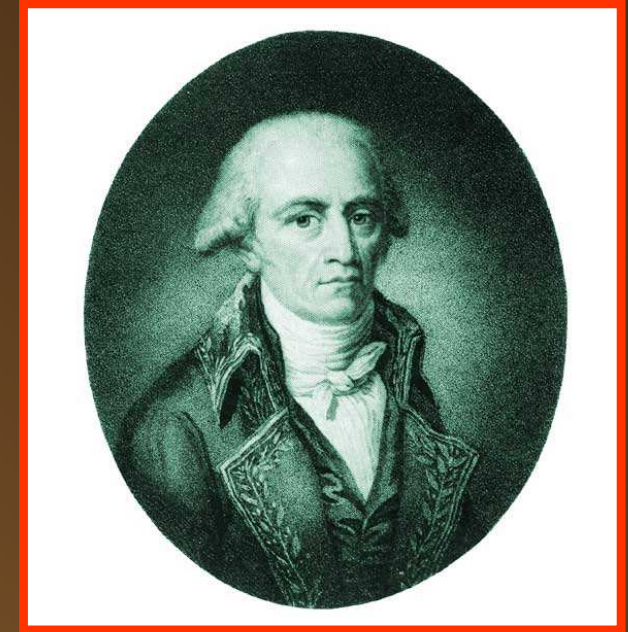


# Přehled vývojových teorií

# Předchůdci CH. Darwina

## Nejstarší evoluční názory

- Jean Baptiste Pierre Antoine de Monet, rytíř z Lamarcku (1744-1829) - první prolomil Linnéovu představu o neměnnosti druhů
- studium botaniky, později intenzivní studium měkkýšů
- 1793 - profesor bezobratlých v Přírodovědeckém muzeu v Paříži
- 1809 - „Philosophie zoologique“ - změny druhů jsou vyvolány změnami prostředí
- bouřlivá reakce - četné spory o správnost Lamarckových názorů



Jean Baptiste Lamarck.



Goethe

Johann Wolfgang Goethe.

### Chyby Lamarckova učení

1. V evolučním procesu hraje podstatnou roli fluidum, které v těle koluje .
2. Nad evolucí a pokrokem vládne neměnný řád vedoucí ke zdokonalení a pokroku.
3. Přílišný důraz kladený na změny prostředí.

- Johann Wolfgang Goethe (1749-1832) - publikoval své evoluční představy ještě před Lamarckem

# Předchůdci CH. Darwina

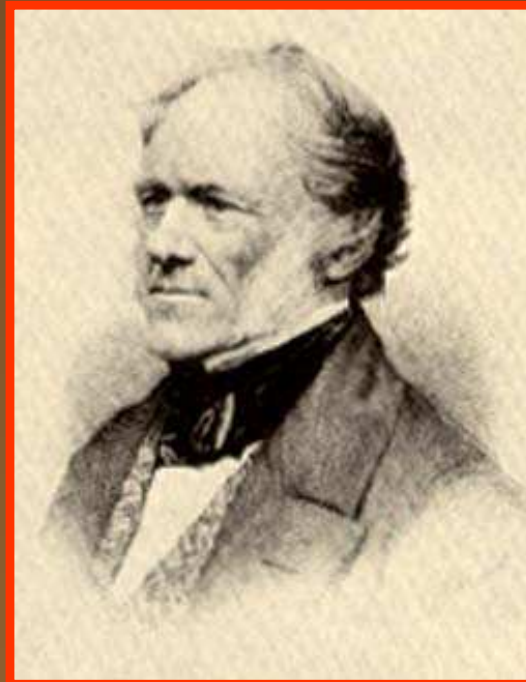


Constantine S. Rafinesque (1773-1840).

- Constantine Rafinesque (1773-1840) - r. 1836 - připsána myšlenka variability druhů a vznik nových druhů z různých variet
- Charles Lyell (1799-1875) - zakladatel moderní geologie



Henry de la Beche (1796-1855).



Charles Lyell (1797-1875)



- 1831 - „Principles of Geology” - formulace principu aktualismu
- oponent Cuviera, ještě před Darwinem přijal myšlenku vývoje druhů během různých geologických období

De la Becheho karikatura některých Lyellových názorů publikovaných v díle „Principles of Geology“.



# Charles Darwin

## Revoluce v evoluci



Mladý Charles Darwin.

- Charles Darwin (1809-1882) - anglický přírodovědec, biolog a geolog. Studoval medicínu, teologii a přírodní vědy v Cambridge
- 1832-1836 - plavba okolo světa na lodi Beagle
- 1832-1836 - plavba okolo světa na lodi Beagle

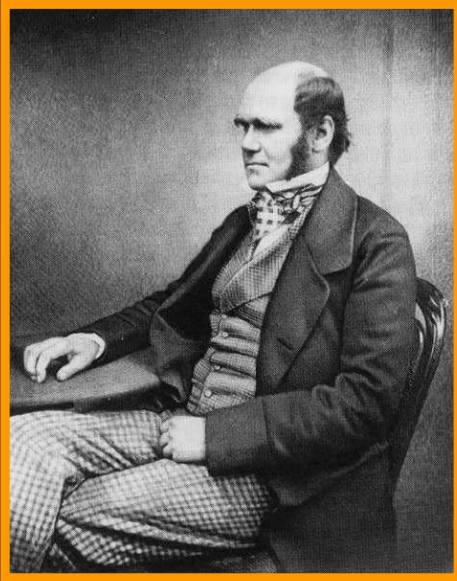


Kapitán Fitzroy.



# Charles Darwin

## Základ evolučních studií



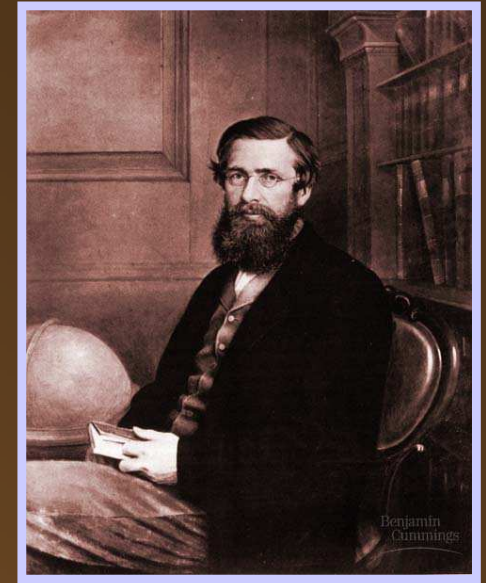
Charles Darwin v r. 1859.

- Darwinova definice „přírodního výběru“
- Darwinova definice „boje o život“
- Darwin do pojmu „boj o život“ zahrnul i boj s neživou přírodou

- 1859 - „O původu druhů přírodním výběrem aneb zachování zvýhodněných ras v boji o život“
- 1858 - A. Wallace: „O sklonu variet neomezeně se odchylovat od původního typu“

Variace, jakkoli malé, jsou-li v jakémkoliv stupni užitečné jedincům druhu a k jejich fyzikálním podmínkám života, budou směřovat k zachování takových jedinců a budou obvykle děděny potomky. Potomci budou mít rovněž lepší naděje na přežití...

„Boj o život“ zahrnuje závislost jednoho tvora na druhém, zahrnut je nejen boj o přežití jedince, ale i boj o zachování potomstva.



Alfred Wallace (1823-1913).

