

# Přehled evolučních výkladů

(Bc, 2018)

# Úvod:

- rozrůzněný svět,  
různé výklady:

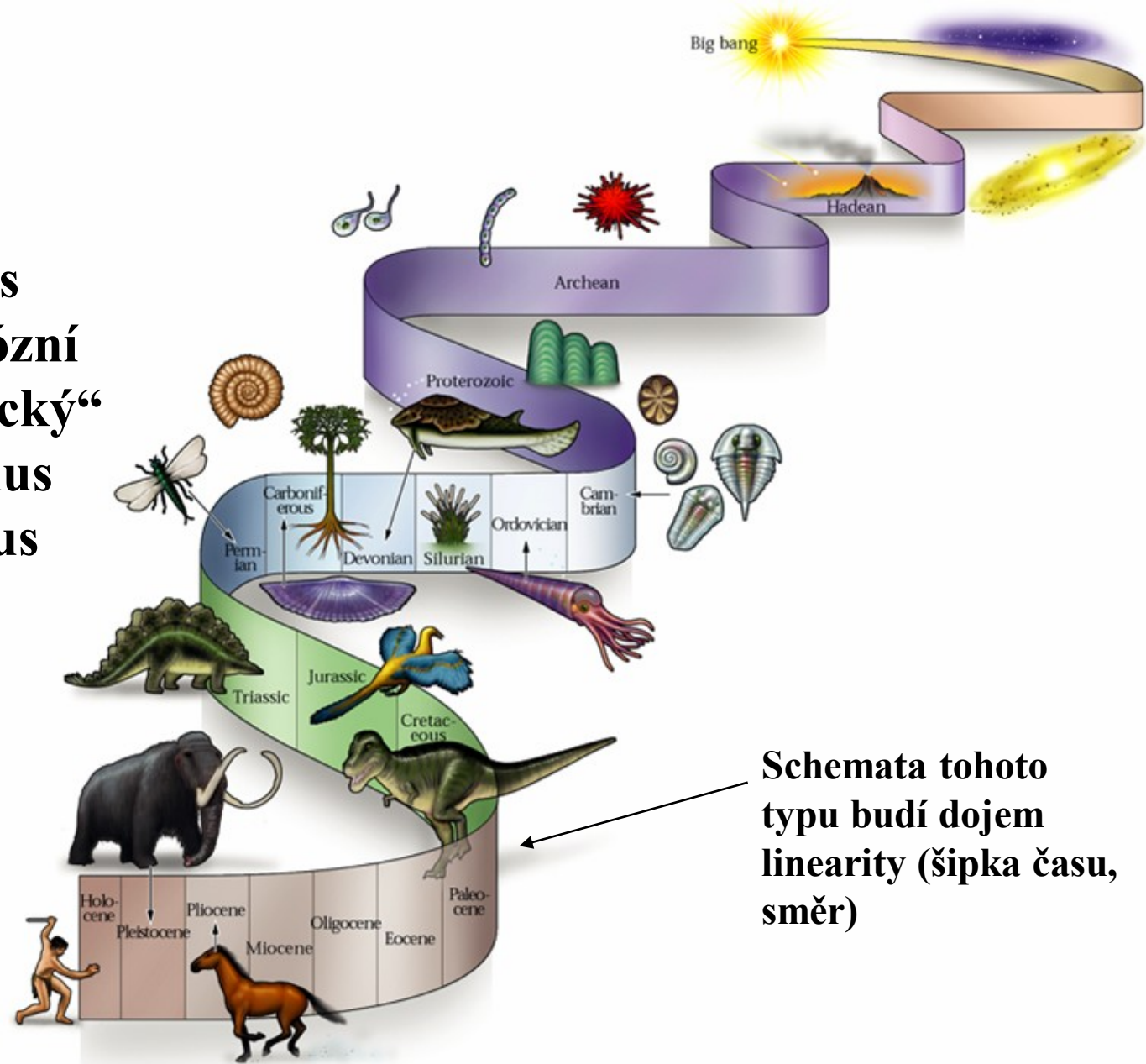
-kreacionismus

-religiózní

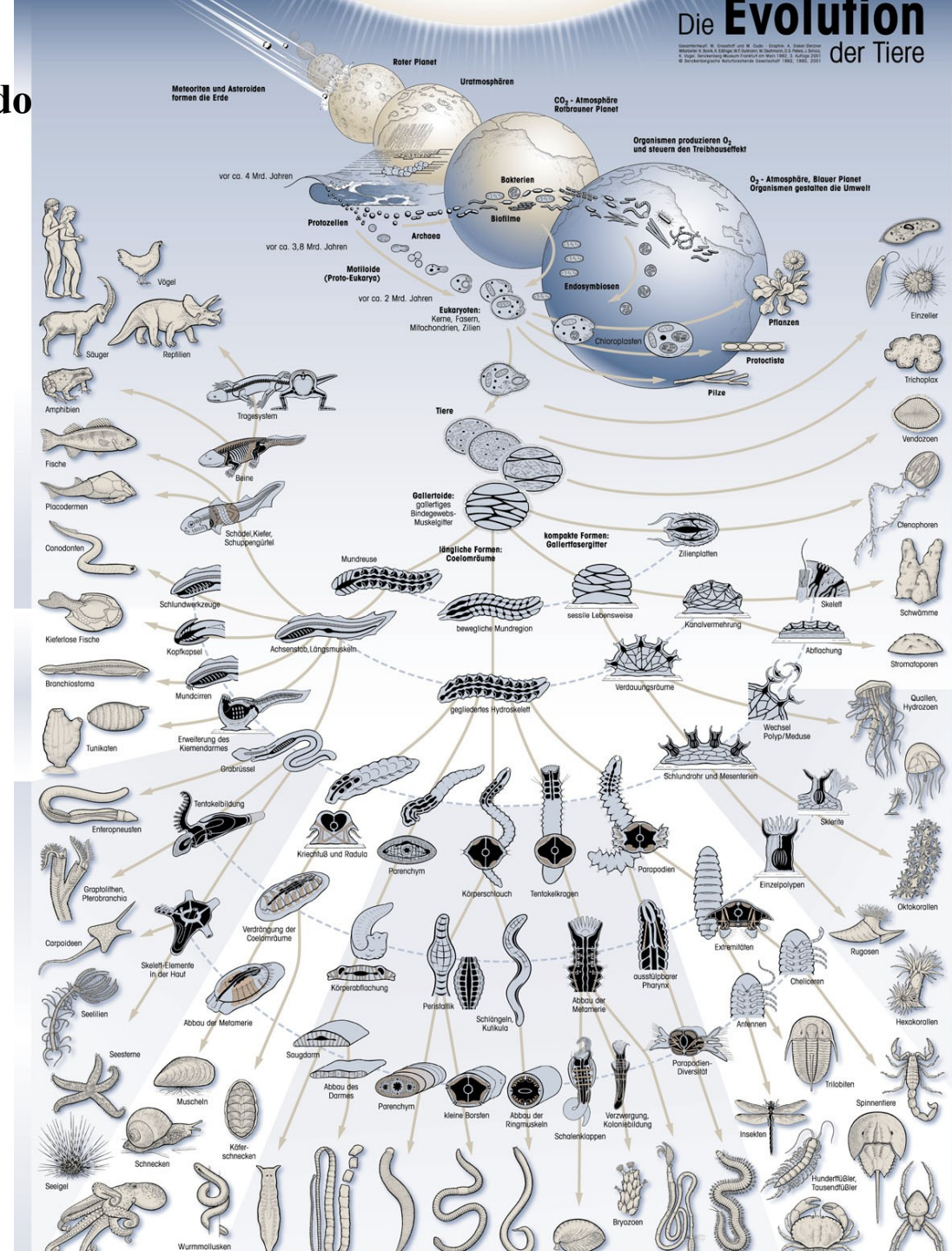
-„vědecký“

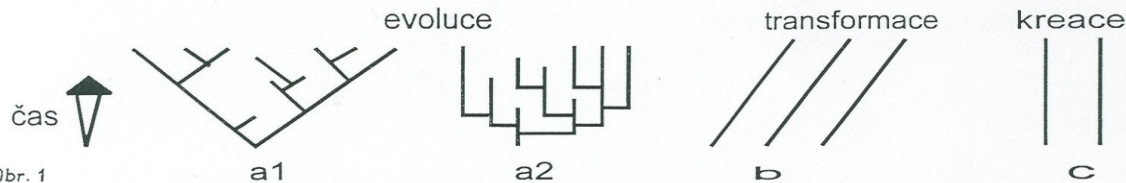
-transformismus

-evolucionismus

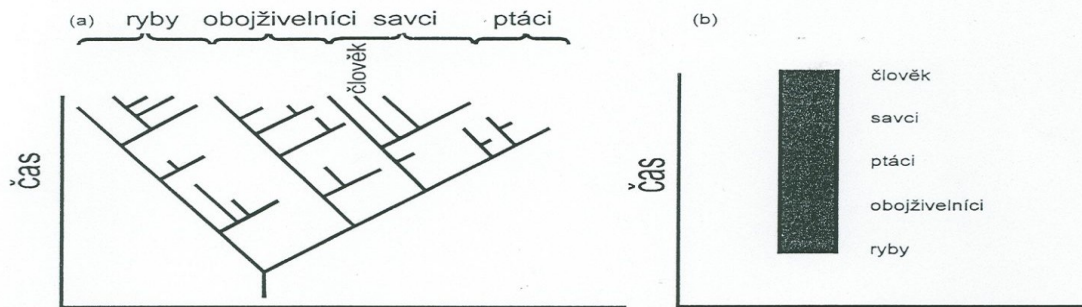


**Ze schematu vpravo (Grasshof et Gudo 2002) pocit linearity mizí (alespoň ve fanerozoiku)**

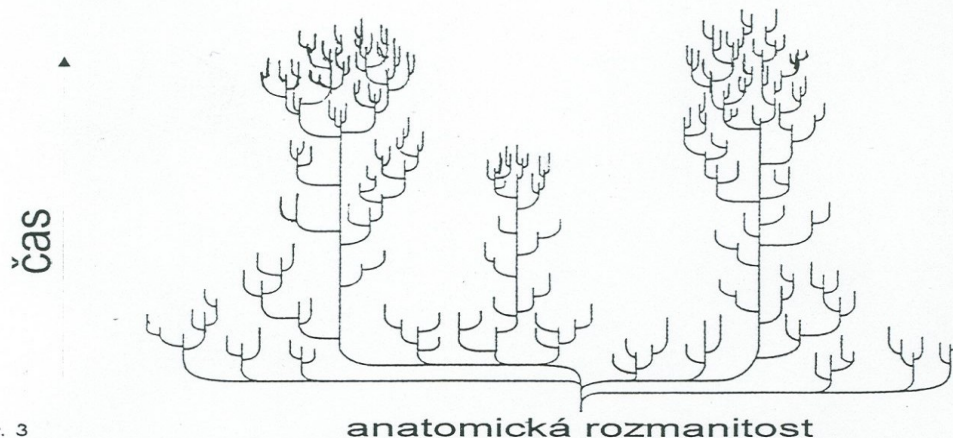




Znázornění tří nejčastějších výkladů historie života na Zemi - evoluce (a1 - postupná evoluce, a2 - přerušovaná rovnováha), transformace (b) a kreace (c). Evoluce předpokládá společného předka a proměnlivost a rozrůzněnost v čase, transformace oddělený původ a proměnlivost v čase, kreace pak oddělený 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 (rozvětřují 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 organismy) je považována za neopodstatněnou (b) (upraveno podle Ridley 1993).

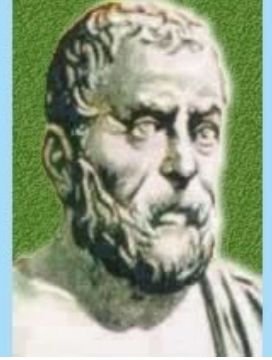


Tento vývojový diagram podle Goulda (1994) ukazuje, že maximální stavební (anatomické) rozmanitostí mnohobuněčných organismů bylo dosaženo velmi záhy (na počátku prvohor). Později docházelo k vymírání, řada pokusů přírody dát se určitým směrem skončila neúspěšně. Úspěšné linie již dále nevytvářely nové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

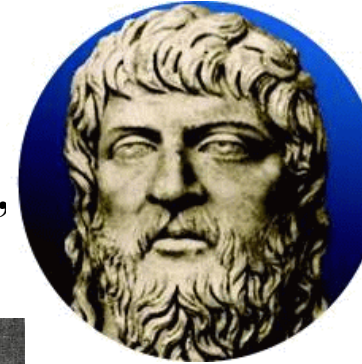
# Evoluce - historie pojmu:

**Antika:**

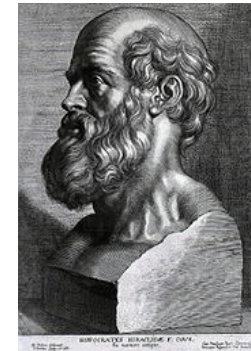
**-Anaximandros z Milétu, ~ 620 let pK: svět se mění, proměna druhu je možná (neměl ovšem představu společného předka), proměna života je analogická proměně kosmu => proměnlivost jako vlastnost vesmíru, postupný vývoj, člověk vznikl z ryb (analogie k živorodosti žraloků)**



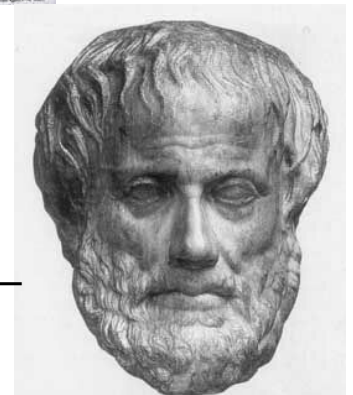
**-Hérakleitos z Efesu, ~ 540 let pK: svět není hierarchický, je sítí vztahů, hnací silou změn je zápas - boj (proleμος), roli hraje náhoda, lidé se neliší od zvířat, „panta rei“**



**-Hippokratés, ~ 460 let pK: souvislosti způsobu života s přírodním prostředím, lékař, aplikace na člověka.**



**-Aristoteles: \*384 př.K. Stageira v Sev. Řecku (Thracie), žák Platónův, vychovatel AV, zakladatel peripatetické školy (peripatos –promenáda), po smrti AV – útěk, exil - + 322 v Chalkidě, Platón – etika, poesie; Aristoteles – věda + návody k jednání, hierarchie živých bytostí (rotlinstvo – živočišstvo – člověk = vyživující, vnímající, myslící)**

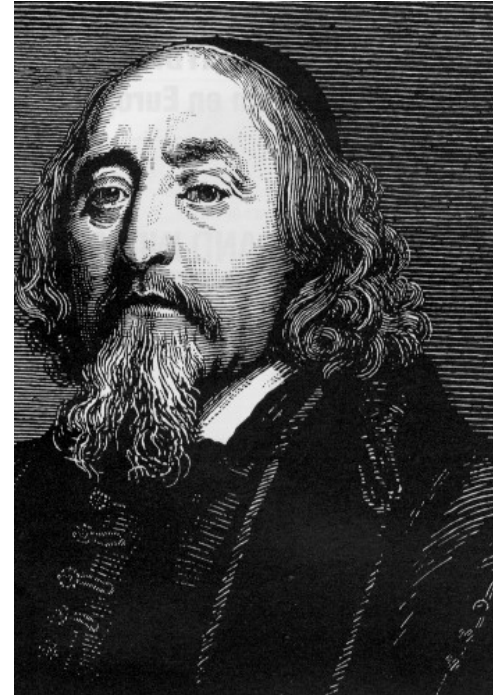
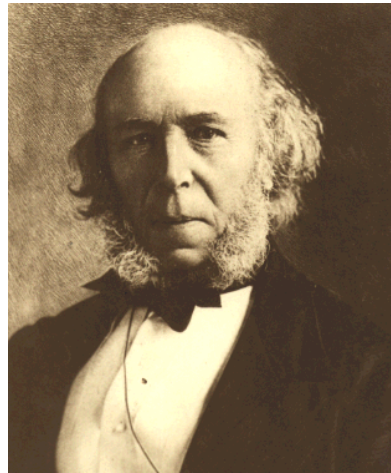


