

P1. Úvod

Někdo mi právě podal nit, které se teď můžu držet a v zašmodrchaném klubku k zbláznění složitého světa ji sledovat. Potom jsem několik let hladově hltal každou knížku o evoluci, která mi padla do rukou, a uvědomoval jsem si, že nic z toho, co jsem se kdy o ní naučil ve škole, mě nepřipravilo na tu představu obrovitosti, která teď zvolna vplouvala do mého zorného pole. S evolucí je to totiž tak, že pokud vám neobrábí mozek naruby, znamená to, že jste ji nepochopili.
Douglas Adams, *Losos pochyb*, Argo 2008.

Pozorováním podobností mezi živými tvory docházíme k závěru, že mezi vyhynulými a současnými bytostmi existuje příbuzenský vztah. Tento vztah vysvětlujeme evolucí. Pojem *evoluce* zahrnuje historii vzniku života na Zemi a historii jeho následných proměn.

Je třeba rozlišovat *fakt evoluce* a *teorie evoluce* (pojednávající o evolučních mechanismech).

Existuje evoluce fakticky? Odpověď na tuto otázku dlouho nebyla samozřejmá, neboť donedávna existovaly jen nepřímé důkazy, opírající se o srovnávání morfologických znaků žijících i vymřelých tvorů a datování na základě geologické stratigrafie. Až výzkumy na poli molekulární biologie přinesly přesvědčivou odpověď.

Například dnes víme, že existuje mezidruhovú příbuznost funkčně si odpovídajících bílkovin; čtenář to sám může posoudit srovnáním pěti sekvencí z molekuly enzymu fosfoglycerat kinasy (PGK):

- (1) **I**L**D**I**G**D**A**S**A**Q**E**L**A**E**I**L**K**N**A**K**T**I**L**W**N**G**P**
- (2) **G**L**D**I**G**P**D**S**V**K**T**F**N**D**A**L**D**T**T**Q**T**I**I**W**N**G**P**
- (3) **G**L**D**V**G**P**K**T**R**E**L**F**A**A**P**I**A**R**A**K**L**I**V**W**N**G**P**
- (4) **G**L**D**C**G**T**E**S**S**K**K**Y**A**E**A**V**A**R**A**K**Q**I**V**W**N**G**P**
- (5) **G**L**D**C**G**P**E**S**S**K**K**Y**A**E**A**V**T**R**A**K**Q**I**V**W**N**G**P**

Zde každá sekvence obsahuje 27 aminokyselin (písmena označují některou z 20 přírodních aminokyselin); jejich zdrojem byly molekuly PGK, izolované z buněk (1) bakterie *Escherichia coli*, (2) pšenice, (3) mouchy octomilky (*Drosophila melanogaster*), (4) koně, (5) člověka.

Kdyby mělo všech pět sekvencí s vyznačenou kvalitativní i polohovou shodou vzniknout nezávisle, pak by ta událost v časovém intervalu vymezeném existencí Země ($4,5-4,6 \times 10^9$ let) pravděpodobně vůbec nenastala.

Jedním z možných vysvětlení takové příbuznosti je hypotéza, že všechny sekvence byly *nezávisle stvořeny (designovány) jako podobné* (proč ne *totožné?*) v odlišných stvořeních.

Tato kreacionistická hypotéza ale těžko obstojí s alternativním vysvětlením, že uvedené sekvence jsou během evoluce jednotlivých živých forem *odvozeny od společného předka* a jejich homologie jsou konzervativní, protože se nacházejí v esenciální části molekuly PGK. Proměnné části se mohou lišit díky postupnému hromadění mutačních změn. V praxi na základě četnosti těchto mutací můžeme definovat uzlové body evolučního větvení a spočítat časy divergence jednotlivých variant PGK (tudíž i evoluční vzdálenost jejich nositelů).

Počítačové databáze se neustále rozrůstají o nové údaje o bílkovinných sekvencích i sekvencích nukleových kyselin. Všechny srovnávací studie těchto sekvencí jsou konsistentní, *potvrzují fakt evoluce*.

☞ *Definitivní, nevyvratitelný důkaz faktu evoluce přineslo poznání, že základní struktura genetického kódu (a jeho interpretace v buňkách) je všem známým bytostem společná.*

V souladu s tím bezjaderné bakterie „porozumějí“ genetickým zprávám ze vzdálených mnohobuněčných eukaryot a naopak, například vhodným „náhradním dílem“ z genomu myši, lze reparovat defekt ve vývoji oka mouchy octomilky. Metody genových manipulací přinášejí mnoho podobných příkladů.

Fakt evoluce je nezpochybnitelný.

☞ *Ale evoluční teorie se stále vyvíjí a doplňuje podle nových poznatků z různých oborů.*

Koncem 18. a v průběhu 19. století v Evropě vzniklo prostředí, stimulující formulaci nových myšlenek v přírodních vědách. Pro biologii měly zásadní význam pokusy *vysvětlit různorodost živých forem přirozenou cestou*.

Hlavními představiteli této snahy byli J.B. *Lamarck* (1744-1829), Ch.R. *Darwin* (1809-1882) a A.R. *Wallace* (1823-1913). Lamarck, Darwin i Wallace sdíleli přesvědčení, že mezi vymřelými a žijícími tvory existují historické souvislosti, a že vznik a rozrůznění biologických druhů lze vysvětlit akumulací drobných dědičných změn, které umožňují přizpůsobení (adaptaci) k proměnám životního prostředí.

