

Evoluce bez adaptací

JAN ZRZAVÝ
DAVID STORCH
STANISLAV MIHULKA

*Druhá ukázka
z připravované
knihy J. Zrzavého,
D. Storch
a S. Mihulky „Jak se
dělá evoluce“, nakl.
Paseka, Praha 2003
(viz též Vesmír 82, 524,
2003/9)*

Prof. RNDr. Jan Zrzavý,
CSc., (*1964) vystudoval
zoologii na Přírodovědecké
fakultě UK v Praze. Na
Biologické fakultě JU
v Českých Budějovicích se
zabývá morfologií a evolucí
živočichů, přednáší evoluční
biologii a zoologii.

Dr. David Storch (*1970)
vystudoval zoologii na
Přírodovědecké fakultě
UK v Praze. V Centru
teoretických studií UK
a AV ČR se zabývá obecnou
ekologií a ekologií ptáčích
společenstev. Je autorem
knih Biologie krajiny (spolu
s Jiřím Sádlem), Ekologie
a Úvod do současné ekologie
(obě spolu se Stanislavem
Mihulkou). Přednáší na
Biologické fakultě JU
v Českých Budějovicích a na
Přírodovědecké fakultě UK
v Praze. V současné době
pobývá v Novém Mexiku
v Santa Fé Institute.

Mgr. Stanislav Mihulka
(*1973) vystudoval
botaniku a evoluční biologii
na Biologické fakultě
Jihočeské univerzity
v Českých Budějovicích.
Zabývá se převážně ekologií
a fylogenezí rostlin.

Evoluční biologie má tendenci uvažovat panadaptacionistickým, takzvaně panglossovským způsobem. Že všechno je k něčemu a vzniklo to působením selekce, třebaže často složitěji, než by si člověk myslel, a třebaže to často lze těžko dokázat. Taková létající ryba, kupříkladu, je pořád ryba. Vyskočí-li z vody, uprchne predátorovi, ale vystavuje se na vzduchu akutnímu nebezpečí zadušení. Pro létající rybu je tudíž fyziologickou nezbytností vrátit se do vody; a ona to opravdu dříve či později udělá. Je proto návrat do vody její adaptací? Ovšemže ne. To pouze gravitace organizuje chování létající ryby; stejný princip řídí pád občana z mostu, přičemž neadaptivnost tohoto pohybu je v druhém případě zřetelnější. Pád do vody je někdy docela užitečný, ale adaptace to není, neboť žádná selekce nevybavila organismy schopností padat. Nikdy neexistoval a existovat nebude mutant, který by nepadal a jehož reprodukční úspěch – buď vyšší, nebo nižší v konkurenci s rybou, která padá – by se mohl stát objektem selekce.

Ale nejenže mnohá prospěšná vlastnost organismu není adaptivní, také mnohé organismy jsou zjevně nedostatečně adaptovány. Důvodů je několik. Především je to kvůli hierarchickému charakteru selekce: vlastnost adaptivní pro sebeprosazující gen je neadaptivní pro jedince, vlastnost prospěšná jedinci může škodit skupině, vlastnost prospěšná jedinci a jeho jaderným genům může ničit cytoplazmatické geny, vlastnost adaptivní pro rodinu může omezovat jedince. Očekávat dokonalou adaptovanost organismů napříč všemi hierarchickými rovinami by byla vlastně neuvěřitelná naivita; rozhodně nežijeme v panglossovsky dokonalém světě.

Samice hyeny skvrnitá (*Crocuta crocuta*) jsou snad nejpodivnější savci. Místo normální pochvy mají hyenice plně ztopořitelný klitoris velikosti i tvaru samčího penisu, což je jistě zvláštní, nicméně mezi savci pořád ještě ne úplně výjimečné. Jenže hyenice tímto klitorisem dokonce i rodí mláďata. Není příliš divu, že 9–18 % hyeních prvorodiček hyne při porodu a ty, které přežijí, ztrácejí skoro dvě třetiny mláďat (jež se během porodu udusí v klitorisu). Poněkud překvapivě jsou tu novorozenci větší než novorozená mláďata jiných druhů hyen, a to nejen absolutně (neboť hyena skvrnitá je ze všech hyen zdaleka největší), ale i relativně. S touto extrémní maskulinizací hyeních samic se pojí i sociální systém charakterizovaný extrémní dominancí samic nad samci – samice jsou větší, nesrovnatelně

agresivnější a sociálně průbojnější. Hyena skvrnitá není mrchožrout a požírač malých zvířat jako ostatní druhy hyen, nýbrž velmi efektivní smečkový lovec zeber či pakoní, žijící v klanech o 70–80 jedincích. Likvidace uloveného zvířete smečkou hyen skvrnitých je nesmírně efektivní, ale také nesmírně násilná a rvavá, přičemž vůdčí samice a její potomstvo jednoznačně dominují nad podřízenými samicemi i nad všemi samci. Protože jsou vysoce postavené samice výrazně úspěšnější i v rozmnožování (a protože sociální postavení se dědí i u hyen), vlastnosti nějak svázané se sociální dominancí se velmi úspěšně rozšiřují. Rvačky začínají už v mateřské noře: hyeny skvrnité obvykle rodí dvojčata a pár minut po narození začínají sourozenci krutě bojovat o přístup k mateřskému mléku, neboť doba březosti je zde delší než u ostatních hyen a mláďata se rodí velká, pohyblivá, s prořezanými zuby. Ten, kdo je málo rvavý, buď umírá hladu, nebo přežívá jako trvale slabý a podřízený jedinec.

