

# Ringspecies, Semispecies, Superspecies

---

Raguž, Nikolina

Undergraduate thesis / Završni rad

2009

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:819695>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2024-07-03**



Repository / Repozitorij:

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
PRIRODOSLOVNO–MATEMATIČKI FAKULTET  
BIOLOŠKI ODSJEK

**RINGSPECIES, SEMISPECIES, SUPERSPECIES**

SEMINARSKI RAD

Nikolina Raguž  
Preddiplomski studij biologije  
(Undergraduate Study of Biology)  
Mentor: doc. dr. sc. Mladen Kučinić

Zagreb, 2009.

# SADRŽAJ

<b>1. UVOD</b> .....	<b>1</b>
<b>2. POJAM VRSTA ILI SPECIES</b> .....	<b>3</b>
<b>3. RINGSPECIES</b> .....	<b>4</b>
3.1. <i>GALEBOVI RODA LARUS</i> .....	5
3.2. <i>KALIFORNIJSKI SALAMANDAR</i> .....	7
3.3. <i>ZELENI SLAVUJ</i> .....	8
<b>4. SEMISPECIES</b> .....	<b>9</b>
4.1. <i>ROD EREBIA</i> .....	10
<b>5. SUPERSPECIES</b> .....	<b>13</b>
5.1. <i>ROD PUFFINUS</i> .....	13
<b>6. ZAKLJUČAK</b> .....	<b>14</b>
<b>7. LITERATURA</b> .....	<b>16</b>
<b>8. SAŽETAK</b> .....	<b>17</b>
<b>9. SUMMARY</b> .....	<b>17</b>

# 1.UVOD

Nerijetko su nove spoznaje potresale svijet mijenjajući cjelokupni način života i razmišljanja ljudi. Spoznaje u tehnologiji donosile su napredak olakšavajući život pa su kao takve brzo i usvojene. Put spoznaje ideja i misli o životu, zbog neopipljivosti, bio je puno teže prihvaćen.

Ljudi koji su dolazili do nekih spoznaja nosili su težak teret oštre kritike na svojim leđima koji, vjerujem, većina njih nije uspjela izdržati. Ipak, pojedinci su uspjeli dokazati da su u pravu i promijeniti način viđenja svijeta što danas nazivamo revolucijama, a ljude koji su bili zaslužni za njih smatramo izrazito velikim ličnostima.

Jedna od tih ličnosti je u 16. stoljeću promijenila predodžbu o Zemlji. Nikola Kopernik je svojim radom samo htio poboljšati dotadašnje astronomske modele, no otkrio je nešto čemu će posvetiti cijeli svoj život. Otkrio je da se Zemlja okreće oko Sunca. Kako se u tom razdoblju slika svijeta temeljila na geocentrizmu, pažljivo je ispitivao svaku i najmanju dvojbu tako je jednom izjavio: „Moguće je da će biti brbljavaca koji će si, premda o tome nemaju pojma, uzimati za pravo suditi o astronomskim pitanjima i, tumačeće po vlastitom nahođenju pojedine navode iz Biblije, moj rad smatrati netočnim i cenzurirati ga.“ Objavljivanje svog rada doživjet će u samrtničkoj postelji.

Spoznaje Nikole Kopernika u sljedećem stoljeću potvrđuje Galileo Galilei upotrebom teleskopa koje je sam izrađivao. Smatraju ga prvim znanstvenikom modernog doba koji je zastupao novo načelo znanosti. Svako je znanje prolazno, a točno je samo dok se ne dokaže kao pogrešno. I samo pomnim promatranjem mogu se istraživati prirodne znanosti.

Dok je ostatak svijeta, ovijen koprenom raznih manipulacija sporio oko ovih novih otkrića, neki pojedinci su počeli promatrati i zapisivati. Tako je Charles Darwin, iako nije jedini došao do istog otkrića, potresao nanovo svijet svojom teorijom evolucije na kojoj se danas temelji znanost i čovjekovo shvaćanje života. Eksperiment postaje glavno oruđe suvremene znanosti. Teorija evolucije danas je općeprihvaćena, no još uvijek trpi kritike i iziskuje od znanstvenika stalno dokazivanje. Ponekad u toj potrazi za novim dokazima ili novim spoznajama znanstvenici nailaze na neočekivane stvari. Nailazeći istraživanjima na uzorke koji pokazuju odstupanja dvojbe se produbljuju, a istraživanja postaju zahtjevnija.

Davno prije pojavljivanja spomenutih revolucionarnih ideja u čovjekovo razmišljanje, ljudi su klasificirali svijet oko sebe. Carl Linné je svojom binarnom nomenklaturom ponudio jednostavan model imenovanja vrsti koji koristimo i danas, no problem koji još nije ponudio konačno rješenje je pitanje same definicije vrste. Ovaj seminarski rad obrađuje nekoliko pojava koje pokazuju zašto je to tako. Pojmovi ringspecies, semispecies i superspecies temelje se na otkrivenim prijelaznim oblicima koji su sistematiku unijeli dvojbe o kojima sistematičari još uvijek raspravljaju. Pokazuju da je reproduktivnu izoliranost, koja karakterizira samu definiciju vrste, često teško utvrditi i ističu geografski izolaciju kao put specijacije, odnosno nastanka nove vrste.

Put spoznaje se razvijao zajedno s čovjekom i ne treba zanemariti veliki broj povijesnih ličnosti koji su dali veliki doprinos. Uvod baziram na kopernikanizmu jer je on prekretnica na put kojim današnja znanost i dalje kroči, a sam po sebi je dokaz da se čovjekovo razmišljanje može promijeniti iz temelja.

## 2. POJAM VRSTA ILI SPECIES

Pojam vrsta ili specijes je preuzet u sistematiku od Raya i Linnéa, a označavao je jasno razlučene biljne i životinjske skupine, čiji individui stoje u međusobnoj rasplodnoj vezi.

