhov zodpovedá u vtáčích druhov k jednotlivým zisteným mtDNA líniám. Z daných údajov je jasné, že opísané poddruhy neodrážajú evolučnú históriu a diverzitu v rámci druhu. Mnoho dnes uznávaných poddruhov je opísaných na základe malej skupinky znakov, či dokonca jediného morfológického znaku, ktorý sa v priestore navyše veľmi často prejavuje klinálne (Fry and Zink, 1998; Davis et al., 2006; McKay, 2009). Počet poddruhov by teda v budúcnosti mohol byť výrazne obmedzený. Rovnako sa však dá namietat', že jednotlivé zistené mtDNA línie sú z pohľadu evolúcie rozdielne jednotky, ktoré by sa dali klasifikovať ako samostatné druhy. V tomto prípade by však počet druhov vtákov stúpol dvojnásobne a termín "poddruh" by sa už vôbec nemusel používať. Status druhu je v súčasnosti veľmi diskutovanou tematikou (Zink and McKittrick, 1995; Zink, 1996; Avse, 2000), do ktorej by som už ale nerád bližšie zabiehal.

Odlíšnosti medzi zistenými mtDNA líniami a opísanými poddruhmi môže však odrážať aj iná rýchlosť morfológickej a molekulárnej evolúcie. Morfológické znaky môžu byť rovnako aj polygenetické a jednotlivé morfológické znaky sú v tomto prípade umocňované v asociácií s viacerými genovými lokusami (Zink, 2004). Rozhodne by stálo za to porovnať zistené mtDNA stromy so stromami z rýchlo evolujúcich nukleárných génov, ako sú napríklad mikrosatelity. Mnoho fylogeografických prác sa navyše dopúšťa ešte jednej zásadnej chyby v metodike a to konkrétne v samplingu. Genetické medzery často odpovedajú geografickým medzerám v samplingu a ak by boli aj tieto oblasti ovzorkované, pravdepodobne by genetické rozdiely zmazali a jednotlivé "monofyletické" línie rozmiestnené geograficky by sa stali iba ilúziou (Zink, 2010). Ďalšími procesami, ktoré môžu skreslovať počet monofyletických línií smerom dolu je incomplete lineage sorting, historické prepojenie týchto línií, či pomerne nedávna hybridizácia a splnutie línií.

Phillimore and Owens, 2006 zistili, že poddruhy na ostrovoch sú s väčšou pravdepodobnosťou molekulárne podporené ako tie opísané na kontinentoch. Toto zistenie nie je nijak prekvapivé, pretože ostrovné populácie sú väčšinou dobre izolované a

ku sekundárnym kontaktom s ancestrálnou populáciou už dochádza len minimálne (ak vôbec, ale u vtákov to je možné). Okrem toho je efektívna veľkosť populácie na ostrovoch menšia ako na kontinentoch a genetický drift hrá v tomto prípade významnú úlohu u ostrovných populácií.

Menší počet zistených mtDNA línií v porovnaní s morfológicky opísanými poddruhmi býva väčšinou vysvetľovaný rýchlou sexuálnou selekciou morfológických znakov (Awise and Nelson, 1989; Fry and Zink, 1998; Zink et al., 2005; Davis et al., 2006; McKay, 2009). Sexuálna selekcia hrá neodškriepiteľne u mnohých druhov vtákov významnú úlohu pri tvarovaní morfológických, či vokalizačných znakov.

Tab. 2.: Počet opísaných poddruhov na základe morfológie a počet zistených geneticky odlišných línií u zahrnutých druhov vtákov. \* - myslený počet poddruhov, ktoré boli u daného druhu skúmané v jednotlivých prácach.