Nicolaus Cusanus  
(1401-1461)



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

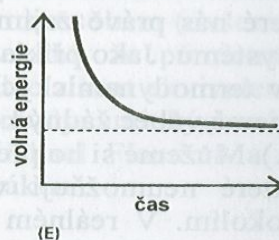
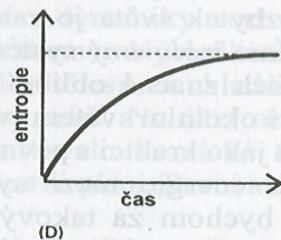
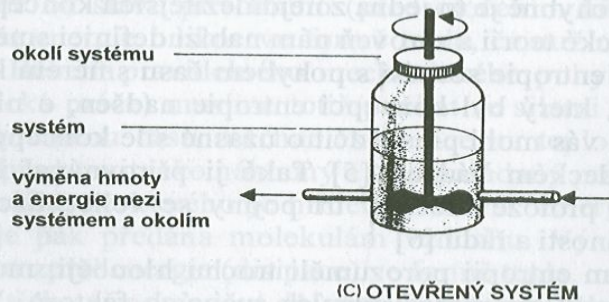
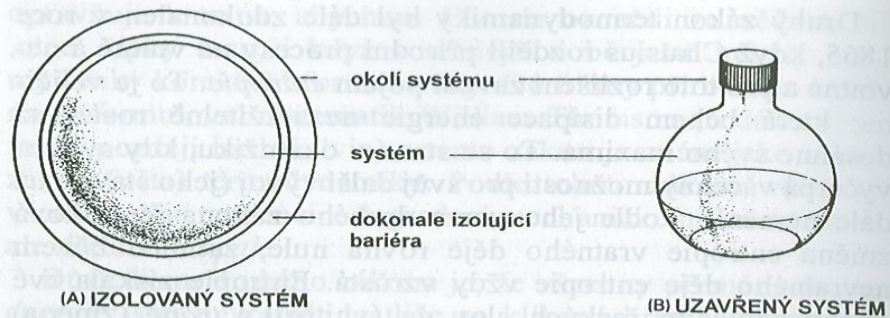
Dnešní fyzika:

(Glansdorf et Prigogine, 1971):

systemy = izolované, uzavřené

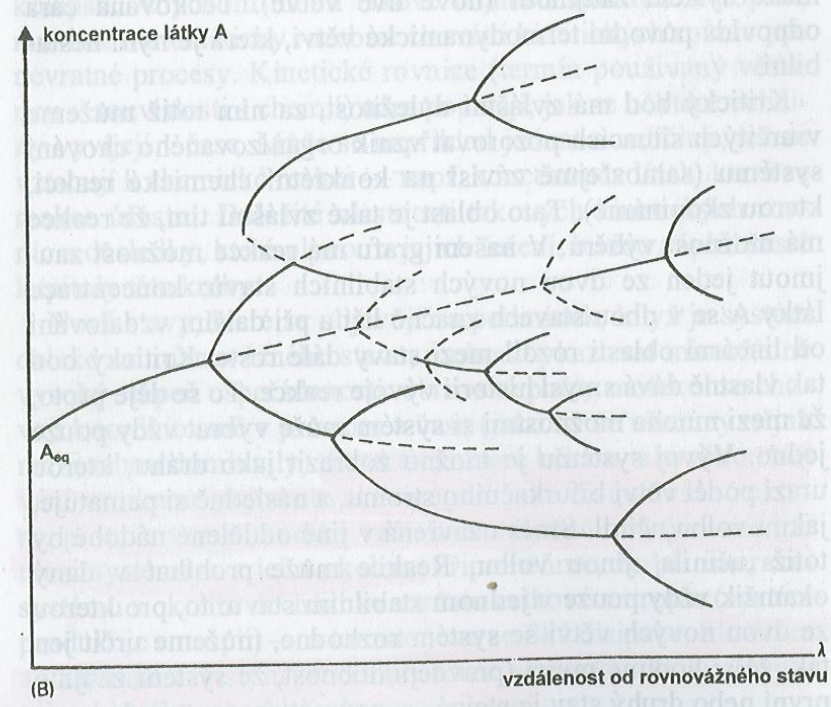
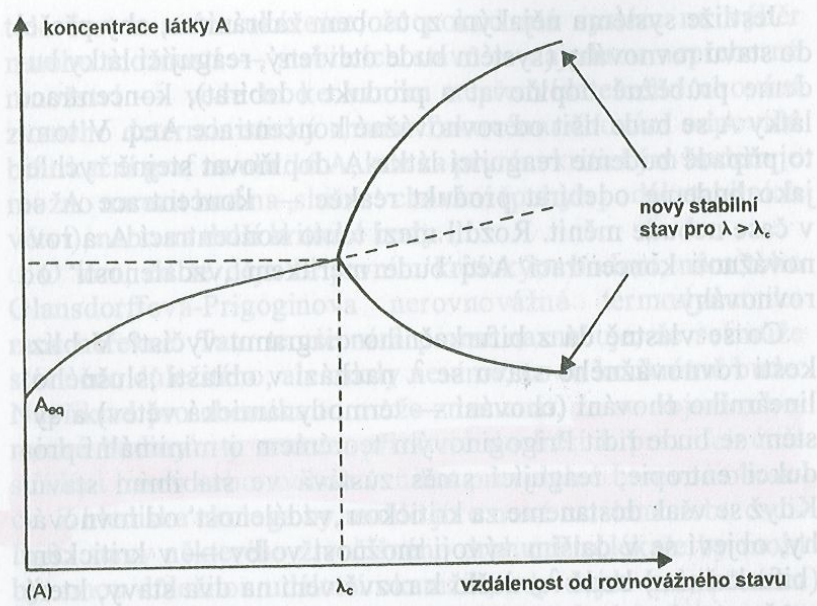
(deterministické), otevřené (nedeterministické)

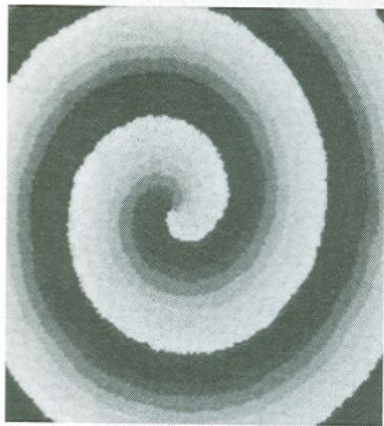
**otevřené** – energie přijatá z okolí použita ke zvyšování strukturní komplexnosti, disipují teplo do okolí – jsou vzdálené od rovnováhy => nelineární vývoj, kritické body, velké množství nových stavů, tvorba disipativních struktur, proces samoorganizace, role náhody při volbě směru, neopakovatelnost,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



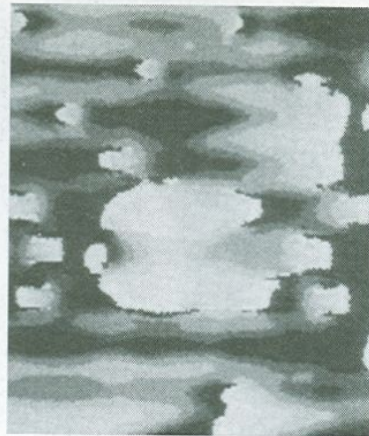
**Obrázek 13.** Tři typy termodynamických systémů: izolovaný systém (A), uzavřený systém (B) a otevřený systém (C). Uvedené grafy demonstrují nárůst entropie (D) a pokles volné energie (E). [Upraveno podle P. V. Coveney, *La Recherche* 20, 190 (1989).]



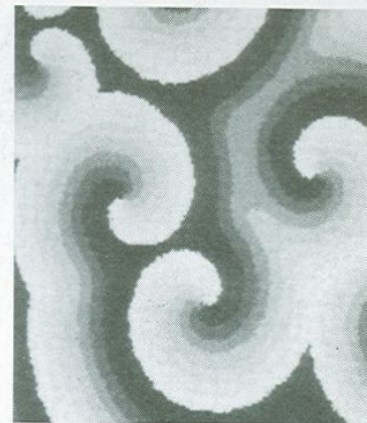




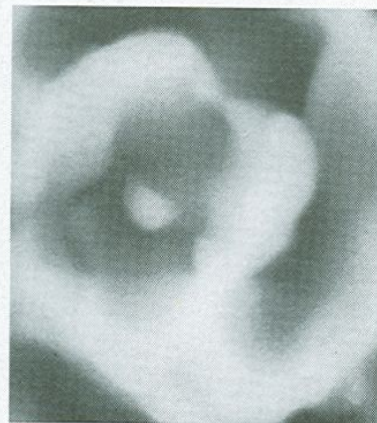
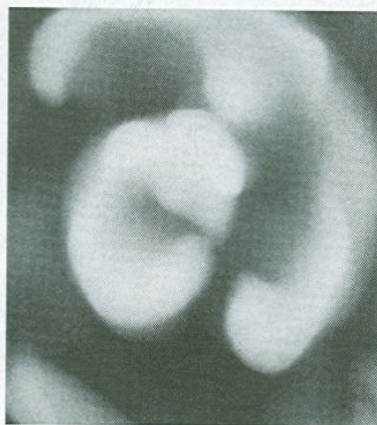
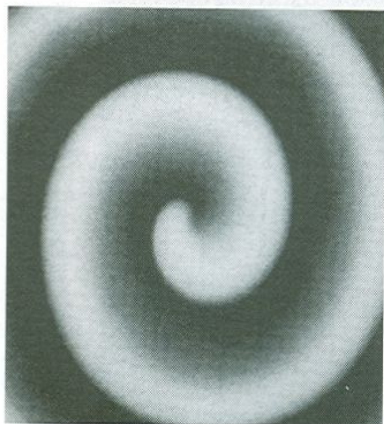
PRAVIDELNÉ USPOŘÁDÁNÍ



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 nemomezené 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)**

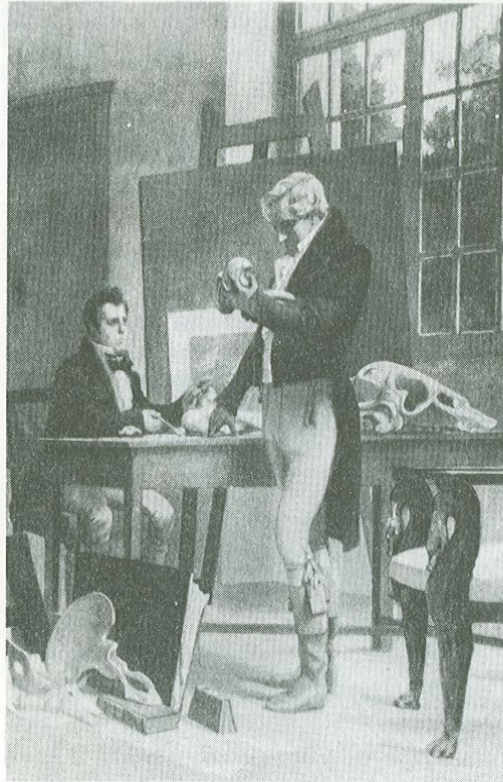
**b) strukturalistické (organocentrické)**

## a) Funkcionalistické výklady

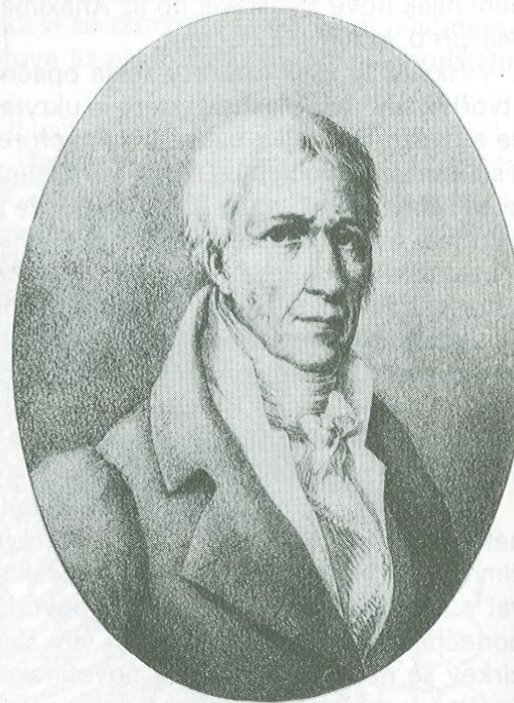
- **J. B. Lamarck** (1744-1829): změna prostředí ----- reflektovaná potřeba -----  
----- proměna organismů směrem k uspokojení potřeby, dědičnost získaných  
vlastností (**transformismus**)
- **Ch. Darwin** (1809-1882) **A. R. Wallace** (1823-1913): změna prostředí ----  
--- změna hierarchie způsobilosti („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)

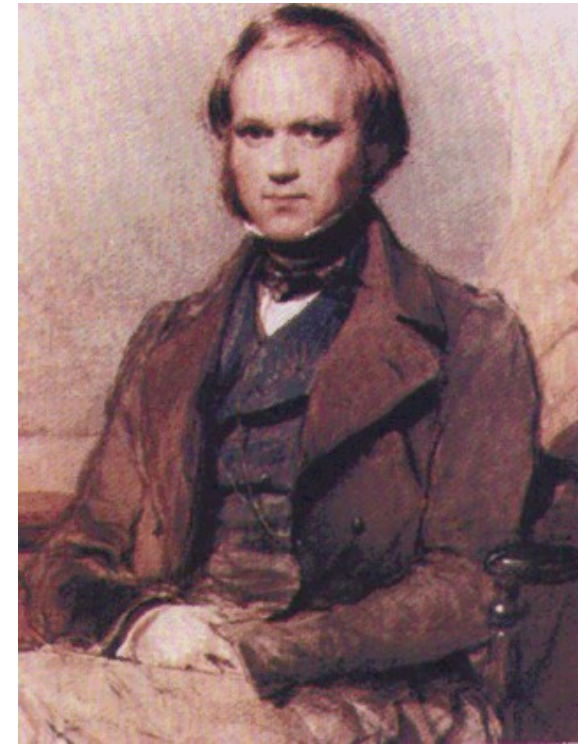
## evolucionismus:

- 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)

**Později:**

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





## -Tehdejší geologie a základní spor

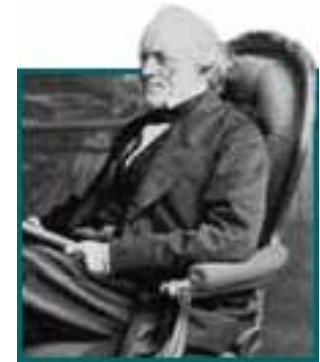
- geologický čas v Darwinově době (trvání Země 200-400 Ma; Cm – recent ~ 60 Ma),
- velmi malá znalost prekambria – zcela bezfosilní