Lamarck soudil, že adaptivní změny, uplatňující se během individuálního vývoje organismu, se stávají dědičnými jako přímý důsledek cíleného spolupůsobení vnějších faktorů a „vnitřní vůle“ organismu.

Darwin a Wallace vysvětlili různost živých forem jako adaptivní změnu v důsledku vnitrodruhové a mezidruhové soutěže - přírodního výběru (selektce) z variability v populaci druhu. Evolučně významná variabilita je podle nich dána drobnými, náhodnými změnami v základu dědičnosti.

Další rozdíl mezi Lamarckovou a Darwinovou teorií se týká představy o dynamice evoluce. Lamarck vidí evoluci jako stále se opakující procesy zdokonalování, vždy znovu vycházející z jakési primitivní zárodečné hmoty. *Podle Lamarcka* mají současné organizmy mnoho nezávislých předchůdců a směřují k stále větší dokonalosti (evoluce představuje pokrok).

Podle Darwina všechny živé formy divergují z jednoho společného zdroje (prapředka) a jsou tedy v generickém vztahu; pro darwinistu je evoluce historií živých forem; není pokrokem a nesměruje k předem danému cíli, žádná změna v rámci dědičné variability není účelná, adaptivní *a priori*; o tom co je a co není adaptivní rozhoduje pouze výběr *ex post*.

Klíčem k rozpoznání lamarckovské a darwinovské interpretace evoluce je tedy způsob vysvětlení dědičné adaptace. Evoluční teorie založená na principu selektce nese název *darwinismus*.

Darwin i Wallace předložili své teorie v konečné formě současně. Darwin však poskytl ucelenější a zevrubnější dokumentaci faktů, dostalo se mu tedy priority. Mimoto předběžné Darwinovy koncepty, zahrnující selekční princip, byly známy dříve. Darwinovo pojetí selektce (přírodní či přirozený výběr) je často dáváno do souvislosti s *bojem o přežití*; Darwin však chápal „boj“ v přeneseném slova smyslu, jako *soutěž o prostředky přežití*. Wallace, na rozdíl od Darwina, nedával vznik vyšších mentálních schopností do souvislosti se selekcí; považoval je za důsledek jiných vlivů.

Z historie: V naší kulturní oblasti osmnáct století vládlo přesvědčení, že všechny věci na Zemi i na nebi mají nadpřirozený počátek v aktu stvoření. Typickými představiteli myšlení, založeného na biblické knize Genesis (*kreacionismus*), jsou švédský vědec, zakladatel systematiky organismů, *Carl von Linné* (Linneus; 1707-1778) a Francouz *Georges Leopold Cuvier* (1769-1832). Linné ve svém díle *Systema naturae* vyslovil myšlenku: „*nullae speciae novae*“ (není nových druhů).

Příroda je dílem stvořitele, který již na počátku učinil živé tvory ve své prozřetelnosti dokonalými a neměnnými (*fixismus*). Tento argument vedl jiné myslitele k představě, že od počátku stvoření existuje pro živé bytosti pevný plán uspořádání (*William Paley*, 1743-1805, „*Argument from Design*“). Množily se však nálezy fosilií, svědčících o existenci vyhynulých tvorů, tj. o proměnách v zastoupení jednotlivých stvoření na Zemi. Cuvier, sám odborník na srovnávací anatomii a paleontologii obratlovců (žák zakladatele těchto oborů Friedricha Blumenbacha), na základě dokladů o kataklyzmatičtých geologických změnách vyslovil domněnku, že nová stvoření následovala po každém předchozím katastrofickém zániku (jedním z nich byla biblická potopa).

Přesvědčení, že různorodost forem lze vysvětlit historickým procesem, hromaděním postupných změn ve vztahu k životnímu prostředí (*transformismus*, *evolucionismus*), můžeme vystopovat v díle Linnéova současníka, francouzského filosofa a přírodovědce, *Louise Leclerca Buffona* (1707-1788); ten hloubal nad otázkou, proč existují organismy s řadou nevyužitelných až záhubných vlastností (obrovské parohy, kly, zuby, neúčelné výrůstky; krutost, agrese) v rozporu s ideou Prozřetelnosti. Došel k závěru, že na počátku asi byly stvořeny dokonalé bytosti, ty se však vzájemnou hybridizací postupně transformovaly v současné, méně dokonalé formy. Tím ovšem popírá Linnéovu hesi „*nullae speciae novae*“. Ideu transformismu ostatně představili již dávno předtím sv. *Augustin*, 353-430, který *místo stvoření* vidí *tvoreni* (podobné vzniku částí stromu během jeho růstu), a *Tomáš Akvinský* (1225-1274), který v *rozrůžňování živých forem viděl postupné odvíjení potenciálních možností, vložených do základů hmoty* (pozoruhodná myšlenka!). Tato představa má kořeny ve Aristotelově odvíjení potenciálních možností přímočarým řetězcem postupného zdokonalování (*scala naturae*).

Pojem „*evoluce*“ (e-volvo, odvíjím) nacházíme poprvé v dílech *Charlese Bonneta* (1720-1793) a *Gottfrieda Reinholda Trevirana* (1776-1853), který zavedl i pojmy „*botanika*“ a „*biologie*“. V jejich představách se odrážejí myšlenky T. Akvinského. Bonnet viděl evoluci jako odvíjení pevně determinovaného stavebního plánu, Treviranus ji chápal jako realizaci některé z mnoha možností, naprogramovaných stvořitelem do každého organismu. Treviranus první uvažoval o tom, že při výběru z oněch možností hrají podstatnou úlohu vzájemné interakce organismů a prostředí. (Spekulace o vzniku mnohosti jsou předmětem úvah mnoha dalších myslitelů od antiky po Kanta a Goetha, vždy však v té či oné formě zahrnují jako základ teleologický princip a/nebo pythagorejskou a platonovskou typologii).