Druh	Počet poddruhov*	Počet geneticky odlišných línií	Použité genetické markery	Citácie
Agelaius phoeniceus	11	1	RFLP, mtDNA	Ball et al., 1988
Molothrus ater	2	2	RFLP, mtDNA	Ball and Avise, 1992
Picoides pubescens	5	2	RFLP, mtDNA	Ball and Avise, 1992
Poecile carolinensis	4	2	RFLP, mtDNA	Gill et al., 1993
Quiscalus quiscula	2	1	RFLP, mtDNA	Zink et al., 1991
Ammodramus caudactatus	5	2	RFLP, mtDNA	Rising and Avise, 1993
Ammodramus maritimus	9	2	RFLP, mtDNA	Avise and Nelson, 1989
Branta canadensis	8	2	RFLP, mtDNA	Wagner and Baker, 1990
Spizella passerina	3	1	RFLP, mtDNA	Zink and Dittmann, 1993
Icteria virens	2	2	RFLP, mtDNA	Lovette et al., 2004
Geothlypis trichas	6	3	RFLP, mtDNA	Lovette et al., 2004
Vermivora ruficapilla	2	2	RFLP, mtDNA	Lovette et al., 2004
Zenaidura macroura	2	1	RFLP, mtDNA	Ball and Avise, 1992
Dendroica nigrescens	2	2	RFLP, mtDNA	Birmingham et al., 1992
Colaptes auratus	2	2	RFLP, mtDNA	Moore et al., 1991
Melospiza melodia	16	1	RFLP, mtDNA, mikrosatelity	Zink and Dittmann, 1993, Fry and Zink, 1998
Passerella iliaca	14	4	RFLP, mtDNA, mikrosatelity	Zink, 2008
Picoides albolarvatus	2	2	Cytochrome b, mtDNA	Alexander and Burns, 2006
Chamaea fasciata	5	4	Cytochrome b, mtDNA	Burns and Barhoum, 2006
Toxostoma redivivum	2	4	Cytochrome b, mtDNA	Sgariglia and Burns, 2003
Toxostoma lecontei	3	2	Cytochrome b, mtDNA	Zink et al., 1997
Toxostoma curvirostre	7	3	Cytochrome b, mtDNA	Rojas-Soto et al., 2007
Megascops kennicottii	8	3	Cytochrome b, mtDNA	Proudfoot et al., 2007
Megascops asio	6	2	Cytochrome b, mtDNA	Proudfoot et al., 2007
Certhia americana	10	4	Cytochrome b, mtDNA	Manthey et al., 2011
Picoides arcticus	1	3	Cytochrome b, mtDNA, mikrosatelity	Pierson et al., 2010
Phalacrocorax auritus	2	1	Cytochrome b, mtDNA, mikrosatelity	Waits et al., 2003, Green et al., 2006
Campylorhynchus brunneicapillus	6	2	Control region, mtDNA	Zink et al., 2001
Auriparus flaviceps	3	2	Control region, mtDNA	Zink et al., 2001
Poliophtila californica	4	1	Control region, mtDNA	Zink et al., 2000
Pipilo fuscus	5	2	Control region, mtDNA	Zink et al., 2001
Poliophtila melanura	2	1	Control region, mtDNA	Zink et al., 2001
Strix occidentalis	3	3	Control region, mtDNA	Barrowclough et al., 1999
Dendragapus obscurus	4	3	Control region, mtDNA	Barrowclough et al., 2004
Dendroica caerulescens	2	1	Control region, mtDNA	Davis et al., 2006
Dendroica dominica	3	1	Control region, mtDNA	McKay, 2009
Aix sponsa	1	2	Control region, mtDNA	Peters et al., 2005
Dendroica discolor	2	2	Control region, mtDNA	Buerkle, 1999
Scolopax minor	1	1	Control region, mtDNA	Rhymer et al., 2005
Catharus ustulatus	4	2	Control region, mtDNA	Ruegg and Smith, 2002
Dendroica coronata	4	2	Control region, mtDNA	Milá et al., 2007
Wilsonia pusilla	3	2	Control region, mtDNA	Kimura et al., 2002
Anas fulvigula	2	2	Control region, mtDNA	McCracken et al., 2001
Dendroica cerulea	1	1	Control region, mtDNA	Veit et al., 2005
Grus canadensis	5	2	Control region, mtDNA, mikrosatelity	Rhymer et al., 2001, Jones et al., 2005
Ammodramus savannarum	3	2	Control region, mtDNA, mikrosatelity	Bulgin et al., 2003
Strix nebulosa	1	2	Control region, mtDNA, mikrosatelity	Hull et al., 2010
Buteo lineatus	5	2	Control region, mtDNA, mikrosatelity	Hull et al., 2008
Passerculus sandwichensis	12	3	ND2, ND3, mtDNA	Zink et al., 2005
Sitta carolinensis	11	4	ND2, mtDNA	Spellman ana Klicka, 2007
Poecile gambeli	5	2	ND2, mtDNA	Spellman et al., 2007