**-George Cuvier** (1769-1832), **katastrofismus**, ale kreacionista  
-(opakované stvoření)



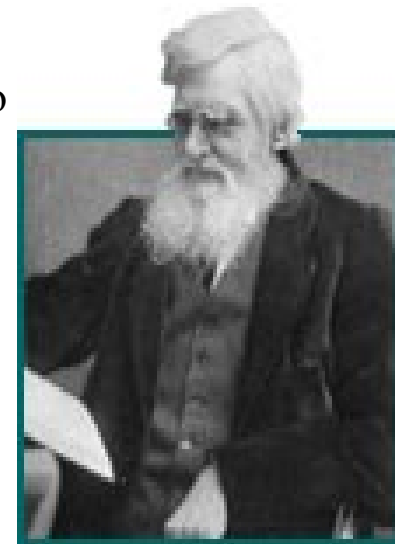
-VERSUS

**-Charles Lyell** (1797-1875) – **Principles of Geology** (1830-1833):  
-„současnost klíčem k minulosti“, **uniformismus** (princip  
-aktualismu, ontické chyby), stálost druhů  
**-gradualismus**

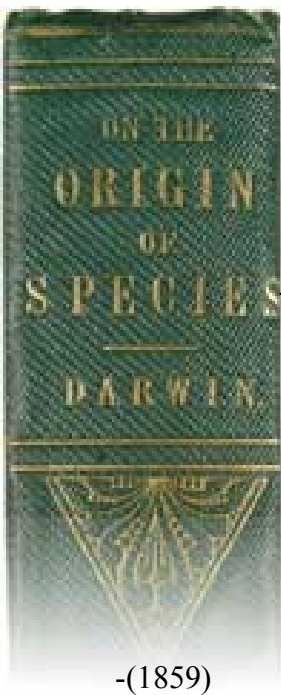


-Darwin se přiklonil k Lyellovi

- A.R. Wallace** — biogeografie, rozšíření druhů živočichů a rostlin podle oblastí,
- klasifikace oblastí, srovnání druhů podle anatomické příbuznosti a paleontologického záznamu, druh vznikl jednou a na jednom místě a lze zjistit směry jeho šíření do jiných oblastí => **domněnka, že některé pevniny byly dříve spojeny;**



**k pochopení současného rozšíření rostlin a zvířat je nezbytně nutný paleontologický základ**



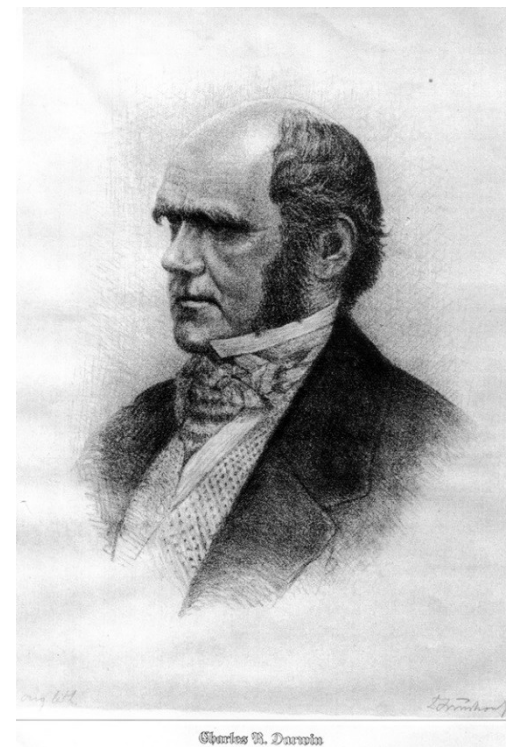
-(1859)

- Ch. Darwin** – formulace „teorie vzniku druhů“ – její zásadní přínos:

-**Druhy se mění vlivem přirozeného výběru (selekce) a získávají postupně a pomalu účelné vlastnosti (gradualismus)** – akceptace sloganu „Natura non facit saltum“

-ale

-**„I am convinced that natural selection has been the main but not the exclusive means of modification“**



**Dále viz spec. prez. Darwin**

# 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

**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

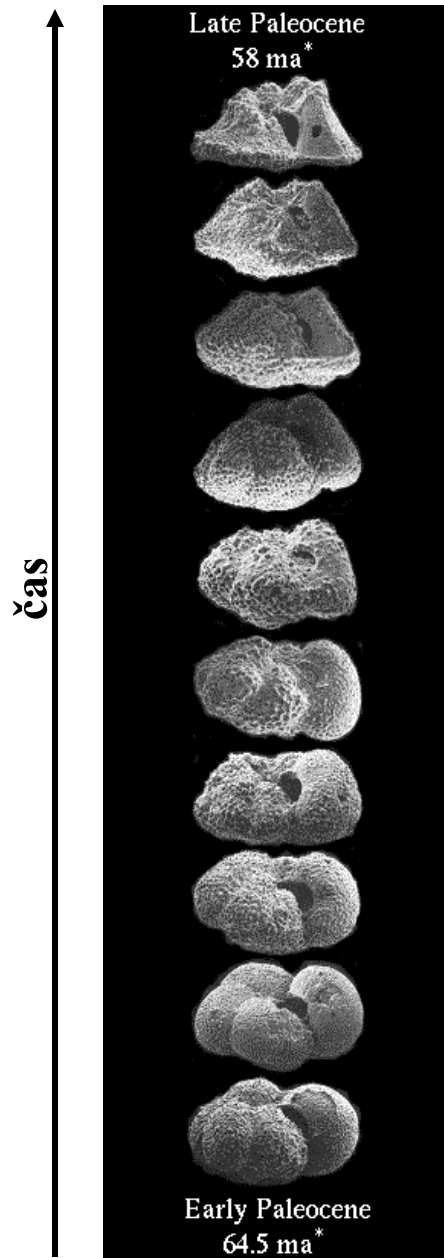
**Variabilita (odlišnost) – projevy variability = variace.**

**Variace - modifikace (nedědičné),**

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

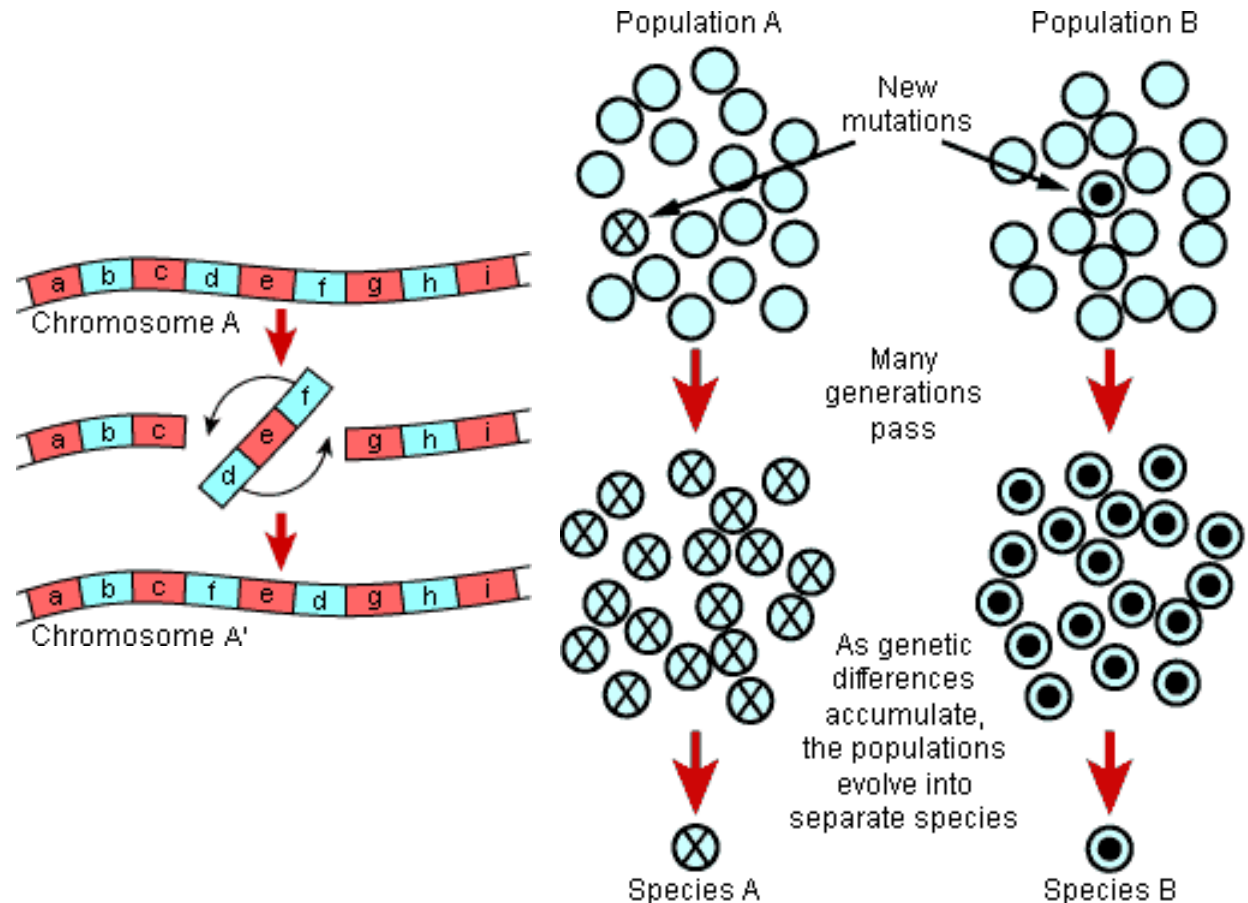
**-Tvrdá dědičnost = znaky se předávají z generace na generaci v nezměněné podobě, bez ovlivnění ostatními vlohami a vlivy vnějšího prostředí (neodarwinismus)**

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



**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**)

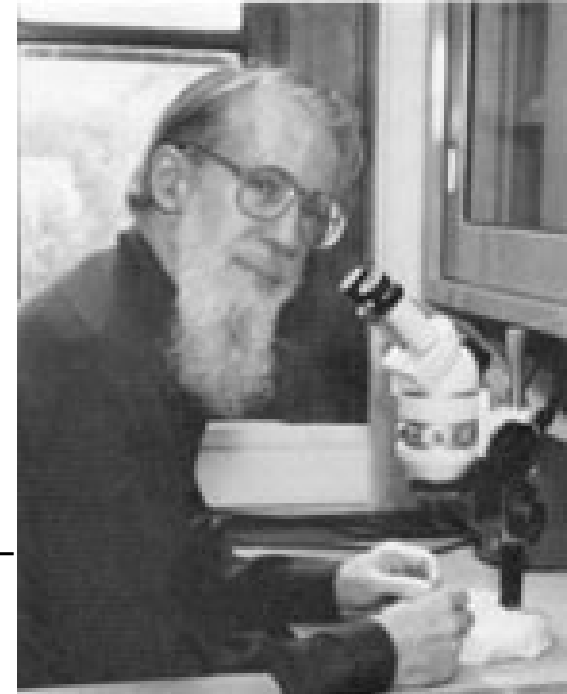
Doskočil – „náhodný posun“ mohl mít vztah k selekci na úrovni prokaryot, než se evoluční děje posunuly na podstatně vyšší úroveň.



## 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.

Red Queen forces extinctions

Mammalian extinctions seem to be driven more by a failure to keep up with evolutionary pace than by random swings in diversity.

Tiago Quental at the University of Sao Paulo in Brazil and Charles Marshall at the University of California, Berkeley, analysed 19 mammalian clades — groups of species descended from a common ancestor — that had well-preserved fossil records and had either become extinct or declined in diversity within the past 66 million years.

Diversity loss was due to new lineages arising at lower rates and extinctions occurring at higher rates. The authors say clades' decline can be explained by the Red Queen hypothesis: that species must continue to evolve to keep pace with a deteriorating environment.

*Science* <http://dx.doi.org/10.1126/science.1239431> (2013)



Matt Ridley

## **Evolučně stabilní strategie** – John Maynard Smith (sedmdesátá léta)

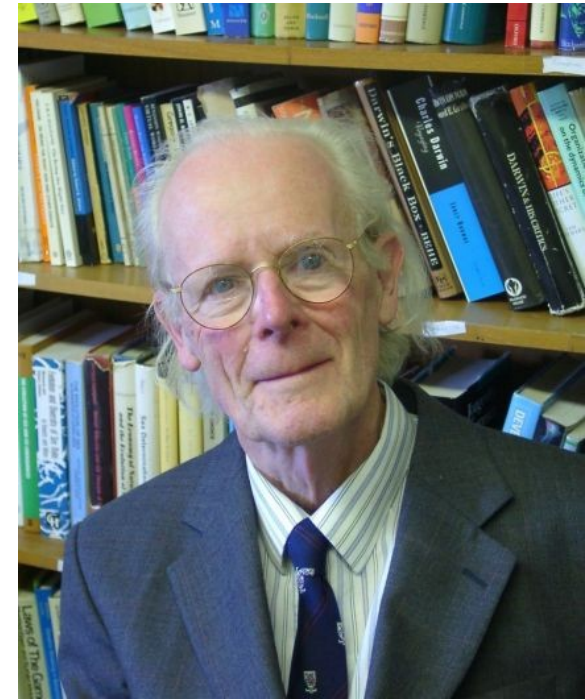
-dostatečně komplexní systémy podléhají třídění z hlediska stability

-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 mezialelické kompetice

- R. Dawkins – popularizace „sobekého 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 zmnožují 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 jsoucích generací tak, jak se rozcházejí kombinace alel => nefunguje ani darwinistický výběr ani dawkinsovská selekce alel**