Erasmus Darwin (1731-1807), děd Charlese Darwina, a tvůrce první ucelené teorie evoluce organismů francouzský učenec *Jean Baptiste Lamarck* (1744-1820), poprvé uvažovali o jejím *přirozeném* mechanismu (Lamarck, „*La Philosophie Zoologique*“ 1809). Lamarck byl starším současníkem Cuvierovým. Mezi oběma existoval trvalý spor: zatímco Lamarck byl zastáncem transformismu a vycházel z pozorování a srovnávání druhových podobností, mladší Cuvier velmi energicky obhajoval myšlenky fixismu, vycházející z diskontinuity paleontologických nálezů. Ve francouzském prostředí 19. století se o vítězství ideje transformismu zasloužil další přírodovědec, *Isidore Geoffroy Saint-Hilaire* (1805-1861).

Od roku 1859, kdy Darwin publikoval svůj „*Původ druhů*“ („*The Origin of Species by Means of Natural Selection*“), a definoval přírodní výběr jako hlavní hnací sílu evoluce, došlo ve vědách o živé přírodě k mnohým významným událostem a *darwinismus prodělal svůj vlastní vývoj* v souladu s hromadícími se poznatky paleontologie, srovnávací anatomie, embryologie a zejména genetiky.

Byly znovuobjeveny Mendelovy zákony dědičnosti (C. Correns, E. von Tschermak, H. deVries; 1900), formulována chromosomová teorie dědičnosti (W.S. Sutton, 1903), identifikovány geny jako základní genetické jednotky (W. Johannsen, 1909), postulovány vztahy mutací k evoluci (H. deVries, 1901; deVries se domníval, že samotné mutace jsou pro evoluci významnější, než darwinovská selekce; byl původcem teorie „mutacionismu“). Byla zjištěna vztah mezi mutacemi a dědičnými změnami genů (T.H. Morgan, 1910), a bylo prokázáno, že frekvence mutací může být ovlivněna vnějšími činiteli (H.J. Muller, 1927).

Na počátku 20. století se zrodila nová disciplína genetiky, genetika populací (G.H. Hardy, W. Weinberg, 1908); její klasické období tvoří práce dvou Britů, J.B.S Haldane (1930), R.A. Fischera (1932) a Američana S. Wrighta (1932). Populační genetika přispívala matematickým popisem interakcí alel a zkoumáním změn jejich distribuce ve společném genetickém prostoru

Haldane a Fischer zkoumali osud alel odvozených od jednoho genu. Fischer spočítal (a Dobzhanski testoval na populaci *D. melanogaster*), že alela se sebemenší výhodou v populaci nutně převáží nad ostatními (Fischerův teorém).

Wright vytvořil model uvažující společný vliv kombinujících se alel většího počtu genů. Jeho model (na rozdíl od modelů Haldane a Fischera, které implikují pouze přímočarou, fylogenetickou evoluci) byl s to vysvětlit příčinu vzniku nových druhů větvením (divergentní evoluci druhů): K vysvětlení divergentní speciace přispěl teorií *genetického driftu*. *Genetický drift*, náhodné oddělení malých vzorků populace, které mohou obsahovat odlišné frekvence alel ve srovnání s průměrem ve zbytku populace, měl podle něho významný podíl na divergenci druhů i bez primární účasti selekce. Teorie genetického driftu se později stala koncepčním základem *Kimurovy „teorie neutrální molekulární evoluce“*, která přikládá evoluční význam mutacím v daných podmínkách skrytým před selekcí; genetický drift a akumulace neutrálních mutací bývají interpretovány jako mechanismy nedarwinovské evoluce.

Avšak jak mutace, jeví se v daných podmínkách jako neutrální, tak subpopulace oddělené driftem nakonec také vstoupí do podmínek selekce v důsledku změn v životním prostředí.

Darwinova teorie integrující poznatky mendelovské a populační genetiky byla nazvána neodarwinismem. Charakteristické rysy a obsah neodarwinismu určili tři autoři:

- *Theodosius Dobzhanski*, genetik ruského původu, který po emigraci do USA pracoval v Morganově laboratoři, v díle „*Genetics and the Origin of Species*“ (1937) definoval evoluci jako progresivní modifikace genetického složení populací („evoluce není nic než změna frekvence alel v populacích“). Pod vlivem uvedené knihy byl neodarwinismus charakterizován jako „*nová („moderní“) evoluční syntéza*“. Dobzhanski se také zasloužil o zpřístupnění matematicky náročné Wrightovy teorie.