## 4. Citovaná literatura

- Abrogast, B., S., Kenagy, G., J. 2001.** Comparative phylogeography as an integrative approach to historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 819-825.
- Abrogast, B., S., Edwards, S., V., Wakeley, J., Beerli, P., Slowinski, J., B. 2002.** Estimating divergence times from molecular data on phylogenetic and population genetic timescales. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 707-740.
- Alexander, P. A., Burns, K. J. 2006.** Intraspecific phylogeography and adaptive divergence in the white-headed woodpecker. *Condor*, **108**, 489-508.
- Awise, J., C., Arnold, J., Ball, R., M., Bermingham, E., Lamb, T., Neigel, J., E., Reeb, C., A., Saunders, N., C. 1987.** Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **18**, 489-522.
- Awise, J., C., Nelson, W., S. 1989.** Molecular genetic relationships of the extinct dusky seaside sparrow. *Science*, **243**, 646-648.
- Awise, J., C. 1992.** Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Oikos*, **63**, 62-76.
- Awise, J., C., Walker, D. 1998.** Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**, 457-463.
- Awise, J., C., Walker, D., Johns, G., C. 1998.** Speciation durations and Pleistocene effects on vertebrate phylogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **265**, 1707-1712.
- Awise, J., C. 2000.** *Phylogeography: the history and formation species*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts.
- Axelrod, D., I. 1983.** Paleobotanical history of the western deserts. In Wells, S., G., Haragan, D., R., Editors, *Origin and Evolution of deserts*. University of New Mexico Press, Albuquerque, pp. 113-129.
- Riddle, B., R., Hafner, D., J. 2006.** A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of arid environments*, **66**, 435-461.
- Baker, A., J., Marshall, H., D. 1997.** Mitochondrial control region sequences as tools for understanding evolution, *In: Avian Molecular Evolution and Systematics* (ed. Mindell D. P.), pp. 51-82., Academic Press, San Diego, California, USA.

- Ball, R., M. Jr., Freeman, S., James, F., C., Bermingham, E., Avise, J., C. 1988.** Phylogeographic population structure of red-winged blackbirds assessed by mitochondrial DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **85**, 1558-1562.
- Ball, R., M., Avise, J., C. 1992.** Mitochondrial DNA phylogeographic differentiation among avian populations and the evolutionary significance of subspecies. *Auk*, **109**, 626-636.
- Barendregt, R., W., Irving, E. 1998.** Changes in the extent of North American Ice sheet during the late Cenozoic. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **35**, 304-309.
- Barrowclough, G., F., Gutiérrez, R., J., Groth, J., G. 1999.** Phylogeography of spotted owl (*Strix occidentalis*) populations based on mitochondrial DNA sequences: gene flow, genetic structure, and a novel biogeographic pattern. *Evolution*, **53**, 919-931.
- Barrowclough, G., F., Groth, J., G., Mertz, L., A., Gutiérrez, R., J. 2004.** Phylogeographic structure, gene flow and species status in blue grouse (*Dendragapus obscurus*). *Molecular Ecology*, **13**, 1911-1922.
- Beheregaray, L., B. 2008.** Twenty years of phylogeography: the state of the field and the challenges for the Southern Hemisphere. *Molecular Ecology*, **17**, 3754-3774.
- Bermingham, E., Avise, J., C. 1986.** Molecular zoogeography of freshwater fishes in the southeastern United States. *Genetics*, **113**, 939-965.
- Berthold, P., Helbig, A., J., Mohr, G., Querner, U. 1992.** Rapid micro-evolution of migratory behaviour in a wild bird species. *Nature*, **360**, 668-670.
- Boulet, M., Gibbs, H., L. 2006.** Lineage origin and expansion of a Neotropical migrant songbird after recent glaciation events. *Molecular Ecology*, **15**, 2505-2525.
- Brooks, D., R., McLennan, D., A. 2001.** A comparison of a discovery-based and an event-based method of historical biogeography. *Journal of Biogeography*, **28**, 757-767.
- Brunsfeld, S.J., J. Sullivan, D.E. Soltis, and P.S. Soltis. 2001.** Comparative phylogeography of North-Western North America: a synthesis. In *Integrating Ecology and Evolution in a Spatial Context*, edited by J. Silvertown and J. Antonovics: Blackwell Science.
- Buerkle, C., A. 1999.** The historical pattern of gene flow among migratory and nonmigratory populations of prairie warblers (Aves: Parulinae). *Evolution*, **53**, 1915-1924.