Kasnije se ustanovilo da vrste često nisu jasno razlučene, odnosno da postoje neprimjetni prijelazi što je dalo pogrešnu predodžbu pojma vrste kao izogenih jedinica. Danas izogene jedinice nazivamo klonom ili čistom linijom.

Teorija evolucije je učvrstila pojam vrste u znanosti brišući oštre granice između pojedinih oblika organizama. Sistematičari su pojam podvrgli detaljnijim analizama, tako da je naziv vrsta ili specijes označavao skup individua, koji su među sobom morfološki manje ili više slični i neograničeno plodni. Daljnja istraživanja prednost daju fiziološkoj ili rasplodnoj izoliranosti nad stupnjem razlika između dviju skupina.

Definiciju u današnjem obliku koju učimo u školama i na fakultetima dao je E. Mayer u svom djelu *Systematics and the origin of species* 1947.godine: „Vrsta je skupina prirodnih populacija, koje se aktualno ili potencijalno međusobno plode, a rasplodno su izolirane od drugih takvih skupina.“ Naš istaknuti znanstvenik Zdravko Lorković je još 1928. godine zastupao Mayerovo stajalište na koje je kasnije nadodao da kod organizama kod kojih nema spolnog rasploda ne može biti govora o objektivnim vrstama. Vrste su kod takvih organizama samo konvencionalno postavljene na analogiji svojih morfoloških i fizioloških oznaka s takvim oznakama kod vrste sa spolnim rasplodom ( Lorković,1953).

Utvrđivanje stvarne rasplodne izoliranosti je kod sistematičara uvijek bilo teško. Oni o toj izoliranosti zaključuju na temelju morfoloških i horoloških karakteristike koje su popratna pojava rasplodne izoliranosti. Lorković ističe da nema jasne formulacije tih popratnih pojava. Na taj način počinju detaljnija istraživanja prijelaznih oblika za čijim čvrstim dokazima znanost još uvijek traga.

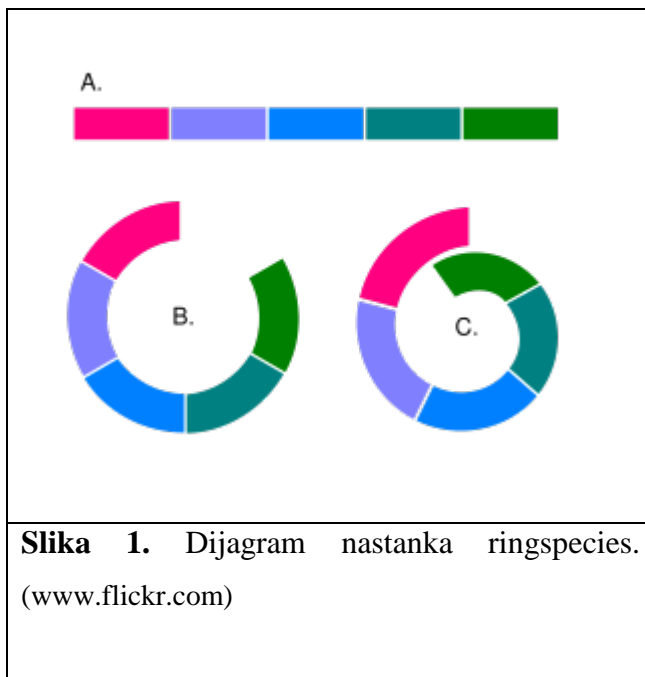
### 3. RINGSPECIES

Ringspecies predstavljaju zanimljiv problem onima koji ne vjeruju da evolucija stvara nove vrste, a isto tako i onima koji živi svijet žele podijeliti na zasebne vrste.

Pojam ringspecies u biologiji označava seriju susjednih, međusobno križanih populacija kao intermedijare koji povezuju dvije reproduktivno izolirane populacije. Serija susjednih populacija nije pravocrtna. Često reproduktivno izolirane populacije koegzistiraju na istom geografskom području tako da kao rezultat nastane kružni uzorak (Slika 1).

Populacije su u tom kružnom uzorku raširene duž velikog područja.

Znanstvenici koji proučavaju ovaj fenomen smatraju da prirodne varijacije unutar ovih populacija mogu postati tako velike da kao krajnji rezultat nastaju dvije odvojene vrste. Teoretski model pretpostavlja da se specijacija može pojaviti uz protok gena kada postoji divergentna ekološka selekcija i da geografska diferencijacija povećava vjerojatnost specijacije (Irwin D.E., Irwin J.H., Price T.D., 2001.).



Ringspecies se slikovito mogu prikazati dijagramom ( Slika 1). Obojena crta prikazuje određeni broj prirodnih populacija, svaka populacija je prikazana drugom bojom, varirajući unutar linije ( postupna promjena u uvjetima polagano dovodi do drugačijih karakteristika koje prevladavaju u organizmima ). Takva varijacija se može pojaviti u ravnoj crti (npr. na obronku planine, A) ili se može savijati u krug (npr. obalno područje nekog jezera,B).

U slučaju kada se linija savija udesno, populacije koje se nalaze jedna do druge, međusobno se mogu razmnožavati unutar linije, ali u točki gdje početak dolazi do kraja (oznaka C), akumulirale su se genetičke razlike. One onemogućuju razmnožavanje što je na dijagramu prikazano pukotinom između ružičastog i zelenog kraja. Populacijama koje se mogu međusobno razmnožavati u ovoj cirkularnoj grupi je kolektivno pripisan naziv ringspecijes.

### 3.1. Galebovi roda *Larus*

Rod *Larus* je veliki rod galebova koji su rasprostranjeni širom svijeta, ali su najviše zastupljeni na sjevernoj polutki. Do nedavno, većina je galebova smješтана u ovaj rod, ali nova istraživanja su pokazala da je ova skupina polifiletička.