Kromě potvrzení všeobecně sdílené víry, že zvířátka jsou hodná, jenom člověk je zlý, vzbuzuje morfologie a sociobiologie hyen skvrnitých i znepokojivé otázky – kde se tohle uspořádání vlastně vzalo? Na jaké ekologické podmínky se hyeny adaptovaly tím, že rodí mláďata falešným penisem, čímž extrémně zvyšují úmrtnost jejich i svoji? Několik hypotéz samozřejmě vzniklo. Například že samice napodobují samce v rámci různých sociálních ceremoniálů, například vítacích, čímž se snižuje agresivita v rámci klanu. Pokud by tomu tak bylo, nějak se to těm hyenám nedaří; a hlavně je otázka, nakolik by takové usmiřovací rituály stály za vysokou mortalitu při porodech. Pravděpodobnější už je hypotéza vycházející z faktu, že predace velkých kopytníků i vysoce sociální způsob života jsou mezi hyenami evolučními novinkami. Mláďata sociálně žijících šelem jsou na tom totiž často dost špatně, neboť tvrdá konkurence mezi dospělci je odhání od kořisti. V okamžiku, kdy se hyeny staly predátory, tíha nového způsobu života se snesla na mláďata – kromě mláďat dominantní samice. Vzhledem k sociálnímu systému hyen skvrnitých se každá mutace zvyšující agresivitu samice i hmotnost jejího těla bude velmi rychle fixovat. Tím se dostáváme k zásadní věci. Ať se snažíme zvýšit sílu a agresivitu dospělých hyen nebo jejich mláďat, bezprostřední (proximativní) mechanismus jak něco takového zařídit je zvýšit množství *samčích* hormonů, kterým je

vyvíjející se embryo vystaveno. Nelze se pak divit, že samice vystavená zvýšenému přílivu samčích hormonů bude vypadat tak trochu jako samec i v jiných vlastnostech. Zdá se zkrátka, že podivně penisovitá stavba samičích genitálií hyeny skvrnitě není důsledkem přímé selekce, není vlastně k ničemu; že jde o vedlejší zplodinu selekce podporující úplně jiné vlastnosti. Podobný příběh už jsme konečně kdysi vyprávěli (Vesmír 74, 145-149, 1995/3): někteří mloci, chtějí-li žít například pod kůrou, se zmenšují a toto zmenšování způsobuje – přes složitou kaskádu genetických a embryologických vztahů – snižování počtu jejich prstů, ačkoliv i pětiprstý mlok by se pod kůru vešel.

Adaptace, pleiotropie a kulturní evoluce

Tohle všechno je důsledek pleiotropních¹ vztahů mezi geny a fenotypem. Silná selekce ve prospěch jedné vlastnosti může tlačit evoluci genu nějakým směrem, který nemusí být příznivý pro ostatní projevy téhož genu. Víme už také, že selekce jednoho genu může snadno ovlivnit osud jeho sousedů na chromozomu („stopování“ neboli *hitchhiking*), ale že vlastně nejde o skutečnou fyzickou blízkost dvou genů, nýbrž o společný způsob přenosu do dalších generací. Zájem genetiků o „vazbu genů“, tedy o postavení genů na chromozomu, je z tohoto pohledu vlastně trochu zavádějící. Dvě alely samozřejmě tvoří jeden kolektiv „stopařů“ tehdy, je-li omezena možnost, že rekombinace rozpojí jejich budoucí osudy (a toto riziko je tím nižší, čím blíží k sobě oba geny mají), ale to není všechno. Cytoplazmatické geny, šířící se výhradně mateřskou linií, tvoří také jednotnou partu „stopařů“, třebaže jsou volně roztroušené v cytoplasmě na mitochondriálních či chloroplastových genomech nebo na samostatných plazmidech. Dokonce ale nemusí jít o „stopování“ několika genů – v jednom kolektivu „stopařů“ se mohou sejít geny s jednotlivými kulturní evoluce (neboli *memy*). Řekli jsme si, že výhodné vlastnosti jedince se na potomstvo nemohou přímo přenášet, ledaže by byly zapsány v jeho genech. To ale platí pouze pro výhodné vlastnosti morfologické či fyziologické. Naproti tomu třeba nový úspěšný způsob lovu kořisti, tedy vlastnost etologická, se na potomstvo přenášet může, aniž by musely být ovlivněny „geny pro způsob lovu“, totiž učením, napodobováním, kulturním přenosem.