- *Ernst Mayr*, německý ornitolog a taxonom, rovněž našel útočiště v USA; v knihách „*Systematics and the Origin of Species*“ (1942) a „*Animal Species and Evolution*“ (1963), (tato díla jsou svým významem považována za srovnatelná s Darwinovým „Původem druhů“) *rozpracoval teorii vzniku druhů alopatrickou (či geografickou) speciací.*

Tato teorie koresponduje s Wrightovým modelem; vychází z faktu, že sub-populace, oddělené fyzickou (geografickou) bariérou postupně, akumulují genetické odlišnosti včetně těch, které nakonec způsobí jejich biologické oddělení ve formě druhů. Tato *alopatrická speciace* zdánlivě tvoří kontrapunkt k Darwinově *sympatrické speciaci*, kdy se druhy oddělují díky biologickým bariérám, zabráňujícím jejich hybridizaci (jsou to zejména behaviorální bariéra a sterilita hybridů); Darwin ale nepředložil konsistentní koncept sympatrické speciace. Dnes možnost sympatrické speciace nevylučujeme (v případě náhodného vzniku zmíněných biologických bariér), ale při podrobnější analýze zpravidla zjistíme, že ve většině případů při vzniku druhů hraje roli podrozdělení evolučního prostoru na lokální niky, lišící se životními podmínkami (například vertikální členění životního prostoru na vegetační patra), takže pod zdáním sympatrie je fakticky skryta alopatrie.

Jakékoliv teoretizování o speciaci ovšem předpokládalo jasnou definici druhu jako jednotky evoluce. I v tomto případě hrál velmi významnou úlohu *Mayr*, definoval *druhy* jako skupiny *přirozených* populací, aktuálně (nebo potenciálně) reprodukčně kompatibilních, oddělených od jiných skupin reprodukčními překážkami. Pojem druhu a jeho definice pro organizmy s nepohlavním rozmnožováním zůstává problémem (přehledný rozbor uvádějí L.E. Mettler a T.E. Gregg). Pokrok v této oblasti lze očekávat od molekulárních metod, umožňujících stanovit stupeň příbuznosti biologických objektů.

- *Georges Gaylord Simpson*, americký paleontolog, vycházející z R.A. Fischera, v knize „*Tempo and Mode in Evolution*“ (1944) obhajoval argumenty ve prospěch postupné (nepřetržité, graduální), fyletické evoluce v důsledku akumulací drobných náhodných mutací.

Neodarwinistické pojetí evoluce implikuje dědičnost, reprodukci organismů jako zdroj genetické variability v populacích a přírodní výběr, který poskytuje šanci na reprodukci genů přizpůsobeným jedincům. Variabilita byla vysvětlována jako důsledek postupného (graduálního) hromadění náhodných, malých, dědičných změn (v dnešním pojetí bodových mutací), podléhajících zákonitostem mendelovské genetiky. Neodarwinistický gradualismus nepřipouštěl náhlé evoluční skoky v důsledku „makromutací“ (které na počátku 50. let min. století postuloval R. Goldschmidt (1951).

Jméno Goldschmidtovo se dosud pojí s „teorií nadějných monster“ („hopeful monsters“). Je mu přisuzováno, že zpochybňuje význam selekce a chápe evoluci jen jako sled skoků,

založených na rozsáhlých makromutačních změnách fenotypu (s podobnou myšlenkou, jak jsme uvedli, vystoupil již deVries a po něm dočasně i Morgan).

Goldschmidt se v 30.-50. letech věnoval studiu mutant, ovlivňujících vývoj jedince. Prokázal existenci pleiotropicky působících vývojových genů; uvažoval, že v důsledku nerekiprokých rekombinací mohou vznikat rozsáhlé evolučně významné genetické změny. Postuloval význam posičního efektu, kdy různé typy chromatinu regulují projevy přilehlých genů. Dosud zůstává nepochopeno, že to podstatné u Goldschmidta nejsou jeho „monstra“, ale idea genomové dynamiky. Zde souzní s objevy B. McClintock (která, na rozdíl od něj, došla nakonec uznání).

Problémy neodarwinismu: V rozporu s populačně-genetickými modely, které (v populaci v ustálených podmínkách) předpokládají ustavení převahy homozygot s adaptivními alelami, pozorujeme v přirozených populacích významný podíl genetických polymorfismů a heterozygosity (~6% u obratlovců, až ~17% u rostlin). Dále neplatí, že přežívají maximálně adaptovaní jedinci, ale ti, jejichž genetická výbava a v souvislosti s tím i fenotyp *jakkoli vyhovují* momentálním podmínkám (nejde tedy o adaptační maximum ale optimum).

Kritiku neodarwinistických modelů předložil americký genetik R. C. Lewontin v díle „*The Genetic Basis of Evolutionary Change*“ (1974). Ukázal, že gradualistický model evoluce a klasická i populační genetika samy nemohou hodnověrně vysvětlit *vzrůst biologické complexity*, aniž by byly doplněny dalšími novými poznatky. Lewontin také poukázal, že Darwin, a spolu s ním neodarwinisté, uvažují evolučně relevantní soutěž (selekcí, „boj“) izolovaně, jen v rámci určité populace, bez ohledu na dynamické mezidruhové vztahy a zpětnovazebné vztahy s prostředím. Zdůraznil význam oboustrannosti těchto vztahů (příkladem může být vznik kyslíkové atmosféry působením fotosyntetizujících mikroorganismů. Vzrůstající koncentrace atmosférického kyslíku akcelerovala evoluci vyšších forem života).

V 19. století se formovala *embryologie* jako experimentální věda. Výjimečnou osobností tohoto období byl německý učenec *Karl von Baer*, který, mimo jiné, jako první popsal chordu a vaječnou buňku savců. Pro naše úvahy je však důležité, že na základě srovnávací anatomie embryí obratlovců *našel souvislost mezi fylogenezí a ontogenezí* (1828): poznal, že v určitých fázích vývoje se struktury embryí příbuzných druhů obratlovců dočasně navzájem podobají (*fylotypické stadium*), a že tyto podobnosti odhalují *existenci společného vývojového pra-vzoru (evolučního archetypu)*, z něhož jsou v každé evoluční linii v různých fázích embryonálního vývoje odvozovány druhově specifické změny.