Općenito su velike ptice, tipično sive ili bijele, često s crnim oznakama na glavi ili krilima. Taksonomija kompleksa srebrnastog galeba (*Larus argentatus* Pontoppidan) i smeđeg galeba (*Larus fuscus* Linnaeus) je jako komplicirana. Pojedini autori prepoznaju u tom kompleksu dvije do osam različitih vrsti.

Kako je rod *Larus* klasični primjer ringspeciesa, osobi koja ne zna problem njihove taksonomije, on može biti veoma kontradiktoran. Tako sam kod prijevoda teksta s engleskog naišla na brojne vrste koje se spominju u primjeru (Tablica 1) što se ne uklapa u samu definiciju ringspecies jer je pojam same vrste definiran na temelju reproduktivne izoliranosti dok se u ringspecies intermedijari međusobno križaju.

Engleski naziv	Latinski naziv	Hrvatski naziv
1. Herring Gull	<i>Larus argentatus</i> Pontoppidan, 1763	Srebrnasti galeb
2. American Herring Gull	<i>Larus smithsonianus</i> Coues, 1862	Američki srebrnasti galeb
3. East Siberian Herring Gull	<i>Larus vegae</i> Palmén, 1887	Istočnosibirski galeb
4. Birula's Gull	<i>Larus vegae birulai</i>	nema hrvatski naziv
5. Heuglin's Gull	<i>Larus heuglini</i> Bree, 1876	Sibirski galeb
6. Lesser Black-backed Gull	<i>Larus fuscus</i> Linnaeus, 1758	Tamnoleđi galeb

**Tablica 1.** Galebovi roda *Larus*

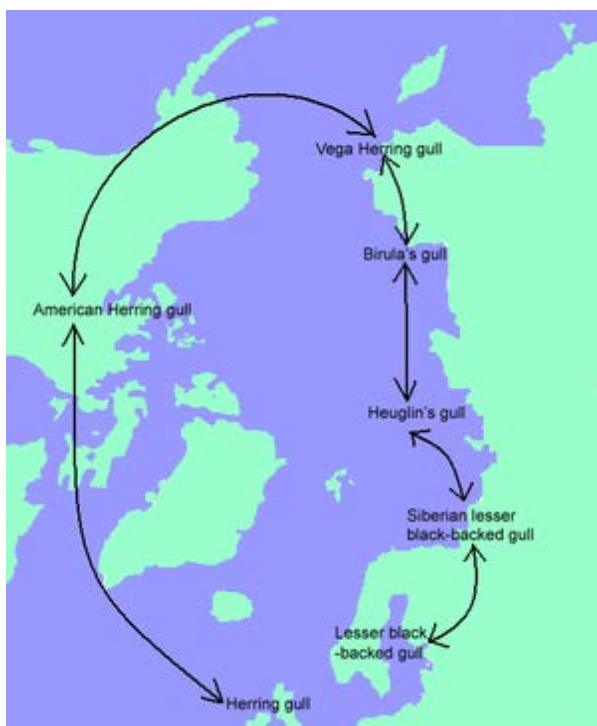


Kako bi opisala kružni uzorak koji je otkriven kod ovog roda koristit ću latinska imena, ali napominjem da s obzirom na samu definiciju javlja se problem imenovanja ringspeciesa koju bi možda riješio prijedlog Lorkovića za imenovanje semispecijesa što će biti objašnjeno u daljnjem tekstu seminarskog rada. Problem definicije je u tome kako kvantitativno odrediti cijeli krug kao jednu vrstu unatoč činjenici da se ne mogu sve jedinice međusobno razmnožavati, ili kako klasificirati svaku populaciju kao udaljene vrste unatoč činjenici da se može razmnožavati sa svojim najbližim susjedom.

Dakle, *L. argentatus*, koji primarno živi u Velikoj Britaniji i Irskoj može se križati s *L. smithsonianus* koji živi u Sjevernoj Americi. Tako nadalje, redom kojim su navedeni u tablici, *L. smithsonianus* se može križati s *L. vegae*, a on se pak može križati s *L. vegae birulai* itd (Slika 2).

Krug ide do zadnjeg, *L. fiscus* koji živi u Sjeverozapadnoj Europi uključujući i Veliku Britaniju. *L. fiscus* i *L. argentatus* su dostatno različiti i ne mogu međusobno križati tako da je grupa galebova kontinuirana osim u Europi gdje se linije susreću.

Nedavno objavljen rad u genetici pokazuje da je ovaj primjer mnogo kompliciraniji nego što je ovdje prikazano (Lieber S. et al, 2004.).