# Pokrač. a)-funkcionalistické

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

## Pierre Teilhard de Chardin (1881-1955)



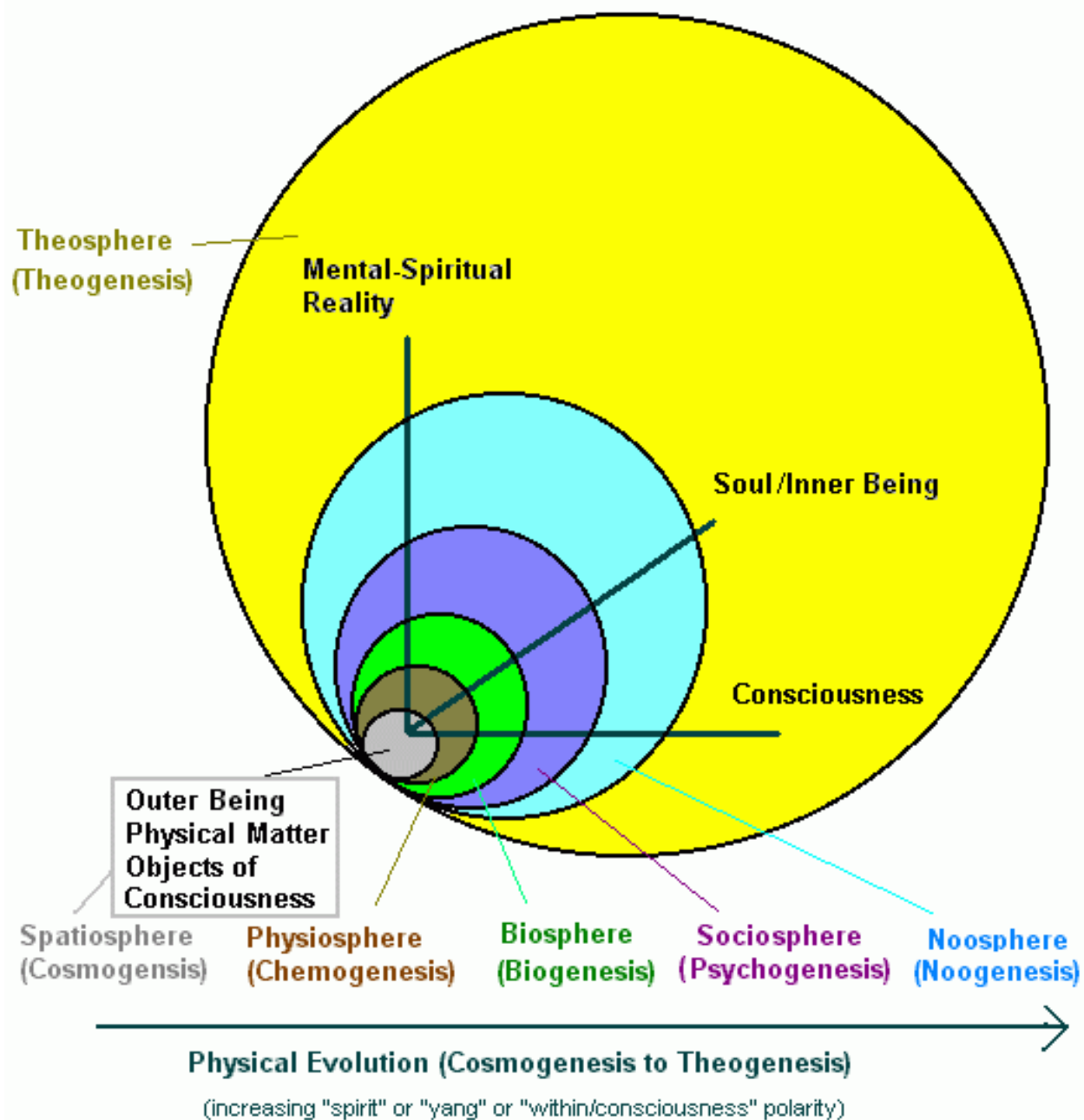
Pierre Teilhard de Chardin se narodil 1. 5. 1881 v Sarcenatu, Puy-de-Dôme.  
R. 1889 vstoupil do jezuitského řádu. Po filosofických a teologických studiích se specializoval na geologii a paleontologii.  
R. 1922 se stal profesorem geologie na Katolickém institutu v Paříži. Mnoho let strávil v Číně, kde 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).**



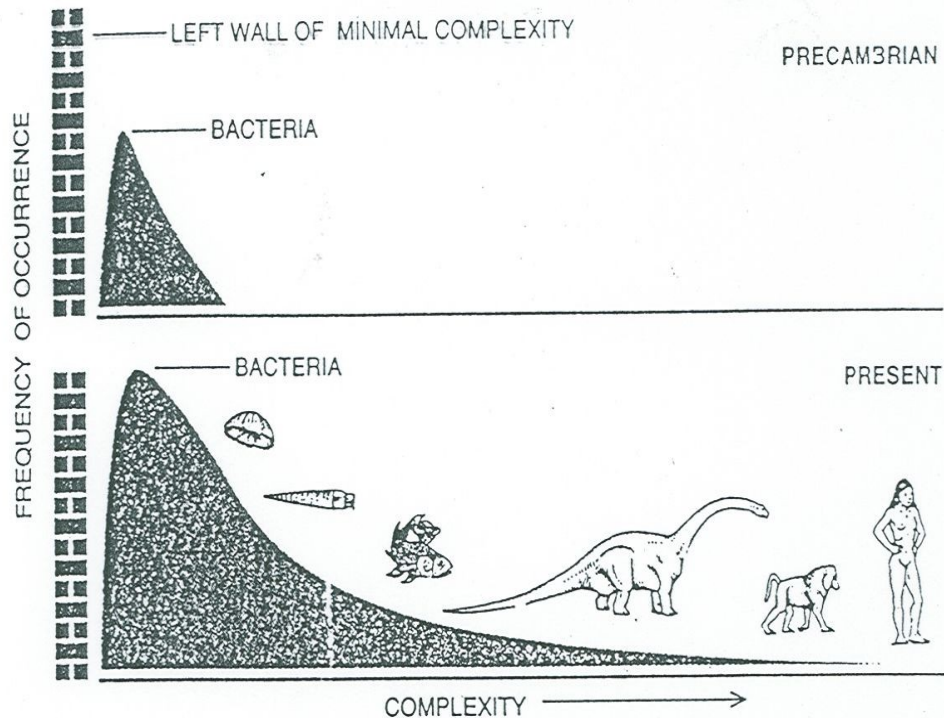
**Niles Eldredge**

**3 druhy evolučního času (pořadí):**

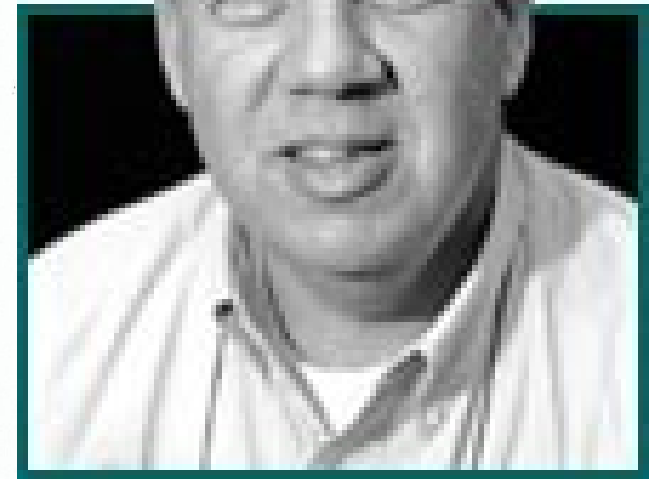
- 1) ekologické momenty (změny v krátkém časovém úseku existence druhu = zdokonalení druhu přírodním výběrem (darwinowsky))**
- 2) děje a stavy mezi dvěma epizodami masového vymírání (dlouhé milióny let)**
- 3) periodické katastrofy a decimace ekosystémů a biosféry (Př. P/T – *Ophiceras* – 300 rodů v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

# 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.

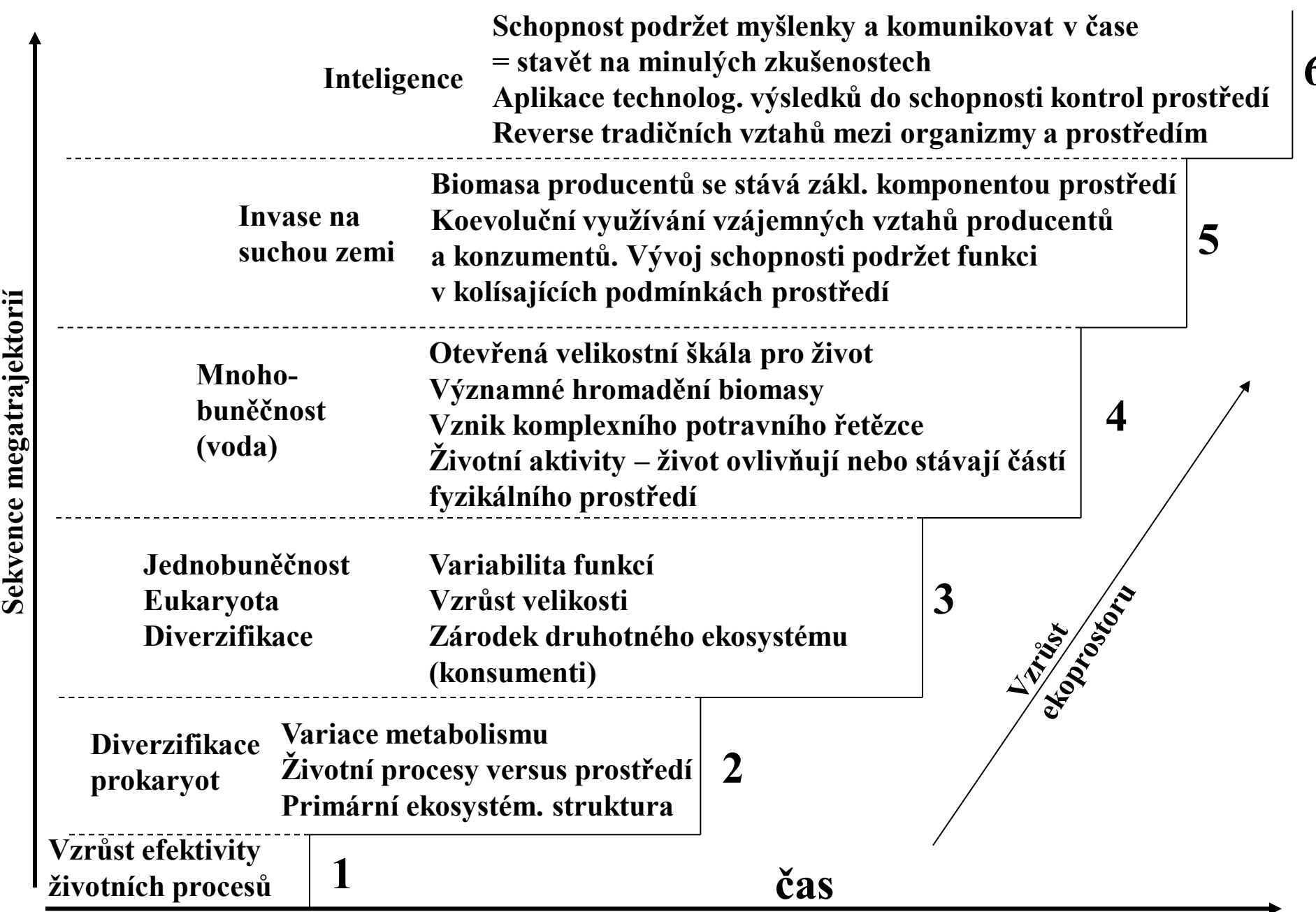


**Usměrněnost velkých trajektorií (A. Knoll & R.K. Bambach, 2000): 6 evolučních megatrajektorií, jejich následnost a usměrněnost od počátku historie Země v čase**



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). – viz dále „v E není cesta zpět“**

**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.**



## Jaroslav Flegr (UK)



Spojil: teorii „**přerušované rovnováhy**“ (Eldredge, Gould: geologický záznam = střídání období bez výrazných změn a období rychlých zvrátů) a „**evolučně stabilních strategií**“ (Maynard Smith: dostatečně složité systémy tendují k stabilitě)

-Evoluce účelných vlastností u pohlavně se rozmnožujících organismů probíhá takto:

Darwinovsky (přírodní výběr) se uplatní jen na počátku existence druhu v jeho **plastickém stadiu**. Dílčí odštěpená populace má malý podíl genetické variability, každá výhodná mutace (novinka) se předává z generace na generaci – 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 (**období evolučně stabilní, zamrzlé stadium**).

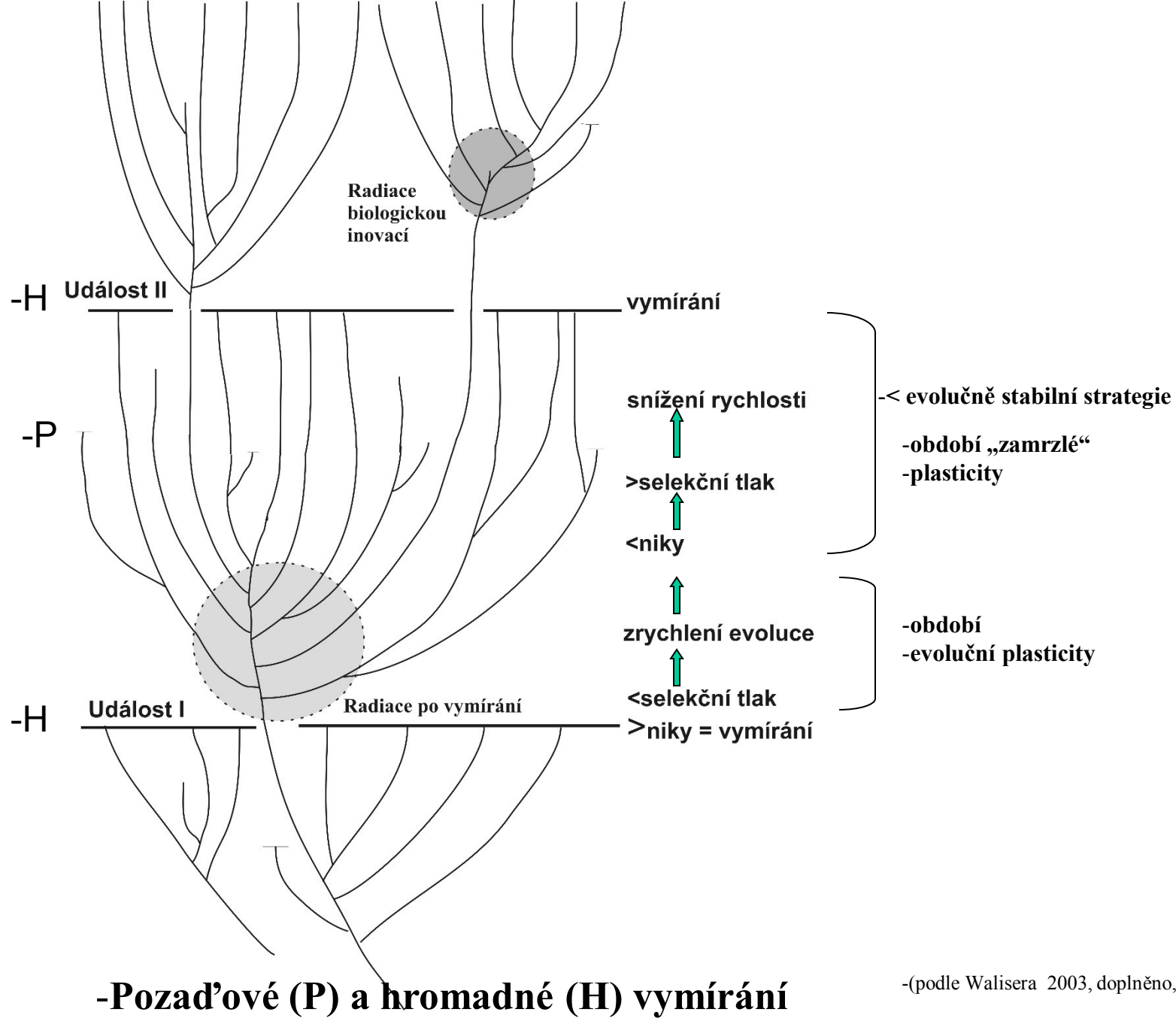
Po případném selekčním tlaku se jen vychýlí a po ukončení tlaku se vrací do původního stavu. Při neakceptovatelném tlaku - vymírání.

