

Přehled evolučních výkladů

(Bc, 2010)

Úvod:

- rozrůzněný svět,
různé výklady:

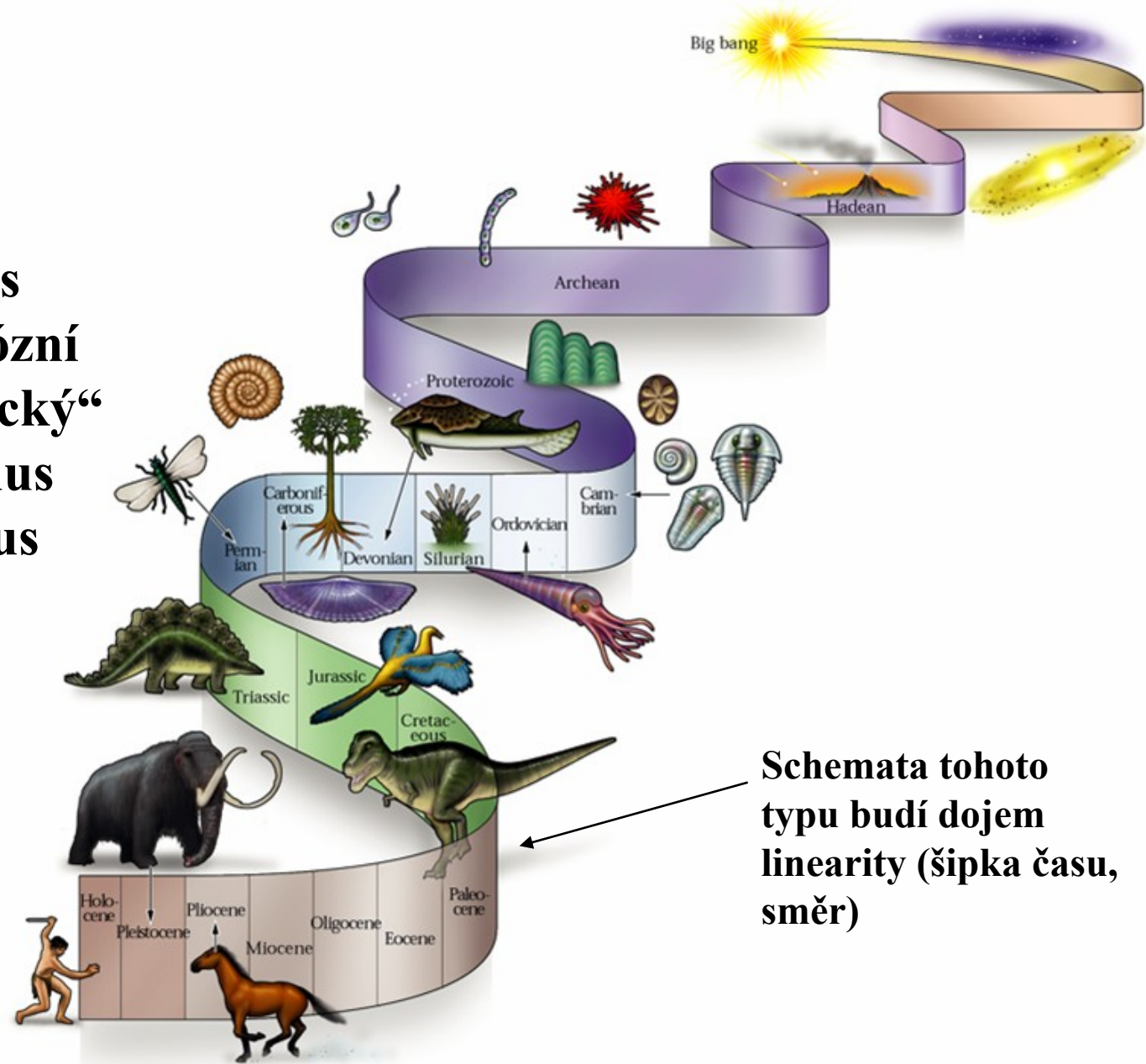
-kreationismus

-religiózní

-„vědecký“

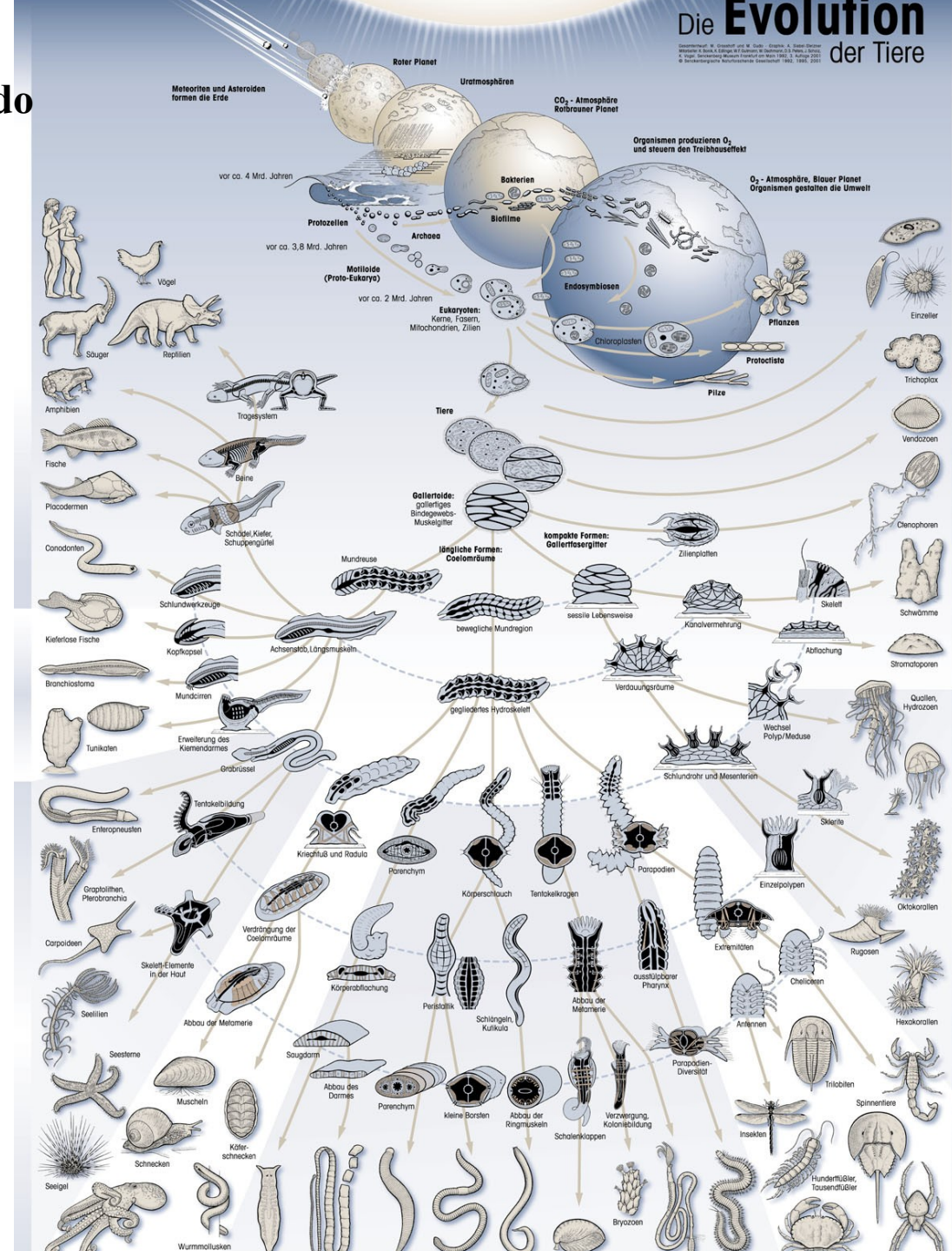
-transformismus

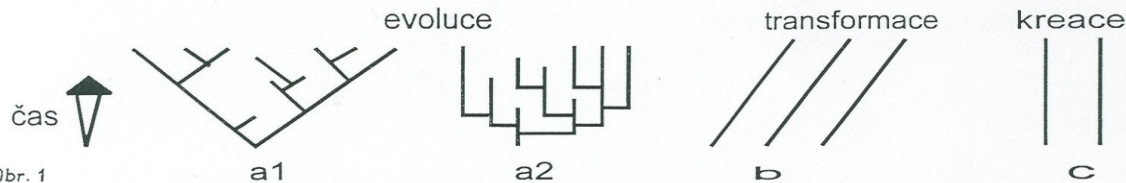
-evolucionismus



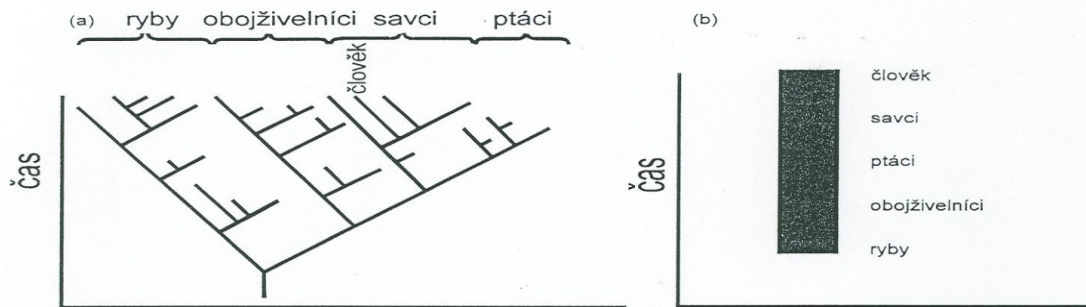
Schemata tohoto
typu budí dojem
linearity (šipka času,
směr)

Ze schematu vpravo (Grasshof et Gudo 2002) pocit linearity mizí (alespoň ve fanerozoiku)

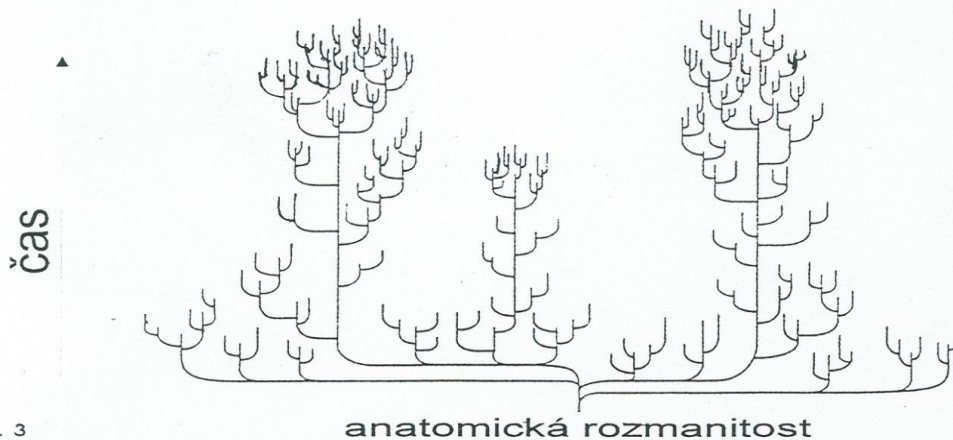




Znázornění tří nejčastějších výkladů historie života na Zemi - evoluce (a1 - postupná evoluce, a2 - přerušovaná rovnováha), transformace (b) a kreace (c). Evoluce předpokládá společného předka a proměnlivost a rozrůzněnost v čase, transformace oddělený původ a proměnlivost v čase, kreace pak oddělený původ a stálost v čase. Běží-li linie vertikálně zůstávají druhy stálé a nemění se, posouvá-li se linie doprava či doleva, druhy se proměňují (upraveno podle Ridley 1993).



Evoluce dnes bývá graficky znázorněna jako keř, jehož jednotlivé části rostou (rozvívají se) nebo zasychají (vymírají), aniž by dávaly přednost jakémukoliv směru. Postavení člověka je jen jedno z mnohých (a). Antropocentrická idea chápající evoluci jako jednosměrný proces pokroku (jako žebřík, jehož vyšší příčky představují pokročilejší organizmy) je považována za neopodstatněnou (b) (upraveno podle Ridley 1993).



Tento vývojový diagram podle Goulda (1994) ukazuje, že maximální stavební (anatomické) rozmanitostí mnohobuněčných organizmů bylo dosaženo velmi záhy (na počátku prvohor). Později docházelo k vymírání, řada pokusů přírody dát se určitým směrem skončila neúspěšně. Úspěšné linie již dále nevytvářely nové základní anatomie organizmů, nýbrž zvyšovaly pouze počty svých druhů resp. skupin v rámci svého motivu.

Evoluce - historie pojmu:

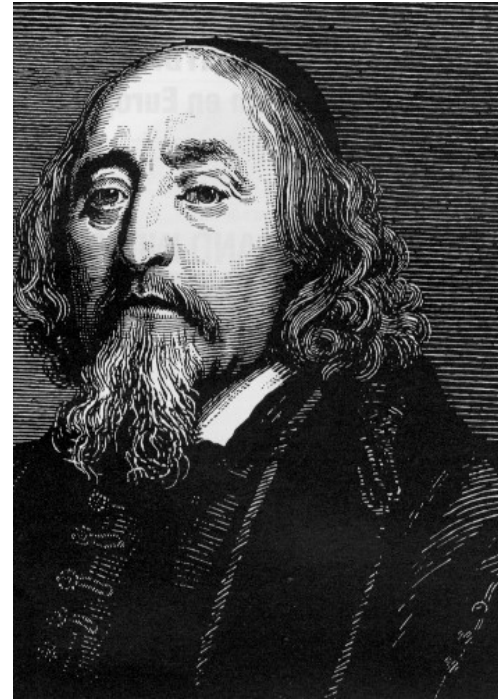
Antika (Anaximandros - postupný vývoj)

Aristoteles - stupňovitá hierarchie, vyživující, vnímající, myslící)

Nicolaus Cusanus
(1401-1461)

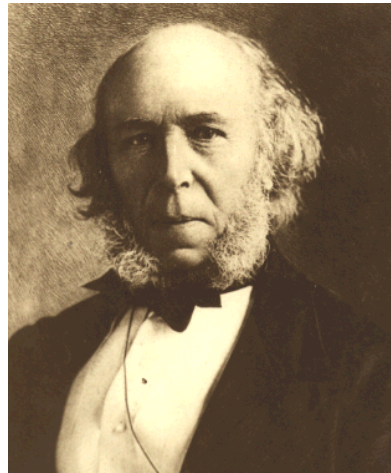


J. A. Komenský
(1592-1670)



Herbert Spencer
(1820-1903) –

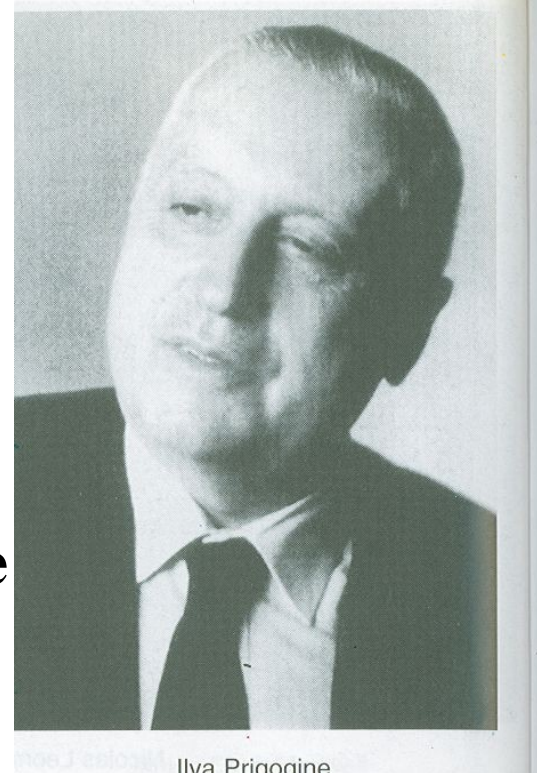
„survival of the fittest“
„evoluce“



Do vědy **Darwin**, 1859 – „Origin....“ + **Wallace** (+ dodali i faktor, který E pohání, tj. **přírozený výběr vedoucí ke vzniku účelných vlastností**)