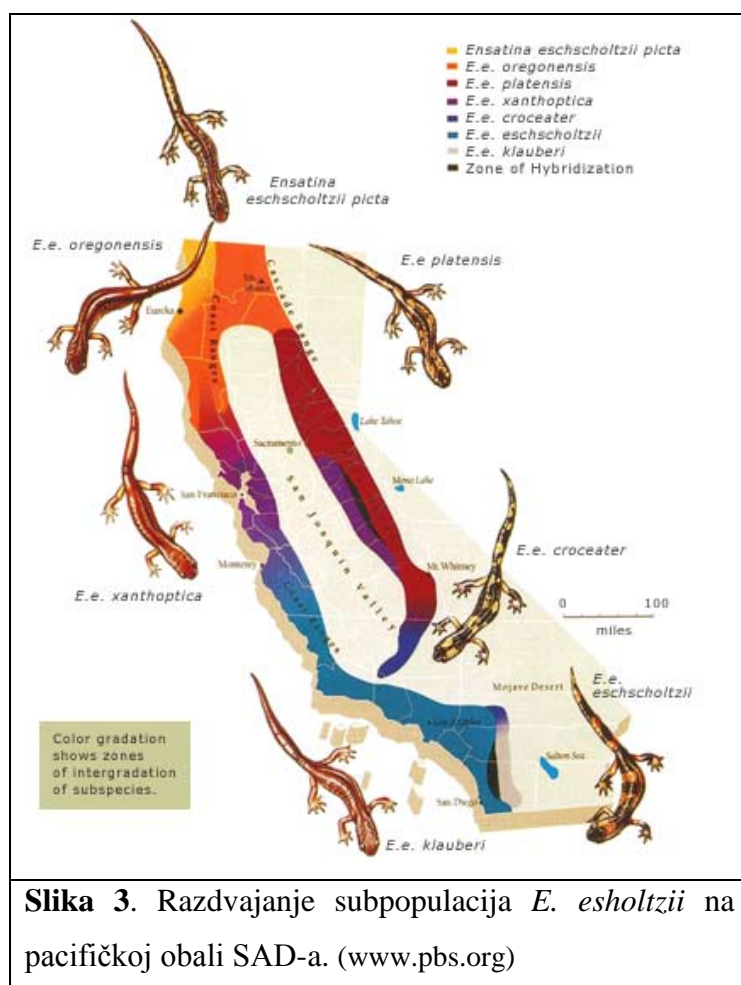


**Slika 2.** Križanje galebova iz roda *Larus* oko Arktika.

(en.wikipedia.org)

### 3.2. Kalifornijski salamandar

Kalifornijski salamandar (*Ensatina escholtzii*) dobro je proučen primjer ringspecies. Nastanjuje pacifičku obalnu regiju u Sjedinjenim Američkim Državama. Svi predstavnici roda *Ensatina* na ovom području potječu od zajedničkog pretka, pronađen je samo jedan oblik. Kako se populacija širi prema jugu, subpopulacije se prilagođavaju na novi okoliš s obje strane doline San Joaquin u središnjoj Kaliforniji. Ovdje se populacija razdvaja na dvije različite grupe (Slika 3).



**Slika 3.** Razdvajanje subpopulacija *E. escholtzii* na pacifičkoj obali SAD-a. (www.pbs.org)

Jedna populacija nastanjuje planine u unutrašnjosti, a karakterizira ju tamna mrlja u kriptičnom uzorku koji joj pomaže u kamuflaži. Druga populacija nastanjuje područja duž obale, više je uniformna i svjetlija sa svijetložutim očima. Koriste mimikriju kako bi nalikovale na smrtonosno otrovnog zapadnog vodenjaka.

Južnije od ovog područja ove dvije populacije koegzistiraju na istom području, ali se međusobno ne razmnožavaju.

Ovaj primjer pokazuje kako je ono što je izgledalo da su dvije vrste, zapravo jedna vrsta s nekoliko podvrsta koje se međusobno križaju te da su sve pridružene jednom krugu. Podjela nije apsolutna. Neki članovi subpopulacije još uvijek pronalaze jedni druge i stvaraju hibride koji izgledaju zdravi i snažno, no nisu dobro kamuflirani pa postaju laka meta predatorima, a osim toga, teško pronalaze partnere za razmnožavanje. Ove dvije činjenice im onemogućavaju sjedinjenje iako postoji mogućnost križanja.

Na samom jugu separacija je vremenski uzrokovala reproduktivnu izoliranost između dviju populacija tako da se tu zatvara krug.

### **3.3. Zeleni slavuj**

Znanstvenici sa Sveučilišta u Kaliforniji svoja istraživanja radili su promatrajući populacije zelenog slavuja (*Phylloscopus trochiloides* Sundevall, 1837). Smatraju da je *P. trochiloides* ringspecijes u kojoj su dvije sjeverne ekspanzije oko Tibetanskog platoa popraćene paralelnom evolucijom u morfologiji, ekologiji, te dužini i složenosti pjesme (Irwin D.E., Irwin J.H., Price T.D., 2001.). Proučavanjem snimki pjeva kod dva reproduktivno izolirana taksona uočili su strukturalne razlike te zaključili da su razlike u pjesmi rezultat paralelne selekcije koja vrši pritisak i povećava složenost tijekom sjeverne ekspanzije.

Dva reproduktivno izolirana taksona žive u središnjem Sibiru, ali su međusobno povezani dugačkim lancem međusobno križanih populacija koje okružuju Tibetanski plato. Molekularni podaci, te klimatske promjene koje su se u prošlosti dogodile na tom području predstavljaju smjer širenja sjeverno, okolo zapadne i istočne strane platoa (Slika 4). Svojim istraživanjima ovi su znanstvenici pokazali kako postepena divergencija pojedinih karakteristika vodi do formiranja novih vrsta.

## 4. SEMISPECIES

Sistematičari su još davno vodili rasprave da li postoje prijelazni oblici između vrsta. Većina ih je zauzimala negativan stav zastupajući konstantnost oznaka vrsta nasuprot povezanosti rasa s prijelaznim oblicima. Pojavio se, naime, problem da li su dvije geografski posve izolirane forme, koje pokazuju dovoljne morfološke razlike, samo rase ili su međusobno specifično diferencirane (t.j. kad bi došle zajedno, da li bi se međusobno plodile ili ne) ili ni jedno ni drugo, nego prijelaz između rase i vrste s nedovoljnom rasplodnom izoliranošću, ali ni s potpunom reproduktivnošću (Lorković Z., 1953.). Pulton je 1903. godine to nazvao problemom alopatrijskih specijesa koji je kasnije preuzeo Mayr.