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



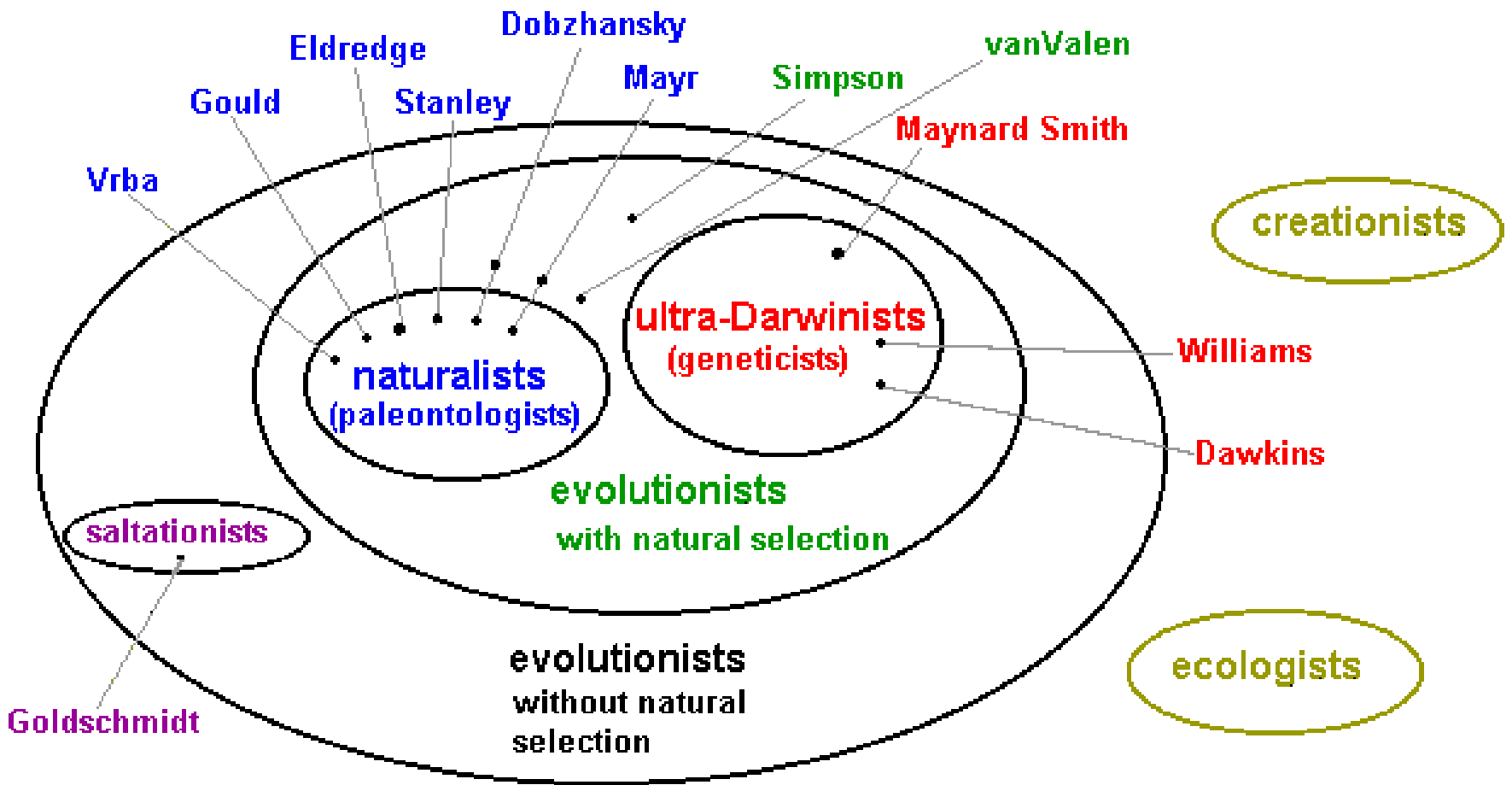
**J. Flegr (2006): „Zamrzlá evoluce“, Academia-Galileo, Praha**

*„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**.*



-(podle Walisera 2003, doplněno, upraveno)

# N. Eldredge: Schema „funktionalistů“



## b) Strukturalisté (organocentristi)

- **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 – vyhmatavání 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

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

**Příkladem poskytují paraziti, kteří naopak jsou cestou redukce stavby těla, mnohdy až na pouhý trávicí 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. Má volně plovoucí larvu 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.**

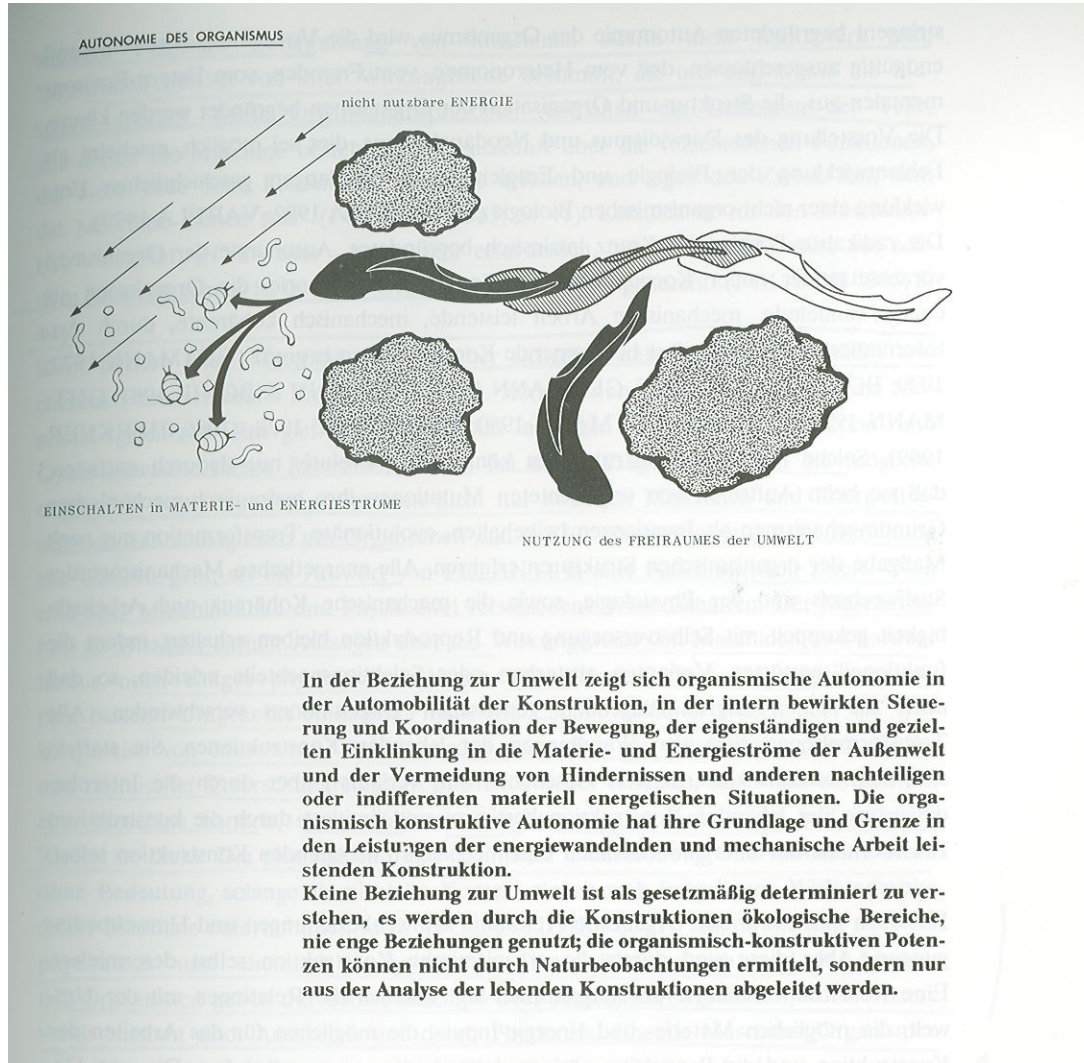
**Strategie parazitů – jedna z možných strategií**

**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 energie, ale i pracovní cyklus ve spirále (cykly volnosti), šířící se organizovanost, „čtvrtý zákon termodynamiky“: biosféry se samy konstruují = 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**

Samoorganizace (self-organization) je proces probíhající v otevřených autonomních systémech, při kterém se zvyšuje nebo udržuje komplexita (complexity) vnitřní organizace systému. Je tedy kognitivní - poznávací<sup>[1]</sup> Organizací systému rozumíme strukturu vazeb mezi částmi systému. Jedná se o prostorové uspořádání, dynamiku interakcí a vzájemný vztah mezi nimi. Autonomnost znamená, že systém není řízen z vnějšího prostředí. Otevřenost systému znamená, že systém interaguje se svým prostředím. Samoorganizující se systém tedy interaguje se svým prostředím, ale jeho stav není prostředím jednoznačně determinován.

Bak a jeho kolegové (Bak et. al., 1987; Bak, 1996) ukázali, že existuje celá řada systémů, které mají jako svůj atraktor právě kritické stavy. Přirozeně a robustně se ke kritickému stavu vyvíjejí, pokud jsou z něho vyvedeny nějakou vnější či vnitřní fluktuací zase se do něj navrací. Dynamiku těchto systémů nazval Bak samoorganizované kritično (self-organised criticality)<sup>[1]</sup>.

**Patří mezi ně dynamika zemětřesení, povodní, dopravních systémů, vývoje finančních trhů nebo evoluce druhů.**

-Samoorganizující agens se chová způsobem, který umožňuje udržení či zvýšení komplexity jeho vnitřní organizace. Organizaci definujeme jako strukturu prostorových vztahů, dynamických interakcí a vztahů mezi nimi.

-Samoorganizující se kognitivní agent tedy nemusí být nutně biologický. Může to být jakýkoliv systém (například sociální, či uměle vytvořený), který má výše uvedené vlastnosti.

-Samoorganizace je natolik široký koncept, že může sloužit jako metodický rámec pro popis kognice jako aktivní schopnosti agenta rozpoznávat změny prostředí významné pro jeho přežití, reagovat na ně, adaptovat se na ně a ovlivňovat prostředí.

## Punctuated Equilibrium and Criticality in a Simple Model of Evolution

Per Bak

Brookhaven National Laboratory, Upton, New York 11973

Kim Sneppen

Niels Bohr Institute, Blegdamsvej 17, 2100 Copenhagen Ø, Denmark

(Received 7 July 1993)

## Evolution as a self-organized critical phenomenon

(macroevolution/punctuatedequilibrium/self-  
organization/criticality)

KIM SNEPPEN\*†, PER BAK‡, HENRIK FLYVBJERG§¶, AND  
MOGENS H. JENSEN\*\*

\*Department of Physics, Princeton University, Edwin H. Hall, Box 708,  
Princeton, NJ 08544-0708; †Department of Physics, Brookhaven National  
Laboratory,

P.O. Box 5000, Upton, NY 11973-5000; ‡The Isaac Newton Institute for  
Mathematical Sciences, 20 Clarkson Road, Cambridge CB40EH, United  
Kingdom;

§CONNECr and \*\*The Niels Bohr Institute, Blegdamsvej 17, DK-2100 Copenhagen  
Ø, Denmark; and ¶IHLRZ, Forschungszentrum Jülich, D-52425  
Jülich, Germany

Communicated by Stephen Jay Gould, Harvard University, Cambridge,  
MA, January 10, 1995

**ABSTRACT** We present a simple mathematical model of  
biological macroevolution. The model describes an ecology of  
adapting, interacting species. The environment of any given  
species is affected by other evolving species; hence, it is not  
constant in time. The ecology as a whole evolves to a  
"self-organized  
critical" state where periods of stasis alternate with  
avalanches of causally connected evolutionary changes. This  
characteristic behavior of natural history, known as "punc-  
tuated equilibrium", thus finds a theoretical explanation as a  
self-organized critical phenomenon. The evolutionary behavior  
of single species is intermittent. Also, large bursts of  
apparently simultaneous evolutionary activity require no  
external

cause. Extinctions of all sizes, including mass extinctions,  
may be a simple consequence of ecosystem dynamics.  
Our results are compared with data from the fossil record.  
There is a good deal of evidence that biological evolution is not

gradual, but episodic, with long periods of stasis interrupted  
by  
bursts of rapid activity. This intermittent pattern has been  
observed for the evolution of single species, as represented  
by  
their morphology (Fig. 1A). It has also been observed across  
taxa. In particular, Raup, Sepkoski, and Boyajian (2-6) have  
found a similar pattern in the fossil records for the  
distribution

of extinction events (Figs. 2A and 3A). Gould and Eldredge (7)  
have coined the term punctuated equilibrium to describe the  
intermittent behavior of the evolution of single species (see  
ref.

A simple and robust model of biological evolution of an ecology of interacting species is introduced. The model self-organizes into a critical steady state with intermittent coevolutionary avalanches of all sizes; i.e., it exhibits "punctuated equilibrium" behavior. This collaborative evolution is much faster than noncooperative scenarios since no large and coordinated, and hence prohibitively unlikely, mutations are involved.

PACS numbers: 87.10.+e, 05.40.+j

Gould [1] has conjectured that biological evolution takes place in terms of intermittent bursts of activity separating relatively long periods of quiescence, rather than in a gradual manner. Raup [2] has noted that extinctions are indeed episodic at all scales. There are a few large events such as the extinction of dinosaurs and the Cambrian explosion, but there is also a spectrum of smaller events. It has been suggested that this behavior indicates that the ecology of interacting species has evolved to a self-organized critical state [3, 4]. Nevertheless, there has so far been no theoretical support. Here, we present for the first time a model of an evolving biology, which self-organizes to a critical steady state. Although the model is very abstract, and necessarily immensely oversimplified, we believe that it contains elements representing the mechanism of real evolution.

"Self-organized criticality" [5, 6] refers to the tendency of large dynamical systems to organize themselves into a "poised" state far out of equilibrium with propagating avalanches of activity of all sizes. The concept has been successfully applied to a number of geophysical and astrophysical phenomena. The self-organized critical state is sometimes, quite misleadingly, called "the edge of chaos" since it separates a frozen inactive state from a "hot" disordered state with high activity everywhere.

In 1990, Bak, Chen, and Creutz [3] demonstrated that the Game of Life, a cellular automaton simulating a society of living organisms operates at, or very near, the critical state when driven by random mutations. The speculation was boldly ventured that real life is a self-organized critical phenomenon. However, the criticality may well be accidental in the sense that small modifications of the model tend to drive the system away from criticality.

The idea was taken up by Kauffman and Johnsen [4] who studied the evolution of species in interactive models, denoted as NKC models. The models exhibit a transition from order to disorder when the amount of interaction between the species increases. The existence of this transition has been proven rigorously by Bak, Flyvbjerg,

and Lautrup [7] in a mean field version of the model. Despite a significant effort in studying various versions of the models [8] it appears that some external tuning of parameters is always needed in order to bring the system to the globally correlated critical state; i.e., the criticality is not self-organized.