Nejen lidé mají kulturu a nejen lidská populace se dělí do mnoha kulturních okruhů, kterým říkáme etnika (mimochodem, etnická diferenciaci nemusí být a často není kompatibilní s diferenciací genetickou – Maďari sice jako jediní široko daleko nemluví indoevropským jazykem, ale geneticky jsou to zcela obyčejní Evropané). Také u šimpanzů bylo zjištěno několik různých „etnik“; jenom západoafrická šimpanzi pečlivě sbírají ploché kameny jako kovadliny pro rozbíjení ořechů, pouze šimpanzi v Tanzanii loví termity na dlouhé ohebné proužky kůry, pouze tanzanští a ugandští šimpanzi tančí dešťové tance. Vidíme-li šimpanze, jak roztluckávají ořechy



ZE ŽIVOTA HYENY



TAKOVÝ JE ŽIVOT, BRADUČKU, LOVOSICE LAHODNÁ A POŠTĚVÍK SHÁNIVÝ...



dvěma kameny a jak vysávají morek z kostí ulovených opic, víme, že jsme v pralese Tai, se stejnou jistotou, jako při pohledu na lidi, kteří krájejí velké šišky vařeného těsta na plátky, a pak si to k zděšení přihlížejících strkají do pusy, víme, že jsme doma v Čechách. Ačkoliv jsou genetické rozdíly mezi západoafrickými šimpanzi populacemi na jedné straně a středo- a východoafrickými populacemi na straně druhé dosti hluboké, bezmála na úrovni samostatných druhů, lze očekávat, že značná část etnických rozdílů bude asi podmíněna spíše kulturně než geneticky (jako u lidí).

Nesporně kulturní rozdíly byly objeveny i u dalších primátů (nejlépe známí jsou v tomto ohledu orangutani a japonští makakové) a u kytovců. Keporkakové v mainském zálivu vynalezli speciální způsob lovu malých rybek pomocí sloupců bublin (viz též Vesmír 77, 202, 1998/4). K vynálezu došlo roku 1981 a dnes to už umí polovina místní populace, jak se to mláďata učí od svých matek. Kosatky v Patagonii učí svá mláďata velmi riskantnímu triku. Úmyslně vyjedou na pláž a tam, s větší částí těla vyčnívající z vody, loví lachtany. Tentýž druh kosatek na druhém konci světa, v severním Pacifiku u Vancouveru a Seattlu, loví takřka výhradně lososy (pomocí vlastních speciálních triků), a navíc tam (a pouze tam) kosatky vynalezly zvláštní zdvořilostní rituál, když se scházejí dvě stáda. Kulturní dědičnost známe i u některých ptáků, ať už jde o různé způsoby užívání nástrojů u novokaledonských vran *Corvus moneduloides* nebo o zdobení svatebních besídek, na něž novoguinejští lemčící lákají samice.

S existencí kulturní evoluce tedy musíme u mnohých obratlovců vážně počítat. A teď zpět ke „stopování“. U některých druhů ky-

Kresba

© Vladimír Renčín

¹) *Pleiotropie* – vícečetný fenotypový projev funkce jednoho genu (jeden gen řídí současně fenotyp několika znaků).



Kresba
© Vladimír Renčín

tovců, jako jsou třeba právě kosatky, vorvani a kulohlavci, byla zjištěna extrémně nízká variabilita mitochondriálních genů, jako by tu působila nějaká silná selekce. Kupodivu jsou to zároveň kytovci s matrilineární strukturou společnosti; přenos sociálních schopností v jejich stádech probíhá rovněž výhradně po mateřské linii. Matka svého potomka dlouhá léta intenzivně učí jak a co lovit, jak zpívat, jak se vyznat ve společnosti. Také staré samice, které už se nemnoží, zůstávají ve svých skupinách jako živé archivy, jako depozitáře sociální a kulturní paměti. Že dobrá hospodyňka pro pírků i přes plot skočí, musí mláďatům někdo sdělit – a jak známo, sdělují jim to babičky. Učí-li některé samice mláďata špatně a jejich mláďata zahynou, zahyne i cytoplazma a mitochondrie neúspěšných matek. Mitochondriální geny těchto kytovců tvoří jeden kolektiv „stopařů“ s různými memy, tedy s různými kulturními zvyklostmi, a to jenom proto, že s nimi sdílejí výhradně matrilineární přenos do dalších generací. Třeba to tak není (existují i jiné modely vysvětlující podezřelou mitochondriální uniformitu právě u matrilineárních druhů kytovců), ale jistě to tak může být a je to hezky vymyšlené. Nejenže to ilustruje základní princip, že o vztazích mezi různými geny a memy rozhoduje způsob přenosu, způsob dědičnosti, nikoli fyzikální vlastnosti jejich nosičů; v kontextu této kapitoly to navíc ukazuje na zásadní problém spojený s adaptivním hodnocením jednotlivých „znaků“.