- nový druh vzniká z řady mezičlánků v malých a izolovaných populacích, které se ve fosilním záznamu nedochovaly
- mezičlánky nejsou zachovány díky častým mezerám ve fosilním záznamu; kdyby byly mezery vyplněny, mezičlánky by se objevily



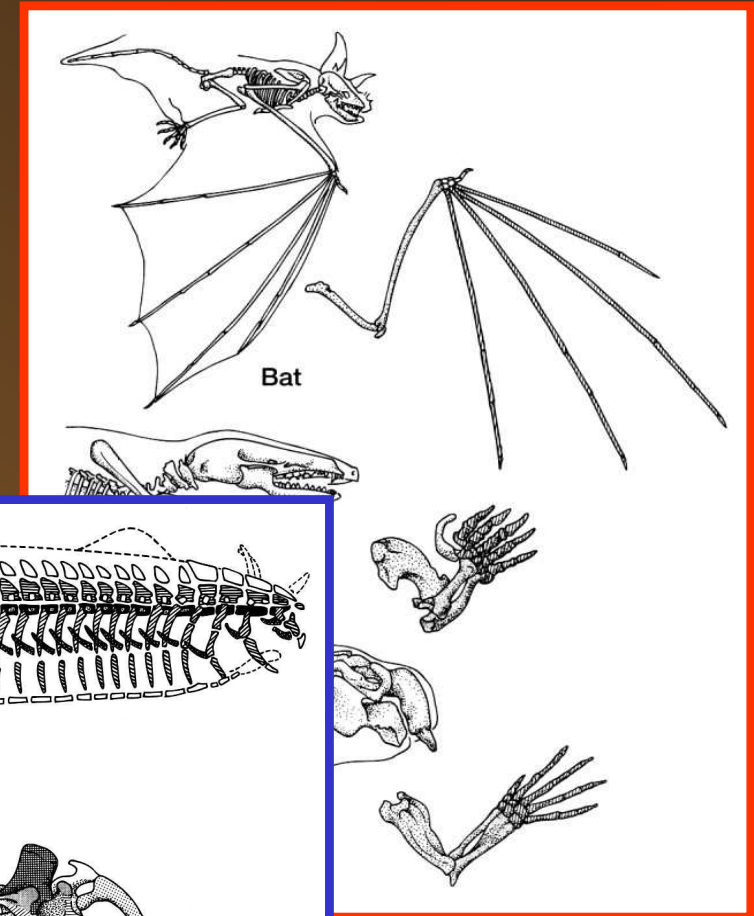
# Darwinovi odpůrci

## Teorie archetypů



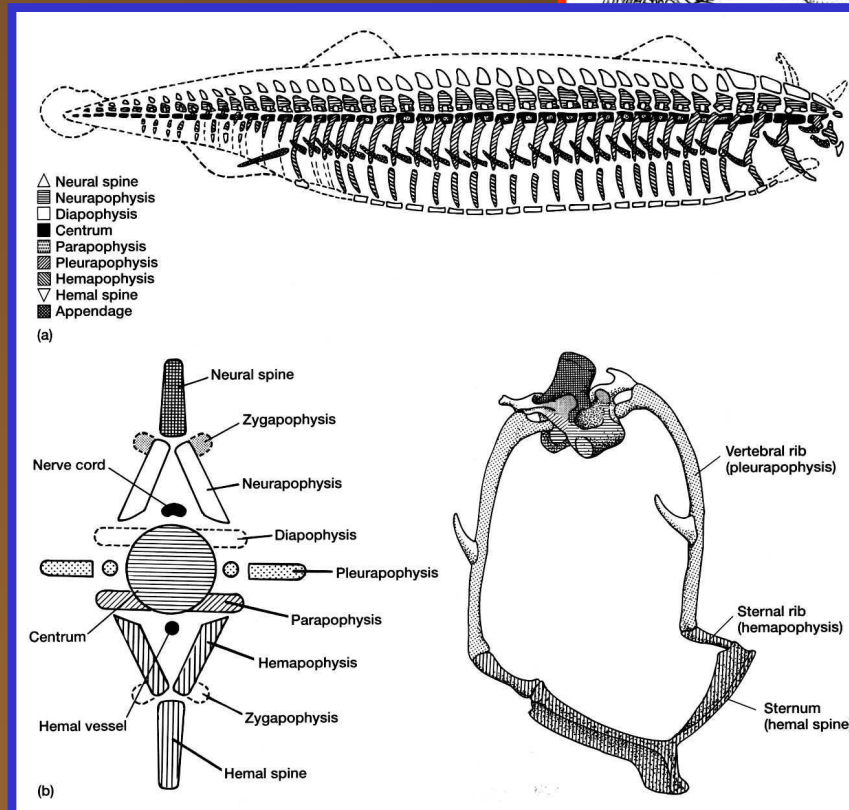
Richard Owen.

- Richard Owen (1804-1892) - anglický anatom nesouhlasil s Darwinovým mechanismem přírodního výběru
- pozornost věnována homologickým znakům u různých skupin



ptopýra, krkva a ochechule  
ptace končetin na různá

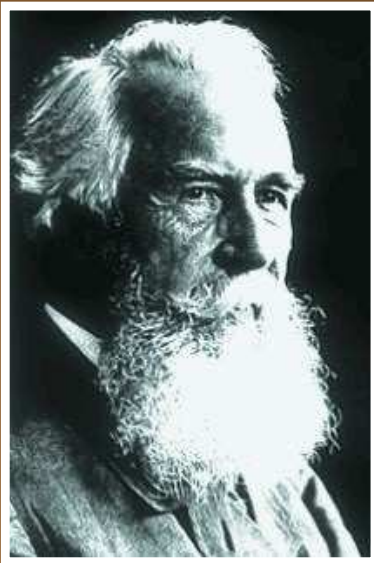
- teorie archetypů - existuje biologický základ (archetyp), ze kterého se vyvinuly ostatní organismy
- za základ kostry obratlovců (archetyp obratlovců) považoval sérii „obratlů“ - lebka vznikla splynutím prvních čtyř obratlů



Owenův archetyp obratlovce.

# Rozpačité přijetí Darwinova učení

## Evoluce versus „pokrok“

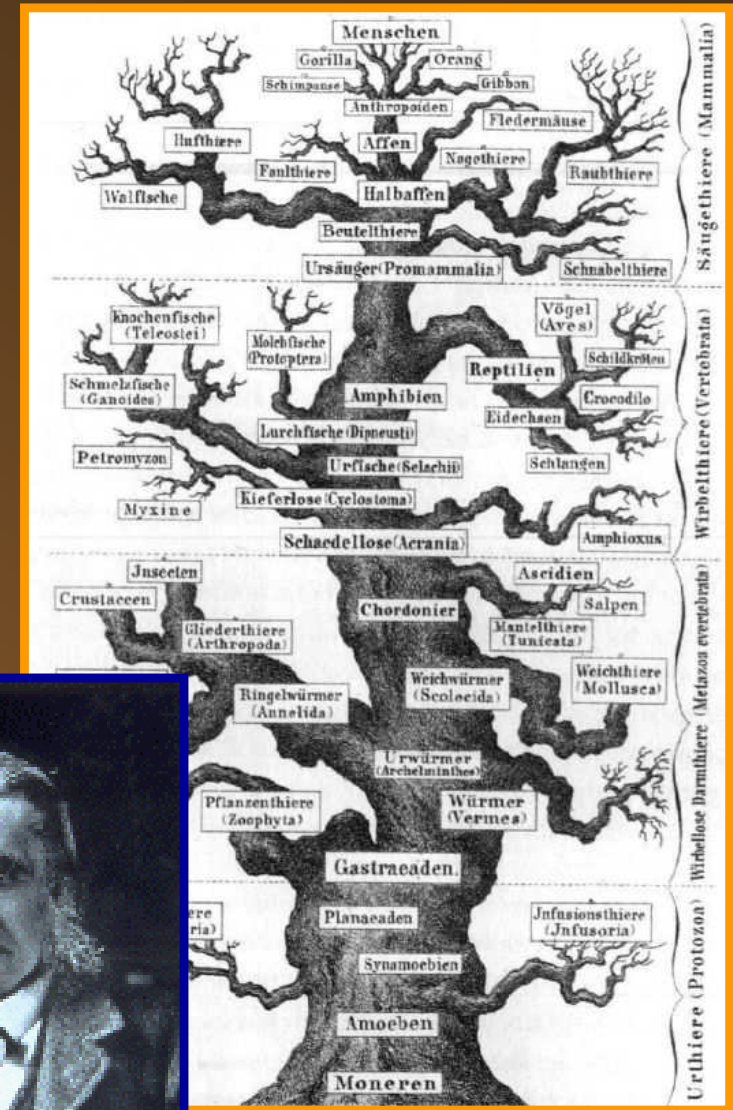


Ernst Haeckel (1834-1919).