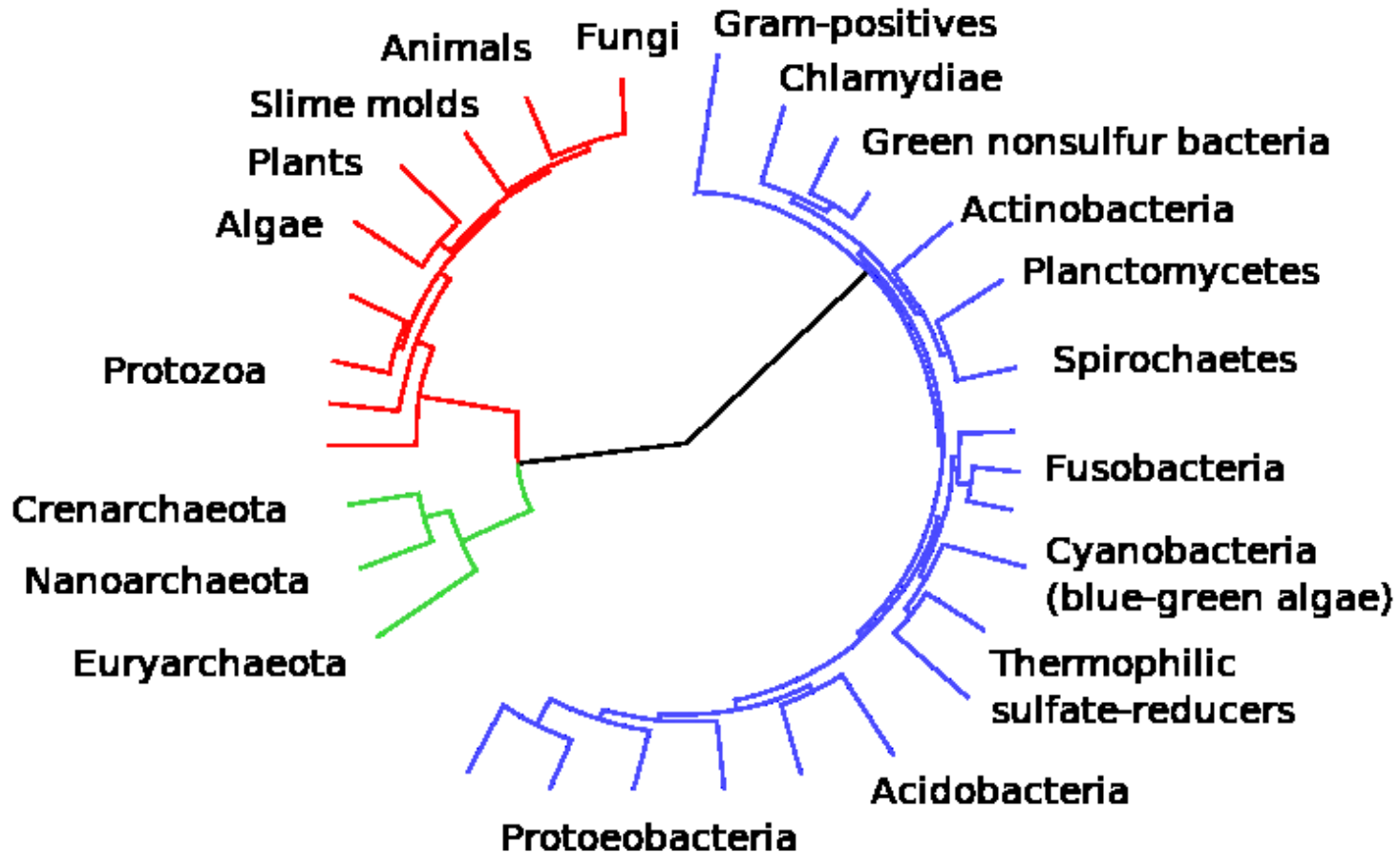
Our philosophy is similar to Kauffman's, but differs in a decisive manner. Despite the fact that selection happens on the scale of single individuals, we consider evolution in a coarse-grained sense, where an entire species is represented by a single fitness. The species are adapting to a rugged multi-peaked fitness landscape [9]. The fitness of each species is affected by other species to which it is coupled in the ecosystem. Adaptive moves by one coevolutionary partner, therefore, may change the fitness and the fitness landscapes of other coevolutionary partners.

The "fitness landscape" represents the ability of species to survive as a function of their genetic code. In theoretical models the landscape might be defined in terms of a spin-glass model, where the fitness (negative energy) depends on the configuration of spins. Single spin flips represent adaptive moves or "mutations." Accepting only a new configuration if it increases the fitness, the species evolves to a local fitness maximum. This adaptive motion is fast. Further evolution takes place only if non-beneficial moves are accepted with some low probability, so the species are almost always at local fitness maxima. (This is in agreement with the observation that the fossil record tends to lack intermediate stages between recorded species.)

The stability of each species is characterized by a barrier height separating its local fitness maximum from other better maxima. The barrier height is a measure of the number of bits, or the amount of genetic code, which has to be changed. Single bit mutation occurs often, but complicated modifications, such as developing wings to allow a creature to fly, are prohibitively unlikely to occur since they involve large coordinated evolutionary moves. The time scale for mutation is exponential in the barrier height. When the fitness is high, it is difficult to find bet-

## Evo-Devo (podle T. Doležal – 2014 ):

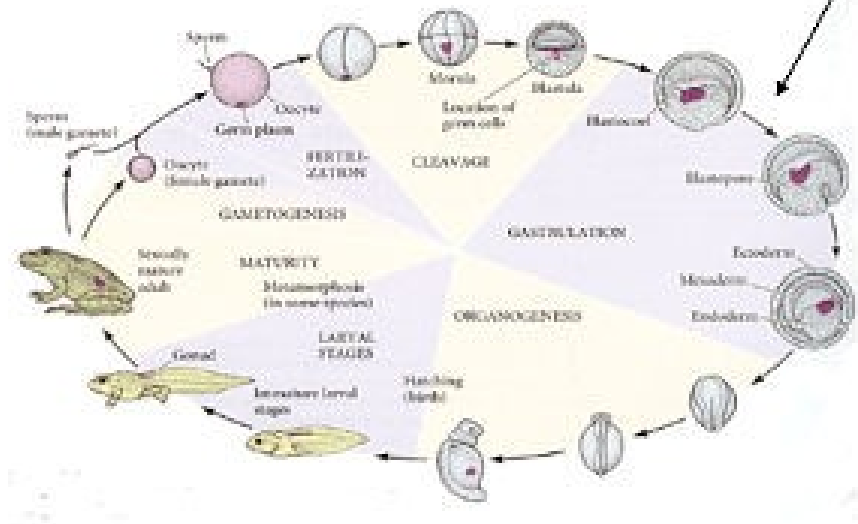
Evo-Devo se zabývá evolucí vývoje (Evolution of Development), tj. změnami v ontogenetickém vývoji organismů, které vedou k evoluci, k rozrůznění druhů různorodostí forem (T. Doležal – 2014) – **propojuje vývoj jedince a druhu**



# Živý organismus je produktem následujících procesů:

## 1. vývoje z vajíčka

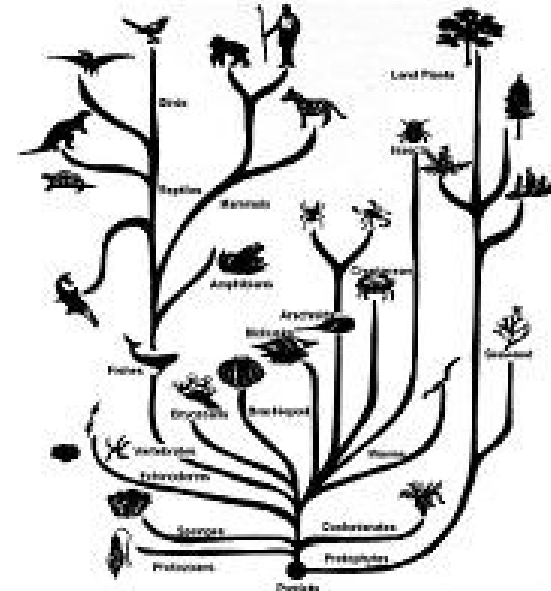
= proces přetvářející vajíčko v embryo a nakonec v dospělou formu



(Onto -)

## 2. evoluce z jeho předků

evoluce forem se děje skrze změny tohoto vývoje



(Fylo-)

## Základní premisy:

**Evoluce využívá stále stejné nástroje (proteiny **kódované** vývojovými geny), ale velmi různorodým způsobem, daným **regulačními** sekvencemi těchto genů, které určují „kdy a kde se má přehnout papír při skládání origami“**

**homeogeny** = geny, které kontrolují embryonální vývoj určité části těla, každý z nich obsahuje homeotor – sekvenci,

**kódují rodinu regulačních proteinů (produkty homeogenů) → vývoj určité části těla**

V **regulačních sekvencích** vývojových genů (např. homeogenů) je třeba hledat změny vedoucí k obrovské rozmanitosti života, ne v kódujících sekvencích těchto genů – ty bývají naopak často velmi evolučně konzervované (pochopitelně toto neplatí absolutně). V proteinových sekvencích, které některé tyto geny kódují, je stejných 59 aminokyselin z 60 při srovnání sekvence mouchy, žáby a myši. Tyto sekvence jsou tak neuvěřitelně důležité, že ani evoluce trvající nějakých 500 milionů let (cca od kambria, od oddělení předků) nedokázala smazat rozdíly!

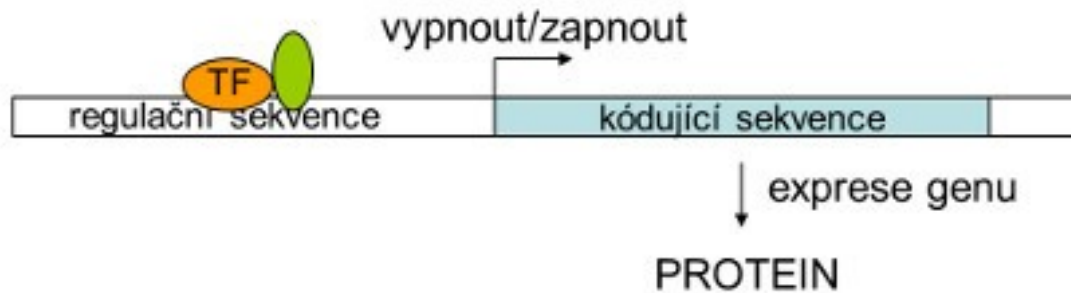
-viz čtení knihy a  
různí čtenáři

(1) různorodost forem z evolučního hlediska není tolik v různorodosti genů,  
ale v tom, jak jsou tyto geny používány

tool kit pro vývoj



(2) kde v genomu nacházíme „usvědčující materiál“ pro evoluci forem?



**K tomu přistupuje ještě možnost epigeneze: proces vývoje jedince nezávisí přímočaře jen na genomu („programu“), ale i na okolnostech (interakce s okolím a volba možnosti) Viz příkl.: krokodýli – z vajíčka sameček nebo samička – rozhoduje teplota okolí (cca rozdíl 2-3 st.C).**

**Na E se tedy podílejí vedle genomu (mutace) i postupné změny v chemickém působení okolí během vývoje jedince**

Genetici provedli experiment, kdy pomocí transgenní technologie vnesli do genomu octomilky myší gen Pax6 (odpovědný za tvorbu očí) a zajistili expresi tohoto genu v místech, kde se vyvíjely zárodky nohou nebo tykadel. V těchto místech se u octomilky vyvinuly oči (samozřejmě octomilčí, ale funkční, nicméně bez správného propojení do nervového systému). Tento experiment ukazuje :

- (1) jak jediný gen dokáže specifikovat vývoj celého orgánu,
- (2) místo je určeno regulačními sekvencemi tohoto genu (pokud je regulace zmanipulována, je možné vytvořit oči úplně někde jinde),
- (3) jak je tato jeho úloha udržována po milióny let evoluce ? - jakmile se tento nástroj jednou objevil, nebylo třeba ho měnit, měnilo se jen jeho používání.

Z pohledu evo-devo můžeme tedy evoluci rozdělit na

**-EVOLUCE ANATOMICKÁ (evoluce forem) - změna velikosti, tvaru, barvy, počtu apod. Ta se týká spíše regulačních sekvencí, protože již vyvinuté a dobře fungující nástroje není snadné měnit, ale je možné je používat nejrůznějším způsobem a tak měnit výsledný tvar a formu.**

**-EVOLUCE FYZIOLOGICKÁ - změna chemie fyziologických procesů: vidění, dýchání, trávení, imunita. To je naopak záležitost spíše kódujících mutací, kdy se mění fungování proteinu, vznikají nové proteiny (například duplikací), které jsou uvolněny pro testování nových mutací a změn ve fungování proteinu, čímž se může objevit nová schopnost, vlastnost (například citlivost na jinou vlnovou délku světla).**



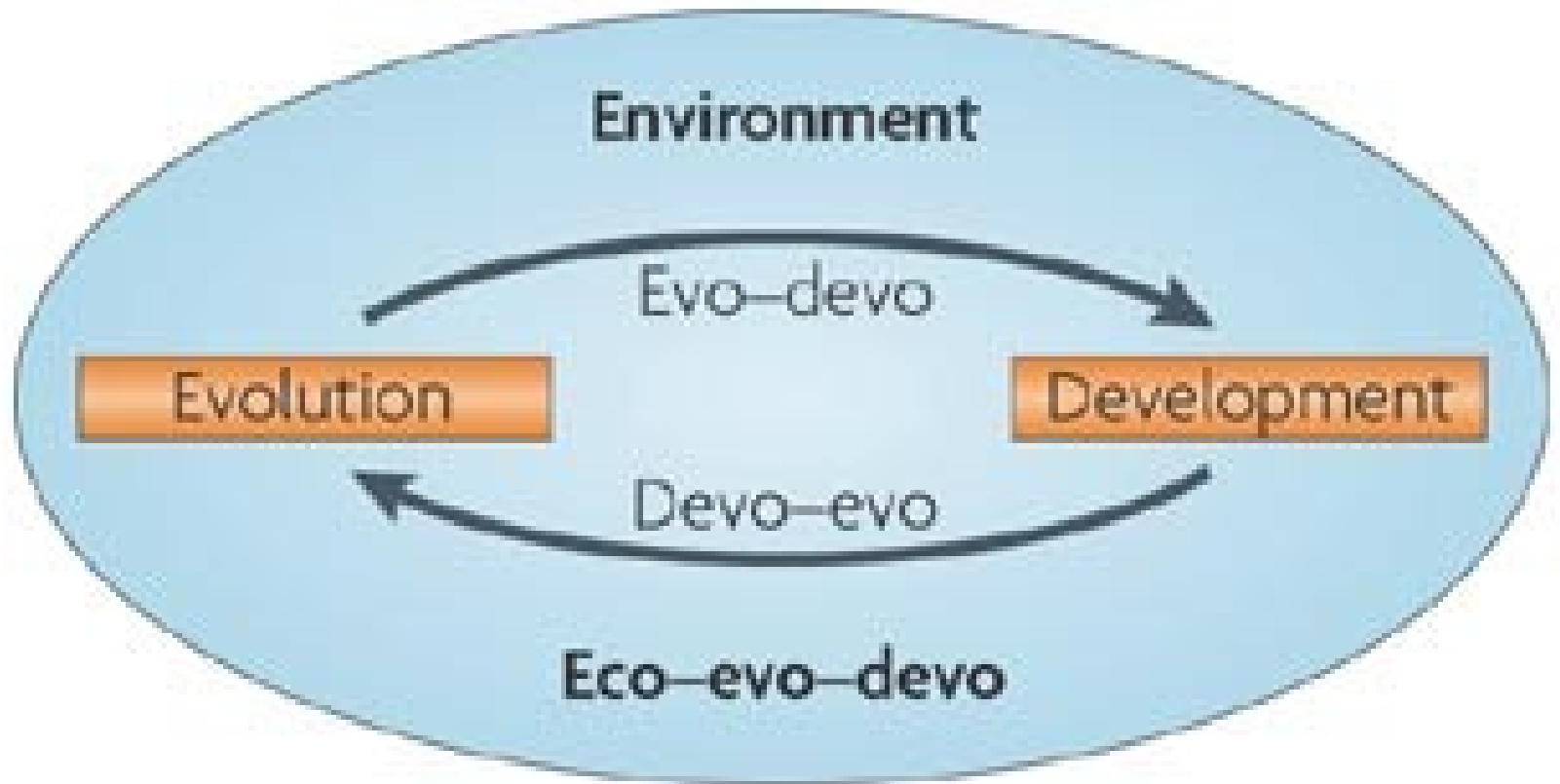
Neomezené možnosti ovšem příroda nemá. Zaprvé je třeba mít potřebné nástroje. Proto se za většinu času, po který existuje na Zemi život, tj. přes 4 miliardy let, nic převratného neudálo – o moc víc, než bakterie, plankton a vícebuněčné řasy se nevyvinulo. Poté během relativně krátkého období (**kambrická exploze**) **byly položeny základy prakticky veškerým formám života, které známe dnes.** Důležité pro kambrickou explozi byla existence víceméně kompletní genetické sady náradí vývojových genů, které se mohly začít využívat pro výstavbu nejrůznějších tvarů těl - přidávání a ubírání segmentů a jejich modifikace (**+ už dostatek energie, kyslík**)