Vztahy mezi geny jsou totiž tak komplikované (a vztahy mezi jimi kódovanými „znaky“

ještě komplikovanější), že zdaleka ne každou vlastnost, kterou pozorujeme, můžeme snadno zhodnotit jako adaptivní či neadaptivní. Některé alely mitochondriálních genů jsou zafixovány (a my je patrně budeme interpretovat jako „adaptivní“) jenom proto, že samice, v níž se náhodou ocitly, byla úspěšnou učitelkou vítacích ceremoniálů (což asi není chování přímo kódované příslušnými mitochondriálními alelami). Podobně mají někteří mloci čtyři prsty proto, „aby se vešli pod kůru“, i když by jim pátý prst pod kůrou taky nepřekážel.

Spandrelly

Jak už víme, sedmdesátá léta 20. století byla hodně zajímavým a koncepčně podstatným obdobím ve vývoji evoluční biologie. Přestalo se – mimo jiné – věřit na všeobecnou adaptovanost. Objevila se koncepce nazývaná *constraint* (anglicky „omezení“, zde něco jako „mantinel“, ve smyslu „to, co omezuje volné evoluční rejdní“). Jde o to, že vlastnosti organismů jsou často pouhými následky těchto omezení; to, o čem jsme dosud mluvili, jsou různé příklady takových mantinelů: genetických, vývojových i historických.

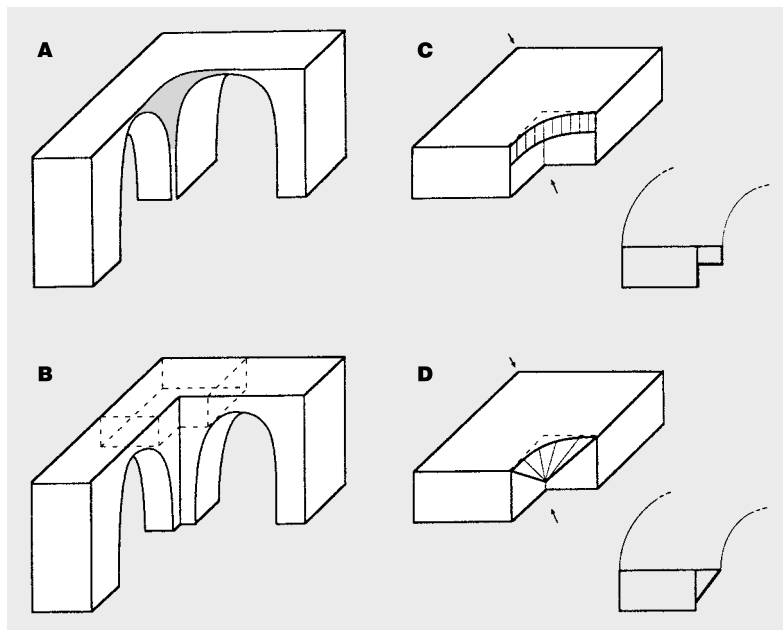
Stephen Gould a Richard Lewontin přišli s pozoruhodnou analogií tohoto jevu na příkladě spandrelů ústředního dómu katedrály sv. Marka v Benátkách. Spandrel (na obrázku A vybarven šedě) je taková trojúhelníková, směrem dolů se zúžující plocha, která vznikne, když se setkají dva oblouky, jejichž základna se protínají v pravém úhlu. Ačkoliv je klenba dómu dokonale radiálně symetrická, čtyři spandrelly, nad nimiž se klene, určují čtyřčetnost její výzdoby: mozaiky jsou uspořádány do tří soustředných kruhů kolem ústředního obrazu Ježíše Krista, přičemž každý z těchto kruhů je rozdělen do čtyř kvadrantů. Samy spandrelly jsou také pokryty mozaikami, které přesně odpovídají jejich trojúhelníkovému tvaru – v horních částech spandrelů sedí evangelisté a pod nimi se ze džbánů vylévají biblické řeky Tigris, Eufrat, Indus a Nil. Háček je v tom, že spandrelly, určující základní symetrii výzdoby dómu a samy se na ní významně podílející výtvarné i ideové, nejsou, aspoň podle Goulda a Lewontina, kýženou (neboli adaptivní) vlastností chrámu. Spandrelly jsou konstrukční nevyhnutelností, a budeme-li je vysvětlovat adaptivně („vymyslel je architekt, aby bylo kde zobrazit evangelisty“), budeme je vysvětlovat chybně. Takové plochy lze ozdobně pomalovat, když už je máme, ale nikdo o ně vlastně původně nestál. Stavitelé chrámů sami koukali, když jim spandrelly na průsečíku dvou oblouků povstaly.