- Ernst Haeckel - víra v „pokrok“, člověk je považován za konečné stadium evoluce
- rekapitulace fylogeneze v ontogenetickém vývoji
- Thomas H. Huxley - nadšený příznivec Darwinova učení, značně však ovlivněn Haeckelem



V embryologickém vývoji nedochází k přesnému opakování evoluce, jak se E. Haeckel domníval.



Thomas H. Huxley (1825-1895).

Vývojový strom v podání E. Haeckela (1891).



# Rozvoj evolučních studií ve 20. století

## Biometrikové a mutacionisté



Johann Gregor Mendel (1822-1884).

- **chromozómová teorie dědičnosti** - vytvoření chromozómových map octomilky *Drosophila melanogaster*
- vysvětlení případů, kdy se alely navzájem nechovají jako čistě dominantní nebo recesivní

- **biometrická škola** - rozvoj statistických metod pro analýzu variací v populacích (Pearson, Galton, Weldon)
- 1900 - znovuobjevení Mendelových zákonů (Hugo de Vries, Carl Correns, Erich von Tschermak)
- **mutacionistická škola** - doplnění Mendelových zákonů studiem chromozómů (Morgan, de Vries, Bateson)



Thomas H. Morgan (1866-1945).



Hugo de Vries.

Víra v kvantové skoky způsobené mutacemi, odmítnutí významu přírodního výběru.



# Rozvoj evolučních studií ve 20. století

## Neodarwinisté

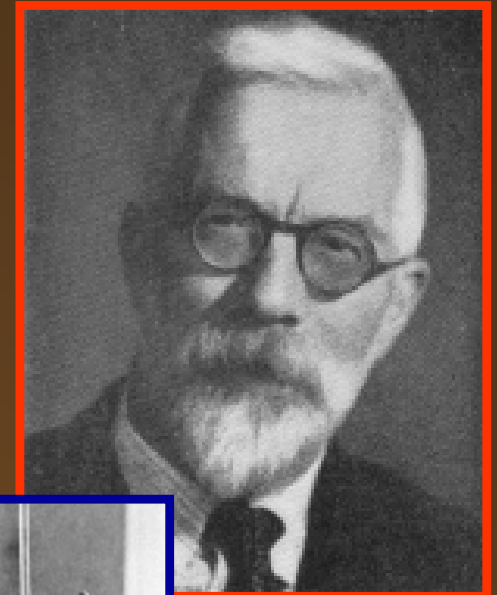
- 1920-1937 - stálé přežívání lamarkismu a ortogeneze
- Sewall Wright, J. B. S. Haldane, R. A. Fischer - základy genetické analýzy vlastností a genetických změn v populacích



Trofim D. Lysenko (1898-1976).



Sewall Wright (1889-1988).



Ronald A. Fischer (1889-1988).

- znovuobjevení významu přírodního výběru
- diskuse o relativní důležitosti stochastického versus deterministického efektu v populační genetice



John Burdon Sanderson Haldane (1892-1964).

# Rozvoj evolučních studií ve 20. století

## Syntetická teorie evoluce

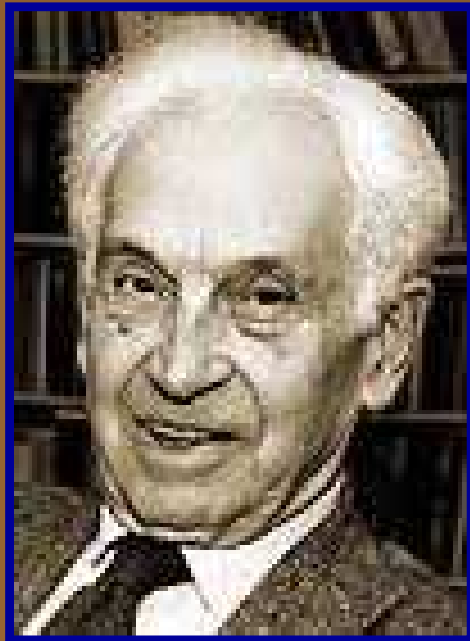
- 1937 - Theodosius Dobzhansky - „Genetics and the Origin of Species“

Počáteční silné ovlivnění  
myšlenkami neodarwinistů.

- 1947 - konference na Princetonské univerzitě - zásadní příspěvky Dobzhanskyho, Ernsta Mayra, Bernharda Rensche, George Gaylorda Simpsona a Ledyarda Stebbinse.

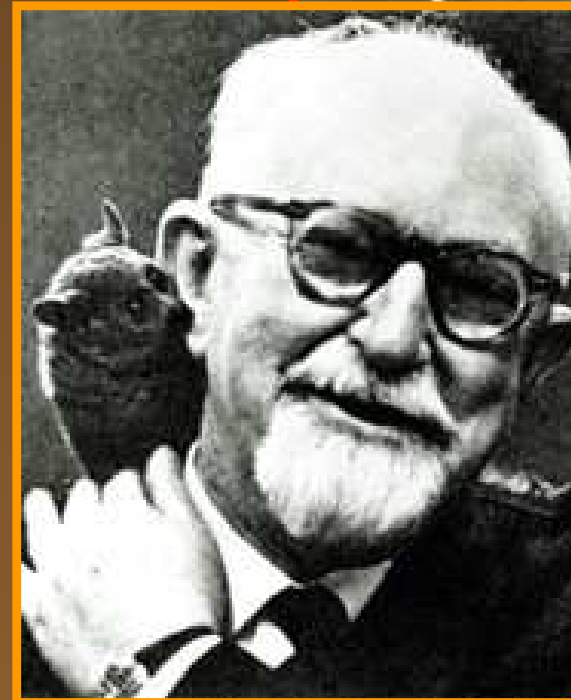


Theodosius  
Dobzhansky  
(1900-1975).



Ernst Mayr (\*1904).

- teoretické výstupy neodarwinistů zakomponovány do procesů systematiky, ekologie a částečně i do paleontologie
- konečné odmítnutí lamarkismu a ortogeneze v oblasti evoluční biologie



George Gaylord Simpson (1866-1945).



# Syntetická teorie evoluce

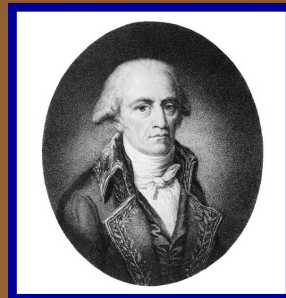
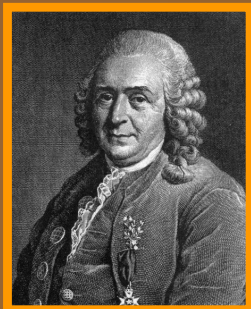
## Syntetická teorie evoluce

- populace je hlavní jednotkou evoluce
- navrhuje dědičnost získaných vlastností
- plynulý (graduální) chod evoluce
- procesy mikroevoluce mají stejné hybné síly jako procesy makroevoluce
- mikroevoluce plynule přechází v makroevoluci