**-Viz též J. Gould**

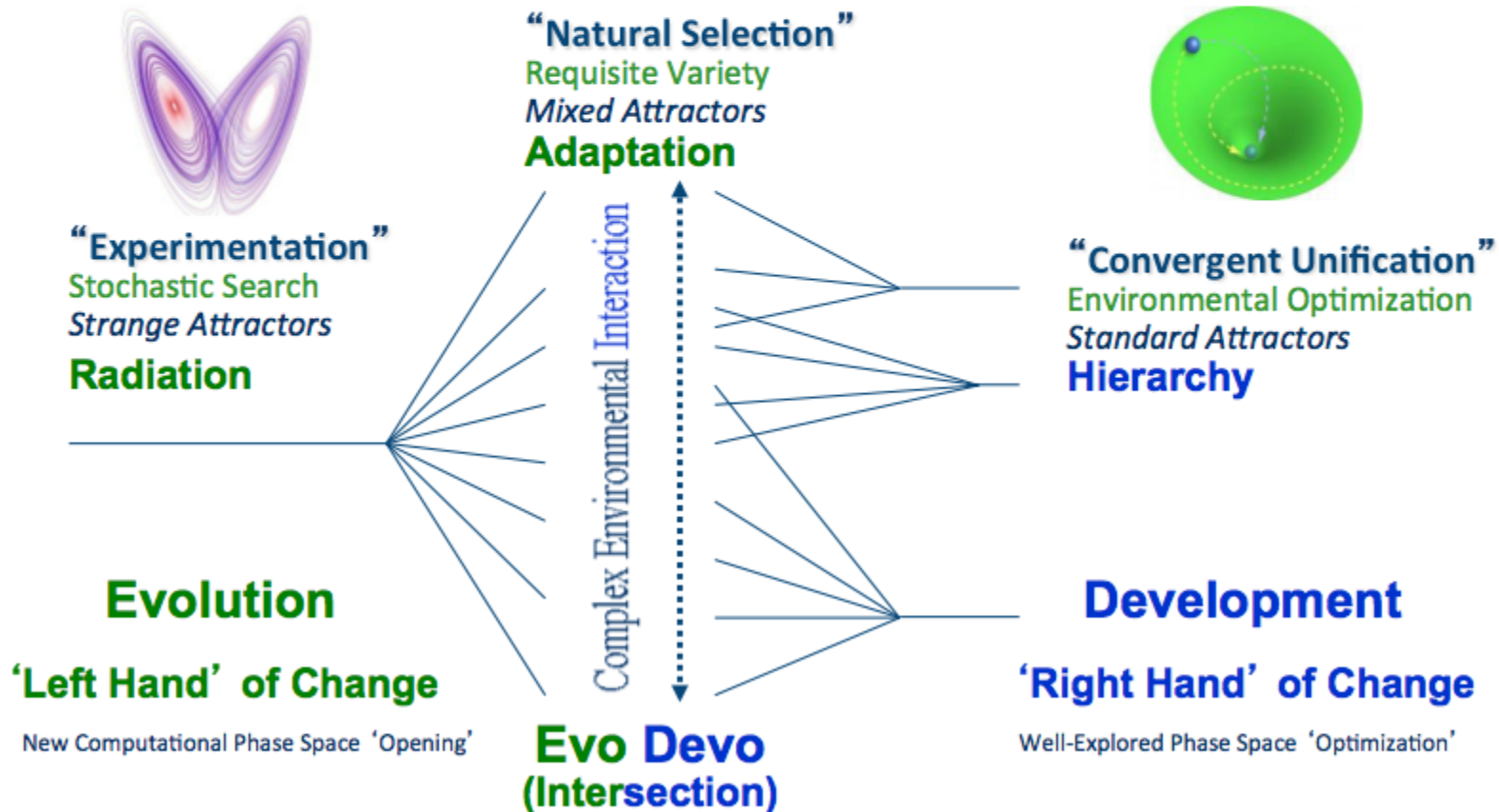
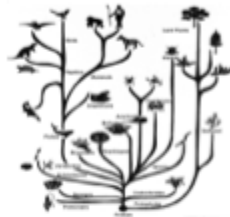
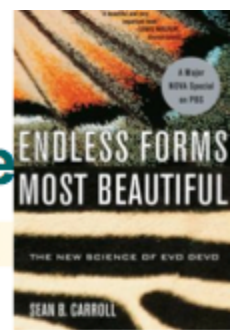


Došlo k obrovskému evolučnímu experimentování. Jakmile se vytrídily nejúspěšnější formy a tvary, příroda již nikdy neměla tak volné ruce pro experimenty. Zpětné složité přestavby nejsou možné, musí se vycházet z existujících modelů - opatrně přidávat či ubírat a tohle jinak přehnout. Ale není možný dramatický skok z jedné vývojové linie určité formy do úplně jiné, musí se stavět na určitém základě - jakmile se na začátku skládanky origami rozhodnete pro určitou formu, můžete ji později už jen omezeně modifikovat.

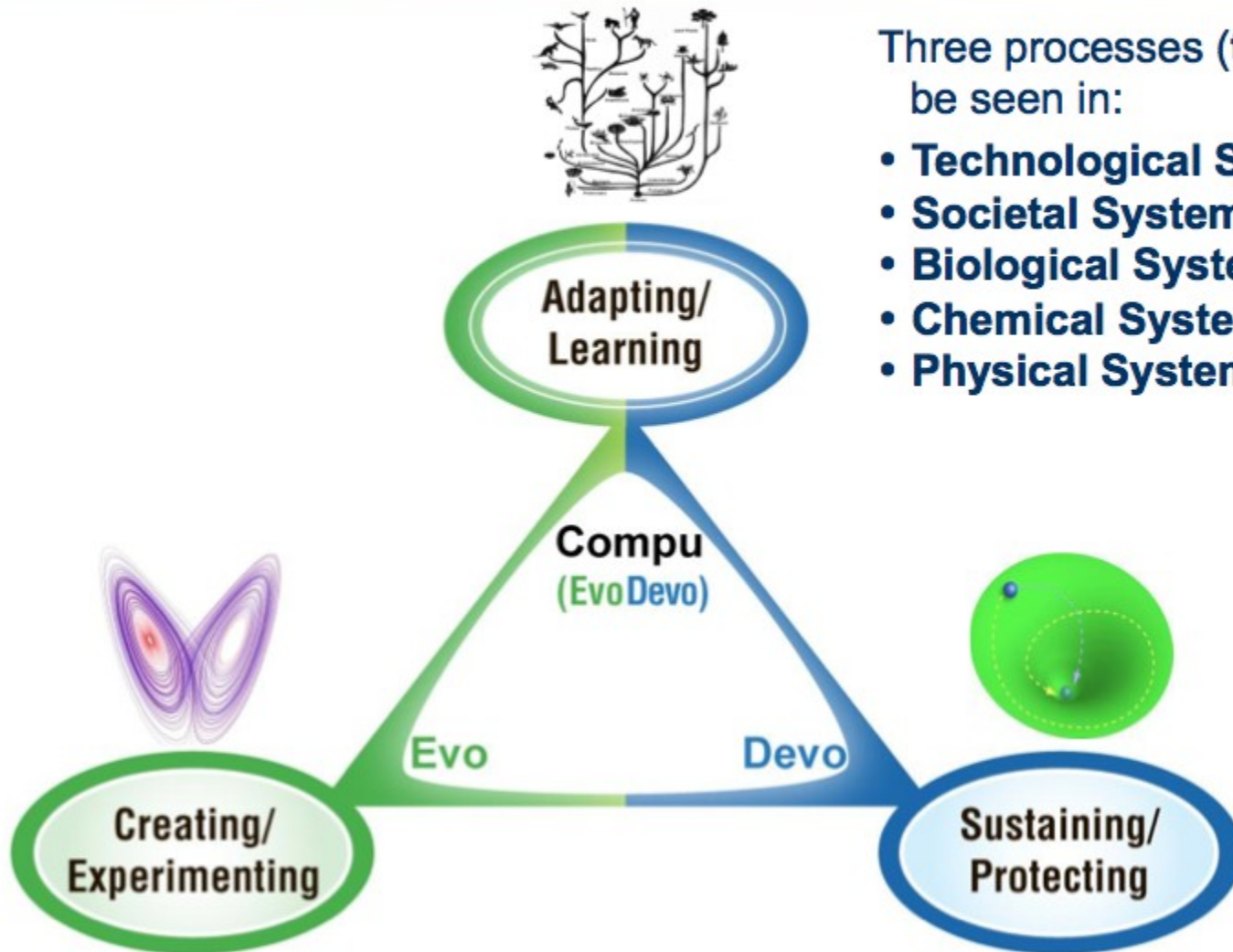


Nature Reviews | **Genetics**

# Evolutionary Development (Evo Devo): The 'Left and Right Hands' of Universal Change



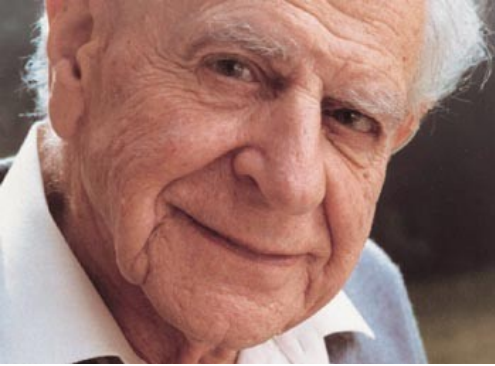
# Evo Compu Devo (ECD) Triad: Three Basic Processes in All Complex Systems



Three processes (**telos**) can be seen in:

- **Technological Systems**
- **Societal Systems**
- **Biological Systems**
- **Chemical Systems**
- **Physical Systems**





## -K. R. Popper: **Darwinismus jako myšlenkový koncept**

-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 organismů 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

# 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, např. oko)**

**J. Doskočil, 1994 – evoluce evoluce**

## Kevin Lalande



**Kevin Lalande (2012) a spol. : požadavek - „Rozšířená evoluční syntéza“**

- **tvárnost organizmů a dědičnost získaných vlastností**
- **spoluusměrňování své evoluce ovlivňováním přírodních podmínek (viz i Popper)**
- **epigenetika**
- **omezení daná tvorbou embrya**

**Templetonova nadace podporuje 22 navzájem propojených VZ a 8 vědeckých pracovišť pro řešení takto rozšířené evoluční syntézy**



## **Kulturní evoluce** (dědí se adaptivní vlastnosti a vzorce chování)

- předávají se kulturní znaky sociálním učením
- cesta: napodobování a prostřednictvím symbolů, jejich kompetice
- informace podmiňující určitý znak = **mem**
- široce se používá horizontální přenos memů
- jejich vznik nebývá náhodný, ale většinou cílený
- objevuje se u organismů s vyspělou nervovou soustavou a je součástí sociálního chování (ptáci, savci, **člověk**)

**Problematika: biologická versus kulturní evoluce (např. Šmajs) a její aspekty**

## **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 doc. Ivanov)**
- b) **Nadindividuální dynamický biosystém existující v přírodě, měnící své hranice a odlišnosti v prostoru i čase**

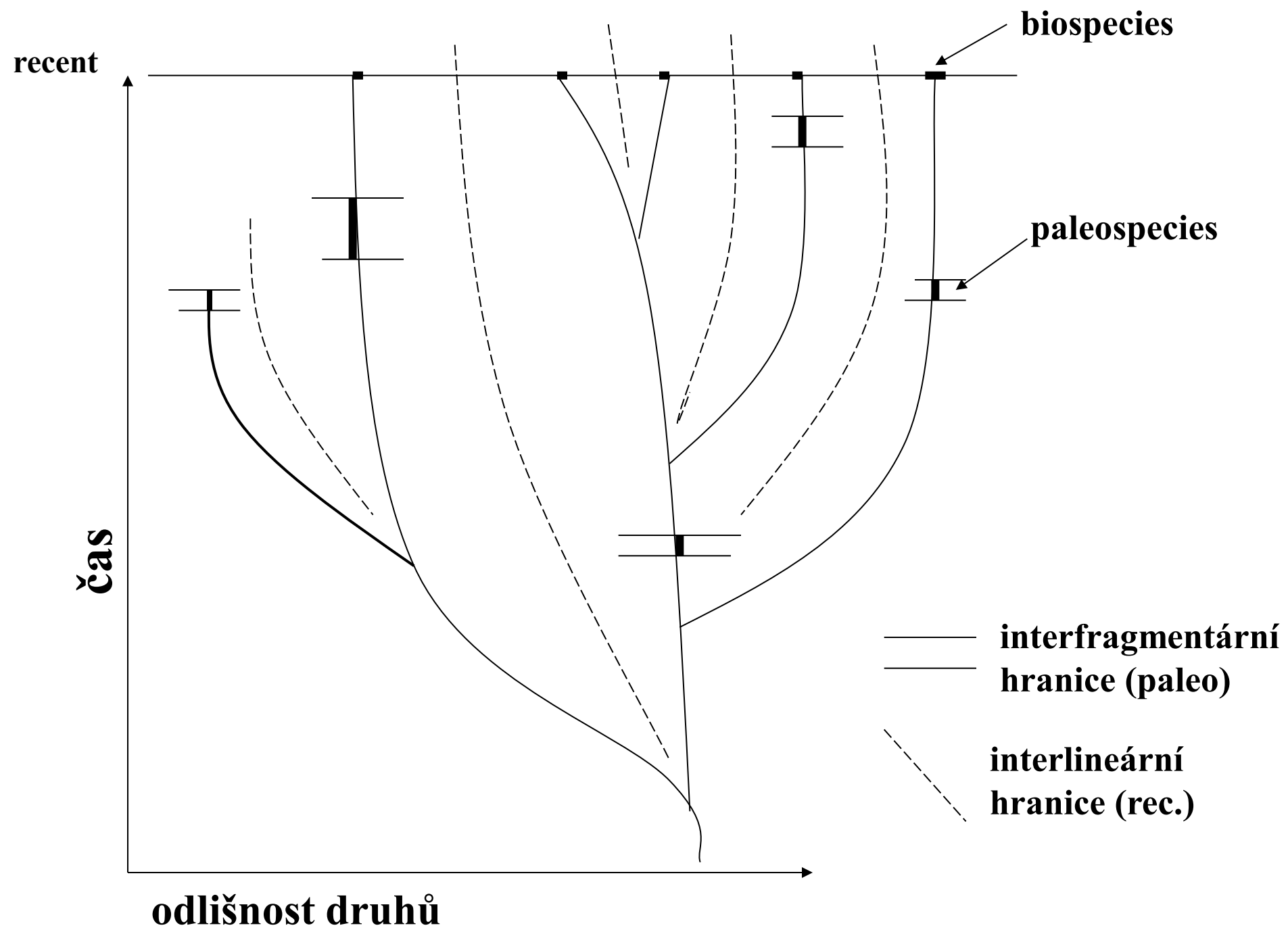
## **Definice:**

**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 *wohbachii* 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