- Bulgin, N., L., Gibbs, H., L., Vickery, P., Baker, A., J. 2003.** Ancestral polymorphisms in genetic markers obscure detection of evolutionary distinct populations in the endangered Florida grasshopper sparrow (*Ammodramus savannarum floridanus*). *Molecular Ecology*, **12**, 832-844.
- Burg, T., M., Gaston, A., J., Winker, K., Friesen, V., L. 2005.** Rapid divergence and postglacial colonization in western North American Steller's jays (*Cyanocitta stelleri*). *Molecular Ecology*, **14**, 3745-3755.
- Burg, T., M., Gaston, A., J., Winker, K., Friesen, V., L. 2006.** Effects of Pleistocene glaciations on population structure of North American chestnut-backed chickadees. *Molecular Ecology*, **15**, 2409-2419.
- Burns, K., J., Barhoum, D. N. 2005.** Population-level history of the wrentit (*Chamaea fasciata*): Implications for comparative phylogeography in the California Floristic Province. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **38**, 117-129.
- Burns, K., J., Alexander, M., P., Barhoum, D., N., Sgariglia, E., A. 2007.** Statistical assessment of congruence among phylogeographic histories of three avian species in the California Floristic Province. *Ornithological Monographs*, **63**, 96-109.
- Byun, S., A., Koop, B. F., Reimchen, R. E. 1997.** North American black bear mtDNA phylogeography: implications for morphology and the Haida Gwaii glacial refugium controversy. *Evolution*, **51**, 1647-1653.
- Calsbeek, R., Thompson, J. N., Richardson, J. E. 2003.** Patterns of molecular evolution and diversification in a biodiversity hotspot: The California Floristic Province. *Molecular Ecology*, **12**, 1021-1029.
- Chamberlain, C., P., Poage, M. A. 2000.** Reconstructing the paleotopography of mountain belts from the isotopic composition of authigenic minerals. - *Geology*. **28**: 115-118.
- Cook, J., A., Dawson, N. G., MacDonald, S. O. 2006.** Conservation of highly fragmented systems: The north temperate Alexander Archipelago. *Biological conservation*, **133**, 1-15.
- Curry, R., L. 2005.** Hybridization in chickadees: much to learn from familiar birds. *Auk*, **122**, 747-758.
- Davis, L., A., Roalson, E., H., Cornell, K., L., McClannahan, K., D., Webster, M., S. 2006.** Genetic divergence and migration patterns in a North American passerine bird: implications for evolution and conservation. *Molecular Ecology*, **15**, 2141-2152.

- Ehlers, J., Gibbard, P., L. 2004.** Extent and chronology of Glaciation. North America. Elsevier Science, Volume 2: Amsterdam 450pp.
- Fry, A., J., Zink, R., M. 1998.** Geographic analysis of nucleotide diversity and song sparrow (Aves: Emberizidae) population history. *Molecular Ecology*, **7**, 1303-1313.
- Funk, W., C., Forsman, E., D., Mullins, T., D., Haig, S., M. 2008.** Introgression and dispersal among spotted owl (*Strix occidentalis*) subspecies. *Evolutionary Applications*, **1**, 161-171.
- Gerhardt, R., Stermer, C., Ernest, H., B. 2010.** Range-wide genetic differentiation among North American great gray owls (*Strix nebulosa*) reveals a distinct lineage restricted to the Sierra Nevada, California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**, 212-221.
- Gill, F., B., Slikas, B. 1992.** Patterns of mitochondrial DNA divergence in North American tested titmice. *Condor*, **94**, 20-28.
- Gill, F., B., Mostrom, A., M. 1993.** Speciation in North American chickadees: 1. Patterns of mtDNA genetic divergence. *Evolution*, **47**, 195-212.
- Gill, F., B., Slikas, B., Agro, D. 1999.** Speciation in North American chickadees: II. Geography of mtDNA haplotypes in *Poecile carolinensis*. *Auk*, **116**, 274-277.
- Green, M., C., Waits, J., L., Avery, M., L., Tobin, M., E., Leberg, P., L. 2006.** Microsatellite variation of double-crested cormorant populations in eastern North America. *Journal of Wildlife Management*, **70**, 579-583.
- Greenlaw, J., S. 1993.** Behavioral and morphological diversification in sharp-tailed sparrows (*Ammodramus caudacutus*) of the Atlantic coast. *Auk*, **110**, 286-303.
- Hackett, S., J. 1993.** Phylogenetic and biogeographic relationships in the neotropical genus *Gymnopathys* (Formicariidae). *Auk*, **107**, 473-489.
- Haig, S., M., Mullins, T., D., Forsman, E., D. 2004.** Subspecific relationships and genetic structure in the spotted owl. *Conservation Genetics*, **5**, 683-705.
- Harris, R., J., Reed, J., M. 2002.** Behavioral barriers to non-migratory movements of birds. *Annales Zoologici Fennici*, **39**, 275-290. ex Pierson, J., C., Allendorf, F., W., Saab, V., Drapeau, P., Schwartz, M., K. 2010. Do male and female black-backed woodpeckers respond differently to gaps in habitat? - *Evolutionary Applications*. **3**: 263-278.
- Hewitt, G. 2000.** The genetic legacy of the Quaternary ice ages. - *Nature*. **405**: 907-913.
- Hubbard, J., P. 1973.** Avian evolution in the aridlands of North America. *Living Bird*, **12**, 155-196. ex Zink, R., M., Blackwell, R., C. 1998a. Molecular systematics of the scaled quail complex (genus *Callipepla*). *Auk*, **115**, 394-403.