E. Mayr je 1940. godine prvi predložio termin „semispecies“ za forme koje: „mogu biti izvedeni kao geografski predstavnici neke druge vrste, ali koji su tijekom izolacije razvili morfološke razlike unutar reda, a koje se mogu vidjeti između nedvojbenih vrsta.“

1948. godine S.G. Kiriakoff proširuje tu definiciju dodajući uz geografski, pridjev biološki predstavnici, a 1953. godine Z. Lorković predlaže uvođenje pojma semispecies u sistematiku kao specijalne kategorije. Po njemu bi kategorija semispecies bila prijelazna kategorija koja bi obuhvaćala sve slučajeve nepotpune rasplodne izolacije. Kiriakoff i Lorković, neovisno jedan o drugom, predlažu i imenovanje taksona semispecies kao trinominalni pojam u kojem bi ime vrste bilo smješeno u zagradi, a iza nje bi se nalazilo ime semispecies:

*A-us (b-us) c-us.*

1958. godine Kiriakoff i Lorković predlažu završnu definiciju za semispecies:

„ Semispecies je intraspecijska kategorija koja predstavlja prijelaz između subspecies i species. Semispecies su alopatrijske, ali s oštrom crtom u zoni kontakta ( ako takva postoji ) kao zbroj vrlo ograničenog, ali unatoč tomu vrlo primjetljivog pojavljivanja hibrida uzduž kontaktne linije zbog kojih rasplodna izolacija između semispecies nije potpuna.“

Osim što su u svojim istraživanjima nailazili na krivo sistematizirane vrste jer je dosta sistematičara u prošlosti imenovalo vrste po vlastitom nahođenju i osjećajima, ovdje se javio i drugi problem, kako pouzdano utvrditi reproduktivnu izoliranost. Naime, utvrđeno je da postoje slučajevi kad geografski izolirane forme nisu više prave rase, a nisu još ni prave vrste, tj. reproduktivna izolacija nije potpuna, no takvih slučajeva je malo poznato. Zabilježen je cijeli niz slučajeva u sistematici gdje izolirane geografske rase, odnosno subspecijesi ili

alopatrijske vrste čine mnogobrojne morfološke prijelaze, ali djelomičnu rasplodnu izoliranost je teško utvrditi. Prirodni stupanj mogućnosti kopulacije ostaje obično nepoznat.

Velike životinje nisu pogodne za eksperimentalna istraživanja jer iziskuju mnogo prostora i troškova uzdržavanja, pogotovo za transport iz udaljenih krajeva. Iako su kukci pogodni za ova istraživanja, broj pokusa koji su izvršeni je neznatan.

Znanstvenik koji je odlučio proširi znanje o ovoj problematici je Z. Lorković. Osim što je istraživao učestalost lepidoptera, citogenetskim istraživanjima kariotipa kod leptira izvršio je i eksperimentalna istraživanja rasplodne izoliranosti geografski razlučenih formi leptira.

#### **4.1. Rod *Erebia***

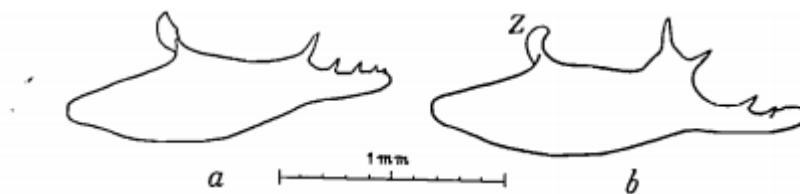
Kod lepidoptera su alopatrijske vrste dosta česta pojava, ali je jako malo o tome poznato. Vjerojatno se većina takvih vrsta smatra geografskim rasama jer između njih nije eksperimentalno dokazana reproduktivna izolacija. Na područjima gdje postoje velike planinske barijere (npr. Azija) poznat je veliki broj geografskih rasa no kod njih nije utvrđen stupanj reproduktivne izolacije. U Europi geografske barijere nisu toliko velike za leptire tako da je broj poznatih slučajeva vrlo rijedak. Lorković je za analizu problema alopatrijskih specijesa odabrao rod *Erebia* kojih je u Europi u njegovo vrijeme zabilježeno 20.

Većina vrsta ovog roda živi u višim planinama iznad 800 m visine, a mnoge pripadaju alpskoj regiji od 1500 m do snježne granice. Nemaju kontinuirani areal, već su razdijeljene na veće ili manje populacije izolirane na planinske masive pa su u svakom većem planinskom masivu diferencirane na posebne rase. Mnoge od tih rasa su geografski potpuno odijeljene, tako da između njih nema nikakvih kontakata. Nakon novijih istraživanja, neke su od tih geografskih rasa ustanovljene kao vrste. Do toga je u prvom redu dovelo točnije poznavanje geografske rasprostranjenosti, gdje se pronašlo, da neke forme dolaze zajedno na istom području, a da ne stvaraju prelazne oblike. Lorković upozorava da nije dovoljna morfološka i zoogeografska analiza, već da je potrebna i ekološka i genetička analiza (uzgoj) kao i analiza fiziološke rasplodne izolacije jer su diferencijacije jako sitne, pa se vrlo lako zabuni.

Za određivanje specifične izolacije, Lorković je odabrao vrstu *Erebia tyndarus*, koju je Warren, na temelju morfoloških i zoogeografskih podataka, podijelio na *E. tyndarus* Esp. i *E. cassioides* R & H. Prije nego što su je rascijepali na više malih vrsta, *E. tyndarus* je bila vrsta koja se protezala od Pirineja, do istočne Sibirijske, čak do Novog Meksika i Colorada u Americi, prebivajući na travnatim površinama visokih planina između 1200 do preko 3000 m

visine. Najprije su od nje odijelili kao pravu vrstu *E. ottomana* H.S., zatim je Warren odijelio od *E. tyndarus* američku formu *callias* Edw. kao posebnu vrstu, i na kraju je isti autor podijelio preostalu euroazijsku skupinu rasa na *E. tyndarus* Esper. i *E. cassioides* R &H.

