

# MAKROEVOLUCE

**Makroevoluce** = vznik a evoluce vyšších taxonů, vznik a evoluce znaků, které je charakterizují

- Jakými mechanismy se vyvinuly rozdíly mezi čeleděmi, řády, třídami a kmeny?
- Je makroevoluce extenzí mikroevoluce?
- Problémy: rychlost vzniku nových znaků; kontinuální vs. diskontinuální změny; genetický a ontogenetický základ morfologických změn; adekvátnost přírodního výběru jako vysvětlení morfologické evoluce; faktory omezující různorodost vznikajících znaků

## Rychlost evoluce

Klasickým modelem evoluce koní → zvětšování velikosti těla a výšky a tvaru zubů *Hyracotherium (Eohippus)* 55 milionů let

$r = (\ln x_2 - \ln x_1) / \Delta t$  jednotkou 1 darwin = změna znaku o faktor e/1 mil. let;  
prům. 0,05-0,1 darwinů ~ 15-30%/1 mil.

G. G. Simpson: rychlost kolísá mezi taxony, mezi znaky a mezi obdobími

- rychlost bradytelická (pomalá), horotelická (typická → evoluce koní), tachytelická (rychlá)

## Teorie přerušovaných rovnováh

1972 Niels Eldredge a Stephen Jay Gould

- problém fosilního záznamu: druh se náhle objeví, zůstává po určitou dobu a potom mizí
- absence přechodných forem (Darwin: způsobeno neúplností paleontologického záznamu)

Podle autorů t. přerušovaných rovnováh stojí jejich teorie v protikladu k tzv. fyletickému gradualismu, který podle nich definován následovně:

1. nový druh vzniká transformací ancestrální populace v modifikované potomky
2. tato transformace plynulá a pomalá
3. týká se mnoha jedinců, obvykle pak celé ancestrální populace
4. transformace na celém, nebo na většině areálu druhu

přerušované rovnováhy jsou definovány následovně:

1. nový druh vzniká štěpením linií
2. vznik nového druhu rychlý
3. vznik z malé lokální subpopulace
4. vznik na omezeném území, na periférii areálu

- ad 1) Způsob speciace: původně Mayrova představa peripatrické speciace, později makromutace neadaptivními mechanismy → adaptace jako doladění
- ad 2) Rychlá evoluce při speciaci → nelze obvykle rozlišit skutečnou a fyletickou speciaci ⇒ idea sice podnětná, nelze však ani dokázat, ani vyvrátit
- ad 3) a 4) Teoreticky možná i evoluce ve velkých populacích (důkazy)

Historický kontext: Darwin pokládán za fyletického gradualistu × D. neuvažoval o gradualismu v kontextu změn při a mezi speciacemi, navíc speciaci jako takovou neuvažoval

## Vztah mikroevoluce a makroevoluce

1975 Stanley: makroevoluce je oddělená od mikroevoluce

1980 Gould: „svržení neodarwinismu z trůnu“, „efektivní smrt neodarwinismu“

Moderní syntéza podle tohoto názoru úzká, extrapolacionistická, redukcionistická

× srovnání umělého a přírodního výběru

- Evoluce koní: 2 rozměry zubů → průměrnou rychlost lze vysvětlit působením usměrňující selekce (stačí 2 selektivní smrti/1 milion jedinců/1 generaci)

navíc kdyby  $N_e < 10^4$  jedinců, mohl by vysvětlit samotný drift ~ jiné fosilie

- Darwinovy pěnkavy: při známém stáří Galapág dost času k diverzifikaci do 14 druhů (ve skutečnosti docházelo k reverzím, některé pěnkavy mohly vyhynout, nicméně je možno extrapolovat)

- Důkaz existence gradualistických změn: evoluce savců ze savcotvárných plazů:  
→ změny pozvolné  
→ velké rozdíly mezi plazy a savci jsou adaptivní u jednotlivých článků ⇒ stejné mechanismy jako v mikroevoluci

### A. Vztah makroevoluce a ontogeneze

Ernst Haeckel: **biogenetický zákon (z. rekapitulace)**: ontogeneze rekapituluje fylogenezi (např. žábry v embryonálním stadiu savců)

× specializované larvální formy (= tzv. neterminální adice): zoëa krabů, Müllerova larva ostnokožců, housenka motýlů atd.

Karl Ernst von Baer: **embryologické zákony** → 1. zákon: obecné znaky velké skupiny živočichů se u embrya vyskytují dříve než znaky speciální → např. chrupavka u kostnatých ryb

**Heterochronie** = změna v časování nebo rychlosti vývinu různých částí těla ve vztahu k jiným částem

		somatické znaky	reprod. orgány
peramorfóza	hypermorfóza	xxx	zpomalení
	akcelerace	akcelerace	xxx
paedomorfóza	progeneze	xxx	akcelerace
	neotenie	zpomalení	xxx

Heterochronie mezi různými buněčnými liniemi → D'Arcy Thompson, Raup: složité změny v geometrické formě organismů mohou vzniknout jednoduchými změnami vývojových rychlostí

**Růstové gradienty**: morfogeny

- změny v umístění gradientu
- změny v koncentraci gradientu

**Mutace regulátorových genů**

- makromutace: např. homeoboxové mutace u *D. melanogaster* → bithorax, antennapedia ⇒ makromutace jako takové existují × zřejmě neexistují makromutace generující nové adaptace (Goldschmidt - nadějná monstra)

### B. Preadaptace

- Jak mohou být pouhé náznaky nového znaku adaptivní? → změna funkce = preadaptace (kutikula hmyzu, peří ptáků, elektrický úhoř)
- Jak mohl vzniknout orgán, závislý na propojenosti součástí? → vývojově integrované systémy, „spouštěče“ → mutací vývoj odlišným vývojovým kanálem

### Makroevoluční trendy, druhová selekce

**Evoluční trend** = dlouhodobá změna znaku v určitém směru

Edward Drinker Cope: evoluční trend k růstu velikosti

**Druhová selekce** = preferenční přežívání a proliferace druhů

- vysvětluje evoluční trendy
- znak spojen s rozdílným přežíváním nebo speciací
- rychlost speciace a extinkce nezávislá na přírodním výběru
- znak je heritabilní při speciaci
- Důl.: tam, kde přírodní výběr působí stejným směrem jako druhová selekce, nelze o druhové selekci hovořit → DS produkuje pouze neadaptivní trendy
- Nutno dokázat:
  1. větší rychlost speciace (menší rychlost extinkce) v liniích, které se odchylojí od průměru ve směru trendu
  2. trend a rozložení rozdílných rychlostí speciace (extinkce) nejsou způsobeny posunem ve fosilním záznamu
  3. trend a rozložení rozdílných rychlostí speciace (extinkce) nejsou způsobeny přírodním výběrem
  4. trend není náhodný
- i DS může být disruptivní, tj. nemusí být vždy spojena s trendy
- nemusí mít souvislost s přerušovanými rovnováhami
- DS nevysvětluje adaptaci
- druhová selekce ≠ skupinová selekce!