Archetypální vzory se během evoluce uplatňují v novém kontextu v etapách následujících. Tento závěr rezonuje s moderní myšlenkou významného molekulárního biologa 20. století F. Jacoba, že evoluce probíhá „flikováním“ (tinkering) ze „součástek“ z předchozích etap.

Připomeňme, že jiný německý badatel, E. Haeckel, který následoval Von Baera podobnými srovnávacími studii (1879), ve snaze podpořit Darwina vyslovil alternativní, ale nesprávné zobecnění, známé jako Haeckelův zákon rekapitulace. Tvrdil, že embryonální vývoj pozdějších živočišných forem postupně prochází stadii, v nichž se opakují *dospělé* formy z předchozích evolučních etap. Jeho představa, že ontogeneze opakuje (rekapituluje) fylogenezi byla slepou kolejí a nepřispěla ke sblížení darwinismu s naukou o vývoji.

Evoluční a vývojová biologie dlouho existovaly jako dvě oddělené vědní disciplíny. Klasická mendelovská a populační genetika i neodarwinistická evoluční biologie byly totiž těžko slučitelné se soudobou experimentální embryologií.

Genetika se soustřeďovala na zákonitosti předávání genů mezi generacemi nebo v populacích, při čemž geny byly považovány za relativně stálé elementy. Embryologové zase byli v zajetí mikrochirurgických technik, které odhalovaly nečekané vztahy ve vzájemném působení buněk a tkání. Idea genu předkládaná genetiky nebyla tehdy pro vysvětlení mechanismu embryonálního vývoje použitelná.

Ve druhé polovině 20. století došlo k revolučním změnám: zrodila se molekulární biologie a molekulární genetika s mimořádným významem pro vznik nových hypotéz o evolučních mechanismech.

- byla objevena dvoušroubovicová struktura DNA (J. Watson a F. Crick),
- bylo prokázáno, že zdvojování genetické informace se děje mechanismem semikonservativní replikace DNA (M. Meselson a F. Stahl; J.H. Taylor),
- objeveno, že informace pro syntézu proteinů se přepisuje (transkribuje) do pracovní kopie RNA (mRNA; Jacob a Monod),
- byl dešifrován genetický kód (M.W. Nirenberg, H.G. Khorana, S. Ochoa). Gen je lineární posloupností nepřekrývajících se tripletových kodonů; posloupnost aminokyselin v peptidovém řetězci je zajištěna vlastnostmi proteosyntetického (translačního) aparátu.
- F. Crick postuloval hypotézu (dnes známou jako „centrální dogma molekulární biologie“), že tok informace v biologických systémech je jednosměrný a uskutečňuje se od DNA (a RNA) k proteinům.

„Centrální dogma“ také zdůvodňuje nemožnost lamarckistického mechanismu evoluce.

- pozorováním původně okrajového jevu, změn zbarvení a tvaru kukuřičných zrn s dědičností vymykající se zákonům mendelovské genetiky, došlo k převratným změnám v názorech na mechanismy dědičnosti (B. McClintock, 1956; "paramutace" R.A. Brinka, 1968). Pozorovaný jev byl vysvětlen B. McClitockovou jako důsledek intragenomové mobility genů; takto byly identifikovány *autonomní mobilní genetické elementy*, schopné narušovat integritu genů a měnit jejich funkce. Analogicky (inserčními elementy) byly vysvětleny i nestabilní mutace v laktosovém (*lac*) operonu *Escherichia coli*, které studovali P. Starlinger a H. Saedler.

Výsledky těchto výzkumů ovšem byly v rozporu s klasickou představou o neměnné struktuře genů a neměnné posloupnosti genů v genomech. Nálezy nestandardních genetických jevů se hromadily: mobilitou DNA sekvencí bylo vysvětleno šíření násobné rezistence k antibiotikům mezi bakteriemi; vysvětleno střídání antigenní proměnlivosti salmonel a trypanosom i střídání pohlaví u kvasinek (*Saccharomyces cerevisiae*) a na stejném principu i vznik rozmanitosti protilátek. S mobilitou sekvencí DNA se nejčastěji setkáváme tam, kde jsou nezbytné rychlé odpovědi k náhlým změnám prostředí.

Genomy a geny jsou strukturně nestabilní a tato nestabilita je jejich přirozenou vlastností (B. McClintock).

- byla vysvětlena genetická podstata lysogenie *E. coli* (stability integrovaného stavu bakteriofága λ) jako důsledek *regulace genů* (F. Jacob a E. Wollman), i přizpůsobivost mikroorganismů k podmínkám kultivace (na příkladu zpětnovazební genetické regulace *lac* operonu *E. coli*; Jacob a Monod, 1961). Takto *byla objevena nová kategorie genů - geny regulační* a geny jim podřízené skrze regulační alosterické proteiny.

Ve 40. letech 20. století předložil C.H. Waddington teoretický model vývojových procesů - *epigeneze*, založený na hierarchických regulačních kaskádách.