Warren je svoju podjelu na dvije vrste zasnovao na obliku valva (parnih nastavaka) muškog genitalnog aparata ( Slika 4 ) u čemu Lorković ne vidi prave specifičnosti i obavlja svoja istraživanja. Istraživanje je obuhvaćalo opis triju novih geografskih forma vrste *E. tyndarus* iz Julijskih Alpa, Durmitora i Šarplanine ( *calcarius*, *illyrica* i *illyromacedonica* ), njihovu morfološku, varijacijsko-statističku, kariotipsku komparaciju i eksperimentalnu analizu potencijalne sposobnosti međusobnog rasploda tih formi.



**Slika 4.** Tipični oblik valva tipa *tyndarus* (a) i tipa *cassioides* (b) prema Warrenu.

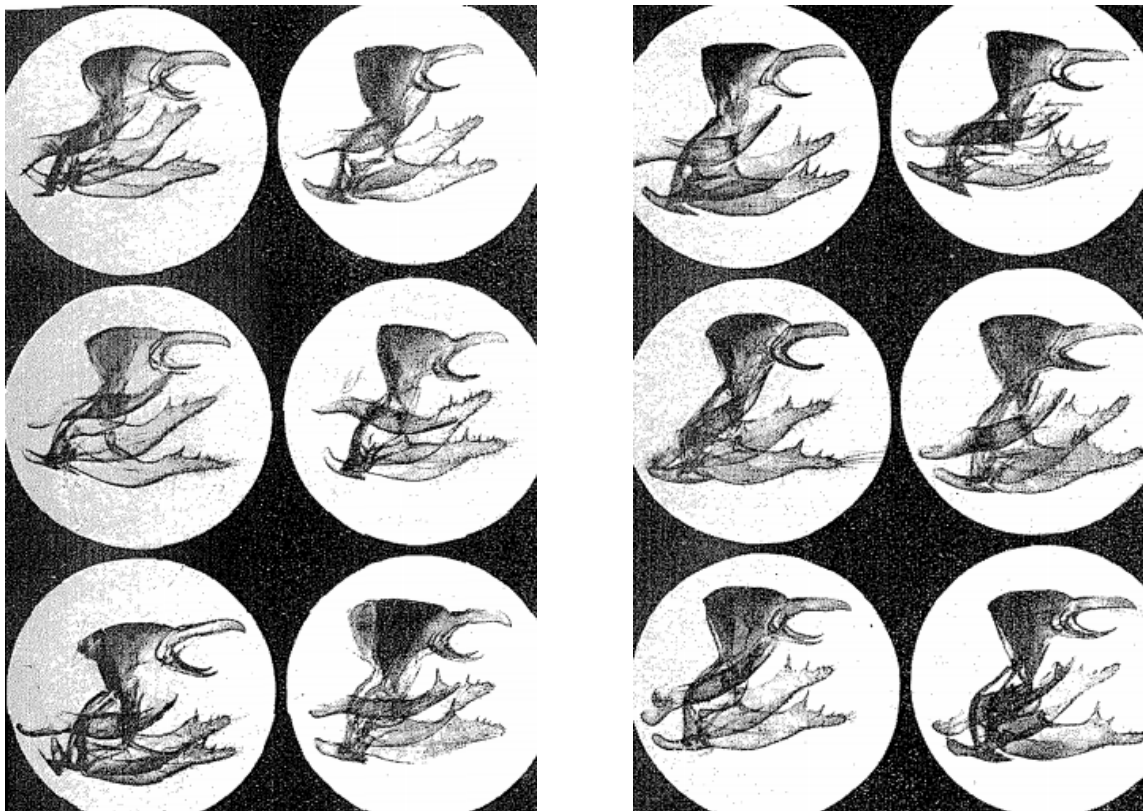
(Lorković, Z. 1953b: Spezifische, semispezifische und rassische Differenzierung bei *Erebia tyndarus* Esp. I. Drei neue allopatrische Formen von *Erebia tyndarus* Esp. und der Grad ihrer Fortpflanzungsisolation. Bull. Int. **10**, 163 – 192. )

Lorkovićevi rezultati pokazuju da po obliku valva *E. tyndarus calcarius* i *E. ( tyndarus ) illyrica* pripadaju istom tipu, *tyndarus*, a opet su dvije forme više specifično, nego rasno diferencirane. Vidimo da je u svojim radovima koristio trinominalnu nomenklaturu.

*Calcarius* i *illyrica* ( s *illyromacedonica*) su također citološki jasno diferencirane, jer se kariotip prve sastoji od 8, a druge od 10 kromosoma. Obadvije forme su geografski posve izolirane , u velikom stupnju su rasplodno fiziološki izolirane, morfološki su diskontinuirane na temelju oznaka na krilima, tako da na kraju Lorković zaključuje kako su *calcarius* i *illyrica* ( s *illyromacedonica*) dvije vrste koje pokazuju u geografskoj rasprostranjenosti i nekoj maloj mogućnosti kopulacije još rasne osobine, pa ih zato treba označiti kao semispecijes. Ne mora svaka od tih rasa biti semispecijes, jedna od njih je *tyndarus*, a druga je prema njoj semispecifička. Koja od njih će biti *tyndarus* može samo dati usporedba s tipičnom formom iz centralnih Alpa.