## Různá koncepce chápání druhu

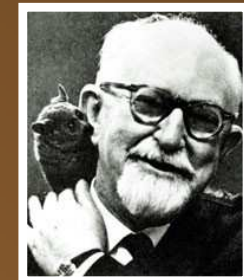
- typologové
- nominalisté



- biologický druh

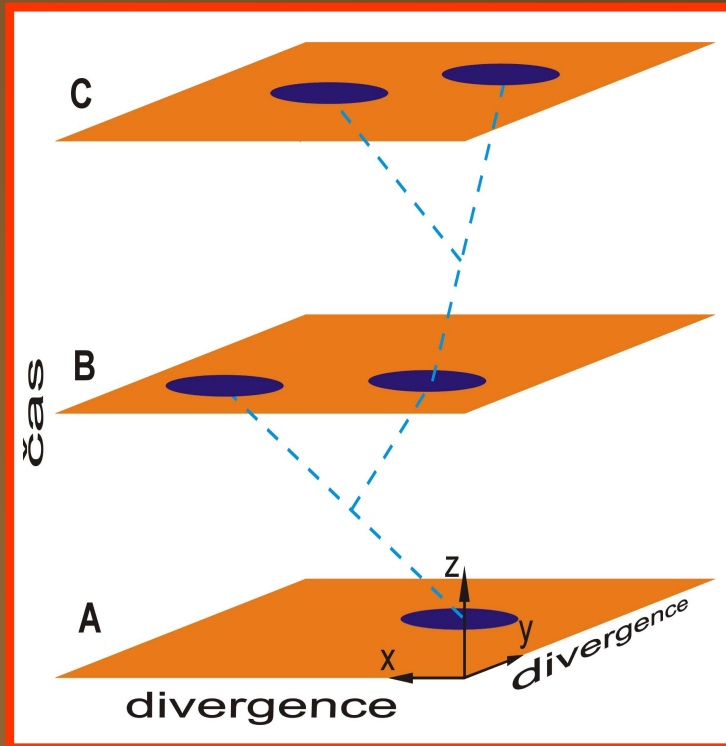


- evoluční druh



# Syntetická teorie evoluce

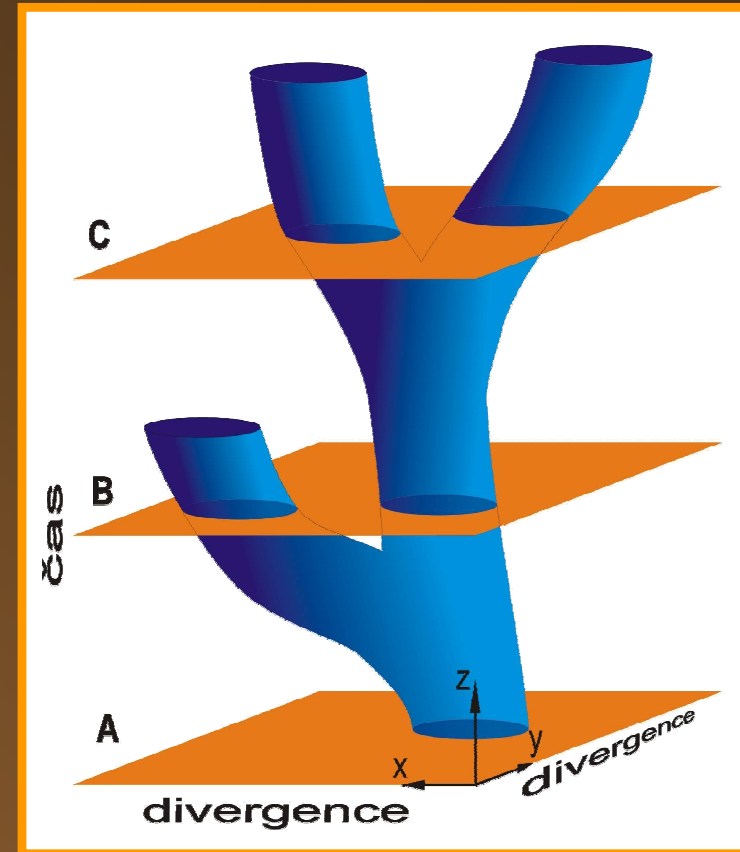
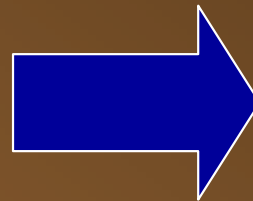
## Biologický a evoluční druh



Biologický druh má pouze dvourozměrnou hodnotu.

### Biologický druh

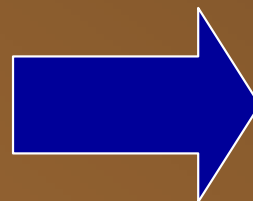
Druh je soubor populací, které se skutečně nebo potenciálně kříží a jež jsou od ostatních takových souborů v přírodních podmínkách reprodukčně izolovány (E. Mayr).



Evoluční druh má třírozměrnou hodnotu.

### Evoluční druh

Druh je linie (ancestrálně descendentní sled populací), která se vyvíjí odděleně od ostatních a má svou jednotnou evoluční úlohu a tendence (G. G. Simpson).





# Syntetická teorie evoluce

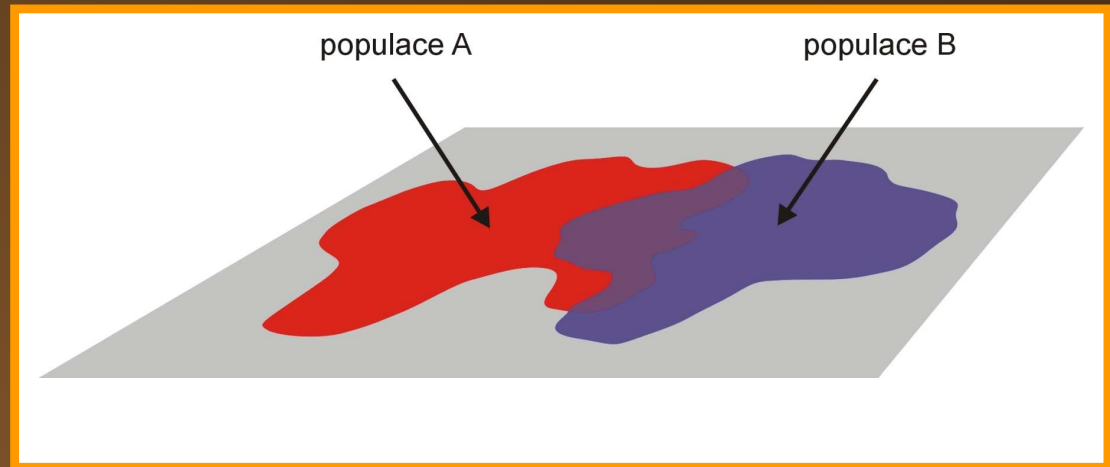
## Žádná definice není dokonalá

### Biologický druh

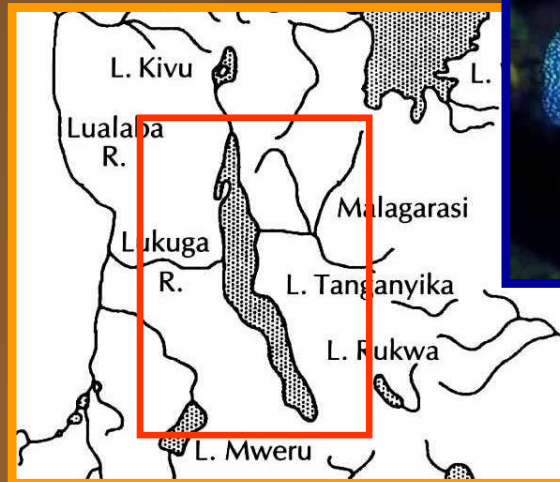
Druh A je druhem ve vztahu ke druhům B a C, protože je ode nich reprodukčně izolovaný.

## Problémy

- nemusí nezbytně platit pro asexuální organismy (prokaryota, viry)
- existují izolované druhy, které jsou reprodukčně kompatibilní, nekříží se však a jsou odlišné morfologicky i geneticky
- fenotypické rozdíly nemusí být příčinou či přispět k reprodukční izolaci
- problematika hybridních druhů



Sympatrické populace - areál výskytu populací A a B se částečně překrývají, ale nekříží se.