Význam pojmů „epigenetický, epigeneze“, se původně vztahoval k pojmům „ontogenetický, vývojově-regulační“. Dnes se pojmy „epigenetic“, „epigenetics“ používají v užším významu, zejména v souvislosti s dědičností metylace cytosinu v genomech. C.H. Waddington. Pracoval s kategoriemi jako regulační gradient, epigenetický prostor (prostor vývojových možností, „epigenetic landscape“), „chreod, (vývojová trajektorie v tomto prostoru). Waddingtonův „epigenetický“ (rozuměj regulační) model se stal základem pro moderní interpretaci mechanismů vývojových procesů.

Dnes víme, že genetické regulace mohou postihnout rychlost dělení buněk (růst orgánu), načasování (chronologii) morfologických změn

v průběhu embryonálního vývoje i polohu (topografii) buněk v embryu. Není obtížné si představit, že dědičnou modifikací těchto regulací lze dojít k různým cílům. Takto se tvořily *počátky vývojové molekulární genetiky* a současně se otevírala *cesta k hledání souvislostí mezi vývojovou a evoluční biologii* - ve své době neuskutečnitelný sen K. von Baera.

- byl zjištěn nesoulad mezi obsahem DNA v buňkách (genomech) a biologickou komplexitou organismů (známý dnes jako „*paradox hodnoty C*“). R.J. Britten a D.E. Kohne objevili nové typy opakujících se sekvencí DNA (*repetitivní DNA*), nekódujících složek proteinů. Přítomnost repetitivní DNA v genomech, což do množství mnohonásobně převažující tradiční geny (v lidském genomu ~98%), vysvětluje paradox hodnoty C. Objev repetitivní „nekodující“, „sobecké“, „junk“ DNA, nás zcela vzdálil od klasického modelu statické struktury genomů s geny uspořádanými *à la* „string of beads“.

Vznik *principiálních evolučních inovací*, „*vertikální evoluce*“, nyní vysvětlujeme jako důsledek dynamických, makromutačních změn: zmnožování (amplifikace) sekvencí (S. Ohno), přeskupování genomových modulů (F. Jacob) a změn v genetické struktuře regulačních systémů. Je prokázáno, že mezi přítomností repetitivních sekvencí a dynamikou genomů je příčinná souvislost.

„Malé“ darwinovské mutační změny, jak je předpokládali neodarwinisté, z mechanismu evoluce nevylučujeme - jejich hromadění a selekce se podílejí především na vzniku biodiversity „*horizontální evoluce*“ v pozdějších, méně inovativních evolučních fázích.

Klasický model statického genomu, jen vzácně pozměňovaného náhodnými mutacemi, nahradily dva nové základní principy, *pilíře dnešní „post-moderní“, „post-neodarwinistické“ evoluční teorie*:

- *Genomy nejsou pasivními akumulátory genetických změn, ale samy aktivně participují na své evoluci skrze regulačně-ovlivnitelná přeskupování sekvencí.*

- *Organickou evoluci lze interpretovat jako důsledek přírodního výběru z dědičných modifikací (variant) ontogenetických programů.*

V tomto myšlenkovém prostoru hledá současná evoluční biologie vztahy mezi vývojem a evolucí: V měřítku geologických epoch se ontogenetické programy transformují za vzniku nových organických forem.

Současná teorie evoluce implementuje poznatky z řady nových, i nebiologických disciplin:

Kooperativita a samoorganizace molekulárních komplexů jsou považovány za významný doplněk selekce (S.A. Kauffman). Souvisejícím jevem *symbiogeneze* (L. Marguliusová) se vysvětluje komplexifikace buněk (příkladem je účast prokaryot na vzniku eukaryotické buňky - jádra, endoplasmatického retikula, organel a membrán). Teoretické práce o *samoorganizaci v nerovnovážných podmínkách*, (termodynamika nerovnovážných soustav, I. Prigogine) poskytují podněty pro pochopení vzniku prvotních živých systémů.

Vznikly teorie vysvětlující *přechod z „chemického prostoru“ prebiotických metabolických cyklů (Prigogine) ke „genetickému prostoru“* s instrukcí v replikátorech (M. Eigen).

Kumulovanou selekcí (kdy produkt předchozího selekčního cyklu je vstupem pro následující cyklus) lze vysvětlit spontánní vzrůst hierarchické uspořádanosti, biologické komplexity i vznik genetické informace (M. Eigen, R. Dawkins).

Pokusme se zobrazit evoluci skrze dynamiku genomů, mutace a kumulativní selekci následujícím schématem:

- (1) $O^1[G^1(g_1, g_2, g_3)] \Leftrightarrow (2) O^2[G^2(g_1, g_2, g_2, g_3, g_2)]$
- (3) $O^1[G^1(g_1, g_2, g_3)] + O^2[G^2(g_1, g_2, g_2, g_3, g_2)]$
- (4) $O^2[G^2(g_1, g_2, g_2, g_3, g_2)] \Leftrightarrow O^3[G^3(g_1, g^*_2, g_2, g_3, g_2)]$
- (5) $O^1[G^1(g_1, g_2, g_3)] + O^3[G^3(g_1, g^*_2, g_2, g_3, g_2)]$
- (6) $O^3[G^3(g_1, g^*_2, g_2, g_3, g_2)] \Leftrightarrow O^4[G^4(g_1, g^*_2, g_2, g_3, g_3, g_2)]$
- (7) $O^4[G^4(g_1, g^*_2, g_2, g_3, g_3, g_2)] \Leftrightarrow O^5[G^5(g_1, g^*_2, g_2, g_3, g_3, g_2)]$
- (8) $O^4[G^4(g_1, g^*_2, g_2, g_3, g_3, g_2)] + O^5[G^5(g_1, g^*_2, g_2, g_3, g_3, g_2)]$
- (9) ...