E= „vlastnost vesmíru, v níž je vyjádřena schopnost sebestrukturace systémů vzdálených od rovnováhy za současné produkce entropie v okolí“

Ilja Prigogine



Ilva Prigogine

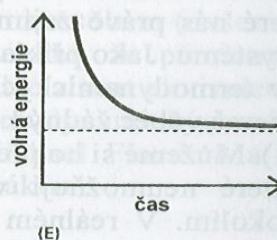
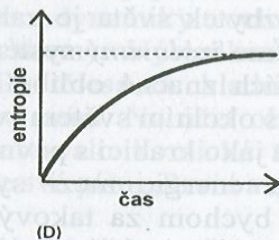
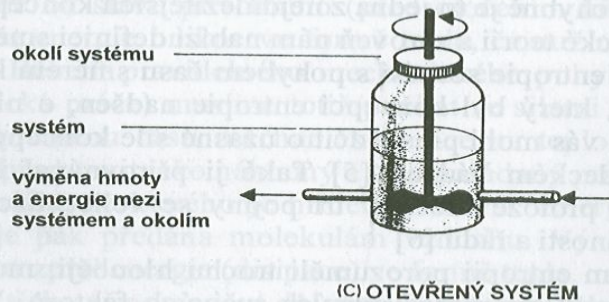
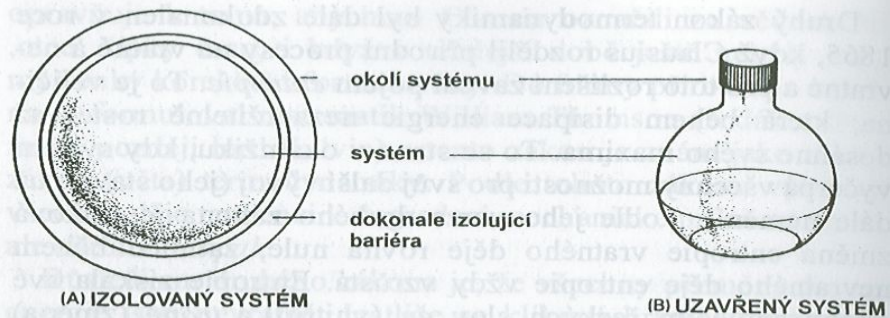
Dnešní fyzika:

(Glansdorf et Prigogine, 1971):

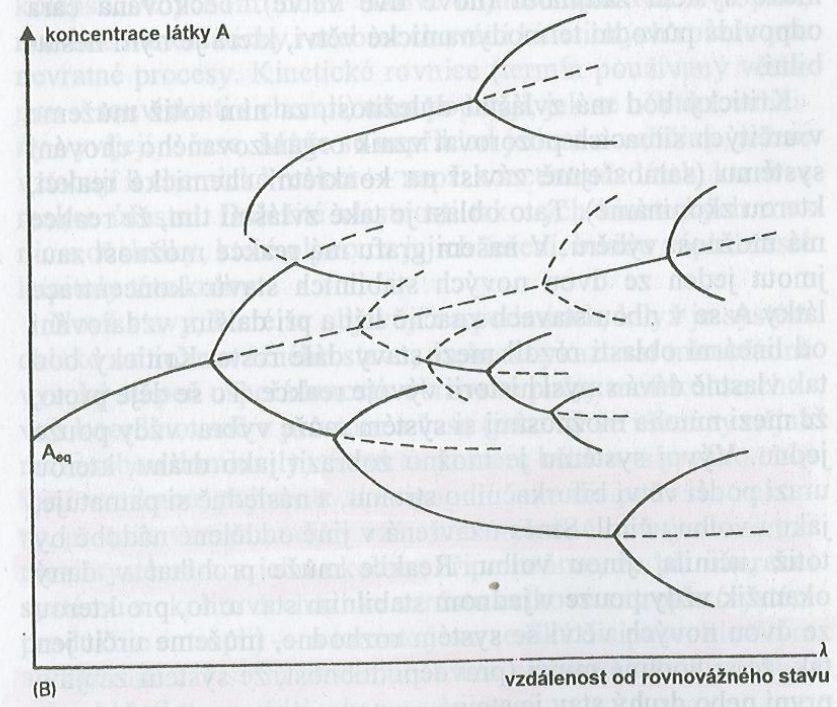
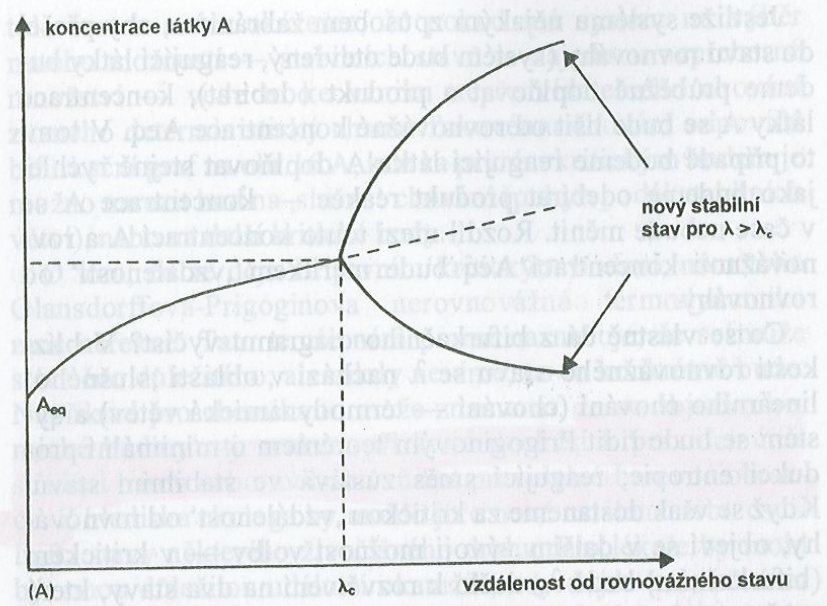
systemy = izolované, uzavřené

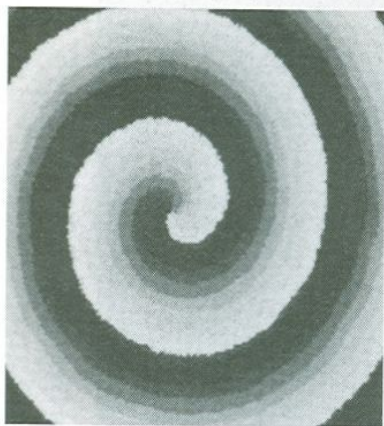
(deterministické), otevřené (nedeterministické)

otevřené – energie přijatá z okolí použita ke zvyšování strukturní komplexnosti, disipují teplo do okolí – jsou vzdálené od rovnováhy => nelineární vývoj, kritické body, velké množství nových stavů, tvorba disipativních struktur, proces samoorganizace, role náhody při volbě směru, neopakovatelnost, irreversibilita, nepředpověditelnost

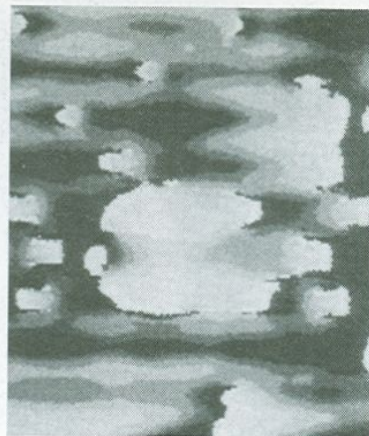


Obrázek 13. Tři typy termodynamických systémů: izolovaný systém (A), uzavřený systém (B) a otevřený systém (C). Uvedené grafy demonstrují nárůst entropie (D) a pokles volné energie (E). [Upraveno podle P. V. Coveney, *La Recherche* 20, 190 (1989).]

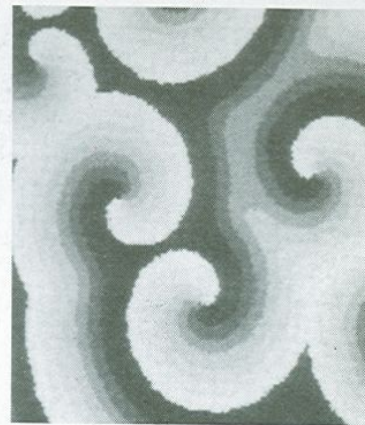




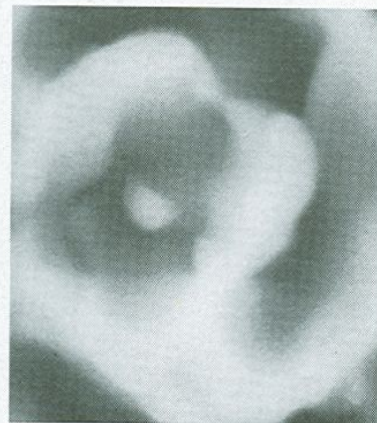
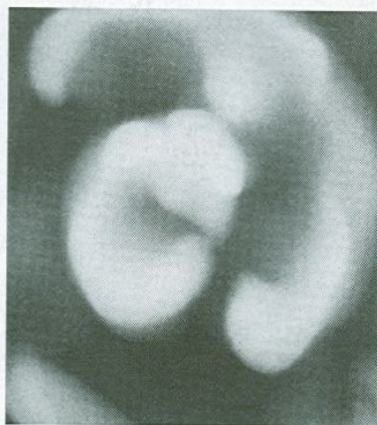
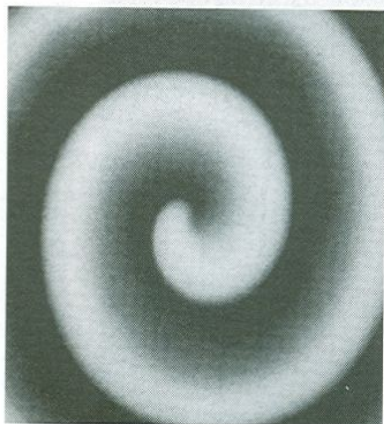
PRAVIDELNÉ USPOŘÁDÁNÍ



CHAOS



PRAVIDELNÉ USPOŘÁDÁNÍ



Bělousovova – Žabotinského reakce přecházející z pravidelného uspořádání do chaosu a zpět.
Vrchní série ukazuje počítačovou simulaci, spodní snímky zobrazují skutečnost.



Shluk slizkých plísň, *Dictyostelium discoideum*.

Otevřené systémy:

-jedinečné (vznik – vývoj – zánik).

Př.: galaxie, ekosystémy, společenské formace

-replikátory (teoreticky neomezené množství kopií).

Př.: buňky, jazyky, literatura

Diskutovaná kritéria evoluce – zvyšování informačního obsahu systému, zvyšování complexity

Biologická evoluce

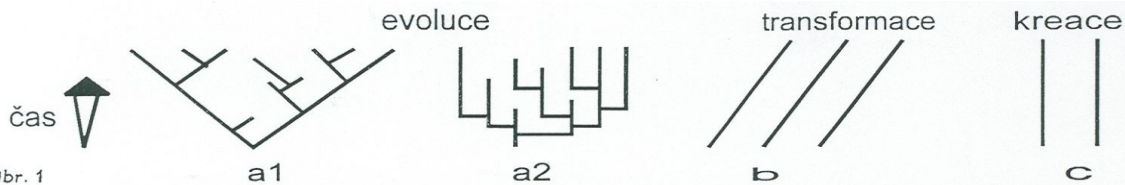
Flegr: „Evolucí se obvykle rozumí postupný vývoj jakékoliv soustavy s „pamětí“, tj. jakékoliv soustavy, která odpovídá na vnější vlivy v závislosti na tom, s jakými vlivy se již setkala v minulosti.“

V průběhu biologické evoluce samovolně vznikají organizmy, tj. systémy účelně přizpůsobené využívání nejrůznějších zdrojů prostředí.

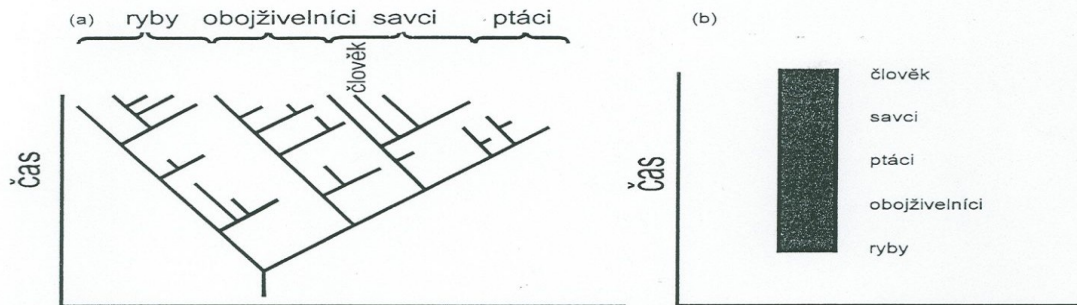
Biologická evoluce: koncepty, „evoluční teorie“, výklady:

a) funkcionalistické (adaptacionistické)

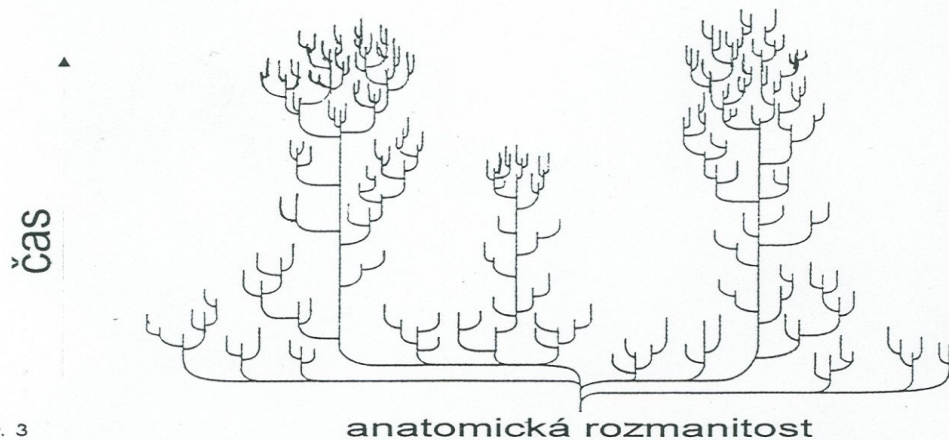
b) strukturalistické (organocentrické)



Znárodnění tří nejčastějších výkladů historie života na Zemi - evoluce (a1 - postupná evoluce, a2 - přerušovaná rovnováha), transformace (b) a kreace (c). Evoluce předpokládá společného předka a proměnlivost a rozrůzněnost v čase, transformace oddělený původ a proměnlivost v čase, kreace pak oddělený původ a stálost v čase. Běží-li linie vertikálně zůstávají druhy stálé a nemění se, posouvá-li se linie doprava či doleva, druhy se proměňují (upraveno podle Ridley 1993).



Evoluce dnes bývá graficky znázorněna jako keř, jehož jednotlivé části rostou (rozvívají se) nebo zasychají (vymírají), aniž by dávaly přednost jakémukoliv směru. Postavení člověka je jen jedno z mnohých (a). Antropocentrická idea chápaní evoluci jako jednosměrný proces pokroku (jako žebřík, jehož vyšší příčky představují pokročilejší organizmy) je považována za neopodstatněnou (b) (upraveno podle Ridley 1993).