Zástupce ryb čeledi Cichlidae.

Jezero Tanganyika. Druhy rodu *Tropheus* jsou morfologicky takřka shodné geneticky nikoliv.

# Syntetická teorie evoluce

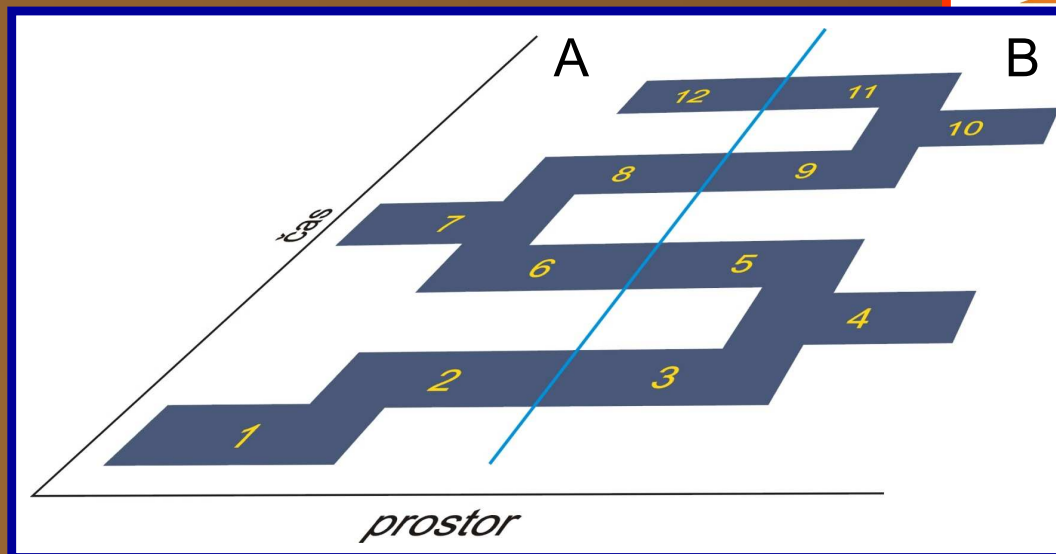
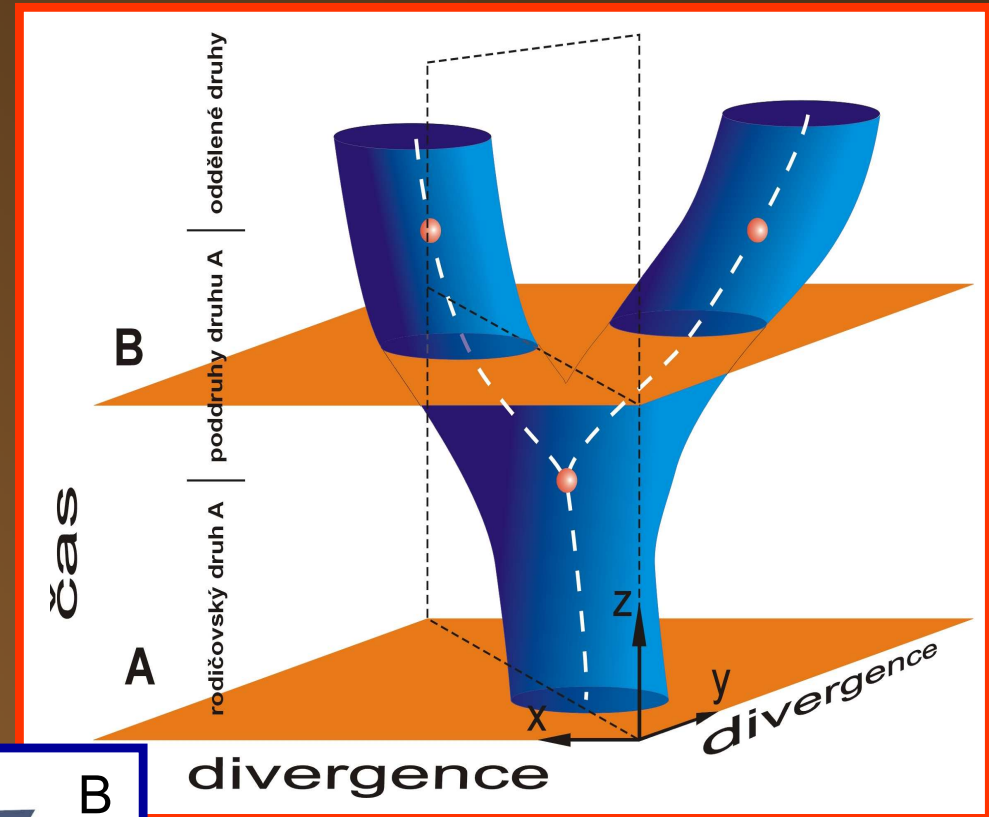
## Žádná definice není dokonalá

### Evoluční druh

Druh je linie (ancestrálně descendentní sled populací), která se vyvíjí odděleně od ostatních a má svou jednotnou evoluční úlohu a tendence

## Problémy (Mayr, Ashlock 1992)

- E. Mayr považuje Simpsonovu definici za definici fyletické linie, ne druhu



Geografie a čas v problematice druhové speciace.

Limitace genetického toku mezi populacemi v procesu speciace.

- termín jednotná evoluční úloha není specifikován (proč by se nemohly fyletické linie vzájemně křížit?)
- jak vzájemně odlišit chronospeciace („paleontologické druhy“)?
- ignorace podstaty příčin a udržení diskontinuity mezi současnými druhy



# Jak probíhá mikroevoluce?

## Příběh anglických můr

- *Biston betularia* (Drsnokřídlec březový) - můra vyskytující se ve dvou varietách - světlé a tmavé
- před r. 1848 - méně než 2% populace tvořena tmavou varietou
- 1898 - 95% zástupců *Biston betularia* v obalsti Manchesteru - tmavá varieta
- eliminace světlých variet vlivem přirozeného výběru

Emisemi znečištěná kůra bříz znevýhodnila zástupce světlé variety, kteří se stali na tmavém podkladě snadno viditelnou kořistí ptáků a nestačili se dožít reprodukčního věku.

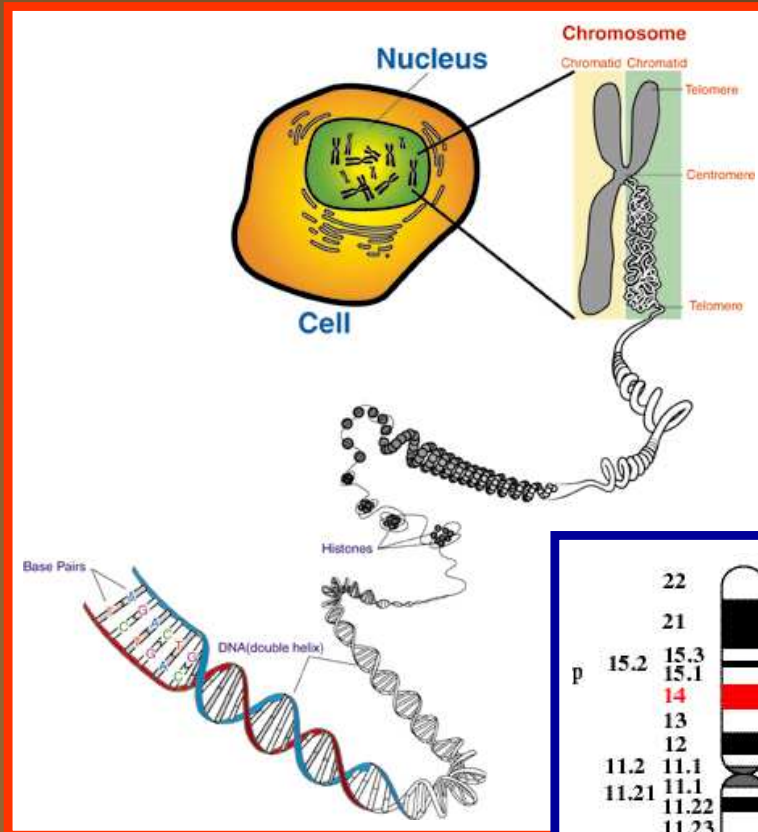


*Biston betularia* - dvě barevné variety téhož druhu.