Ve fázi (1), (2), došlo k makromutacím - ke dvěma duplikacím genu g_2 a translokaci jedné jeho kopie;

(3) Oba genotypy G^1, G^2 , nesené organismy, O^1, O^2 , prošly „hrdlem láhve“ selekce;

(4) Došlo k (mikro)mutaci v jedné kopii genu g_2 , vznikl O^3 ;

(5) Ve změněných podmínkách byly úspěšné $O^1[G^1], O^3[G^3]$

(6) Došlo k duplikaci g_3 , vzniká $O^4[G^4]$

(7) Došlo k fúzi intragenových modulů genů g_2, g_3 , za vzniku hybridního genu g_3, g_2 a organismu $O^5[G^5]$.

(8) V aktuálních selekčních podmínkách získaly výhodu $O^4[G^4]$ a $O^5[G^5]$

Další osud této evoluční trajektorie, (9)(n), nelze předpovědět.

Tímto schématem lze zobrazit například evoluci globinových genů. Východiskem byl globinový pragen, jehož duplikacemi a modifikacemi vznikly před 500 miliony let dvě homologní evoluční větve: jedna vedoucí k myoglobinu (svalovému přenašeči kyslíku), druhá k pra-hemoglobinu obsaženému v červených krvinkách. Hemoglobinová větev se po ~150 milionech let opět rozdvajila na dvě trajektorie, směřující k hemoglobinovým genům typu α

a β . Tímto mechanismem, po sledu dalších duplikací a mutací, vznikly v genomu člověka klastry hemoglobinových genů, lokalizované na dvou různých chromosomech. Díky této molekulární evoluci jsme schopni reagovat na rozdílné potřeby kyslíku embrya, novorozence a dospělé.

Moderní syntetická evoluční teorie je přijímána jako jednotící základna pro snahy o poznání živé přírody. Je otevřena všem novým poznatkům. Stále se však opírá o základní darwinistické principy: význam genetické variability, selekce a necílené adaptivity.

Doporučená četba:

J. Brockman: *Třetí kultura. Za hranice vědecké revoluce*. Academia, Praha 2008. (Soubor úvah předních odborníků. Český překlad. Organické evoluce se bezprostředně týká 1. část „Nápady kolem evoluce“, hledání nové, *post-neodarwinistické* teorie; dále 4.část, „Jaký byl Darwinův algoritmus?“, obsahuje ukázky nekonformních přístupů k vysvětlení mechanismů evoluce).

F. Capra: *Tkáň života. Nová syntéza mysli a hmoty*. Academia, Praha 2004. (Český překlad; poskytuje představy o problematice komplexity, deterministického chaosu, biologických aplikací kybernetiky, o nelineárních a nerovnovážných procesech populární, čtivou formou).

Ch. Darwin: *O vzniku druhů přírodním výběrem*. Academia, Praha 2007. (Poslední, 3. české vydání, vycházející z 2. vydání (1953), doplněné H. Marsault-Rejlkovou z 6. anglické verze (1872), revidované samotným Darwinem. První český překlad připravil a vlastním nákladem v r.1914 vydal entomolog F. Klapálek).

R. Dawkins: *Slepý hodinář. Zázrak života očima evoluční biologie*. Paseka, Praha 2002. (Český překlad T. Grima, s doslovem J. Flegra. (Argumentace současného významného představitele neodarwinismu).

T. Dobzhansky: *Evolution, Genetics, and Man*. J. Wiley, N. York 1961; 5. vydání; 1. vydání v r. 1955. (Přístupně napsaná kniha jednoho ze tří hlavních reprezentantů neodarwinismu; dodnes představuje velmi poučné a inspirativní čtení).

M. Eigen, P. Schuster: *The hypercycle. A Principle of Natural Self-Organization*. Springer, Berlin 1979. (Vysvětlení vzniku genetické informace a počátků prebiotické evoluce na základě kooperativity a selekce replikátorů s genetickým kódem. Vysvětluje původ „genetického prostoru“).

J. Flegr: *Evoluční biologie*. Academia, Praha 2005. (Kniha českého autora, poskytuje v širokém záběru informaci o základních oblastech a směrech evoluční biologie).

D. J. Futuyma: *Evolution*. Sinauer, Sunderland, Mass. USA 2005. (Skvělý přehled evoluční biologie; touto knihou by měl asi začít každý, kdo chce pochopit podstatu věci).

R. Goldschmidt (1951). *Evolution, as viewed by one geneticist*. Amer. Scientist **40**: 84-135. (Pojednání o významu makromutačních změn pro evoluci; zde uvidíme, že různé pejorativní nálepky, kterými byly jeho převratné myšlenky obdařeny, plynou z neznalosti podstaty jeho díla).

E.J. Larson: *Evolúcia. Neobyčajná história jednej vedeckej teórie*. Slovart, Bratislava 2006. (Slovenský překlad a doslov od L. Kováče. Název této knihy plně vystihuje její obsah).

L. Marguliusová: *Symbiotická planeta. Nový pohled na evoluci*. Academia, Praha 2004. (Český překlad. Populární podání myšlenky i faktů symbiogeneze).

J. Maynard Smith: *The Theory of Evolution*. Cambridge Univ. Press, 4. vydání 1995. (Vynikající dílo klasika evoluční biologie, měl by si je asi přečíst každý biolog).