- Hudson, R.,R., Coyne, J., A. 2002.** Mathematical consequences of the genealogical species concept. *Evolution*, **56**, 1557-1565.
- Hull, J., M., Keane, J., J., Savage, W., K., Godwin, S., A., Shafer, J., A., Jepsen, E., P., Hodgman, T., P., Shriver, W., G., Vickery, P., D. 2002.** Redefining range overlap between the sharp-tailed sparrows of coastal New England. *Willson Bulletin*, **114**, 38-43.
- Hull, J., M., Girman, D., J. 2005.** Effects of Holocene climate change on the historical demography of migrating sharp-shinned hawks (*Accipiter striatus velox*) in North America. *Molecular Ecology*, **14**, 159-170.
- Hull, J., M., Strobel, B., N., Boal, C., W., Hull, A., C., Dykstra, Ch., R., Irish, A., M., Fish, A., M., Ernest, H., B. 2008.** Comparative phylogeography and populaton genetics within *Buteo lineatus* reveals evidence of distinct evolutionary lineages. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **49**, 988-996.
- Hull, J., M., Keane, J., J., Savage, W., K., Godwin, S., A., Shafer, J., A., Jepsen, E., P., Gerhardt, J., Stermer, C., Ernest, H., B. 2010.** Range-wide genetic differentiation among North American great gray owls (*Strix nebulosa*) reveals a distinct lineage restrected to the Sierra Nevada, California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **56**, 212-221.
- Irwin, D., E., Brelsford, A., Toews, P., L., MacDonald, C., Phinney, M. 2009.** Extensive hybridization in a contact zone between MacGillivray's warblers *Oporornis tolmiei* and mourning warblers *O. philadelphia* detected using molecular and morphological analyses. *Journal of Avian biology*, **40**, 539-552.
- Jacobs, D. K., Haney, T. A., Louie, K. D. 2004.** Genes, diversity, and geologic process on the Pacific coast. *Annual Review of Earth and Planetary Sciancies*, **32**, 601-652.
- Johnson, N., K., Cicero, C. 2002.** The role of ecologic diversification in sibling speciation of *Empidonax* flycatchers (Tyrannidae): multigene evidence from mtDNA. *Molecular Ecology*, **11**, 2065-2081.
- Jones, K., L., Krapu, G., L., Brandt, D., A., Ashley, M., V. 2005.** Population genetic structure in migratory sandhill cranes and the role of Pleistocene glaciations. *Molecular Ecology*, **14**, 2645-2657.
- Kimura, M., Clegg, M., Lovette, I., J., Holder, K., R., Girman, D., J., Milá, B., Wade, P., Smith, T., B. 2002.** Phylogeographical approaches to assessing demographic connectivity betweenbreeding and overwintering regions in a Nearctic-Neotropical warbler (*Wilsonia pusilla*). *Molecular Ecology*, **11**, 1605-1616.

- Klein, N., K., Brown, W., L. 1994.** Intraspecific molecular phylogeny in the yellow warbler (*Dendroica petechia*), and implications for avian biogeography in the West Indies. *Evolution*, **48**, 1914-1932.
- Klicka, J., Zink, R., M. 1997.** The importance of recent ice ages in speciation: a failed paradigm. *Science*, **277**, 1666-1669.
- Klicka, J., Zink, R., M. 1999.** Pleistocene effects on North American songbird evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **266**, 695-700.
- Koch, R., F., Courchesne, A., E., Collins, C., T. 1970.** Sexual differences in foraging behavior of white-headed woodpeckers. *Bulletin of the Southern California Academy of Science*, **69**, 60-64.
- Kuchta, S., R., Meyer, D. 2001.** A genealogical view of geographical variation. *Molecular Ecology*, **10**, 2569-2576.
- Kumar, S. 2005.** Molecular clocks: four decades of evolution. *Nature*, **6**, 654-662.
- Lindell, J., Ngo, A., Murphy, R., W. 2006.** Deep genealogies and the mid-peninsular seaway of Baja California. *Journal of biogeography*, **33**, 1327-1331.
- Lovette, I., J., Clegg, S., M., Smith, T., B. 2004.** Limited utility of mtDNA markers for determining connectivity among breeding and overwintering locations in three Neotropical migrant birds. *Conservation Biology*, **18**, 156-166.
- Lovette, I., J. 2004.** Mitochondrial dating and mixed support for the “2% rule“ in birds. *Auk*, **121**, 1-6.
- Manthey, J., D., Klicka, J., Spellman, G., M. 2011.** Cryptic diversity in a widespread North American songbird: Phylogeography of the brown-creeper (*Certhia americana*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **58**, 502-512.
- McCracken, K., G., Johnson, W., P., Sheldon, F., H. 2001.** Molecular population genetics, phylogeography, and conservation biology of the mottled duck (*Anas fulvigula*). *Conservation Genetics*, **2**, 87-102.
- McKay, B., D. 2009.** Evolutionary history suggests rapid differentiation in the yellow-throated warbler *Dendroica dominica*. *Journal of Avian Biology*, **40**, 181-190.
- Milá, B., Smith, T., B., Wayne, R., K. 2007.** Speciation and rapid phenotypic differentiation in the yellow-rumped warbler *Dendroica coronata* complex. *Molecular Ecology*, **16**, 159-173.
- Milot, E., Gibbs, H., L., Hobson, K., A. 2000.** Phylogeography and genetic structure of the yellow warbler (*Dendroica petechia*). *Molecular Ecology*, **9**, 667-681.