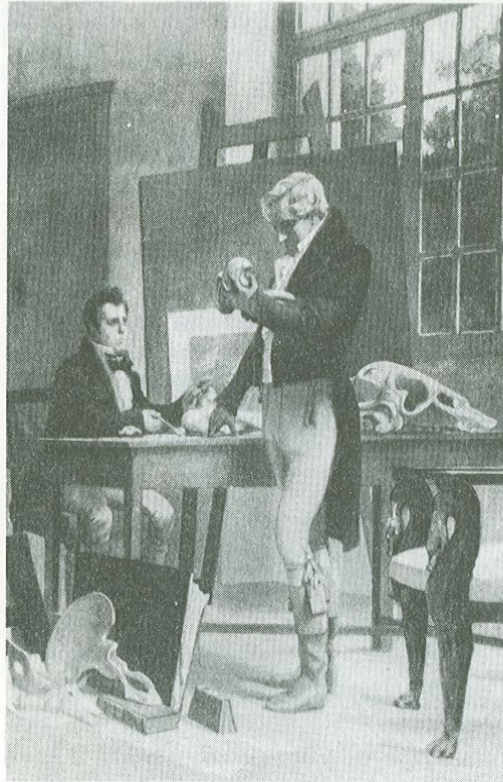
Tento vývojový diagram podle Goulda (1994) ukazuje, že maximální stavební (anatomické) rozmanitostí mnohobuněčných organizmů bylo dosaženo velmi záhy (na počátku prvohor). Později docházelo k vymírání, řada pokusů přírody dát se určitým směrem skončila neúspěšně. Úspěšné linie již dále nevytvářely nové základní anatomie organizmů, nýbrž zvyšovaly pouze počty svých druhů resp. skupin v rámci svého motivu.

a) Funkcionalistické výklady

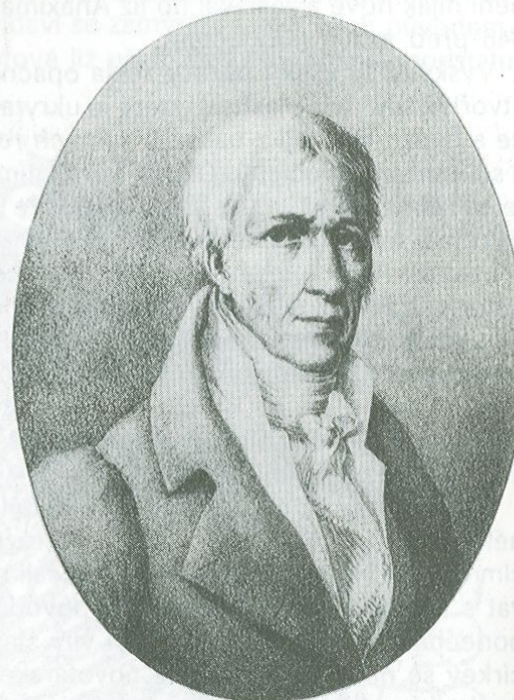
- **J. B. Lamarck** (1744-1829): změna prostředí ----- reflektovaná potřeba -----
----- proměna organismů směrem k uspokojení potřeby, dědičnost získaných
vlastností (**transformismus**)
- **Ch. Darwin** (1809-1882) **A. R. Wallace** (1823-1913): změna prostředí ---
---- změna hierarchie způsobilosti („fitness“) ----- posun v rozmístění způsobilosti u
potomstva („struggle for life“, přírodní výběr, pohlavní výběr, adaptace, některé rozdíly
ve způsobilosti jsou dědičné) (**evolucionismus**)
- **Syntetická „teorie evoluce“**: historický přechod: J. G. Mendel, genetika,
populační biologie. Zakladatelé: T. Dobzhansky, G.B.S. Haldane, G.G. Simpson –
neodarwinismus, jednotka evoluce = populace, centrální dogma molekulární genetiky,
mikroevoluce a makroevoluce jako postupný proces, preadaptace, gradualismus.
Doplnění: Kimura, 1968 („neutrální teorie evoluce“), Dover, 1976 (molekulární
hybatel), Van Valen, 1973 (ekologický pohled, „Red Queen Hypothesis“), Ridley, 1996
(parasitismus, sexuální výběr)

J. B. Lamarck (1744-1829) – **transformismus**:

-druhy se mění pod vlivem vnějšího prostředí – získané změny mohou být dědičné – v organizmech koluje fluidum – nový ústroj vzniká z nově nastalé potřeby, kterou organismus pociťuje – rozvoj ústrojů a jejich mohutnost závisí na jejich užívání – život se snaží vlastní silou zvětšovat svůj objem až do mezí určených životem samým => změna prostředí → reflektovaná potřeba → proměna organismů směrem k uspokojení potřeby, dědičnost získaných vlastností, „evoluce jako zákonitý sled událostí“, publikoval první schema (strom) o 60 let dříve než Darwin



Georges Cuvier (1769–1832), zakladatel srovnávací anatomie



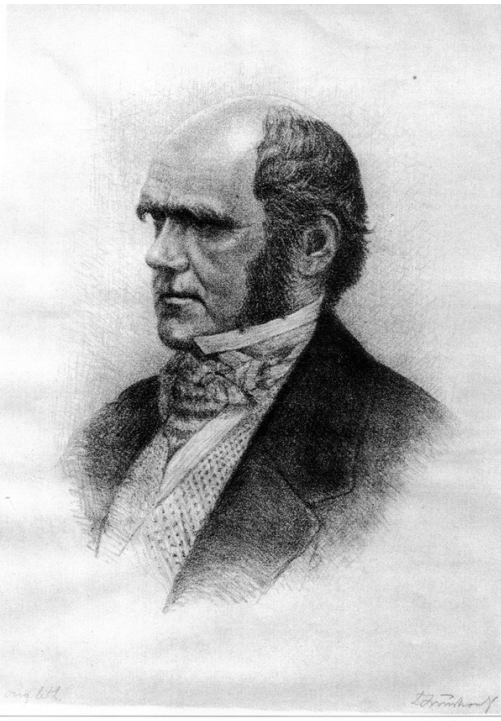
Jean Baptiste de Lamarck (1744–1829)

Ch. Darwin (1809-1882), A.R. Wallace (1823-1913)

evolucionismus:

- každý organismus je nositelem kvalit, které jsou konfrontovány s daným prostředím – výsledkem konfrontace je „fitness“ (zdatnost, způsobilost) a ta je různá u různých jedinců – jedinec s vyšší způsobilostí zanechá více potomků – hlavním faktorem rozhodujícím o způsobilosti je přírodní výběr – některé rozdíly ve způsobilosti jsou dědičné =>

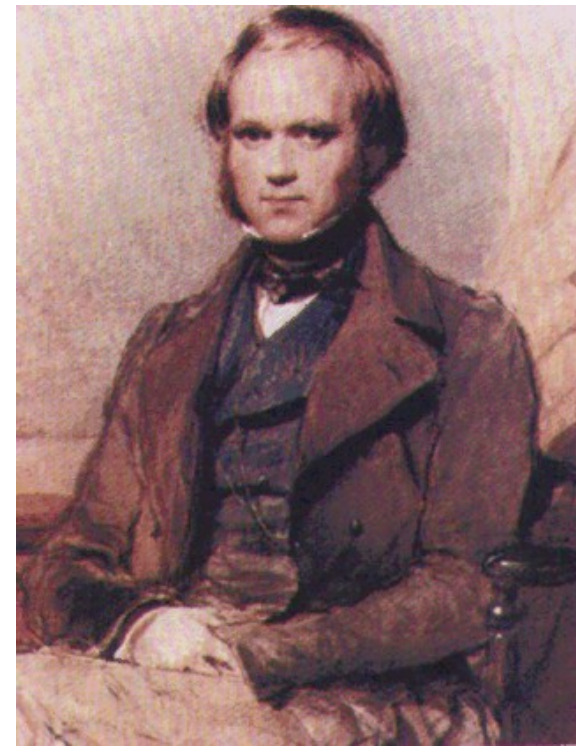
změna prostředí → změna hierarchie způsobilosti („fitness“) → posun v rozmístění způsobilosti u potomstva („struggle for life“- „struggle“ = boj, ale také „úsilí“, přírodní výběr, pohlavní výběr, adaptace)



Charles R. Darwin

Později:

? Tvořivá síla přírodního výběru v evoluci versus proces uplatnění možností organismů v určitém prostředí (viz dále Popper)



Darwinismus – zahrnuje řadu různých přístupů. Popper: D = nikoliv ověřitelná vědecká teorie, ale metafyzický výzkumný program, tj. možný rámec pro ověřitelné vědecké teorie

Opakování:

Mendel – způsob předávání znaků, znaky recesivní, dominantní, znaky lze volně kombinovat, přenášejí se samostatně do pohlavních buněk, dědičnost má partikulární ráz (až v r. 1909 – Johansen = geny, Morgan jim přisoudil místo – chromosómy)

Genetika –DNA-RNA-protein (centrální dogma)

- somatické buňky - mitóza (diploidní), pohlavní - meióza (haploidní)
- genotyp, fenotyp
- alela, strukturní gen (tvorba bílkovin a enzymů), regulační gen (aktivace sg)
- homeoboxy (konzervativní sekvence DNA, např HOXA 7, tj. lidský gen, se liší pouze v jediné ze 60 pozic homeoboxů členovců = jediná změna tohoto genu za cca 600 miliónů let = oddělení předků členovců a strunatců), regulační homeotické geny = potvrzení jednoty života na Zemi

Variabilita (odlišnost) – projevy variability = variace.

Variace - modifikace (nedědičné),

- mutace (dědičné) - makro, mikro, vitální, letální, gametické, somatické, dominantní, recesivní

-Tvrdá dědičnost = znaky se předávají z generace na generaci v nezměněné podobě, bez ovlivnění ostatními vlohami a vlivy vnějšího prostředí (neodarwinismus)

-Měkká dědičnost = vlohy se z generace na generaci mění pod vlivem ostatních vloh jedince a působením vnějšího prostředí (Lamarck, Darwin) (Flegr, 2006)

Syntetická „teorie evoluce“

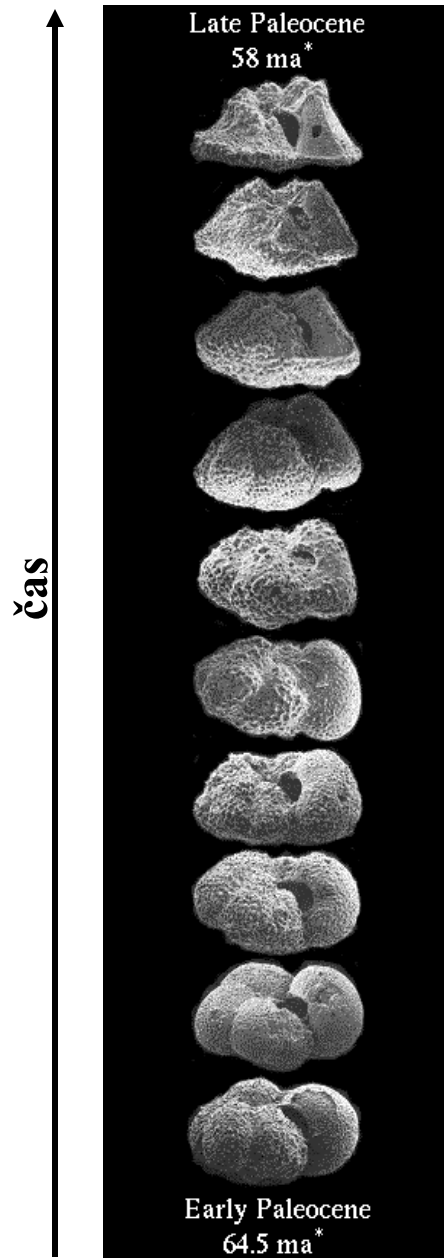
- historický přechod: J. G. Mendel, genetika, populační biologie
- zakladatelé: T. Dobzhansky, G.B.S. Haldane, G.G. Simpson – neodarwinismus
- základní premisy: jednotka evoluce (přírodní výběr) = populace, centrální dogma molekulární genetiky, mikroevoluce a makroevoluce jako postupný proces, preadaptace, **gradualismus**, biologická zdatnost je přiřazována jednotlivým alelám, mutace a selekce jako všeobsahující komplex

Figure 1.11 George Gaylord Simpson (1902–1984) with a baby guanaco in central Patagonia in 1930.



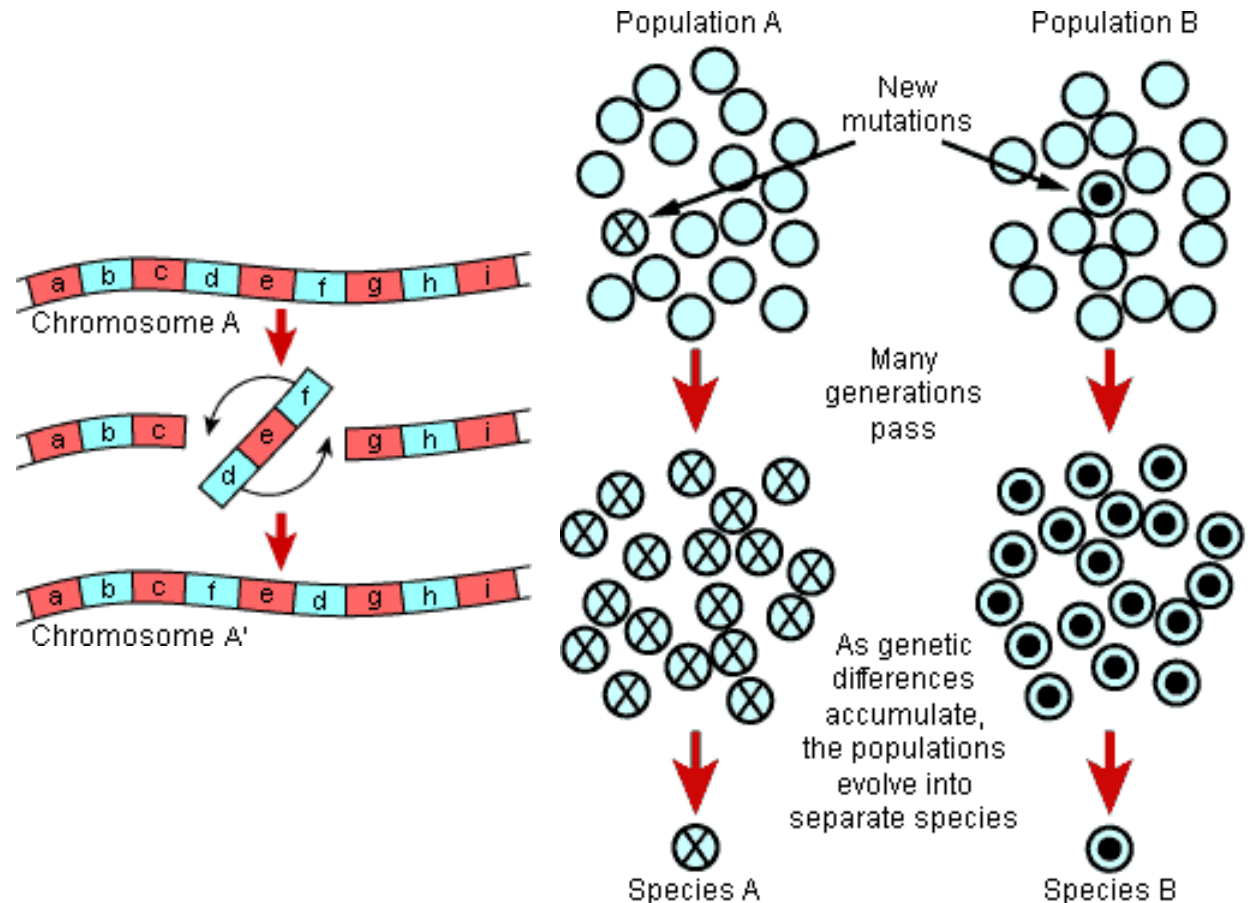
Dnes:

- mikroevoluce = na populační úrovni (zdroj = genový tok – migranti – nové alely)
- makroevoluce = naddruhová úroveň (vznik a zánik vyšších taxonů – zdroj = mutace)
- přírodní výběr = diferenční přežívání genotypů



Příklad gradualismu – vývojová linie planktonních foraminifer v paleocénu během cca 6,5 mil. let (podle G.R. Mortona, 2000)

Theodosius Dobshanzky: „Genetics and Origin of Species“ (1937), populační genetika, syntetická teorie evoluce, neodarwinismus



Doplnění:

Kimura, 1968

(neutrální teorie evoluce)

M. Kimura
(1924-1994)



Haldane (20 léta min. stol.) – „Nositelé staré alely musejí fyzicky vymřít, než se nová alela rozšíří tak, že doplní početní stav populace na původní hodnotu“

Kimura navázal na Haldane – bodové mutace se v reálných populacích šíří hlavně nahodilým genovým posunem a to i tehdy, nepřinášejí-li nositeli žádnou selekční výhodu. Změny (substituce) se hromadí v populacích rychlostí $1 \cdot 10^{-7}$ na gen/rok a mohou být zpočátku zcela neutrální. Nová alela vytěsňuje starou na základě náhodného genového posunu, aniž by musela přinášet nějakou výhodu. Rychlost posunu není závislá na velikosti populace či délce života generací, nebo na vnějších podmínkách (slouží jako měřítko evoluční vzdálenosti = výpočty, molekulární hodiny).