- evoluce = změna genového fondu populace v průběhu času
- klasický příklad mikroevoluce (evoluce uvnitř druhu)

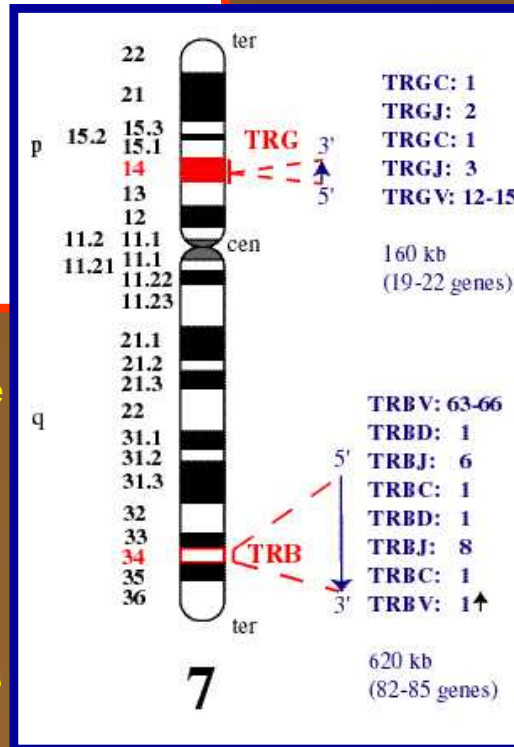
# Jak probíhá mikroevoluce?

## Základní genetické pojmy



Pozice základních struktur odpovědných za přenos genetické informace.

Variabilitu znaků téhož druhu udávají různé formy téhož genu (s odlišnými alelami).



## Základní pojmy

**Gen** - základní dědičná jednotka umístěná v chromozómech, existuje v různých formách (alelách)

**Genotyp** - všechny geny organismu, tj. kombinace přítomných alel.

**Alely** - rozdílné formy téhož genu udávající různé fenotypické varianty

**Lokus** - místo na chromozómu, v němž je umístěn určitý gen

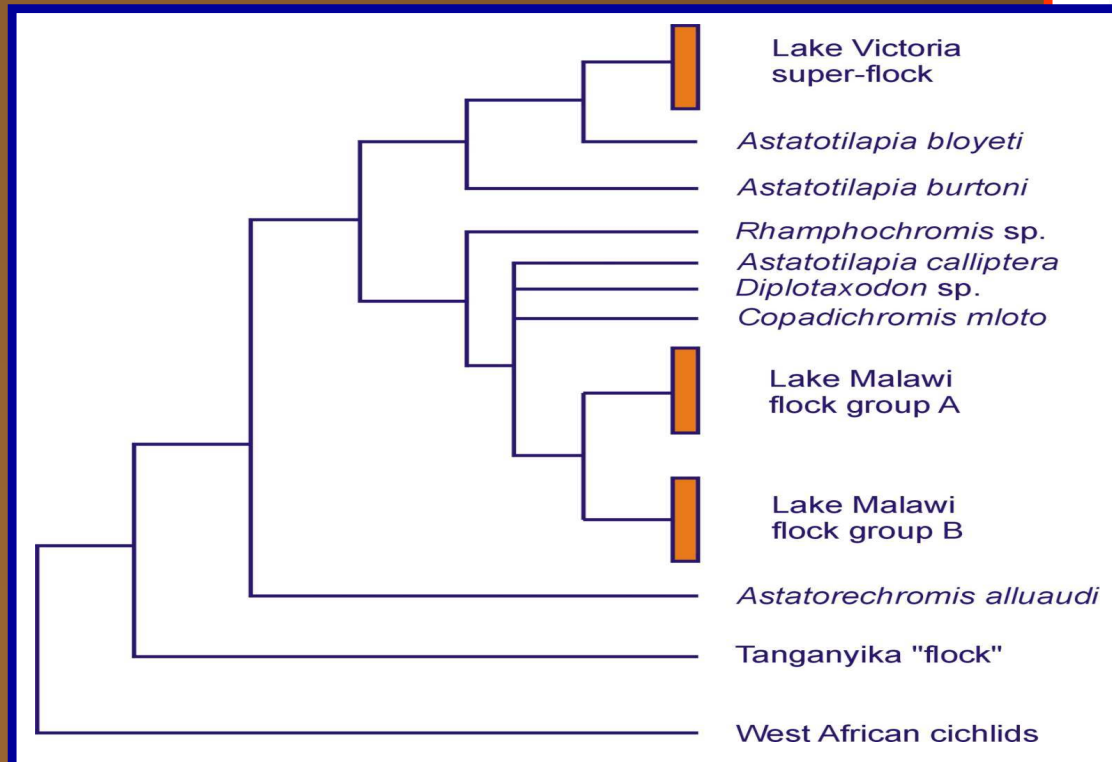
**Chromozóm** - struktury umístěné v buněčném jádru a obsahující geny. U většiny organismů - tělesné buňky s diploidní sadou chromozómů.



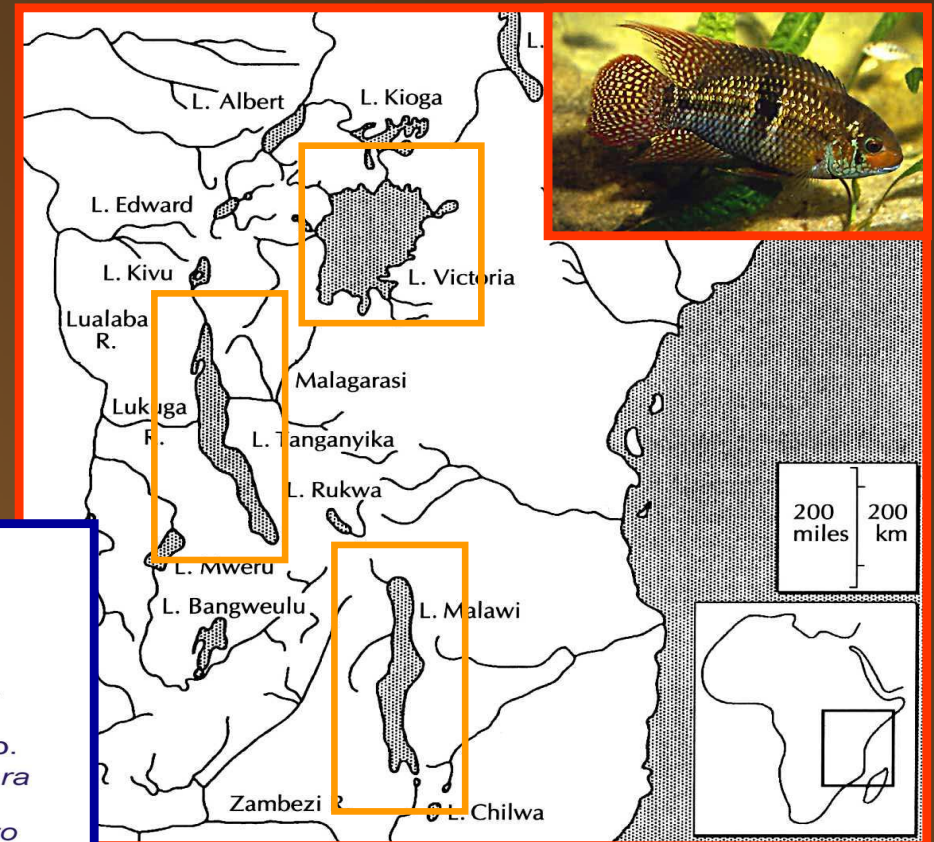
# Od mikroevoluce k makroevoluci

## Cichlidae a rychlost speciace

- čeleď Cichlidae - z eocénu Jižní Ameriky a oligocénu Afriky
- východoafrická jezera - vznik 12 Ma BP
- Viktoriino jezero - 69 000 km<sup>2</sup>, hloubka pouze 95 m, nejmladší ze tří největších východoafrických jezer (250-750 Ky BP)



Kladogram příbuzenských vztahů mezi úzce příbuznými skupinami ryb Viktoriina jezera, jezera Tanganyika a jezera Malawi.