- Moldenhauer, R., R., Regelski, D., J. 1996.** Northern Parula (*Parula americana*). In The birds of North America, no. 215 (A. Poole and F. Gill, Eds.). Academy of Natural Sciences, Philadelphia, and American Ornithologists Union, Washington, D. C. ex Gill, F., B., Slikas, B., Agro, D. 1999. Speciation in North American chickadees: II. Geography of mtDNA haplotypes in *Poecile carolinensis*. - *The Auk*, 116: 274-277.
- Moore, W., S., Graham, J., H., Price, J., T. 1991.** Mitochondrial DNA variation in the northern flicker (*Colaptes auratus*, Aves). *Molecular Biology and Evolution*, **8**, 327-344.
- Newton, I. 2003.** *The speciation and biogeography of birds*. London, Academic Press.
- Norris, R. M., Webb, R. W. 1990.** *Geology of California*. 2nd ed. Wiley, New York.
- Peters, J., L., Gretes, W., Omland, K., E. 2005.** Late Pleistocene divergence between eastern and western populations of wood ducks (*Aix sponsa*) inferred by the 'isolation with migration' coalescent method. *Molecular Ecology*, **14**, 3407-3418.
- Phillimore, A., B., Owens, P., F. 2006.** Are subspecies useful in evolutionary and conservation biology? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **273**, 1049-1053.
- Pielou, E., C. 1991.** "After the Ice Age". - The University of Chicago Press, Chicago.
- Pierson, J., C., Allendorf, F., W., Saab, V., Drapeau, P., Schwartz, M., K. 2010.** Do male and female black-backed woodpeckers respond differently to gaps in habitat? *Evolutionary Applications*, **3**, 263-278.
- Porter, S., C. 1989.** Some geological implications of average Quaternary glacial conditions. *Quaternary Research*, **32**, 245-261.
- Proudfoot, G., A., Honeycutt, R., L., Slack, R., D. 2006.** Mitochondrial DNA variation and phylogeography of the ferruginous pygmy-owl (*Glaucidium brasilianum*). *Conservation Genetics*, **7**, 1-12.
- Proudfoot, G., A., Gehlbach, F., R., Honeycutt, R., L. 2007.** Mitochondrial DNA variation and phylogeography of the eastern and western screech-owls. *Condor*, **109**, 617-627.
- Pruett, C., L., Winker, K. 2005.** Northwestern song sparrow population show genetic effects of sequential colonization. *Molecular Ecology*, **14**, 1421-1432.
- Rhymer, J., M., Fain, M., G., Austin, J., E., Johnson, D., H., Krajewski, C. 2001.** Mitochondrial phylogeography, subspecific taxonomy, and conservation genetics of sandhill cranes (*Grus canadensis*; Aves: Gruidae). *Conservation Genetics*, **2**, 203-218.

- Rhymer, J., M., McAuley, D., G., Ziel, H., L. 2005.** Phylogeography of the american woodcock (*Scolopax minor*): are management units based on band recovery data reflected in genetically based management units. *Auk*, **122**, 1149-1160.
- Riddle, B., R. 1996.** The molecular phylogeographic bridge between deep and shallow history in continental biotas. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 207-211.
- Riddle, R., B., Hafner, D., J., Alexander, L., F., Jaeger, J., R. 2000.** Cryptic vicariance in the historical assembly of a Baja California peninsular desert biota. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**, 14438-14443.
- Riddle, B., R., Hafner, D., J. 2006.** A step-wise approach to integrating phylogeographic and phylogenetic biogeographic perspectives on the history of a core North American warm deserts biota. *Journal of arid environments*, **66**, 435-461.
- Rising, J., D., Avise, J., C. 1993.** Application of genealogical-concordance principles to the taxonomy and evolutionary history of the sharp-tailed sparrow (*Ammodramus caudacutus*). *Auk*, **110**, 844-856.
- Rohwer, S., Bermingham, E., Wood, C. 2001.** Plumage and mitochondrial DNA haplotype variation across a moving hybrid zone. *Evolution*, **55**, 405-422.
- Rojas-Soto, O., R., Monteros, A., E., Zink, R., M. 2008.** Phylogeography and patterns of differentiation in the curve-billed thrasher. *Condor*, **109**, 456-463.
- Ruegg, K., C., Hijmans, R., J., Moritz, C. 2006.** Climate change and the origin of migratory pathways in the Swainson's thrush, *Catharus ustulatus*. *Journal of Biogeography*, **33**, 1172-1182.
- Ruegg, K., C., Smith, T., B. 2002.** Not as the crow flies: a historical explanation for circuitous migration in Swainson's thrush (*Catharus ustulatus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**, 1375-1381.
- Savage, J., M. 1960.** Evolution of a peninsular herpetofauna. *Systematic Zoology*, **9**, 184-212.
- Upton, D., E., Murphy, R., W. 1997. Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: support for a mid-peninsular seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **8**, 104-113.
- Sgariglia, E. A., Burns, K. J. 2003.** Phylogeography of the california thrasher (*Toxostoma redivivum*) based on nested-clade analysis of mitochondrial-DNA variation. *Auk*, **120**, 346-361.
- Shields, G., F., Wilson, A., C. 1987.** Calibration of mitochondrial evolution in geese. *Journal of Molecular Evolution*, **24**, 212-217.