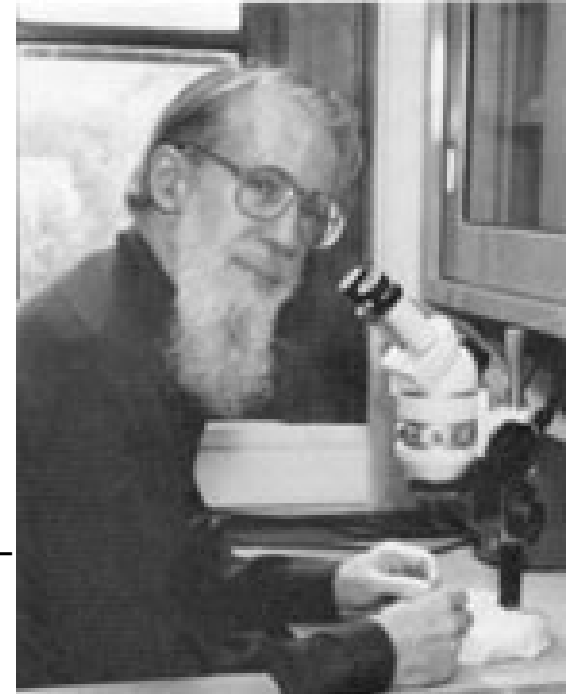
Kimurova práce doplňuje darwinismus o experimentální nástroj a nástroj časoměry (časový průběh šíření mutací v populacích bez vlivu vnější selekce)

Doskočil – „náhodný posun“ mohl mít vztah k selekci na úrovni prokaryot, než se evoluční děje posunuly na podstatně vyšší úroveň.

van Valen, 1973 - ekologický pohled na evoluci (Red Queen Hypotheses)

Ekostres hraje velkou roli v evoluci – především vztah predátor-kořist:

- pravděpodobnost vymření jakékoliv skupiny organismů = konstantní – pravidlo konstantního vymírání
- druhy udržují uvnitř společenstva organismů konstantní ekologické vztahy, které se spolu s nimi vyvíjejí (příkl. antilopa – gepard – rychlost). Začnou-li vztahy zaostávat za vývojem, pak jeden hráč ze hry vypadá. Rovnováha = RQH



Leigh van Valen

Tato hypotéza chápe evoluci jako kontinuální nekonečnou v jednom směru – ta je ovšem limitována genetickými variacemi a mechanickými možnostmi orgánů etc. =>

RQH zdůrazňuje závislost na biotickém prostředí, je příkladem antagonistické koevoluce (zisk jednoho = ztráta druhého) => během E se sice zlepšuje adaptivní vybavení, úspěšnost organismů při přežívání se nemění

Matt Ridley, 1996 (v češtině viz „Červená královna“, MF 1998) **(parasitismus, sexuální výběr):**

- silný selekční tlak vytvářejí paraziti na své hostitele, (mají krátký reprodukční cyklus, evolvují rychleji)
- sexuální rozmnožování (obměňuje se při něm genom) se dnes chápe jako boj proti parazitismu
- téměř veškerá selekce je vnitrodruhová (gazela nemusí běžet rychleji než gepard, ale než ostatní gazely = selekčním faktorem jsou gazely), včetně sexuální selekce,
- přežívání může být ovlivněno predací a v malé míře i abiotickými faktory, rozhodující je však kdo je vybrán jako partner k rozmnožování,
- roli při vzniku druhů hrají mutace druhově specifických rozpoznávacích znaků nebo změny geneticky podmíněné párovací preference samic.



Matt Ridley

Evolučně stabilní strategie – John Maynard Smith (sedmdesátá léta)

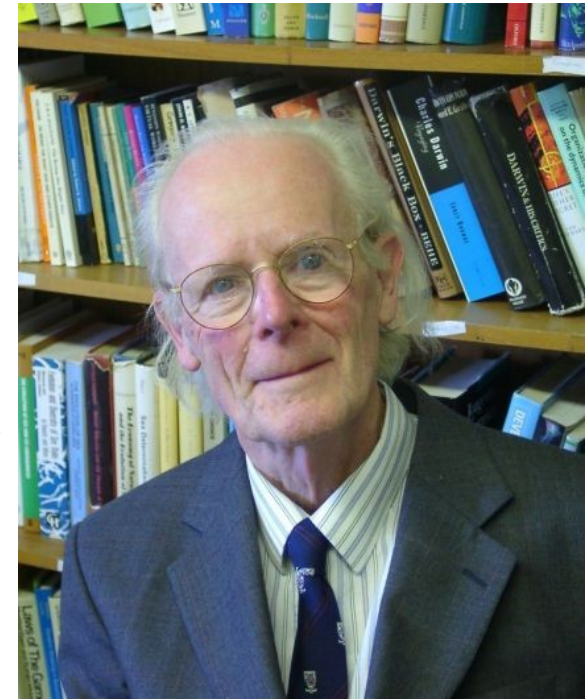
-dostatečně komplexní systémy podléhají třídění z hlediska stability

-příklad holubice a jestřábi => rovnovážný stav

-o osudu jednotlivých alel rozhoduje to, jak která z nich podmiňuje evolučně stabilní strategii (nikoliv jak ovlivňuje průměrnou biologickou zdatnost členů populace)

-evolučně stabilní strategie je taková, která když jednou v populaci převládne, nemůže být vytěsněna žádnou jinou strategií

Z tohoto pohledu nelze akceptovat darwinovskou představu (viz často učebnice), že v evoluci vítězí jedinci s největší hodnotou biologické zdatnosti (tj. všechny vlastnosti určující biologický úspěch či neúspěch jedince s určitou alelou – vlastností)



Teorie sobeckého genu – Richard Dawkins

(viz literatura)

- W. D. Hamilton – teorie mezialecké kompetice

- R. Dawkins – popularizace „sobeckého genu“

- nesouhlas s neodarwinismem – model evoluce účelných znaků může fungovat u organismů bez pohlavního rozmnožování – nemůže fungovat u organismů pohlavně se rozmnožujících

- u pohlavně množících se organismů vzniká vždy nový genotyp, a biologická zdatnost se nedědí => nefunguje přírodní výběr, vnitropopulační soutěž jedinců o co největší biologickou zdatnost nefunguje - evoluce však probíhá mnohem rychleji než u asexuálních organismů,

- podle Dawkinse v evoluci nejde o soupeření jedinců o zdroje a rychlé množení, ale o soutěž alel jednotlivých genů o to, která se předá v co největším počtu do dalších generací. Jen někdy je toto soutěžení totožné se soutěží o co největší biologickou zdatnost jedinců v rámci druhu,

- organickostředný pohled nahrazen genostředným



Genetika dnes – alely se sice množují kopírováním, ovšem v každé generaci do jiného genotypu a v něm se setkávají pokaždé s jiným souborem alel jiného genu. Ty ovlivňují výsledné použití alely buď v negativním nebo pozitivní smyslu.

Rozhodující jsou potom alely, které jsou spojeny s evolučně stabilní strategií

Dědičnost znaků (vliv mnoha genů + jejich interakce) = u sexuálních organismů je měkká = vyznívá v řadě po sobě jdoucích generací tak, jak se rozcházejí kombinace alel => nefunguje ani darwinistický výběr ani dawkinsovská selekce alel

Pokrač. a)

(přístupy paleontologické + kombinace)

- **Ortogeneze (T. de Chardin, 1940):** kosmogeneze, chemogeneze, biogeneze, noogeneze, christogeneze (emergentismus)
- **Saltacionismus (Richard Goldschmidt),** kritika darwinismu, skoky – velké mutace – typogeneze, typostáze, typolýza)
- **Přerušovaná rovnováha (J. S. Gould & J. Eldredge, 1972):** evoluce = stasis + rychlé evoluční kroky, přírodní výběr působí na geny, organizmy, populace, druhy i vyšší taxony, makroevoluce oddělena od mikroevoluce, saltacionismus, katastrofy (speciální případ neodarwinismu)
- **Modální komplexita (J. S. Gould, 1994):** evoluce zahrnuje chaos, nahodilost, architektura modální komplexity, evoluční „keř“ s širokou bází, šťastné náhodné přežívání
- **Usměrňenost velkých trajektorií (A. Knoll & R.K. Bambach, 2000):** 6 evolučních megatrajektorií, jejich následnost a usměrňenost od počátku historie Země v čase

Pierre Teilhard de Chardin (1881-1955)



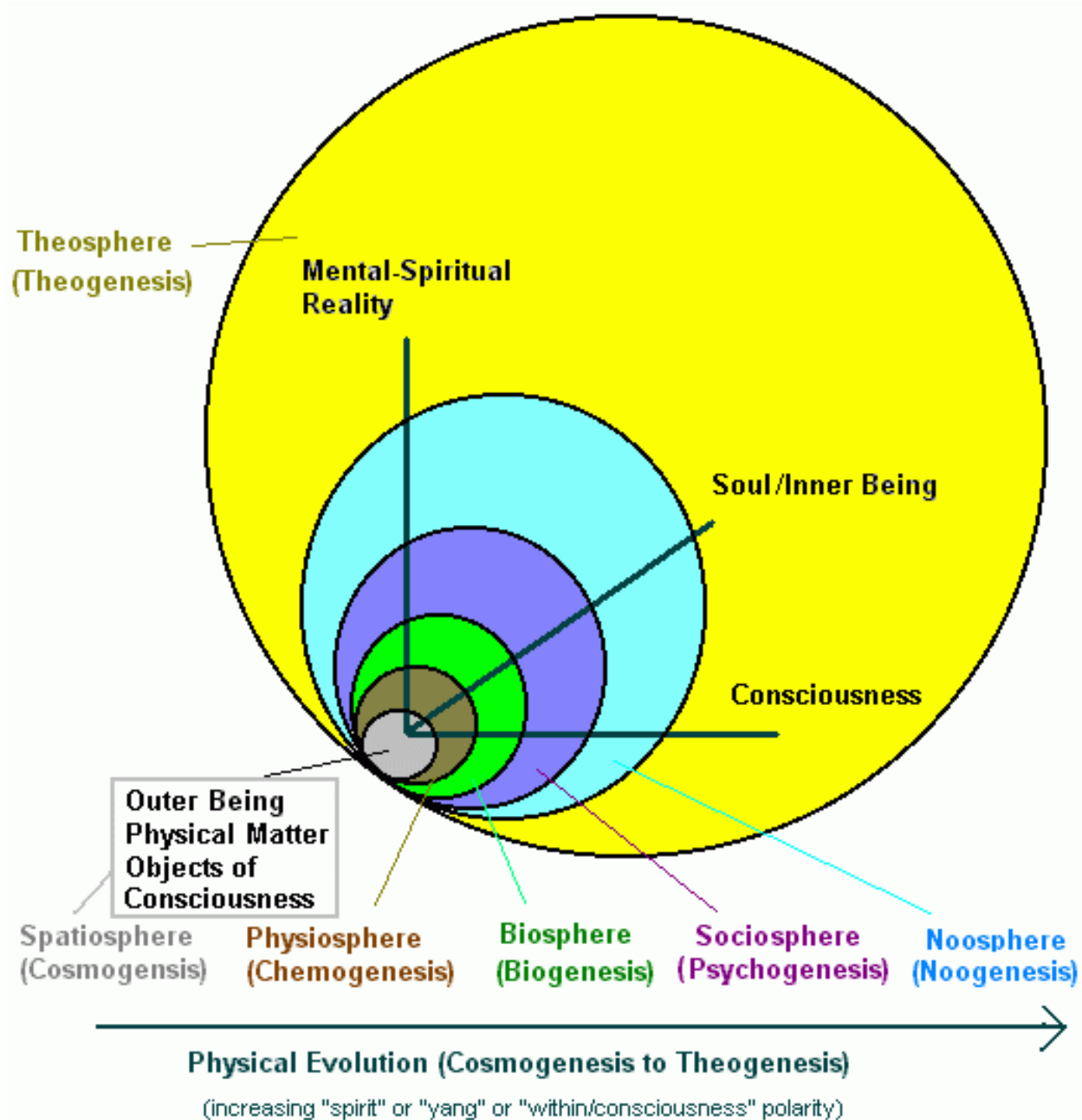
Pierre Teilhard de Chardin se narodil 1. 5. 1881 v Sarcenatu, Puy-de-Dôme.
R. 1889 vstoupil do jezuitského řádu. Po filosofických a teologických studiích se specializoval na geologii a paleontologii.
R. 1922 se stal profesorem geologie na Katolickém institutu v Paříži. Mnoho let strávil v Číně, kde se podílel na objevu a studiu sinantropa.
R. 1940 založil v Pekingu Geobiologický institut. R. 1950 byl zvolen do francouzské Akademie věd. Jako člen americké Wenner Gren Foundation for Anthropological Research se pak zabýval studiem australopitéka.
Zemřel v New Yorku 10. 4. 1955. Jeho hlavní myslitelská díla byla vydána až posmrtně. Řada jeho prací zůstává dosud v rukopise.