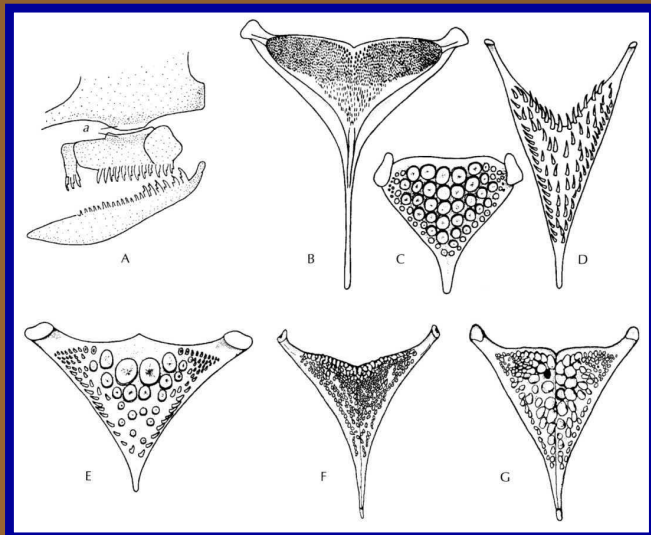
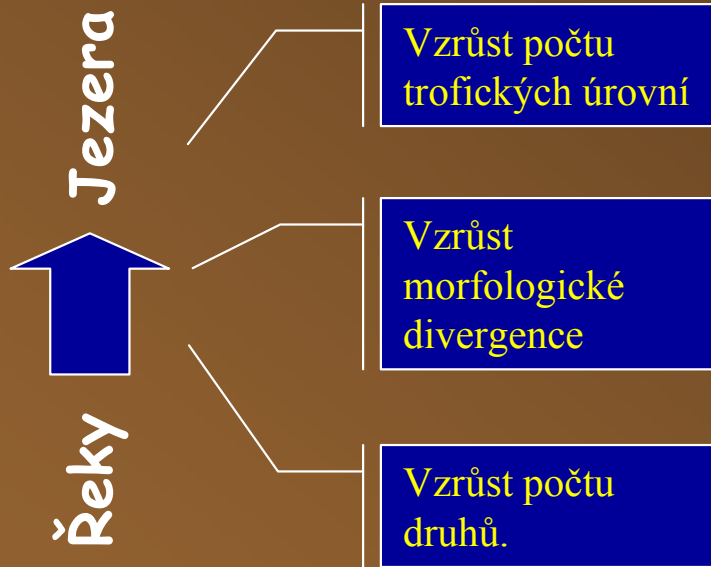
Geografie východní Afriky s „Velkými jezery“.

- jezero Tanganyika - hloubka 1470 m, nejstarší ze tří největších jezer (9-12 Ma BP)
- svrchní pleistocén - Viktoriino jezero zcela vysušeno, znovu zaplaveno vodou 12 Ky BP



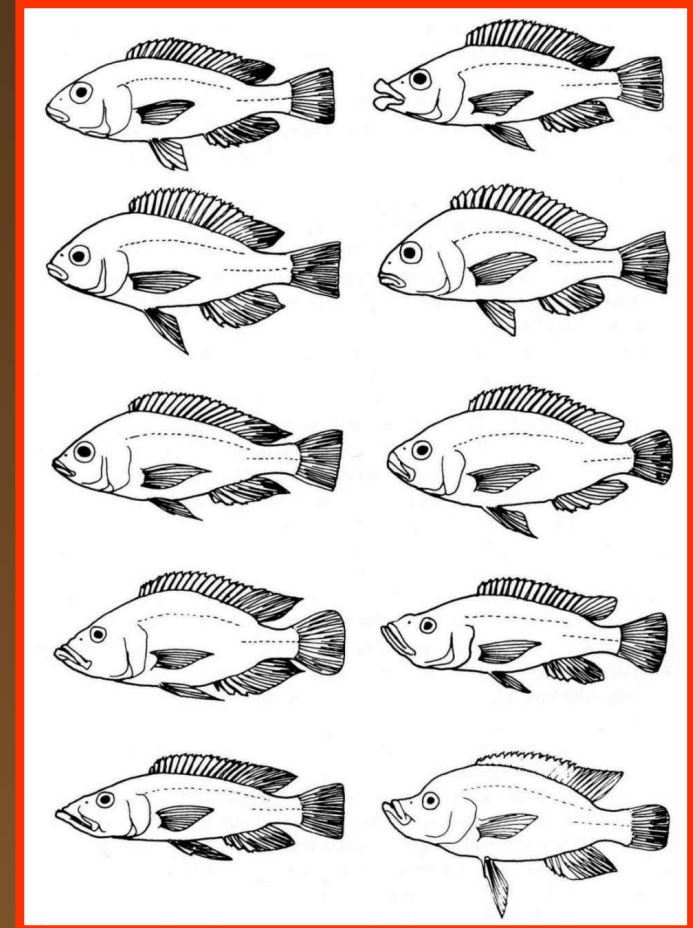
# Cichlidae a rychlost speciace

## Viktoriino jezero



Hltanové zuby zástupců Cichlidae.

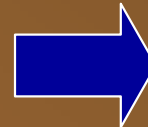
- Viktoriino jezero - přes 300 druhů ryb čeledi Cichlidae
- nejvíce změn v oblasti lebky
- nejvíce změn v oblasti lebky, jinak je morfologie poměrně stálá (mt DNA konzervativní)
- změny způsobeny selekčním výběrem kvantitativních genetických znaků
- celá trofická diverzita - za posledních 13 000 let



Morfologii lebky ovlivňuje potravní speciace (Viktoriino jezero).

Počet druhů

<500



>1000

Jedinečný event v rychlosti speciace

# Cichlidae a rychlost speciace

## Rychlost speciace

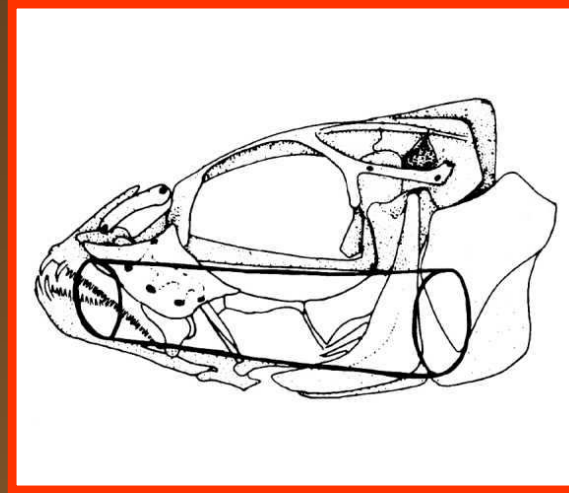
- výrazná funkční plasticita zástupců čeledi Cichlidae