- Shulter, D., Weatherhead, P., J. 1990.** Targets of sexual selection: song and plumage of wood warblers. *Evolution*, **44**, 1967-1977.
- Slatkin, M. 1987.** Gene flow and the geographic structure of the natural populations. *Science*, **236**, 787-792.
- Soltis, D., E., Morris, A., B., McLachlan, J., S., Manos, P., S., Soltis, P., S. 2006.** Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology*, **15**, 4261-4293.
- Spellman, G., M., Klicka, J. 2007.** Phylogeography of the white-breasted nuthatch (*Sitta carolinensis*): diversification in North American pine and oak woodlands. *Molecular Ecology*, **16**, 1729-1740.
- Stanley, S., M. 1986.** Anatomy of a regional mass extinction: Plio-Pleistocene decimation of the western Atlantic bivalve fauna. *Palaios*, **1**, 17-36. ex Soltis, D., E., Morris, A., B., McLachlan, J., S., Manos, P., S., Soltis, P., S. 2006. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Molecular Ecology*. **15**. 4261-4293.
- Topp, C., M., Winker, K. 2008.** Genetic patterns of differentiation among five landbird species from the Queen Charlotte Islands, British Columbia. *Auk*, **125**, 461-472.
- Upton, D., E., Murphy, R., W. 1997.** Phylogeny of the side-blotched lizards (Phrynosomatidae: *Uta*) based on mtDNA sequences: support for a mid-peninsular seaway in Baja California. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **8**, 104-113.
- VanDevender, T., R., Martin, P., S., Betancourt, J., L. 1990.** Martin Packrat Middens: The Last 40,000 Years of Biotic Change, University of Arizona Press, Tuscon, AZ. ex Manthey, J., D., Klicka, J., Spellman, G., M. 2011. Cryptic diversity in a widespread North American songbird: Phylogeography of the brown-creeper (*Certhia americana*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **58**, 502-512.
- Van Wagner, C., E., Baker, A., J. 1990.** Association between mitochondrial DNA and morphological evolution in Canada geese. *Journal of Molecular Evolution*, **31**, 373-382.
- Veit, M., L., Robertson, R., J., Hamel, P., B., Friesen, V., L. 2005.** Population genetic structure and dispersal across a fragmented landscape in cerulean wrblers (*Dendroica cerulea*). *Conservation Genetics*, **6**, 159-174.
- Wade, T., G., Riitters, K., H., Wickham, J., D., Jones, K., B. 2003.** Distribution and causes of global forest fragmentation. *Conservation Ecology*. **7**, 7-22.

- Waits, J., L., Avery, M., L., Tobin, M., E., Leberg, P., L. 2003.** Low mitochondrial DNA variation in double-crested cormorants in eastern North America. *Waterbirds*, **26**, 196-200.
- Weir, J., T., Schluter, D. 2004.** Ice sheets promote speciation in boreal birds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 1881-1887.
- Weir, J., T., Schluter, D. 2008.** Calibrating the avian molecular clock. *Molecular Ecology*, **17**, 2321-2328.
- Williams, J., W. 2003.** Variations in tree cover in North America since the last glacial maximum. *Global Planet. Change*, **35**, 1-23.
- Woolfenden, W. B. 1996.** Quaternary vegetation history, p. 47-70. In Sierra Nevada ecosystem project: final report to congress. Vol. II. Centers for Water and Wildland Resources, University of California, Davis, CA.
- Zink, R., M., Avise, J., C. 1990.** Patterns of mitochondrial DNA and allozyme evolution in the avian genus *Ammodramus*. *Systematic Zoology*, **39**, 148-161. ex Rising, J., D., Avise, J., C. 1993. Application of genealogical-concordance principles to the taxonomy and evolutionary history of the sharp-tailed sparrow (*Ammodramus caudacutus*). *Auk*, **110**, 844-856.
- Zink, R., M., Rootes, W., L., Dittmann, D., L. 1991.** Mitochondrial DNA variation, population structure, and evolution of the common grackle (*Quiscalus quiscula*). *Condor*, **93**, 318-329.
- Zink, R., M., Dittmann, D. L. 1993a.** Gene flow, refugia, and geographic variation in the song sparrow (*Melospiza melodia*). *Evolution*, **47**, 717-729.
- Zink, R., M., Dittmann, D., L. 1993b.** Population structure and gene flow in the chipping sparrow and a hypothesis for evolution in the genus *Spizella*. *Wilson Bulletin*, **105**, 399-413.
- Zink, R., M. 1994.** The geography of mitochondrial DNA variation, population structure, hybridization, and species limits in the fox sparrow (*Passerella iliaca*). *Evolution*, **48**, 96-111.
- Zink, R., M., Kale, H., W. 1995.** Conservation genetics of the extinct dusky seaside sparrow *Ammodramus maritimus nigrescens*. *Biological Conservation*, **74**, 69-71.
- Zink, R., M., McKittrick, M., C. 1995.** The debate over species concepts and its implications for ornithology. *Auk*, **112**, 701-719.