Ortogeneze + emergentismus:

kosmogeneze, chemogeneze, biogeneze, noogeneze, christogeneze



Emergentismus – jedna z verzí



Saltacionismus – Richard Goldschmidt (1878-1958)



- **Kritika neodarwinismu a gradualismu (E probíhá nikoliv graduálně, ale skokovitě; selekce jako E mechanismus je nedostatečná)**
- **Spontánní mutace mohou vést k velkým reorganizacím genomu individuí**
- **Většina takových mutací je letální**
- **Některé náhodně přežívají a mohou být zdrojem preadaptací k novým podmínkám prostředí**
- **Takové mutace mohou být zdrojem nového druhu**

Saltacionismus – odmítnut neodarwinisty a gradualisty (genetika nezná cestu velkých mutací k dědičné fixaci ?), přijat řadou paleontologů – především Otto Schindewolf:

„Typogeneze – typostáze – typolýza (typostrofická hypotéza)“

Paleontologický záznam totiž často ukazuje na náhlé objevení druhů, evoluce probíhá v etapách „evolučního vzryvu“ a „evoluční stasis“ (viz dále Flegr – zamrzlá evoluce)

(vysvětlení gradualistů = neúplný záznam)

Přerušovaná rovnováha (J. S. Gould & N. Eldredge, 1972):

Evoluce = stasis + rychlé speciální kroky,

přírodní výběr působí na:

**geny, organizmy, populace, druhy i vyšší taxony,
(tj. stabilní soudržné jednotky diferenčně
přežívající)**

**makroevoluce oddělena od mikroevoluce, je
výsledkem mezidruhové selekce**

katastrofy (speciální případ darwinizmu)

3 druhy evolučního času (pořadí):

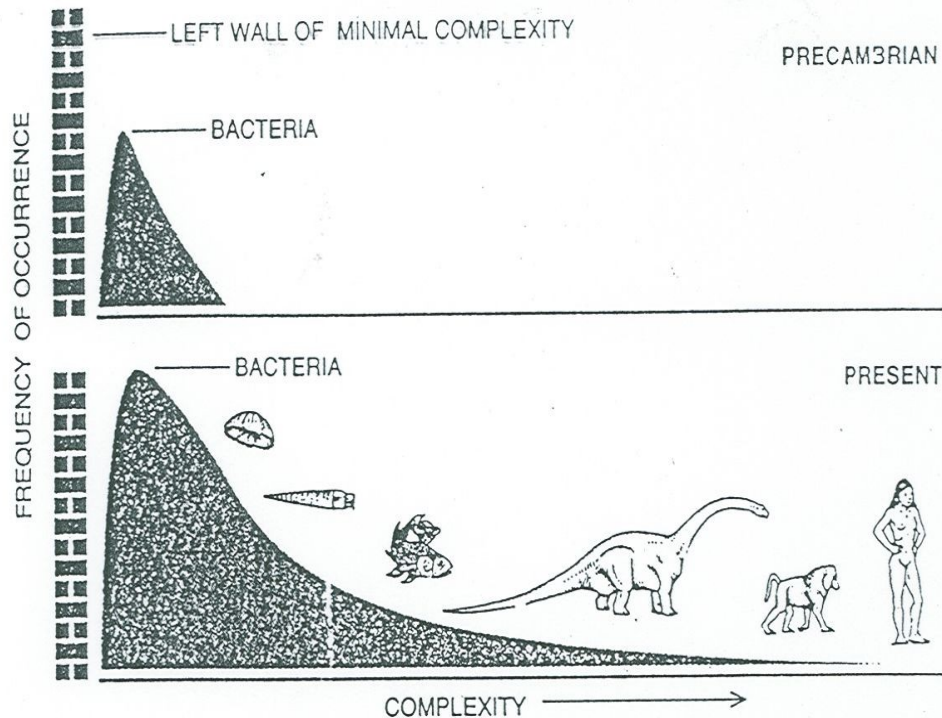
- 1) ekologické momenty (změny v krátkém časovém úseku existence druhu =
zdokonalení druhu přírodním výběrem (darwinowsky))**
- 2) děje a stavy mezi dvěma epizodami masového vymírání (dlouhé milióny let)**
- 3) periodické katastrofy a decimace ekosystémů a biosféry (Př. P/T – *Ophiceras* –
300 rodů v T – konec sv. T + další rozvoj J+Cr)**



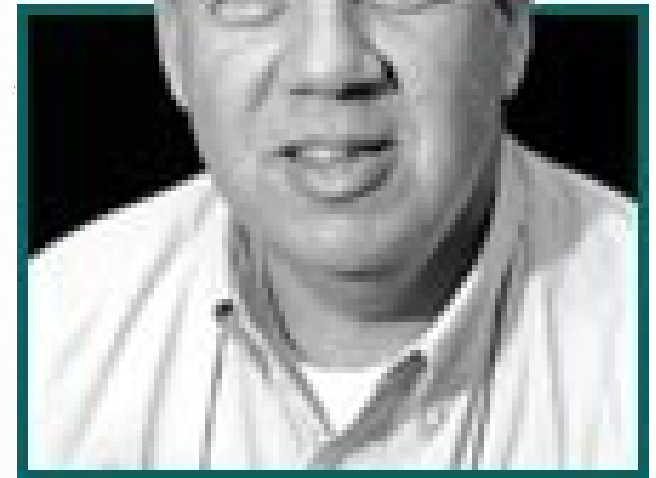
Niles Eldredge

Modální komplexita (J. S. Gould, 1994): evoluce zahrnuje chaos, nahodilost, architektura modální komplexity, evoluční „keř“ s širokou bází, šťastné náhodné přežívání

Gould (1994)



PROGRESS DOES NOT RULE (and is not even a primary thrust of) the evolutionary process. For reasons of chemistry and physics, life arises next to the “left wall” of its simplest conceivable and preservable complexity. This style of life (bacterial) has remained most common and most successful. A few creatures occasionally move to the right, thus extending the right tail in the distribution of complexity. Many always move to the left, but they are absorbed within space already occupied. Note that the bacterial mode has never changed in position, but just grown higher.

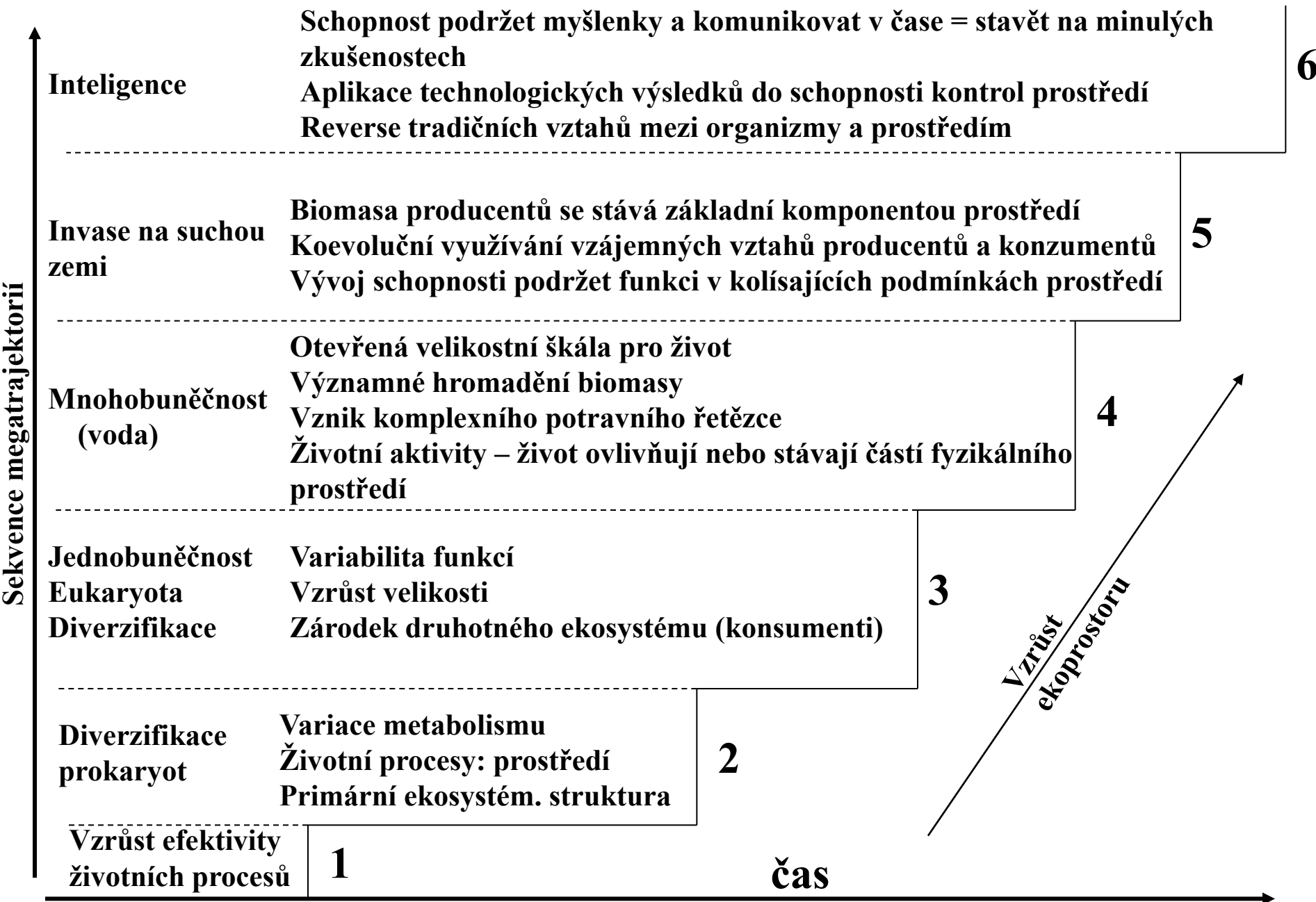


Usměrněnost velkých trajektorií (A. Knoll & R.K. Bambach, 2000): 6 evolučních megatrajektorií, jejich následnost a usměrněnost od počátku historie Země v čase



A. Knoll

Knoll et Bambach, 2000:



-E proces z tohoto pohledu lze chápat v termínech zvyšující se variability omezené fixovanou levou stěnou (viz též Gould výše) a pravou stěnou, která se posouvá v čase a to stále v jednom směru.

Každá megatrajektorie zavedla fundamentálně novou entitu využívající a zajišťující zdroje novým způsobem.

V závislosti na měřítku pohledu, jeví se E jako kumulativní (možná i difuzivní) nebo usměrněná (žádné organizmy přestoupivší vyšší hranici nezískávají významné znaky organismů předchozího stavu – např. žádná eukaryota neprodukuje prokaryotní nástupce).

Každá megatrajektorie připojuje nový příběh k ekologickému základu bakteriálního typu => dlouhodobý vzrůst komplexity ekosystémů.

(Knoll, H. et Bambach, R.K. (2000): Directionality in the history of life: diffusion from the left wall or repeated scaling of the right? – The Paleontological Society, 2000:1-13.

Teorie zamrzlé plasticity – Jaroslav Flegr

Spojení přerušované rovnováhy a evolučně stabilních strategií.

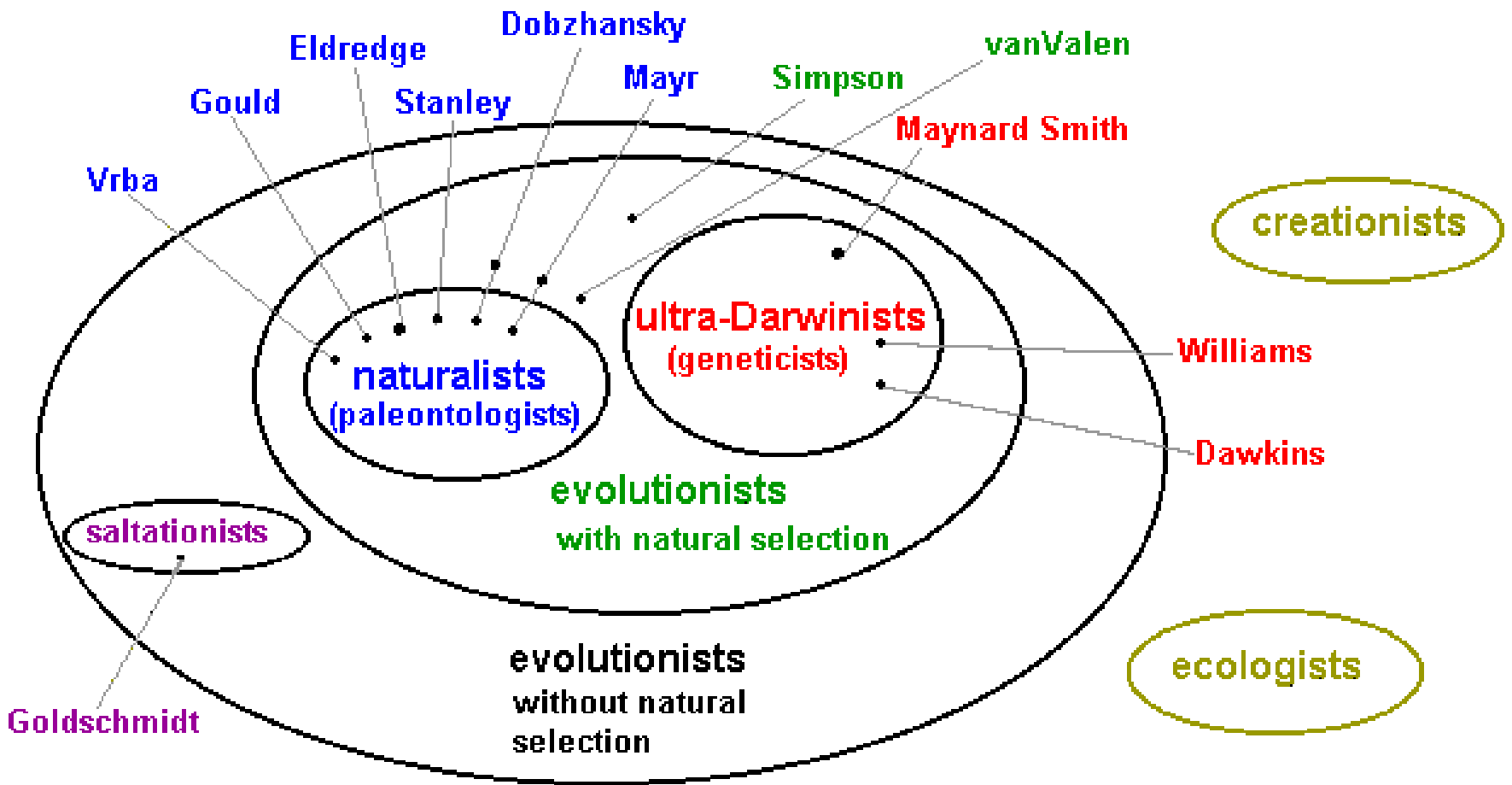
Evoluce účelných vlastností u pohlavně se rozmnožujících organismů neprobíhá „darwinovsky“ ani „dawkinsovsky“.

Darwinovsky (přírodní výběr) se může uplatnit jen na počátku existence druhu v jeho **plastickém stadiu** – po odštěpení od hlavní populace. Taková populace má malý podíl genetické variability, každá výhodná mutace se předává z generace na generaci a na stejném genetickém pozadí – projevuje se obdobně a její biologická zdatnost se dědí – darwinismus funguje. Po evolučně krátké době (1-2 % existence druhu) se hromadí v populaci variabilita, tj. nové varianty genů, spojů, a druh se přestane vyvíjet. Po případném selekčním tlaku se jen vychýlí, po ukončení tlaku a vrací do původního stavu. Při neakceptovatelném tlaku – vymírání.