Architekti, pravda, tvrdí, že je to celé nesmysl, že spandrel je jednak něco jiného, jednak to, co Gould a Lewontin nazývají spandrelem (a co je prý ve skutečnosti „pendantiv“), nevzniká jako jediná možnost jak v trojrozměrném prostoru sestavit klenbu ze dvou pravoúhlých oblouků, neboť ve skutečnosti pravoúhlé spojení dvou oblouků (B) nic podobného nevyžaduje. „Spandrel“ (D) vzniká schválně, ba dokonce úmyslným

přidáváním materiálu, jenž pak podporuje samotnou architektoniku vzniklé klenby, a navíc reprezentuje optimální, maximálně laciné – a nikoli jediné možné (viz C) – řešení problému navázání klenby (dokonce je možné, že klenby řešené jiným způsobem se neosvědčily, třeba spadly, takže by šlo přímo o důsledek selekce). Spandrel by pak ovšem byl hezkou ukázkou čehosi jasně adaptivního, čehosi, co má jasný význam konstrukční i dekorativní (šrafované plošky na obrázcích C a D ukazují, jaké plochy které konkrétní architektonické řešení nabízí pro dekorativní účely). O to, jak je to se „spandrely“ opravdu, teď tolik nejde (i když obtížnost jasně rozhodnout, je-li nějaká vlastnost adaptivní či není, ačkoli ji postavili lidé, je symptomatická). Gould a Lewontin ukazují, že některé vlastnosti organismů vznikají jaksi mimoděk, jako čistě konstrukční, architektonické artefakty, i když jako „spandrely“ je označujeme jen proto, že Gould s Lewontinem nikdy žádnou katedrálu nestavěli, jenom si někde něco přečetli a špatně si to zapamatovali.

Spousta biologických struktur možná vzniká z čistě geometrických – nebo jiných nebiologických – důvodů. Ale co jsou to vlastně biologické důvody? Oko mnoha obratlovců má plus minus tvar koule. Jistěže tvarem oka se nekouká, ale nějaký tvar oko mít musí. Potíží se „spandrely“ je právě ta, že když se na ně podíváme podrobněji – přesně stejně, jako to udělali architekti s chrámovou klenbou –, zjistíme, že možná nejsou přímo nositeli adaptivní biologické funkce, jen se od ní nedají izolovat. Organismy třeba musejí mít nějakou hmotnost, přestože nenulová hmotnost organismů samozřejmě nevznikla přirozeným výběrem.

To ale na druhou stranu neznamena, že by se nevyplatilo uvažovat o vlastnostech organismů z geometrického nebo fyzikálního hlediska. Velmi mnohý blanokřídlý hmyz má šestiúhelníkové buňky pláství a lidi vždy znepokojovala otázka, jak se ty hloupé včely a vosy na takové geometrické znalosti zmohly (a nepomáhal-li jim s tím nakonec inteligentní designér). Podíváme-li se ale na geometrické vlastnosti šestiúhelníku, zjistíme, že jde o optimální způsob pokrytí roviny opakujícími se totožnými tvary. Rovinu lze – tak aby nezbyly prázdné prostory – rovnoměrně pokrýt buď rovnoramennými trojúhelníky, nebo rovnoběžníky, anebo šestiúhelníky. Každý z těchto útvarů by byl pro včelí plástve v principu možný, jenže v případě šestiúhelníků se spotřebuje relativně nejméně vosku, poněvadž poměr obsahu a obvodu je zde relativně nejmenší (nejmenší by byl u kruhu, jenže kruhy mezi sebou zanechávají volné škvíry víceméně trojúhelníkového tvaru). Pokud je evoluční zadání takové, že je třeba dělat plástve, aby se do ní vešlo co nejvíce medu a aby se zároveň spotřebovalo minimum vosku, nezbyvá než vytvářet šestiúhelníky. Není na nich nic mystického, jde o optimální řešení, které je preferováno selekcí. Z hlediska evoluce je zajímavé spíš to, že tento tvar – právě proto, že jde o projekci čistě geomet-



rické zákonitosti do živého světa – nezávisí na genetice, ontogenezi ani fylogenezi druhu. Každý tvor, postavený před stejný úkol jako včela, dospěje k šestiúhelníku, bude-li selekce dostatečně silná a nebudou-li mu v tom bránit nějaká vnitřní omezení.

Srovnáme-li podle velikosti potenciálně si konkurující druhy žijící v určitém typu prostředí, ukáže se zvláštní věc. Poměr velikosti těch znaků, které bezprostředně souvisejí se získáváním potravy, třeba poměr délek zobáků zrnožravých ptáků, je u každé dvojice druhů, které v této řadě sousedí, vždy přibližně roven číslu 1,3. Ekologická interpretace je taková, že kdyby byl tento poměr menší, ptáci by si byli příliš podobní, a tak by si konkurovali, zatímco kdyby byl větší, zanechávali by nevyužitý zdroj potravy. Jenže podle stejného pravidla je distribuována také velikost dechových nástrojů v orchestru (viz též Vesmír 76, 495, 1997/9). Co teď s tím? Buď si řekneme, že koneckonců píšťaly se také dělí o tóny a nemají si ani konkurovat, ani ponechávat některé tóny volné; anebo si řekneme, že poměr velikostí zobáků neznamená nic, co by se mělo vysvětlovat pomocí biologických úvah, ale jakousi hlubinnou matematickou strukturu světa. Řekneme-li ale, že by se tyto a podobné fenomény neměly vysvětlovat biologicky, neznamená to, že jsou biologicky bezvýznamné. Prostě musíme takový fenomén rozpitvat hlouběji, než jsme si původně mysleli, máme-li pochopit, o čem v něm jde. Neliší se od ostatních vlastností organismů, které vysvětlujeme evolučně; rozdíl je jen v hloubce nebiologických znalostí, které k vysvětlení musíme použít.