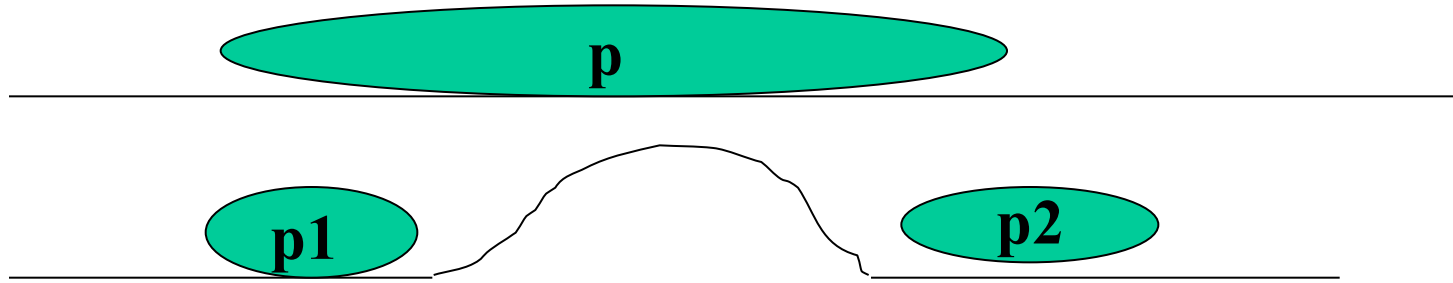
## a) allopatrická (různé areály)

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

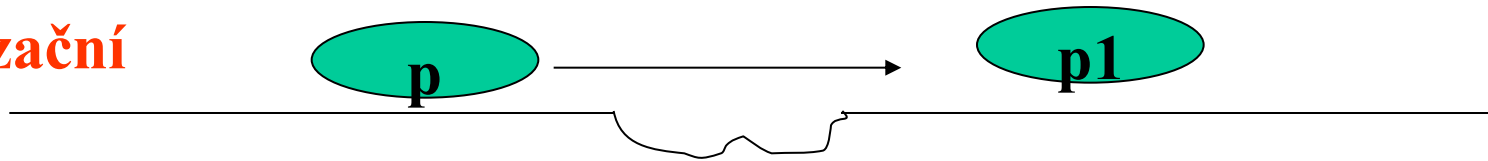
Př.: 36 % ryb žije ve sladkých vodách (jen 1 % vodní plochy) => velká mixáž prostředí, bariér etc. – velká diverzita

# alopatrická speciace:

stacionární

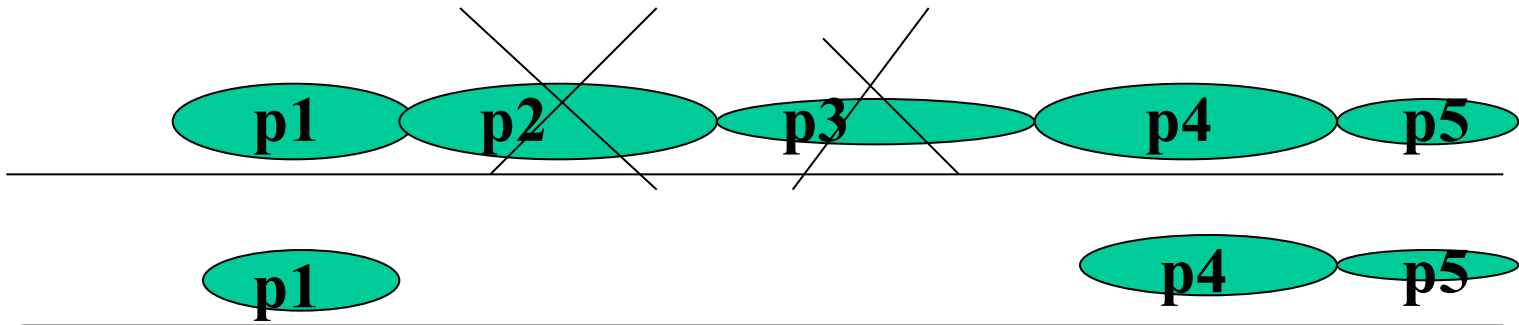


kolonizační



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

extinkční



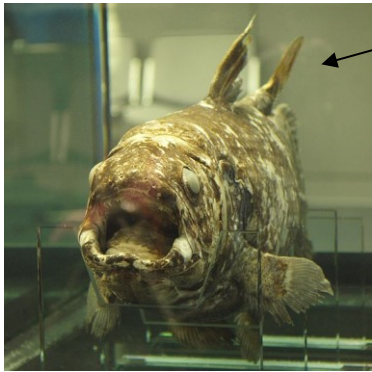


**Lazarské skupiny – refugia**

**Př.: *Latimeria chalumnae*,**

***L. menadoensis***

**(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, 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 (O) = 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 apomorfii (viz dále kladistika, doc. Ivanov)**

**Na průběh epigeneze 2 názory:**

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

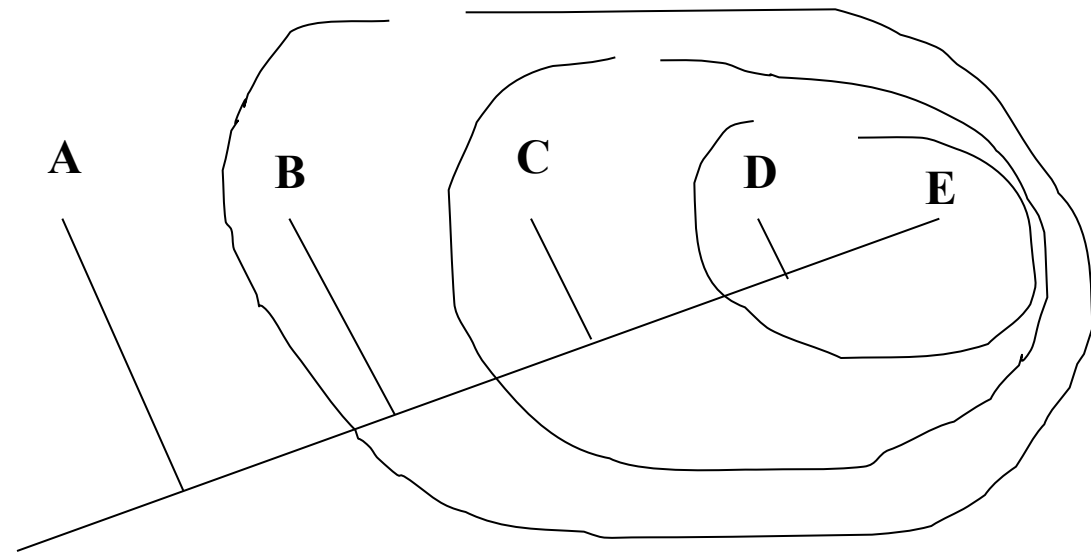
**Ad a) = základní „biogenetický zákon“ – ontogeneze opakuje nejdůležitější tvarové změny dospělých stadií předků – rekapitulace**

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



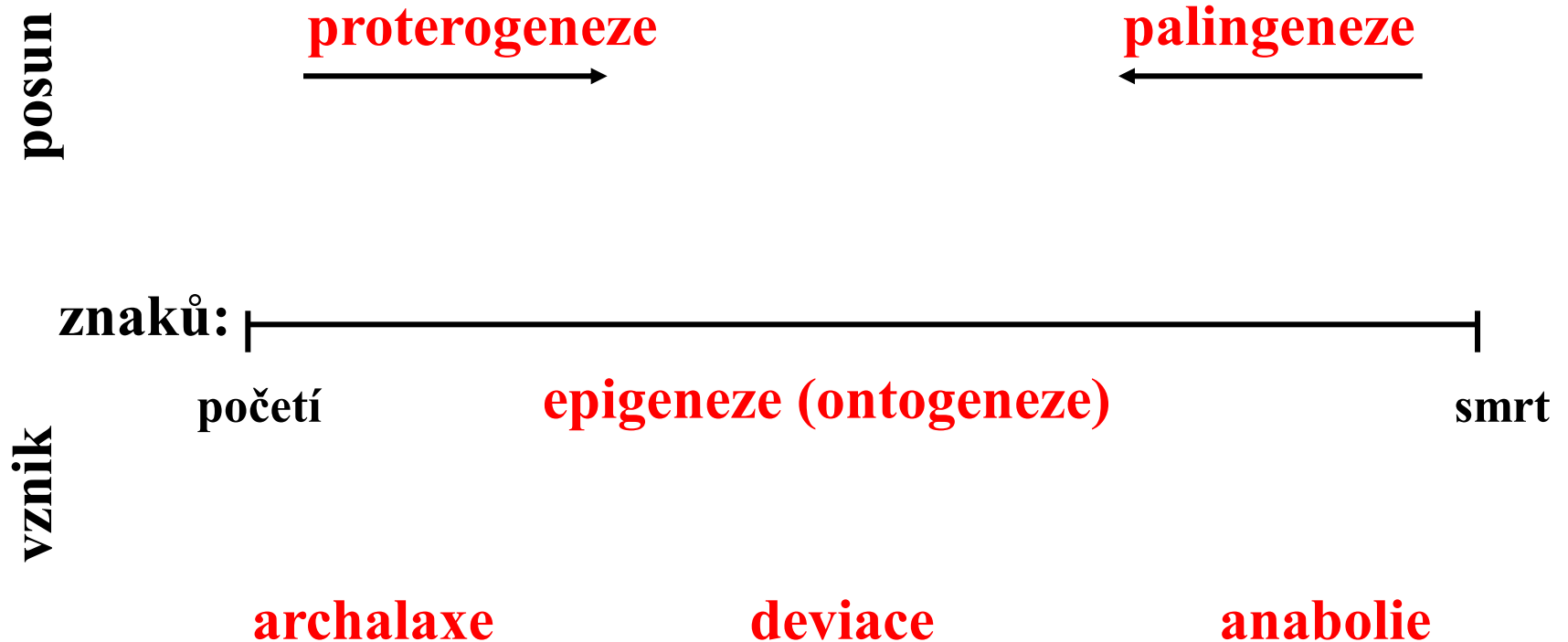
**Ad b) embryo fylogeneticky mladší (pozdější) formy je shodné s embryem předků a v průběhu epigeneze se od tvarů dospělého předka stále více vzdaluje => ve vývoji zárodků se objevují nejprve znaky společné vyšším taxonům a teprve později znaky dílčích skupin a jako poslední znaky individua.**

**V kladistickém vyjádření jde o posloupnost podřízených 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)**

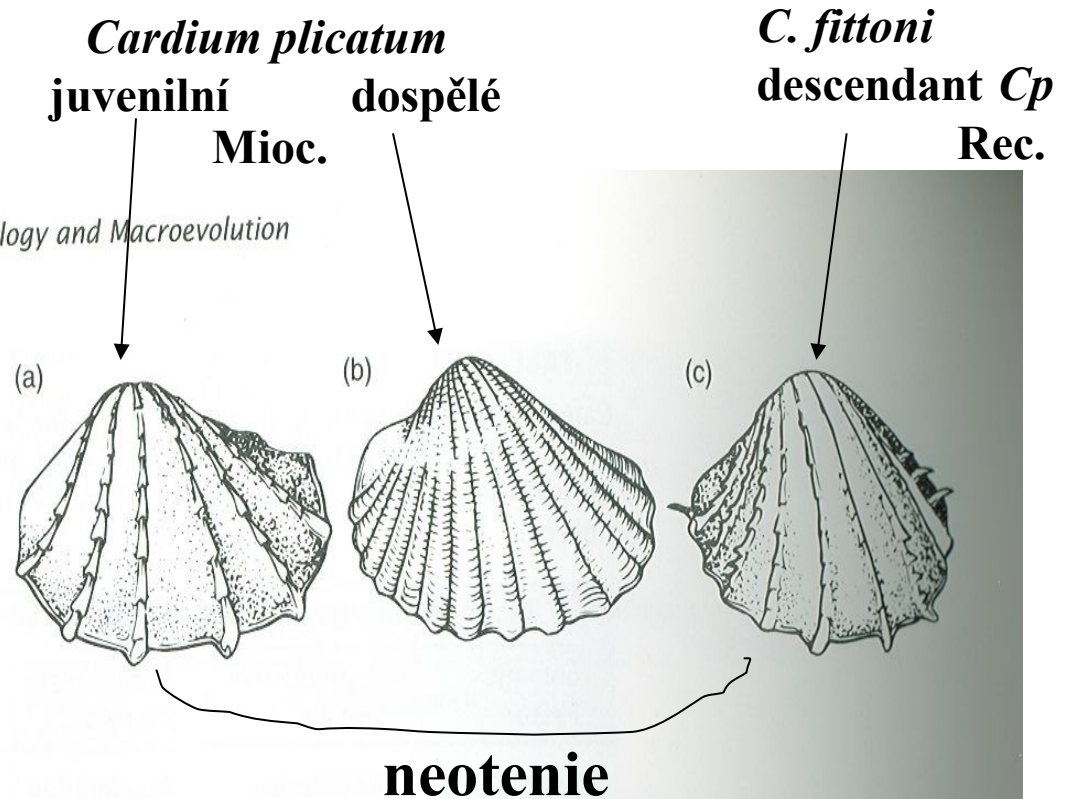
**Neotenie: Chordata vznik – volně plovoucí symetrická larva dospělých přisedlých živočichů + akcelerace pohlavních orgánů + vypuštění dospělého stadia předků = nový taxon**

# Příklad neotenie - 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.

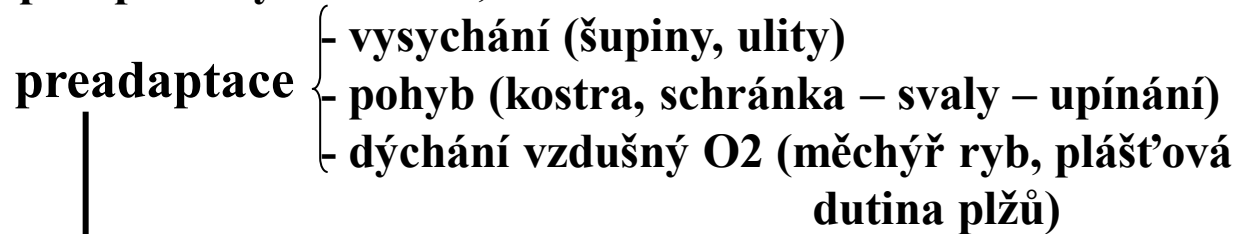
## Vznik vyšších taxonů:

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)

Cladocera (perloočky) = larvy Notostraca (lupenonožců)

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, viz též Ridley)
- 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“**
- **„poctivá hra“**
- **„záludné vymírání“**

## **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