J. Flegr (2006): „Zamrzlá evoluce“, Academia-Galileo, Praha

*„Podle **teorie zamrzlé plasticity** jsou pohlavně se rozmnožující druhy evolučně plastické pouze v první etapě své existence... do doby než se v jejich genofondu nahromadí dostatek **geneticky podmíněné variability**. Důsledkem ... je vznik složité sítě vzájemně propojených a vzájemně se podmiňujících evolučně stabilních strategií schopných udržovat druh dlouhodobě ve stavu **genetické homeostáze**, a tedy i ve stavu jakéhosi **evolučního zamrznutí**. V historii druhů, které vznikly z malé zakladatelské populace, se tak vystřídají dvě období: poměrně velmi krátké období **evoluční plasticity**, v němž druh může měnit své vlastnosti v odpověď na selekční tlaky prostředí a vytvářet například nové účelné tělesné orgány a nové účelné vzorce chování, a následné velmi dlouhé období **zamrzlé plasticity**, během kterého může druh pouze dočasně a velmi omezeně odpovídat na selekční tlaky, a v podstatě tak **pasivně** čeká na okamžik, kdy výrazná změna podmínek jeho životního prostředí způsobí jeho **vymření**.*

N. Eldredge: Schema „funktionalistů“



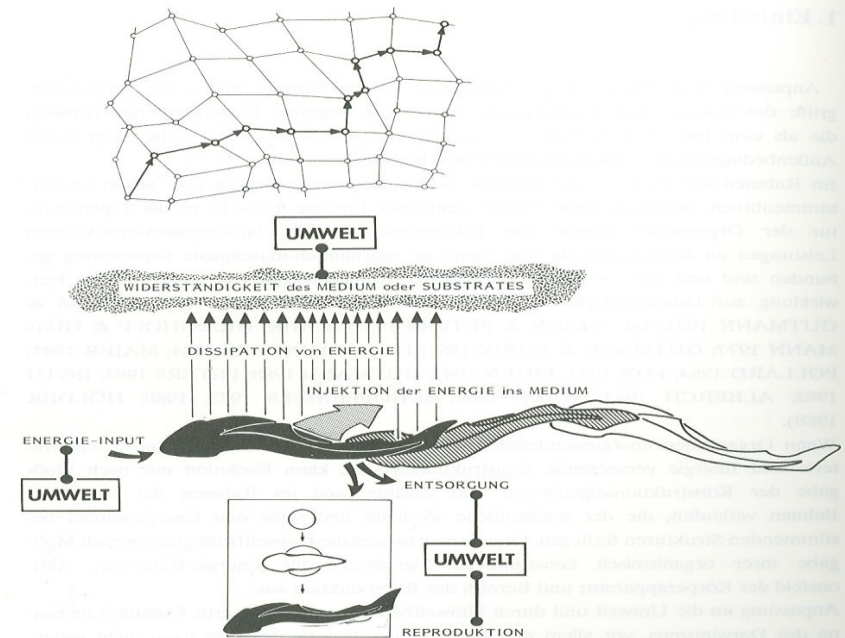
b) Strukturalisté (organocentrici)

- **Systémová „teorie evoluce“ (Riedl, Wuketits, Wagner):** vnější selekce (faktory) i vnitřní selekce (faktory) v rovnováze, neplatí centrální dogma molekulární biologie, evoluce jako proces vlastního plánování, organocentrismus
- **Kritická „teorie evoluce“ (W.F. Guttman et al 1972):** organizmus jako konstrukt a hydraulický systém, evoluci ženou jen vnitřní faktory, konstrukční tlaky-tvorba struktur – vyhmatávání možností v prostředí, organocentrismus.
- **Samoorganizace komplexních systémů (S.A. Kauffman, 1992):** deterministický chaos, regulační sítě, složité biologické systémy – Booleyova síť logických vztahů – geny: „zmrzlé jádro“, „fluidální část“, „volná část“, evoluce jako tvůrčí projev živých systémů navzdory vnějšímu prostředí. Doplnění (S.A. Kauffman, 2000): autonomní agens = systém schopný jednat ve vlastním zájmu, nejen disipace, ale i pracovní cyklus ve spirále (cykly volnosti), šířící se organizovanost, „čtvrtý zákon termodynamiky“: biosféry se samy konstruují = neustále se zvyšují diverzitu.
- **„Teorie nestabilního stavu“ (P. Bak, 1996):** v přírodě - komplexní chování mnoha složitých systémů, vývoj samoorganizací do nestabilního „kritického stavu“, drobné poruchy vedou k událostem (lavinám) a změnám. „Samoorganizující kritično“ – obecný mechanismus tvorby složitých systémů

Systemová „teorie evoluce“ (Riedl, Wuketits, Wagner):
vnější selekce (faktory) i vnitřní selekce (faktory) v
rovnováze, neplatí centrální dogma molekulární biologie,
evoluce jako proces vlastního plánování,
organocentrismus



Franz M. Wuketits



Bildhafter Vergleich der Systemtheorie der Evolution und der organismisch-konstruktiven Theorie. Im Falle der Systemtheorie der Evolution (oberes Bild aus WUKETITS 1988) ist ein dichtes kausales Netz unterstellt, das den Organismus und die Umwelt miteinander verknüpft. Es fehlen jedoch die organisatorischen Ebenen der Konstruktion und die Abgrenzung des Organismus von der Umwelt derart, daß vom Organismus aus die Energie in die Umwelt fließen bzw. als mechanische Energie auf sie übertragen werden kann. Das kausale Netz gestattet also gerade die Abgrenzung von Organismus als Konstruktion und die Darstellung seines mechanischen und damit energiegetriebenen Arbeitens nicht.

Ganz anders die organismisch konstruktive Theorie. In ihr (unteres Bild) ist der Organismus von der Umwelt, in der er mechanisch ar-

Odmítnutí představy, že E je nepřetržitý vývoj k vyšším stupňům.

Příklad poskytují paraziti, kteří naopak jsou cestou redukce stavby těla, mnohdy až na pouhý trávící a rozmnožovací systém.

Termíny **devoluce (sestup, pokles) a **involute** (zpětný vývoj či degenerace orgánů parazitů, většinou spojený s vysokou specializací). Dtto **sakulinizace** (K. Lorenz – Sacculina carcini – korýš parazitující na krabech s volně plovoucí larvou, ale s atrofujícími orgány po nalezení hostitele – oči, nervový systém, a končetiny zaniknou, tvoří se jen váček s pohlavními žlázami – oplozená vajíčka – nový cyklus) – příklad regrese, ubývající složitosti.**

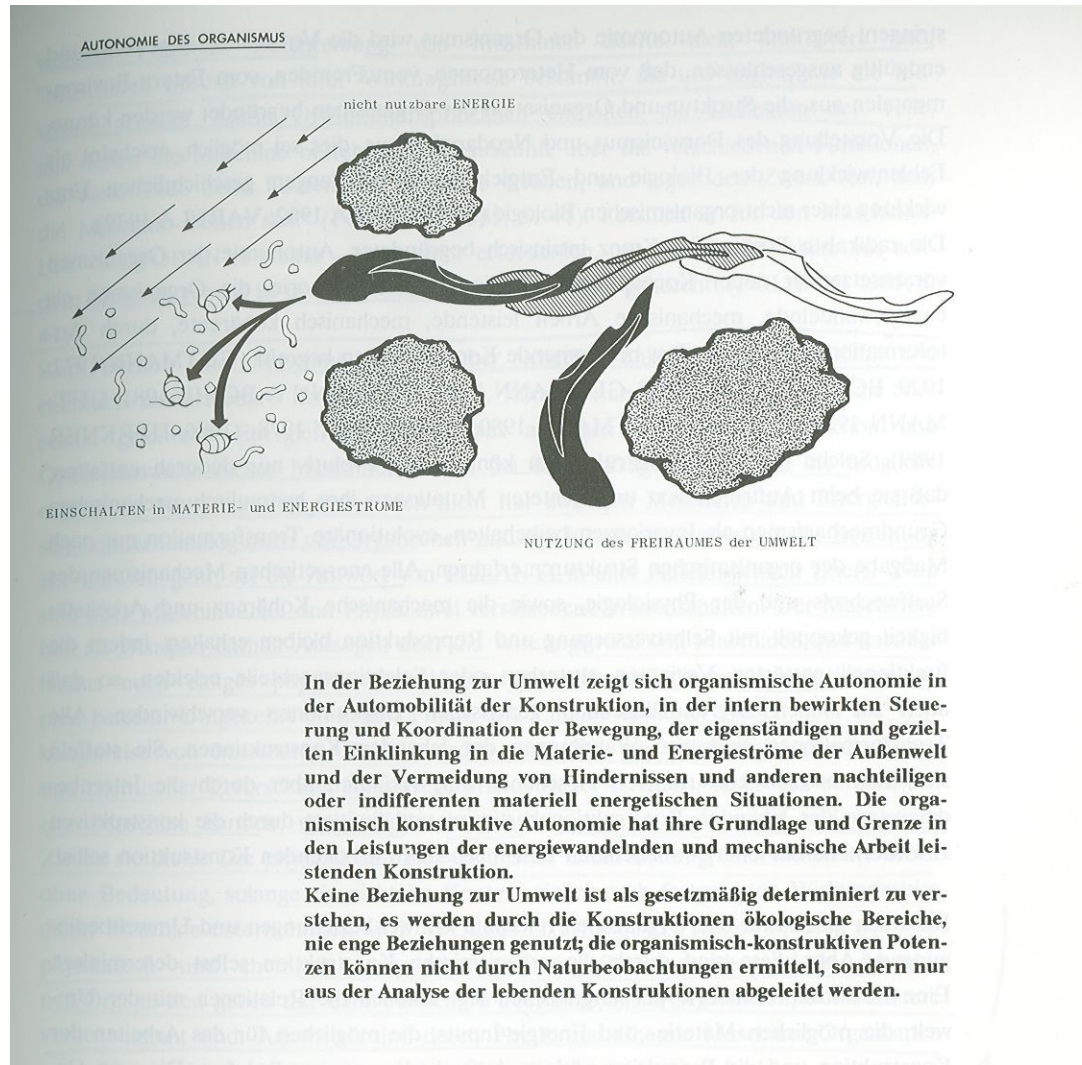
Strategie parazitů – jedna z možných strategií

Evoluce nevolí určitý směr – vždy řada směrů

V evoluci jde výhradně o řešení životních problémů, řeší se strategie žití.

Organizmy jsou historické systémy, jejich rysy i jejich možné změny jsou podmíněny (dány) jejich historickým vývojem => není možná jakákoliv (libovolná) změna ať už má jakýkoliv vztah k selekci - tím se zužuje rozsah pásma možného vývoje.

Kritická „teorie evoluce“ (W.F. Guttman et al 1972): organismus jako konstrukt a hydraulický systém, evoluci ženou jen vnitřní faktory, konstrukční tlaky-tvorba struktur – vyhmatávání možností v prostředí, organocentrismus.



In der Beziehung zur Umwelt zeigt sich organismische Autonomie in der Automobilität der Konstruktion, in der intern bewirkten Steuerung und Koordination der Bewegung, der eigenständigen und gezielten Einklinkung in die Materie- und Energieströme der Außenwelt und der Vermeidung von Hindernissen und anderen nachteiligen oder indifferenten materiell energetischen Situationen. Die organismisch konstruktive Autonomie hat ihre Grundlage und Grenze in den Leistungen der energiewandelnden und mechanische Arbeit leistenden Konstruktion.

Keine Beziehung zur Umwelt ist als gesetzmäßig determiniert zu verstehen, es werden durch die Konstruktionen ökologische Bereiche, nie enge Beziehungen genutzt; die organismisch-konstruktiven Potenzen können nicht durch Naturbeobachtungen ermittelt, sondern nur aus der Analyse der lebenden Konstruktionen abgeleitet werden.

Samoorganizace komplexních systémů (S.A. Kauffman, 1992):

**deterministický chaos, regulační sítě, složité biologické systémy –
Booleyova síť logických vztahů – geny: „zmrzlé jádro“, „fluidální
část“, „volná část“, evoluce jako tvůrčí projev živých systémů
navzdory vnějšímu prostředí.**

**Doplnění (S.A. Kauffman, 2000): autonomní agens = systém
schopný jednat ve vlastním zájmu (život jako svébytný fenomén
evoluce a hlavní a aktivní hráč evolučního procesu), nejen disipace,
ale i pracovní cyklus ve spirále (cykly volnosti), šířící se
organizovanost, „čtvrtý zákon termodynamiky“: biosféry se samy
konstruuují = neustále zvyšují diverzitu.**

Stuart A. Kauffman



**„Teorie nestabilního stavu“ (P. Bak, 1996): v přírodě -
komplexní chování mnoha složitých systémů, vývoj samoorganizací
do nestabilního „kritického stavu“, drobné poruchy vedou k
událostem (lavinám) a změnám. „Samoorganizující kritično“ –
obecný mechanismus tvorby složitých systémů**

Závěr

- **Evoluční proces:**
 - **obecný reálný jev otevřených systémů (nikoliv jen jako vedlejší produkt boje o přežití)**
 - **rozbíhavý, nepředvídatelný, neplánovitý (jednosměrný pohyb v pomyslném fázovém prostoru)**
 - **svobodný, tvůrčí, nevratný a spojený s jednosměrnou šipkou času**
 - **je podmiňován spíše historickými než ekologickými faktory, zatímco selekce má spíše omezující (nikoliv tvůrčí) charakter**
 - **sebepoznávající (sebereflexe, kulturní evoluce, epistemologie)**
 - **je souhrou nutnosti (stav) a nahodilosti (fluktuace, volba)**
 - **respektuje přírodní zákony,**
 - **funguje na bázi různorodosti a nerovnosti**

Termodynamika

- sjednocuje do jednoho systému ontogenezi, speciaci, fylogenezi, sukcesi ekosystémů až po děje globální povahy (geosféru, biosféru, noosféru – Lovelock – Gaia),
- ukazuje, že biologické děje jsou sice usměrněny, ale dosahují téhož stavu různými cestami (princip ekvifinality biologických dějů)

J. Doskočil, 1994 – evoluce evoluce

-V různých E výkladech se zrcadlí vztah *selekce* (a role vnějšího prostředí = D) a *intuitivních aspektů* E (= L). Popper k tomu říká:

*„Darwinismus (na rozdíl od lamarckismu) na první pohled nepřikládá žádný evoluční vliv adaptivním inovacím v chování (preferenci, přání, volbě) individuálního organismu. Takový dojem je však povrchní. Každá inovace chování u individuálních organismu mění vztah mezi organismem a jeho prostředím: vede organismus k přijetí nebo vytvoření nového ekologického prostředí. Nové ekologické zázemí však obsahuje novou množinu selekčních tlaků příznačných pro toto zvolené prostředí. Organismus si proto svým jednáním a svými preferencemi částečně volí selekční tlaky, které na něj a na jeho potomky budou působit. Může takto **aktivně ovlivnit směr** (zdūr. Brz.), kterým se adaptace bude ubírat. Přijmout nový způsob jednání nebo nové očekávání (nebo „teorii“) je jako připravit novou evoluční cestu.“*

Pozn.: snad nejúspěšnější pokus vyložit jednotu obou složek v evolučním procesu

Př.: přechod vertebrat z vody na souši

Rychlost evoluce:

- 1. Genetická RE = míra genetických změn v čase (pole především neontologie)**
- 2. Morfologická RE = změna morfoznaku/ů – měří se v darwinech (1 darwin = změna znaku s faktorem $e=2,718$ za 1 milión roků)**
- 3. Taxonomická RE = počet druhů ve fylogenetické linii/milion let (=cca rychlost vzniku a trvání taxonů)**
- 4. Míra taxonomické frekvence = počet taxonů, nebo počet nově vzniklých/zaniklých taxonů v jednotce stratigrafické stupnice (např. biochronozóna)**

K RE dále:

- RE měřené ve fosilním záznamu jsou pomalejší než v laboratoři**
- RE kolísají během geologického času, u různých taxonů a u různých typů taxonů – tj. na všech úrovních (viz přerušovaná rovnováha)**
- Odkrývání RE během a mezi speciačními událostmi je komplikováno často nekompletním geologickým záznamem**

Druh:

- a) **Základní jednotka biologické klasifikace - taxonomie (viz dříve)**
- b) **Nadindividuální dynamický biosystém existující v přírodě, měnící své hranice a odlišnosti v prostoru i čase**