Složitější budou situace, kdy nějaký jev nastává. Pak má totiž smysl se ptát, zda je za to odpovědná selekce (že totiž jde o jev, který by organismy znevýhodňoval), anebo nějaké jiné omezení. Rozhlédneme-li se kolem sebe, uvidíme, že bioprostor, jenž nás obklopuje, není zaplněn rovnoměrně. Existují shluky koček a psů, jež dohromady tvoří nadshluk

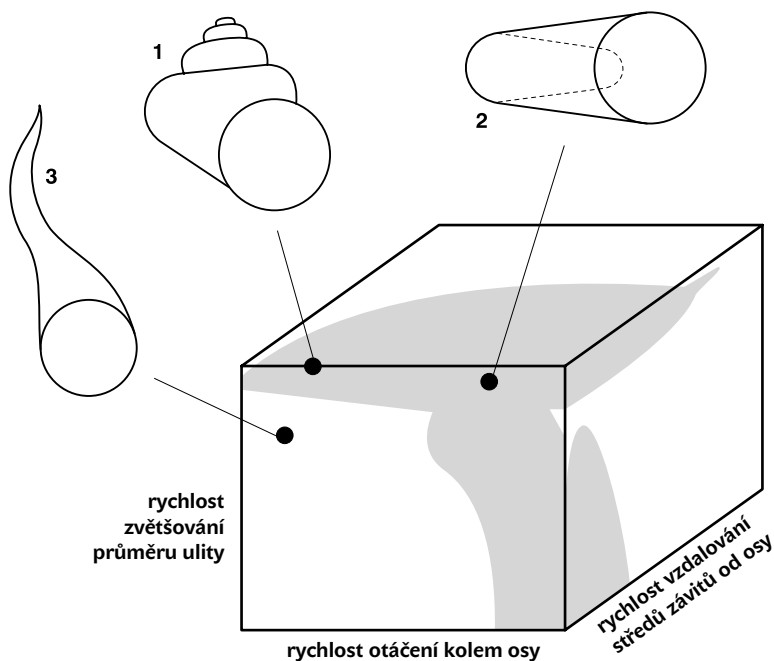
šelem, a žádní zřejmí kočopsi mezi těmito shluky – ale proč vlastně? Různí plži mají různé tvarované ulity, nicméně každá ulita je vlastně protáhlý kužel spirálně se otáčející kolem osy a každý konkrétní tvar (odhlédneme-li od ozdobných, funkčně zcela mysteriózních výrůstků) lze popsat pomocí tří parametrů: *rychlosti, jíž se rostoucí ulita otáčí kolem osy*, neboli blízkosti dvou následujících závitů; *rychlosti zvětšování průměru ulity při srovnání dvou následujících závitů*; *rychlosti vzdalování středu závitů od osy*. Každou ulitu můžeme zobrazit jako bod uvnitř trojrozměrného prostoru, na jehož třech osách jsou vyznačeny příslušné hodnoty těchto tří parametrů. Podobné ulity pak tvoří shluky uvnitř této krychle. Ukázalo se, že reálně existující ulity – ať jakkoli rozdílné – představují pouze jeden chapadlovitý shluk (na obrázku šedý), zatímco velká část ulitoprostoru zůstává prázdná. Jako příklady reálně existujících tvarů ulit uvádíme ulity hlemýždě (1) a okružáka (2) – všimněte si, že se liší především v parametru *rychlosti otáčení vůči růstu kolem osy otáčení*. Hlemýžďí ulita se otáčí pomaleji, a proto jsou malé závitky vysunuté ven a vytvářejí jasně odlišitelnou špičku, kdežto rychlé otáčení závitů v ploché ulitě okružáka způsobuje, že jsou závitky zasunuté do sebe a ulita nemá špičku. Tvary ulit mimo tento šedý prostor (třeba dlouhá čepičkovitá ulita č. 3) jsou teoreticky představitelné, ale v přírodě je nenajdeme.

V prázdných oblastech by se možná nacházely ulity funkčně nemožné, a tudíž odstraňované selekcí. Nebo jsou to oblasti, do nichž nelze vstoupit, protože příslušná variabilita je geneticky či embryologicky zakázaná a není z čeho selektovat. Anebo je to historická náhoda, neboť body v ulitoprostoru nejsou izolované, nýbrž propojené fylogenezí, a ta do určitých oblastí (dosud?) nedospěla. Je to jako ptát se, proč má keř nebo strom určitý

tvar. Často je to tak, že určitý druh rostliny dokáže předvádět jenom jediný typ větvení a tvarová variabilita je u něj nepatrná. Jindy je konkrétní tvar koruny dán vnějšími podmínkami (třeba horské „vlajkové“ stromy). A pak je tu spousta historicky vzniklých vlivů; některá místa, kam by větve mohly dosahovat, jsou prázdná, i když by nemusela – protože před lety, místo aby uhnula doleva, větve uhnula doprava.