Lorković je nastavio sa svojim istraživanjima, no opisivanje svih geografskih rasa koje je morao detaljno proučiti kako bi došao do nekih odvajanja je preopširno za ovaj rad. Navesti ću samo ukratko nekoliko primjera:

1. Već spomenuta balkanska forma *illyromacedonica* alpskog leptira *E. tyndarus calcarius* ( Julijske Alpe). Križanje ženke *illyromacedonica* i mužjaka *calcarius* je prirodnim putem gotovo nemoguće, ali recipročno križanje lako uspijeva.
2. Alpska forma *bryoniae* Ochs. od *Pieris napi* L. Uzgajanja i križanja pokazuju da je samo mjestimice (npr. u Julijskim Alpama) dobro fiziološki rasplodno izolirana spram *napi*, dok u Karavankama s *napi* stvara potpuno miješanu populaciju tako da se javlja pitanje da li je *bryoniae* prijelaz između rase i vrste.
3. Sjevernoameričke „vrste“ roda *Colias* Howanitz, *C. philodice* i *C. eurytheme* su djelomično simpatrijske, križaju se u 10% slučajeva dajući plodno potomstvo, a u većem postotku se ne križaju zbog ekoloških razlika.



**Slika 5.** Mikrofotografije muških genitalnih aparata rasa i poluvrsta od *E. hispania*, *E. tyndarus* i *E. (t.) cassioides*. Povećanje oko 15×.

(Lorković, Z. 1953c: Spezifische, semispezifische und rassische Differenzierung bei *Erebia tyndarus* Esp. II. Differenzierungsgrad und verwandschaftliche Verhältnisse der europäischen Formen von *Erebia tyndarus* Esp. Bull. Int. **10**, 193-224.)

## 5. SUPERSPECIES

Superspecies je pojam koji obuhvaća monofiletičku grupu geografski reprezentativnih (alopatrijskih) vrsta koje se morfološki dosta različite da bi bile uključene u jednu vrstu. Članovi superspeciesa tvore taksonomsku i filogenetičku jedinicu, u kojoj su se sve jedinke razvile od istog pretka. Pojam „superspecies“ u sistematiku uvodi E. Mayr 1931. godine iako je proučavan i ranije. Kiriakoff 1948. godine dodaje da vrste mogu biti i simpatrijske. Pojam je prošao svoju evoluciju, no na kraju taksonomistima je dopuštena sloboda da ga upotrebljavaju u kojem se god smislu on najbolje očituje. Naime, Mayr je zastupao tezu da geografska izoliranost može dovesti do nastanka nove vrste. Obrada pojma semispecies pokazuje kako postoje indikacije koje potkrepljuju ovu tezu, odnosno postojanje graničnih slučajeva. Te granične slučajeve Mayr ujedinjuje pojmom superspecies što materijalno pomaže u smanjivanju razlika između vrste i podvrste. Pojam ima praktičnu važnost u zoogeografiji. Danas je opće prihvaćen, pogotovo kod ptica i sisavaca.

Nekima bi se učinilo da su superspecies slično subspeciesu pa mi mogli poistovjetiti ova dva pojma. Karakteristike subspeciesa su se također razvile kao rezultat geografske izoliranosti ili rasprostranjenosti, no njih karakterizira reproduktivna izolacija. Kod superspeciesa je moguć nastanak hibrida i pojam bi se po Mayru trebao koristiti samo u slučajevima izrazito različitih alopatrijskih vrsta.

### 5.1. Rod *Puffinus*

*Puffinus* je rod morskih ptica iz reda Procellariiformes. Srednje su veličine, gornja strana tijela je tamno smeđa do crna, a donja bijela do tamno smeđa. Nalaze se području umjerenih i hladnih voda. Na obale otoka i klifova dolaze samo u vrijeme razmnožavanja.

Taksonomija ovih ptica dugo je bila predmetom raznih dvojbi. Svaki živući primjerak roda *Puffinus* se smatrao podvrstom *Puffinus puffinus* Brisson, 1760 (mali zovoj). U zadnje vrijeme neke su od njih



**Slika 6.** *Puffinus puffinus*

Brisson (mali zovoj).

([www.animalpicturesarchive.com](http://www.animalpicturesarchive.com))



proglašene zasebnim vrstama: *P. yelkouan*, *P. mauretanicus*, *P. huttoni*, *P. opisthomelas*, *P. auricularis*, *P. newelli* i *P. gavia*.

Vrste su reproduktivno izolirane drugačijim cirkadijalnim ritmom i nastanjuju različita područja. Od svih ovih proglašениh vrsta, samo *P. newelli* i vjerojatno *P. auricularis* su u bliskom srodstvu s *P. puffinus* (Austin 1996.), tako da se prijašnji „superspecies“ *P. puffinus* uspostavio kao broj više ili manje srodstveno udaljenih loza.

Uspostavilo se da barem mediteranski takson (*P. yelkouan*) konstruira superspecies. Grupa uključuje i izumrle forme, a možda i takson s Novog Zelanda (*P. huttoni*).

## 6. ZAKLJUČAK

Biološki koncept vrste definira vrste kao članove neke populacije koje se zapravo ili potencijalno međusobno razmnožavaju u prirodi. Vanjština je često od velike pomoći pri identificiranju vrsta, ali ona ne definira vrste. Organizmi mogu biti slični vanjštinom, ali nisu ista vrsta i mogu izgledati drugačije, a biti ista vrsta. Postojanje prijelaznih oblika, koji se mogu djelomično križati, dodatno komplicira samo definiranje jer je teško utvrditi stupanj tog potencijalnog križanja. Semispecies pokazuju kako su bitna detaljna istraživanja kojih je do sada jako malo, kao i da su u dosadašnjem imenovanju novih vrsta ponekad potrebne korekcije. Isto tako, pokazuju mogućnost nastanka vrste iz geografskih rasa i nužnost uvođenja novih sistematskih kategorija. Očiti problem kod sistematike je veliki broj sistematiziranih životinja i biljaka dok još nisu proučeni i definirani sami uvjeti po kojima se sistematizira. Iako se čini da jesu definirani, novija istraživanja jasno pokazuju da su nužne preinake, no unatoč čvrstim dokazima teško mijenjaju dosadašnja uvjerenja. Drugi problem je postojanje sistematiziranih vrsta od nestručnih sistematičara, a samo utvrđivanje tih grešaka je dugotrajan posao. Superspecies pokazuju kako je ponekad potrebno uvođenje novih pojmova u sistematiku radi lakše kategorizacije. S druge strane, uvođenje novih pojmova možda nepotrebno komplicira sistematiziranje, jer nova istraživanja u molekularnoj biologiji, koja još nije uzela maha u ovom području, pokazuju da je jako bitna metoda kojom se istražuje.