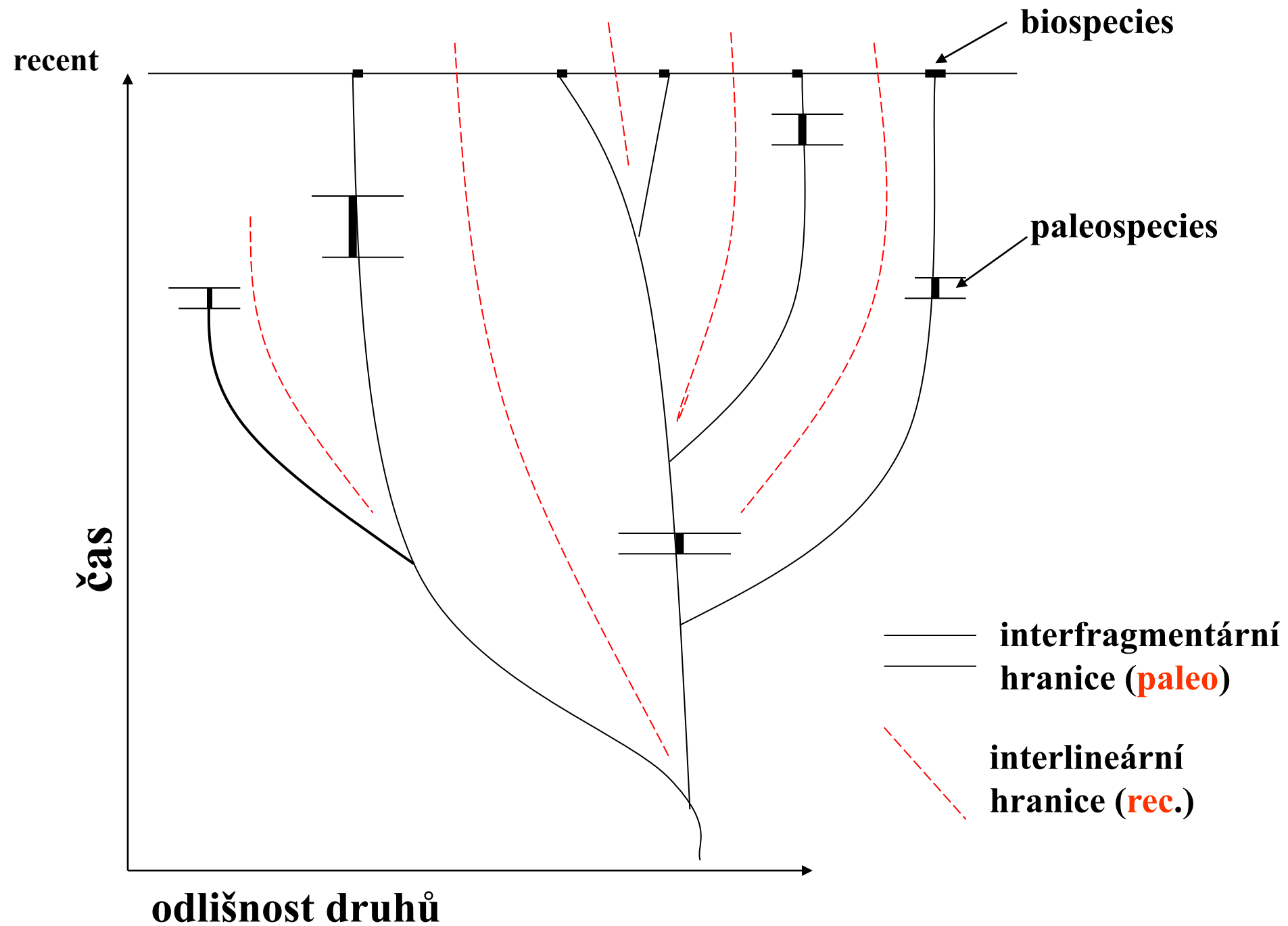
Definice:

E. Mayr: „Soubor populací, které se skutečně nebo potenciálně kříží a jsou od ostatních takových souborů reprodukčně izolovány“ = biospecies (def. není univerzální – viz asexuální druhy, klony, partenogeneze etc.)

G.G. Simpson: „Evoluční druh je linie, která se vyvíjí oddělena od ostatních a má svou jednotnou evoluční úlohu a tendence“ - zahrnuje asexuální etc. druhy, časový rozměr a tedy i paleospecies (chronospecies)

Druh tedy chápeme jako jednotku:

- genetickou (jistá vnitřní genetická soudržnost, rozmnožování),**
- ekologickou (specifický soubor nároků na niku a postavení v ekosystému,**
- historickou (jedinečný původ a samostatnou historii vzhledem k jiným druhům.**



Speciace

a) sympatrická (stejný areál)

- velké chromozómové mutace
- ekofaktory (změna období rozmnožování)

Př.: u hmyzu se rozpadá jedna populace na dva druhy velmi snadno (symbiotické bakterie ze skupiny *wohlfachii* způsobují reprodukční (vnitřní) bariéry => vznik nových druhů a obrovská rozmanitost hmyzu)

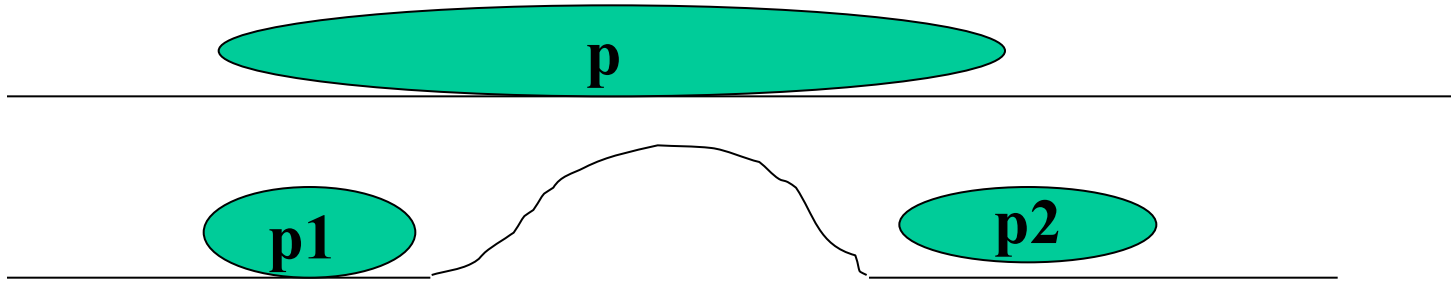
Pozn.: *F. albicola*:*F. hypoleuca* (stř. a vých. Evropa) – sympatrické populace se liší mnohdy více než allopatrické

a) allopatrická (různé areály)

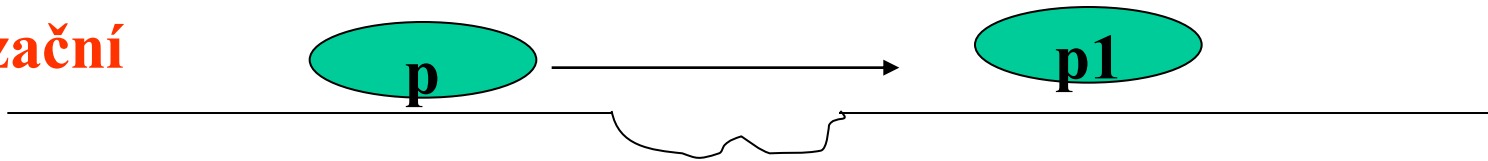
- kolonizační (migrace)
- extinkční (vymření přechodných populací)
- stacionární (dichopatrická) - geografické bariéry (vnější bariéry zabráňující křížení)

Př.: 36 % ryb žije ve sladkých vodách (jen 1 % vodní plochy) => velká mixáž prostředí, bariér etc. – velká diverzita

stacionární

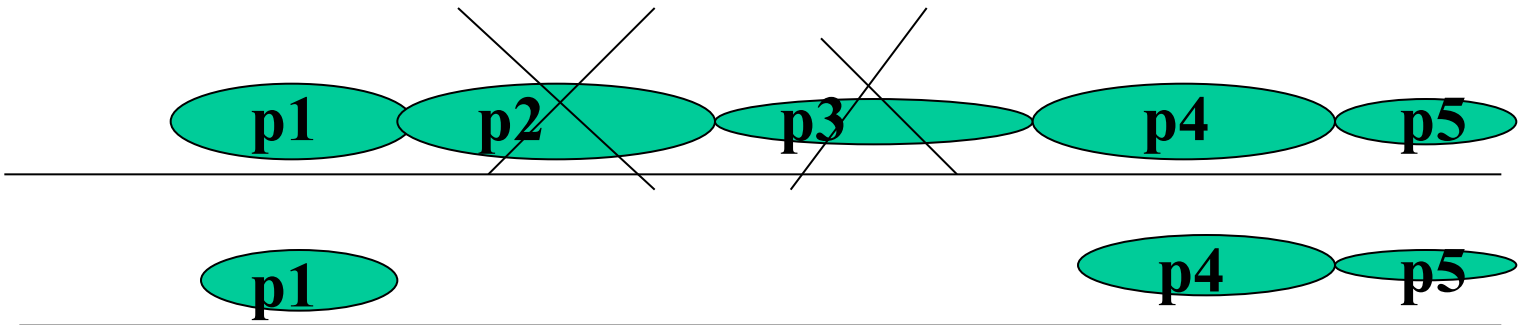


kolonizační



(Př.: řeky hory, pevninské šíje, tříštění pevnin, oceánské ostrovy-migranti, izolace pánví etc.)

extinkční



Lazarské skupiny – refugia

Př.: *Latimeria chalumnae*

**(pozn.: Crossopterygii chybí v záznamu
od sv. křídly – cca 70 Ma)**

**Současná teorie speciace je pluralistická – předpokládá, že existuje
a existovalo mnoho různých způsobů speciace a že**

**v historii jedné a téže linie se mohlo kombinovat více těchto
způsobů.**

Paleontologické doklady např.:

- mořští bezobratlí – přerušovaná rovnováha (či zamrzlá evoluce)**
- mořští jednobuněční (asexuální) - gradualismus**

Fylogeneze – ontogeneze (epigeneze):

F = sled na sebe navazujících epigenezí =>

jakékoliv změny ve F se musejí projevit či objevit v některém stadiu E

E = proces skládající se z vývojových stadií předků a vlastního příspěvku toho kterého organismu

Konstruování fylogenetických linií:

F = postupné spojování druhů sdílejících stejné evoluční novinky (apomorfie), druhy sdílející více apomorfních znaků se odštěpily od společného předka později než druhy s menším počtem apomorfií (viz kladistika)

Na průběh epigeneze 2 názory:

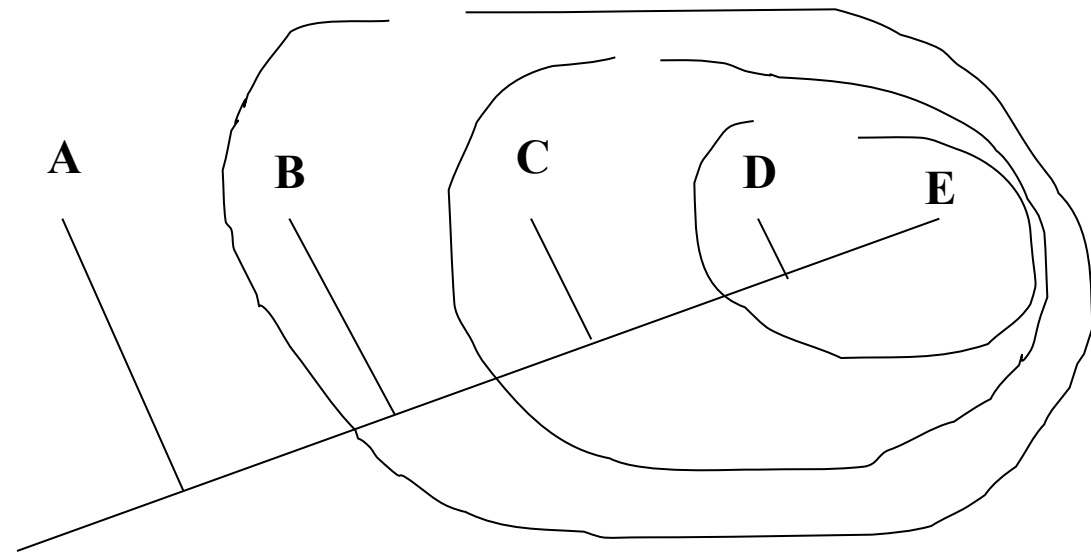
- a) známější - E. Haeckel**
- b) de Baer**

Ad a) = základní „biogenetický zákon“ – ontogeneze opakuje nejdůležitější tvarové změny dospělých stadií předků – rekapitulace

**Poznámka: Haeckel ontogenie + fylogenie = procesy,
ontogeneze + fylogeneze = mechanismy**

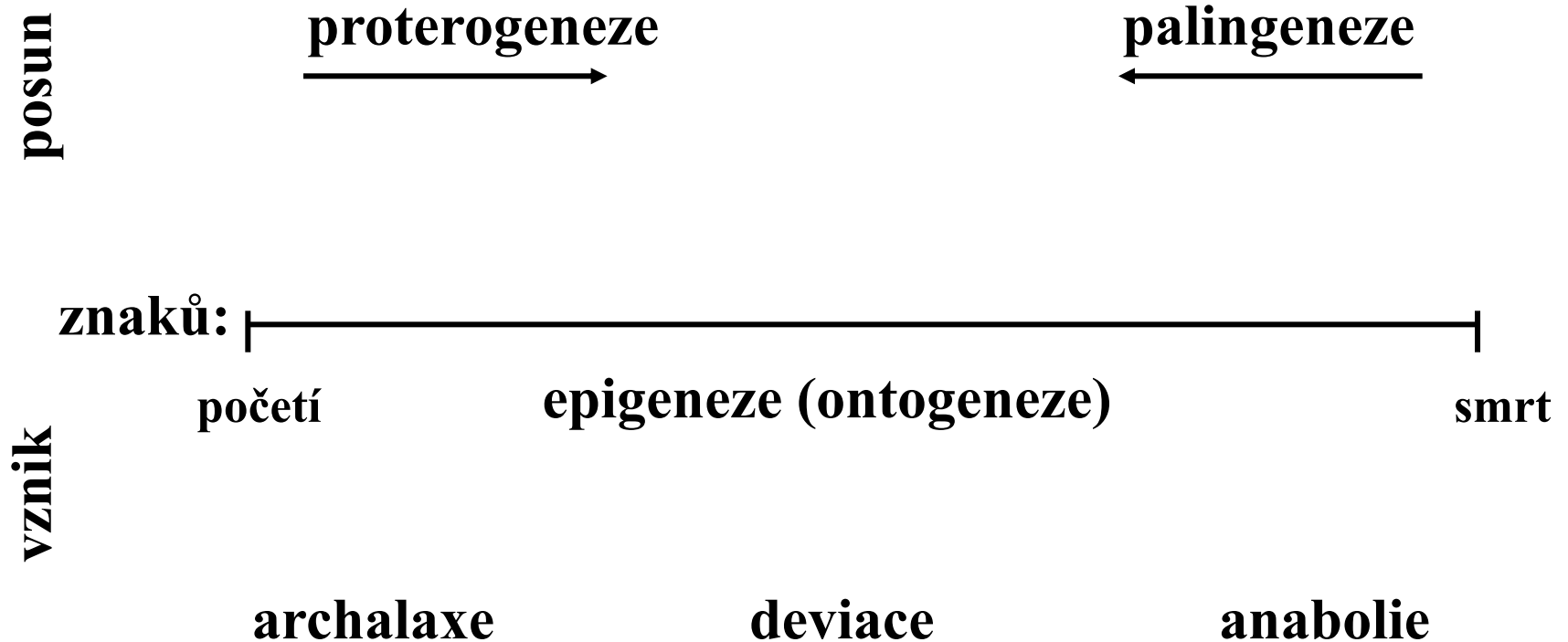
Ad b) embryo fylogeneticky mladší (pozdější) formy je shodné s embryem předků a v průběhu epigeneze se od tvarů dospělého předka stále více vzdaluje => ve vývoji zárodků se objevují nejprve znaky společné vyšším taxonům a teprve později znaky dílčích skupin a jako poslední znaky individua.

V kladistickém vyjádření jde o posloupnost podrživených taxonů na dendrogramu: ABCDE – BCDE – CDE – DE - E



I když jsou znaky zachovány, může se jejich projev v epigenezi posouvat (viz dále)

Posouvání znaků v epigenezi:



Dochází-li ke zrychlení (akceleraci) epigeneze (tj. znak se zakládá na časnějších stádiích než u předka) nebo zpomalení (retardaci), pak mluvíme o heterochronii (Haeckel)

Akcelerace skokem (nebo velmi značným zrychlením) = neotenie:

- vede velmi často k zásadním změnám celé fylogeneze,
- často larvální stadium dospívá a rozmnožuje se, aniž by potřebovalo dospělá stadia (= rovněž pedomorfóza).