- Zink, R., M., Slowinski, J., B. 1995.** Evidence from molecular systematics for decreased avian diversification in the Pleistocene Epoch. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, **92**, 5832-5835.
- Zink, R., M., Rohwer, S., Andreev, A., V., Dittmann, D., L. 1995.** Trans-Beringia comparisons of mitochondrial DNA differentiation in birds. *Condor*, **97**, 639-649.
- Zink, R., M. 1996a.** Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution*, **50**, 308-317.
- Zink, R., M. 1996b.** Species concepts, speciation, and sexual selection. *Journal of Avian Biology*, **27**, 1-6.
- Zink, R., M., Blackwell, R., C. 1997.** Species limits in the le conte's thrasher. *Condor*, **99**, 132-138.
- Zink, R., M., Blackwell, R., C. 1998a.** Molecular systematics of the scaled quail complex (genus *Callipepla*). *Auk*, **115**, 394-403.
- Zink, R., M., Blackwell, R., C. 1998b.** Molecular systematics and biogeography of aridland gnatcatchers (genus *Polioptila*) and the evidence supporting species status of the california gnatcatcher (*Polioptila californica*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **9**, 26-32.
- Zink, R., M., Weller, S., J., Blackwell, R., C. 1998.** Molecular phylogenetics of the avian genus *Pipilo* and a biogeographic argument for taxonomic uncertainty. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **10**, 191-201.
- Zink, R., M., Dittmann, D., L., Klicka, J., Blackwell-Rago, R., C. 1999.** Evolutionary patterns of morphometrics, allozymes, and mitochondrial DNA in thrashers (genus *Toxostoma*). *Auk*, **116**, 1021-1038.
- Zink, R., M., Blackwell-Rago, R., C. 2000.** Species limits and recent population history in the curve-billed thrasher. *Condor*, **102**, 881-886.
- Zink, R., M., Barrowclough, G., F., Atwood, J., L., Blackwell-Rago, R., C. 2000a.** Genetics, taxonomy, and conservation of the threatened california gnatcatcher. *Conservation Biology*, **14**, 1394-1405.
- Zink, R., M., Blackwell-Rago, R., C., Ronquist, F. 2000b.** The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **267**, 497-503.
- Zink, R., M., Kessen, A., E., Line, T., V., Blackwell-Rago, R., C. 2001.** Comparative phylogeography of some aridlands bird species. *Condor*, **103**, 1-10.

- Zink, R. M. 2002.** Methods in comparative phylogeography, and their application to studying evolution in the North American aridlands. *Integrative and Comparative Biology*, **42**, 953-959.
- Zink, R., M., Weckstein, J., D. 2003.** Recent evolutionary history of the fox sparrows (genus: *Passerella*). *Auk*, **120**, 522-527.
- Zink, R., M. 2004.** The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **271**, 561-564.
- Zink, R., M., Klicka, J., Barber, B., R. 2004.** The tempo of avian diversification during the Quaternary. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **359**, 215-220.
- Zink, R., M., Rising, J., D., Mockford, S., Horn, A., G., Wright, J., M., Leonard, M., Westberg, M., C. 2005.** Mitochondrial DNA variation, species limits, and rapid evolution of plumage coloration and size in the savannah sparrow. *Condor*, **107**. 21-28.
- Zink, R., M. 2008.** Microsatellite and mitochondrial DNA differentiation in the fox sparrow. *Condor*, **110**, 482-492.
- Zink, R., M. 2010.** Drawbacks with the use of microsatellites in phylogeography: the song sparrow *Melospiza melodia* as a case study. *Journal of Avian Biology*, **41**, 1-7.