L.E. Mettler, T.E. Gregg: *Population Genetics and Evolution*. Prentice-Hall (Prentice-Hall Foundations of Modern Genetics), N. Jersey. (Přístupný přehled teoretických základů populační genetiky. Ukazuje i problémy s definicí druhu).

S. Ohno: *Evoluce genovou duplikací*. Academia, Praha 1975. (Inspirativní dílo publikovaná v originále v r. 1970; jeho význam a trvalou hodnotu lze plně docenit teprve nyní. Český překlad pořídila M. Zelená).

McClintock, B. (1983). *The significance of responses of the genome to challenge*. Science **226**: 792-801. (Nobelovská přednáška; obsah je důležitý pro pochopení evoluční relevance genomové dynamiky; je komplementární k výše uvedené práci Goldschmidtové a k „duplikační teorii“ S. Ohno).

Jacob, F. and J. Monod (1961). "*Genetic regulatory mechanisms in the synthesis of proteins*." J. Mol. Biol. **3**: 318-56. (Průkopnická práce vysvětlující základní principy genetických regulací. Na tyto principy navazuje Waddingtonův koncept regulační „epigeneze“).

Jacob, F. (1977). *Evolution and tinkering*. Science **196**: 1161-1166. (Brilantní a vlivný článek vysvětluje význam genomových přestaveb v evoluci).

Kauffman, S. A.: *The Origins of Order. Self-Organization and Selection in Evolution*. Oxford University Press. New York, Oxford 1993. (Nekonformní přístup k vysvětlení mechanismů evoluce; zdůrazňuje samoorganizaci jako doplněk darwinovské selekce).

Prigogine, I. and I. Stengers: *Order out of chaos*. Flamingo, London 1985. (Ukazuje samoorganizaci jako inherentní vlastnost nerovnovážných, nelineárních systémů. Práce Prigoginovy a Eigenovy školy se vzájemně doplňují při vysvětlení přechodu od neinstruovaných autokatalytických procesů (Prigogine) k cyklům řízeným molekulami s genetickou informací (Eigen)).

Raff, R. A.: *The Shape of Life. Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. The University of Chicago Press, Chicago, London 1996. (Ukazuje generický vztah mezi vývojovými procesy a evolucí. Evoluci lze chápat jako historickou posloupnost transformací ontogenetických programů).

M. Ridley: *Evolution*. Blackwell, 2004, 3. vydání. (Vynikající učebnice evoluční biologie).

Waddington, C. H.: *New Patterns in Genetics and Development*. Columbia University Press, New York, London 1962. (Koncepte ontogeneze na základě genetických regulačních sítí. Kniha kromě teoretických úvah zahrnuje i množství příkladů vzniku a dědičnosti komplexních buněčných struktur).

E.O. Wilson: *Rozmanitost života*. L.N., Praha 1995. (Český překlad; populární úvod do problematiky vzniku a zachování biodiversity, diskuse o koncepci druhu a speciaci).

STRUČNÁ HISTORIE KONCEPCÍ O BIOLOGICKÉ RŮZNOSTI

Aristoteles (4.st. př. Kr.) „*scala naturae*“

Fixismus / kreacionismus

Carl von Linné (1707-1778) „*nullae speciae novae*“

Georges Cuvier (1769-1832) fosilie ⇔ *katastrofismus*

William Paley (1743-1805) „*Argument from Design*“

Transformismus / kreacioismus *odvíjení božího plánu*

Augustin (353-430)

Tomáš Akvinský (1225-1274) strom možností

Mikuláš Kasuánský (1401-1464)

Louis L. Buffon (1707-1788) nedokonalosti transformace: chyby a nedokonalosti nejsou v božím plánu, jsou důsledkem „hybridisace“

Charles Bonnet (1720-1793) jednosměrné odvíjení božího plánu; (poprvé použit pojem „*evoluce*“)

Gottfried R. Treviranus (1776-1853) ... vliv *prostředí* ⇨ *výběr z možností*

Transformismus / aktivní účast organismů

Erasmus Darwin (1731-1801) „*Zoonomia*“

Jean B. Lamarck (1744-1820) „*Philosophie zoologique*“, 1801, dědičnost *individuálních zkušeností*

Isidre G. Saint-Hilarie (1805-1861)

Evolucionismus / jen přírodní zákony a náhoda

Alfred R. Wallace (1823-1913),

Charles Darwin (1809-1882) „*Origin of Species...*“, 1859; princip *selektce*

„Mutacionismus“

H. De Vries (1848-1935), T.H. Morgan (1866-1945), R. Goldschmidt (1978-1958)

„Nová syntéza“, „neodarwinismus“

1. Genetika: J.Gr. Mendel (1822-1884), K.E. Correns (1864-1933), E. von Tschermak (1871-1962), W.L. Johanssen (*gen*; 1857-1927), A. Weismann (1834-1914), T.H. Morgan, H.J. Muller (1890-1967), C.B. Bridges (1889-1938), A.H. Sturtevant (1891-1970)

2. Populační genetika: G.H. Hardy (1877-1947), W. Weinberg (1862 – 1937): *H-W* teorém, 1908; R.A. Fischer (1890-1962), J.B.S. Haldane (1892-1964), S. Wright (1889-1988), S. Četverikov (1880-1959)

3. Klasikové: T. Dobzhansky (1900-1975), E. Mayr (1904-2005), G.G. Simpson (1902-1984)