Pedomorfózy hrály roli při přechodu mezi osteolepiformními rybami a obojživelníky (lebka juvenilních osteolepiformů nese znaky dospělých obojživelníků).

Člověk: pedomorfie – týlní otvor u dospělců umístěn na spodní straně lebky jako u většiny savčích embryí, veliká mozkovna, nevyčnívající obličejová část lebky, ale i hravost i v dospělosti (tvořivost)

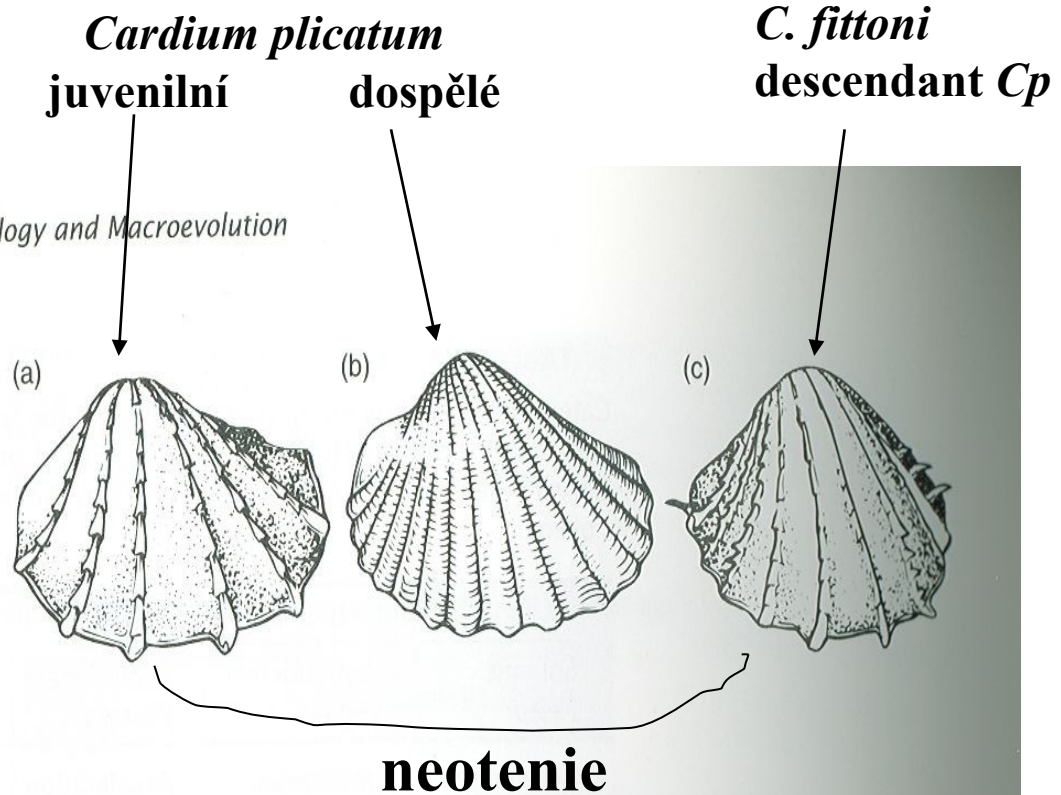
Neotenie: Chordata vznik – volně plovoucí symetrická larva dospělých přisedlých živočichů + akcelerace pohlavních orgánů + eliminace (vypuštění) dospělého stadia předků = nový taxon

Příklad neotenie - fosilní kardia (Bivalvia)

592

PART 5 / Paleobiology and Macroevolution

Figure 21.6 Neoteny in fossil cockles. (a) *Cardium plicatum* juvenile, 5 mm in length. (b) Same species, adult, 17 mm long. (c) *C. fittoni*, 35 mm long, and descended from *C. plicatum*. Reprinted, by permission of the publisher, from Gould (1977a), Cambridge, Mass.: Harvard University Press. Copyright © 1977 by the President and Fellows of Harvard College.



like the juvenile ancestor (i.e., it is paedomorphic), then if the descendant is as large as (or larger than) the ancestor it is probably neoteny; if it is the size of a juvenile ancestor, on the other hand, it is probably progenetic.

Clearly, the inference could sometimes be wrong. It makes two main assumptions. First, it assumes that size is proportional to age of breeding. Second, it assumes that we can tell that the juvenile-formed descendant species actually is an adult (our evidence is that no larger specimens have been found—evidence that will be stronger for a richer fossil record). The assumptions could be in error, which would mean that the inference is uncertain, not unreasonable.

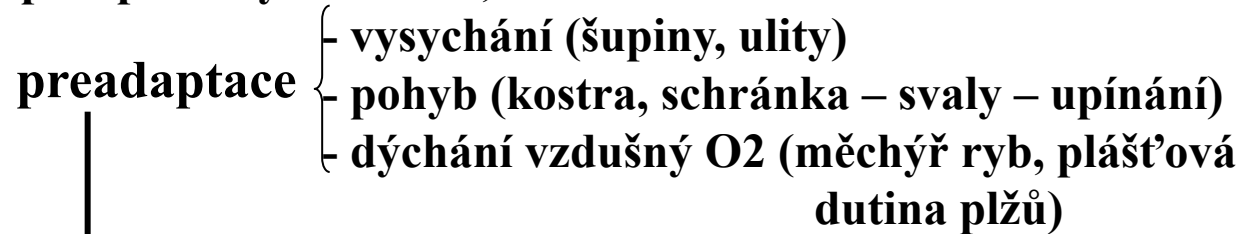
Vznik vyšších taxonů:

STE – mikro- i makroevoluce = jeden kontinuální proces:

ekologická hypotéza:

- existence adaptivních zón (čím širší, tím vyšší kategorie)
- organizmy s náhodnými znaky jako preadaptacemi (prospektivní adaptace, exaptace)
- pronikání do adaptivních zón

Př.: přechod voda – souše – předpoklady: - kostra, schránka



jen 3 kmeny (V, A, M) – ale 90% všech druhů – na souši

- adaptivní radiace: rychlá speciace v určitém čase evoluční linie. 1) prostřednictvím preadaptací, 2) proniknutím do prostředí s mnoha využitelnými zdroji

Proti tomu **genetická hypotéza**: ne drobné mikroevoluční změny (hromaděné v čase), ale mutace řídicích homeoboxů popř. heterochronie, neotenie:

Př. : Chordata (volně plovoucí larvy přisedlých živočichů: Echinodermata-Hemichordata-Urochordata)

Phyllopora - Cladocera (perloočky) = larvy Notostraca (listonožky)

Insecta – larvy chilopodů (stonožek) (mají 3 kráčivé páry za hlavou – hmyz na hrudi)

obojživelníci etc.

Biotické korelace hromadných vymírání

Z historie planety vyplývá (empirie):

- ve vývoji nedochází k opakování téže cesty, neexistuje cesta zpět (viz evoluce)
- životnost druhů je omezená, Flegr: některé skutečnosti naznačují, že nejobvyklejší příčinou vymírání jsou pandemie vyvolané parazity (nejčastěji viry)
- druhy s malými populacemi vymírají velmi snadno
- velmi rozšířené a individuálně početné druhy není snadné vyhubit. Likvidující faktor musí působit v celém areálu
- taxony s jedinci velkých rozměrů těla jsou citlivější k nárazům vyvolávajícím HV (menší reprodukční rychlosti, většinou vyšší stupeň specializace)
- citlivější na HV jsou organizmy tropické (žijí u tropické zdi)
- je-li správný argument, že HV je proces na úrovni druhů, potom celá řada druhových znaků ovlivňuje citlivost k HV („bad luck“ : „bad genes“)
- druh se stává citlivým k vymírání v důsledku tzv. prvního úderu (náhlá změna snižující výrazně počet jedinců)
- vymírání zvyšují zátěže, s nimiž nemá druh běžnou zkušenost (normální stresy svého prostředí zvládá)
- vymírání postihuje spíše skupiny specializované, než skupiny univerzalistů
- v posledních 3, 5 (?) Ga nedošlo na planetě nikdy k totální eliminaci života

Vymření = vymizení posledního zástupce druhu (nikoliv postupná přeměna jednoho druhu v jiný – fyletický gradualismus, tj. u asexuálních organizmů)

Průměrné doby trvání u některých skupin: druhy savců – 5 mil. let, mořští měkkýši 10-20 mil. let. Flegr: některé skutečnosti naznačují, že nejobvyklejší příčinou průběžného (pozad'ového) vymírání jsou pandemie vyvolané parazity (nejčastěji viry)

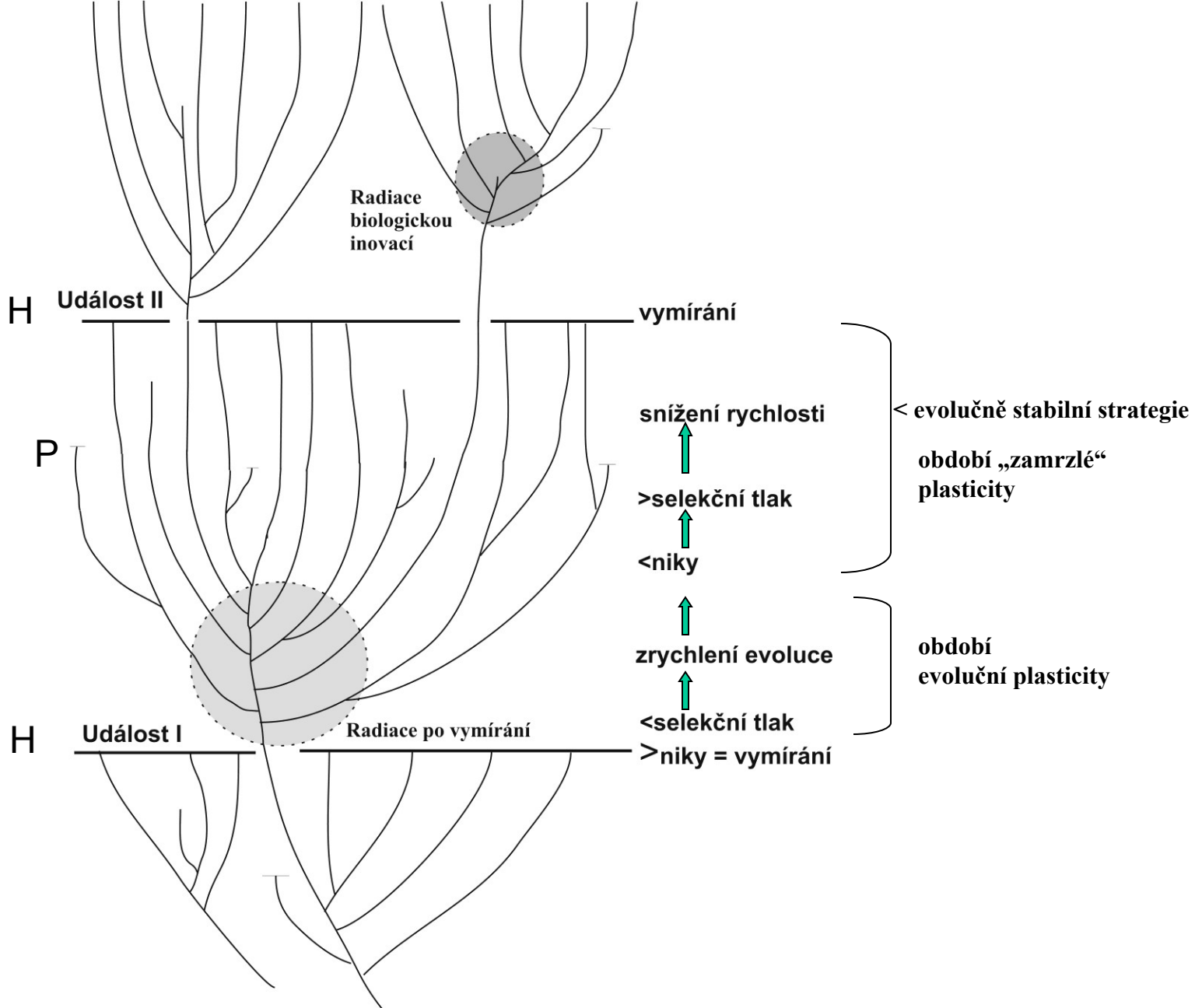
Klasifikace vymírání (Raup, 1994):

- **A) podle intenzity a rychlosti:**

- **pozad'ové (fonové) (+- konstantní rychlost, běžné zemské faktory a jejich kombinace)**
- **HV (nepříznivá kombinace silných zemských faktorů, mimozemské faktory – impakty)**

- B) podle způsobu vymírání:**

- **„pěšák v poli“ (náhodné, bez vztahu k adaptacím)**
- **„poctivá hra“ (výběrové v darwin. smyslu)**
- **„záludné vymírání“ (nekonstruktivní, eliminační faktor působí velmi zřídka, nepodporuje adaptace)**



Pozad'ové (P) a hromadné (H) vymírání

(podle Walisera 2003, doplněno, upraveno)

Prameny a ke čtení:

Coveney, P. & Highfield, R., 1995: Šíp času. – Nakl. OLDAG, pp. 472, Praha.

Doskočil, J., 1994: Evoluční biologie. – Univerzita Karlova, pp. 84, Praha.

Dawkins, R., 1998: Sobecký gen. – Nakl. Mladá fronta, pp. 319, Praha.

Edlinger, K., Gutmann, W.F. & Weingarten, M. 1991: Evolution ohne Anpassung. –

Aufsätze und Rede d. Senck. Naturforsch. Ges. 37, Verlag Kramer, pp. 92, Frankfurt a.M.

Flegr, J., 2006: Zamrzlá evoluce aneb je to jinak pane Darwin. – Academia (ed. Galileo, sv. 4), pp. 328, Praha.

Chardin de, P. T., 1967: Místo člověka v přírodě. – Nakl. Svoboda, pp. 187, Praha.

Kalvoda, J., Bábek, O., Brzobohatý, R., 1998: Historická geologie. – UP Olomouc, pp. 199, Olomouc.

Markoš, A., 1997: Povstávání živého tvaru. – Vesmír, s.r.o., pp. 305, Praha.

Markoš, A., 2000: Tajemství hladiny. – Vesmír, s.r.o., pp. 366, Praha.

Margulisová, L., 2004: Symbiotická planeta. – Academia (ed. Mistři vědy), pp. 150, Praha.

Prigogine, I. & Stengersová, I., 2001: Řád z chaosu. – Mladá fronta, pp. 316, Praha.

Pokorný, V. a kol., 1992: Všeobecná paleontologie. – Univ. Karlova, Praha.

Rádl, E., 2006: Dějiny biologických teorií novověku. Díl I. a II. – Academia, pp. 482, pp. 533. (český překlad z německého originálu, 1909). Praha.

Raup, D.M., 1995: O zániku druhů. – Nakl. Lidové noviny, pp. 187, Praha.

Ridley, M., 1996: Evolution. – Blackwell Sci., pp. 719, Cambridge.

Ridley, M. 1996: Původ ctnosti. – Portál, pp. 295, Praha.

Ridley, M., 1999: Červená královna. – Nakl. Mladá fronta, pp. 322, Praha.

Wuketitz, F. M., 2006: Přírodní katastrofa jménem člověk. – Granit (český překlad V. Daňková), pp. 207, Praha.

Zrzavý, J., Storch, D. & Mihulka, S., 2004: Jak se dělá evoluce. – Nakl. Lad. Horáček-Paseka, pp. 289, Praha, Litomyšl.

+ různé databáze internetu