Typickým příkladem problémů spojených se vznikem tvarů, které se jeví jako optimálně uzpůsobené k určité funkci, je spirálovité uspořádání některých struktur u rostlin, jako jsou šupiny na povrchu šišek, semínka slunečnice nebo základy rostlinných orgánů odvětvovaných ze stonku. Toto uspořádání je optimální v tom smyslu, že semena slunečnice mají mezi sebou při daném počtu minimální rozestupy. Není to sice úplně nejúspornější vyplnění prostoru – to by bylo šestiúhelníkové jako u včelích pláství –, ale je nejúspornější za předpokladu, že vzniká během nějakovité postupného jednosměrného růstu. Můžeme si to představit třeba tak, že úbor slunečnice (což není květ, ale spousta malých květů, hnědých trubkovitých uvnitř a žlutých jazykovitých na obvodu) roste od středu směrem ven, přičemž na okrajích rostoucího disku se vytvářejí základy jednotlivých květů, tedy budoucích semen tak, že každý nový základ je oproti předchozímu posunut o určitý úhel. Kdyby tento úhel byl dejme tomu 90° , semena by se nahromadila podél čtyř radiál tvořících kříž, kde by si překážela, zatímco prostor mezi nimi by zůstával nevyužit. Úkolem je zvolit takový úhel posunu, díky němuž by si semena překážela co nejméně. Lze dokázat, že tímto úhlem je známý „zlatý úhel“, který získáme, rozdělíme-li plný úhel (360°) na dvě části α a β tak, že poměr $360^\circ:\alpha$ je roven poměru $\alpha:\beta$. Potom nikdy nedojde k situaci, že by základy rostlinných orgánů měly tendenci někde se sdružovat, a jejich rozmístění bude optimální. Adaptacionistická interpretace by byla vcelku jednoduchá: selekce preferovala ty typy uspořádání, které na minimálním prostoru dosahovaly maximálních hustot, až se postupně ustavilo optimální nastavení úhlu pootočení.

Jenže vysvětlení stavby úboru slunečnice může být mnohem jednodušší a žádnou evoluční optimalizaci vůbec nepotřebujeme. Ukázalo se, že zlatý úhel může vyplývat z dynamiky růstu: po sobě následující zárodky příslušných orgánů vznikají ve stejných časových intervalech na okraji malého kruhu, odkud pak radiálně migrují, přičemž mají tendenci se vzájemně odpuzovat, takže se každý zárodek objeví tak daleko od svého bezprostředního předchůdce, jak je to možné. Počítačové simulace růstu vedly k docela realistickému zobrazení úboru slunečnice (viz výřez na obrázku), aniž zahrnovaly dodatečnou selekci různě úspěšných tvarů. Zlatý úhel se vytváří jako důsledek této dynamiky, a ona zdánlivě optimální řešení tak vznikají díky ontogenezi, nikoli činností selekce. Tento model růstu je přitom velmi realistický:



základy orgánů se skutečně postupně oddělují od růstového vrcholu a jejich odpuzování může být způsobeno řadou mechanismů, třeba prostým růstem či dělením buněk mezi těmito základy.

Adaptace, nebo „constraint“?

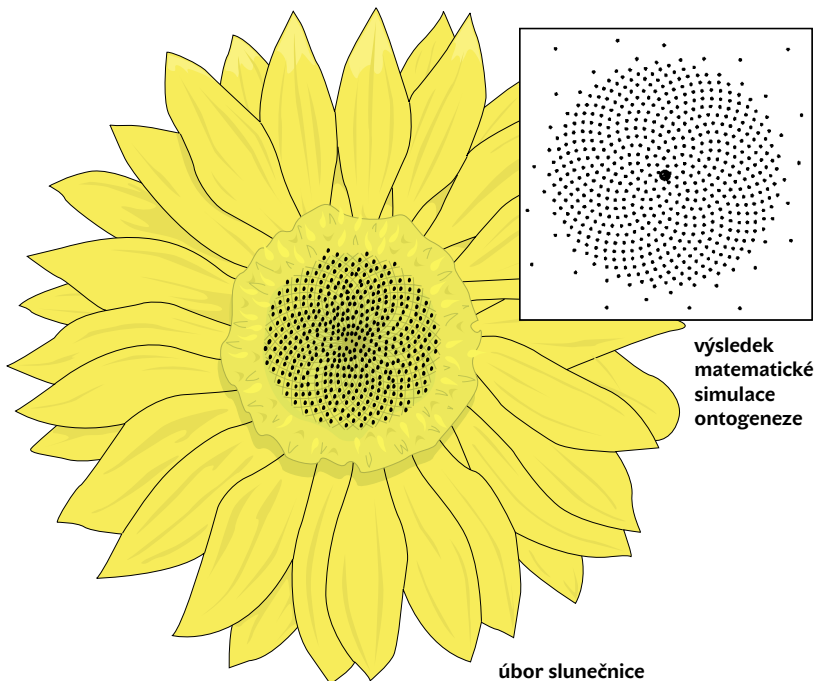
Organizmy mají nějaké vlastnosti buď proto, že jsou pro ně výhodné, anebo proto, že z různých biologických i nebiologických důvodů nemohou mít jiné. Chceme-li nějak rozlišovat, jakou roli v tom, jak organizmy vypadají, hraje selekce a jakou nejirůznější vnitřní mantinely, nestačí zjistit, že něco podléhá určitým geometrickým či jiným nebiologickým zákonitostem, poněvadž, jak jsme viděli, i konkrétní směr působení selekce je dán právě těmito zákonitostmi. Přesto je rozdíl mezi znaky, které byly vytvořeny selekcí tak, že ony nebiologické zákonitosti určovaly její směr (jako v případě včelích pláství), a mezi těmi, které jinak vzniknout nemohly, ať už selekce byla jakákoli. To se zjišťuje těžko, několik možných přístupů však bylo navrženo.