Reproduktivna izoliranost je dosada bila najkvalitetniji kriterij za određivanje vrste ugrubo jer organizmi imaju razvijene izolacijske mehanizme koji sprječavaju križanja između različitih, po tom kriteriju utvrđenih vrsta. Otkriće prijelaznih oblika i novih uzoraka specijacije

pokazuju da reproduktivna izoliranost nije dovoljna ako želimo detaljno sistematizirati svijet oko nas. Ringspecies pokazuju novi mogući, do sada nezamisliv, put specijacije, no istražen je neznatni broj organizama. Ptice su povoljni organizmi za ringspecies jer se mnogo ljudi bave njihovim promatranjem, no istražiti to kod ostalih organizama, pogotovo beskralješnjaka, čini se nemogućim s obzirom da veliki broj beskralješnjaka nije ni otkriven, a kamoli istražen.

Molekularna biologija bi mogla donijeti red u sistematiku, no trebat će proći još neko vrijeme. Da li će istraživanja u molekularnoj biologiji uspjeti potpuno definirati vrste i prijelaze između njih te odgonetnuti kako su nastale i da li ringspecies predstavljaju model koji bi uspio riješiti i problem prijelaznih oblika ili je samo jedan od mnogih puteva specijacije, samo su neka od pitanja čiji bi odgovori možda mogli posložiti dijelove slagalice u jednu cjelinu ili donijeti novu revoluciju.

## 7. LITERATURA

*Kiriakoff, S. G., Lorković, Z.*, 1958. The bulletin of zoological nomenclature. (Ed. Hemming, F., C.M.G., C.B.E.). **15**, B, 1021-1030.

*Kiriakoff, S. G., Lorković, Z.*, 1958. The bulletin of zoological nomenclature. (Ed. Hemming, F., C.M.G., C.B.E.). **15**, B, 1031-1033.

*Kucklick, C.*, 2008. Dosje Galileo. GEO. 8: 34 – 43.

*Lorković, Z.*, 1980: Potreba uvođenja kategorije semispecies u sistematiku. Biol. Glasnik, **7** p.236. (Semispecies a necessary, new taxonomic category).

*Lorković, Z.* 1953b: Spezifische, semispezifische und rassische Differenzierung bei *Erebia tyndarus* Esp. I. Drei neue allopatrische Formen von *Erebia tyndarus* Esp. und der Grad ihrer Fortpflanzungsisolation. Bull. Int. 10, 163 – 192. (Extract of Croatian version from Acad. Yougoslave Sci. Cl. Sci. 294, 269 - 313).

*Lorković, Z.*, 1953c: Spezifische, semispezifische und rassische Differenzierung bei *Erebia tyndarus* Esp. II. Differenzierungsgrad und verwandschaftliche Verhältnisse dereuropäischen Formen von *Erebia tyndarus* Esp. Bull. Int. 10, 193-224. (Extract of Croatian version from Acad. Yougoslave Sci., Cl. Sci. 294, 313 - 358).

*Mayr, E.*, 1942. Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist. Harvard University Press, Cambridge.

*Weiß, B.*, 2008. Gospodar prstenova. GEO. 8: 26 – 33.

<http://www.animalpicturesarchive.com/>

<http://en.wikipedia.org/>

<http://evolution.berkeley.edu/>

<http://www.blackwellpublishing.com/>

<http://www.flickr.com/>

<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>

<http://www.pbs.org/>

## 8. SAŽETAK

Biološki koncept vrste definira vrste kao članove neke populacije koje se zapravo ili potencijalno međusobno razmnožavaju u prirodi bez obzira na sličnosti u izgledu. Iako međusobna sličnost u izgledu pomaže pri određivanju vrsta, ona ne definira vrste.

Ringspecies, semispecies i superspecies se temelje na otkrivenim prijelaznim oblicima koji su unijeli mnoge dvojbe u sistematiku. Pokazuju da je reproduktivnu izoliranost često teško utvrditi i ističu geografski izolaciju kao put specijacije. Ringspecies je pojava u kojoj su dvije reproduktivno izolirane forme povezane lancem prijelaznih populacija. Semispecies pokazuju kako su bitna detaljna istraživanja kojih je do sada jako malo, kao i da su u dosadašnjem imenovanju novih vrsta ponekad potrebne korekcije. Isto tako, pokazuju mogućnost nastanka vrste iz geografskih rasa i nužnost uvođenja novih sistematskih kategorija. Superspecies pokazuju kako je ponekad potrebno uvođenje novih pojmova u sistematiku radi lakše kategorizacije.

## 9. SUMMARY

The biological species concept defines a species as members of populations that actually or potentially interbreed in nature, not according to similarity of appearance. Although appearance is helpful in identifying species, it does not define species.

Ringspecies, semispecies and superspecies are based on the discovered intermediate forms that are entered in systematic many doubts. They show that the reproductive isolation is difficult to determine and they emphasize geographic isolation as a way of speciation.

A ringspecies is a situation in which two reproductively isolated forms are connected by a chain of intermediate populations. Semispecies show how detailed studies which were a bit far are important and that so far appointment of new species requires corrections. Also, they show possibility of forming new species from geographical races and the necessity of introducing new systematic categories. Superspecies show that it is sometimes necessary introduction of new concepts for easy categorization.