■ Zaprvé pragmaticky. Máme-li nějaký ekologický model, který dobře vysvětluje pozorovanou plasticitu, či naopak konzervativnost nějakého znaku (dejme tomu předpokládá konkrétní vztah mezi prostředím, způsobem života a tvarem ulity), je lepší tomuto modelu věřit a akceptovat hypotézu o adaptaci – a pak ji samozřejmě testovat. Naopak máme-li dobrý vysvětlovací model embryologický nebo genetický, věrme spíše jemu a nehledejme násilně adaptivní vysvětlení (což ukazuje příklad zlatého úhlu rostlin či srpkovité anémie).

■ Zadruhé selekci můžeme měřit a simulovat. Neexistuje-li nějaký tvar ulity, můžeme ji vyrobit, připevnit šnekovi na záda a sledovat, co to s ním udělá. Zjistíme-li, že pak třeba mnohem rychleji vysychá a v důsledku toho se včas nerozmnoží, je její neexistence v přírodních podmínkách spíše adaptivní.

■ Zatřetí můžeme měřit variabilitu těchto znaků a jejich dědivost (čili podíl genetické variability na celkové variabilitě znaku). Jestli má být genetická plasticita nějakého znaku limitována čistě vnitřními, neselekčními procesy, pak by takový znak neměl být příliš variabilní a jeho variabilita by neměla být „genetická“ (neboť právě to je materiál pro působení selekce), ale čistě „fenotypová“ (daná třeba úrazy nebo rozdíly ve výživě). Pokud jde o tvar ulity, byla skutečně zjištěna významná genetická různorodost v rámci jednotlivých druhů; tvar ulity tedy není úplně pevně určen pouze neúprosností ontogenetických procesů.

■ Začtvrté nám pomohou srovnávací studie, vnitro- i mezidruhové. Velikost různých orgánů bývá v rámci druhu i v rámci kladu často korelována s velikostí těla podle nějakého predikovatelného pravidla. Třeba velikost varlat u savců souvisí s velikostí těla, ale mnohé druhy se od jednoduché závislosti významně odchylují. U druhů, kde se samice páří s více samci, lze očekávat, že pravděpodobnost oplození vajíčka spermii jednoho samce je určena mimo



úbor slunečnice

výsledek
matematické
simulace
ontogeneze

jiné i „válkou spermií“; a jsou-li soupeřící spermie různých potenciálních otců stejně kvalitní, rozhoduje o jejich průměrné úspěšnosti prostá početní převaha. Samci těchto druhů by tedy měli mít varlata mimořádně velká proto, že právě jim se energetické výdaje spojené s nadprodukcí spermií vyplácí. Proto mají šimpanzi (se sklony k promiskuitě v rámci tlupy) velká varlata, kdežto varlata goril jsou malá, nejen ve vztahu k obrovskému tělu, ale i absolutně. Gorilí samec investuje do získání a obrany harému před jinými samci, tedy do svalů, a jakmile získá přístup k samicím, jeho spermie už nemají s kým bojovat; šimpanzí samec žije v situaci natolik sociálně i sexuálně chaotické, že se mu vyplácí investovat do spermií. Člověk je, mimochodem řečeno, někde uprostřed. Odchyly od obecného velikostního vztahu varle/tělo (který můžeme považovat za prostý následek ontogenetických pochodů) tak vypadají hodně adaptivně.

Zda jsou, anebo nejsou vztahy mezi velikostí různých tělních orgánů adaptivní, lze zkoumat i experimentálně. Tak byly například studovány malajské mouchy rodu *Cyrtodiopsis*, velmi podivná zvířata s očima a tykadly na dlouhých stopkách, zvláště extrémně prodloužených u samců (a pravděpodobně vzniklých – jako jiné podobně excesivní struktury – sexuální selekcí). U přírodní populace druhu *Cyrtodiopsis dalmanni* je poměr rozpětí očí ku délce těla roven 1,24 (moucha je vlastně širší než delší). V laboratoři se během několika generací podařilo vychýlit tento poměr oběma směry. Oční stopky se prodloužily i zkrátily podle směru umělého výběru, neboli vztah mezi oběma rozměry není pevně fixován nějakými ontogenetickými zákonitostmi, nýbrž je permanentně, generaci po generaci, udržován selekcí.

Pokračování
v příštím čísle