### Etologické faktory

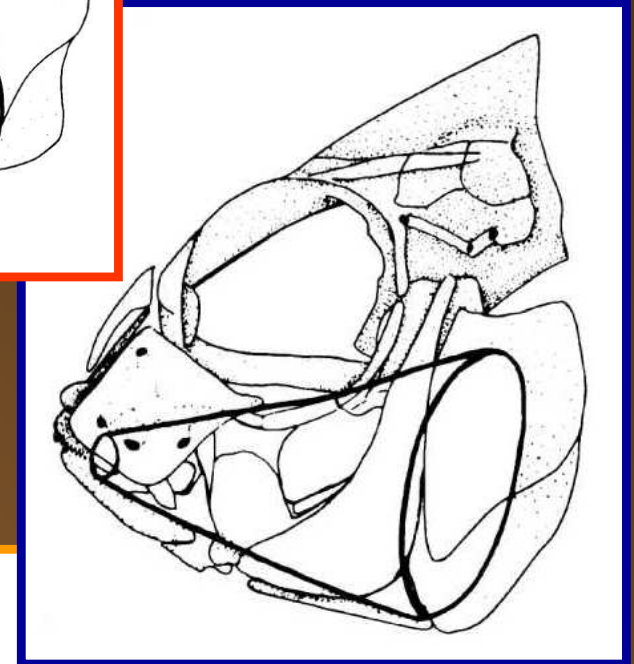
1. Dlouho trvající intenzivní rodičovská péče o potomstvo.
2. Výrazná teritorialita.
3. Charakter námluv.
4. Značná sexuální selekce.

Proč morfologicky blízcí jedinci s podobnými ekologickými požadavky společně obývají východoafrická „Velká jezera“?

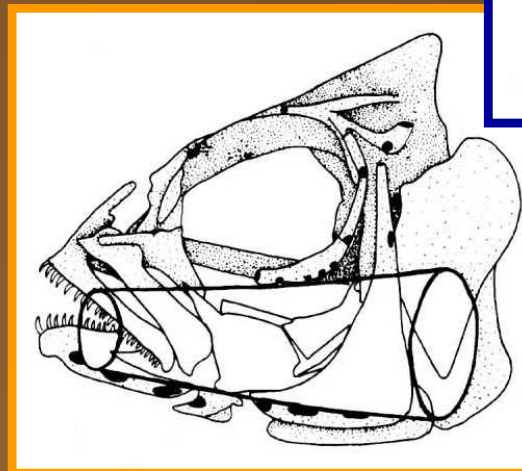
1. Značná etologická plasticita.
2. Potenciálně soupeřící jedinci mohou obývat jednu trofickou úroveň.
3. Rovnováha až do krajních podmínek.



*Lamprolopus elongatus* - jezero Tanganyika.



Morfologii lebky a tvaru bukalní dutiny cichlidů ovlivňuje charakter potravní speciace. *Tylochromis microlepis* - jezero Tanganyika.



*Grammetoria lemairei* - jezero Tanganyika.

# Cichlidae a rychlost speciace

## Parametry rychlosti speciace

- stáří radiace
- počet druhů v současnosti
- počet okrajových izolovaných linií

$$L = \frac{t \cdot \log_e(2)}{(\log_e N_t - \log_e N_0)}$$

$N_t$  = počet žijících druhů;  $N_0$  = počet linií v okrajové populaci;  $t$  = stáří radiace.

Radiace	počet druhů	počet okrajových linií	stáří radiace (Myr)	průměrný interval speciace (Ka)
Bajkalské vrankovité ryby	27-29	1 až 2	2-2,5	400-600
Bajkalští amfipodi	254	1 až 5	25-30	3000-5000
Galapážské pěnkavy	13	1	0,6-2,8	160-760
Havajská <i>Drosophila</i>	800	1	23-40	2000-4000
Havajští cvrčci	206-210	4	2,5	cca 440
Cichlidae (Tanganyika)	170-200	1	5 až 12	660-1600
Cichlidae (Malawi)	600-1000	1	0,7-2	70-240
Cichlidae (Victoria)	250-500	1	0,01-0,2	1 až 25

Zjištěná množství druhů a rychlosti speciace některých hlavních „ostrovních“ radiací.



# Galapáňské ostrovy - evoluce v praxi

## Darwinovy pěnkavy

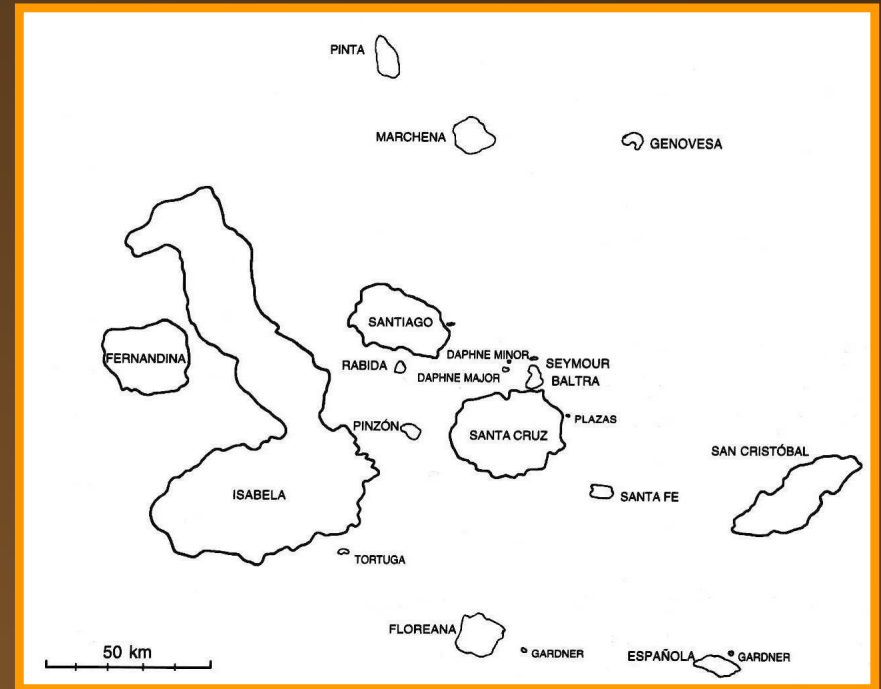
- k evolučním změnám dochází nejrychleji u malých izolovaných populací
- ke změnám v evoluční linii nejrychleji dochází záhy po jejím vzniku
- Galapáňské ostrovy + Cocos (asi 600 km od ostrovů) - celkem 13 druhů pěnkav



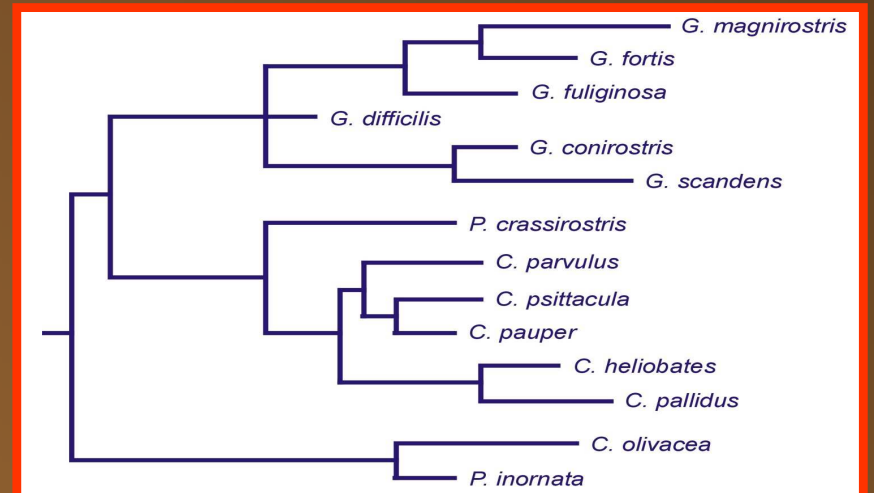
*Camarhynchus psittacula*.



*Geospiza fuliginosa*.



Mapa Galapáňských ostrovů.

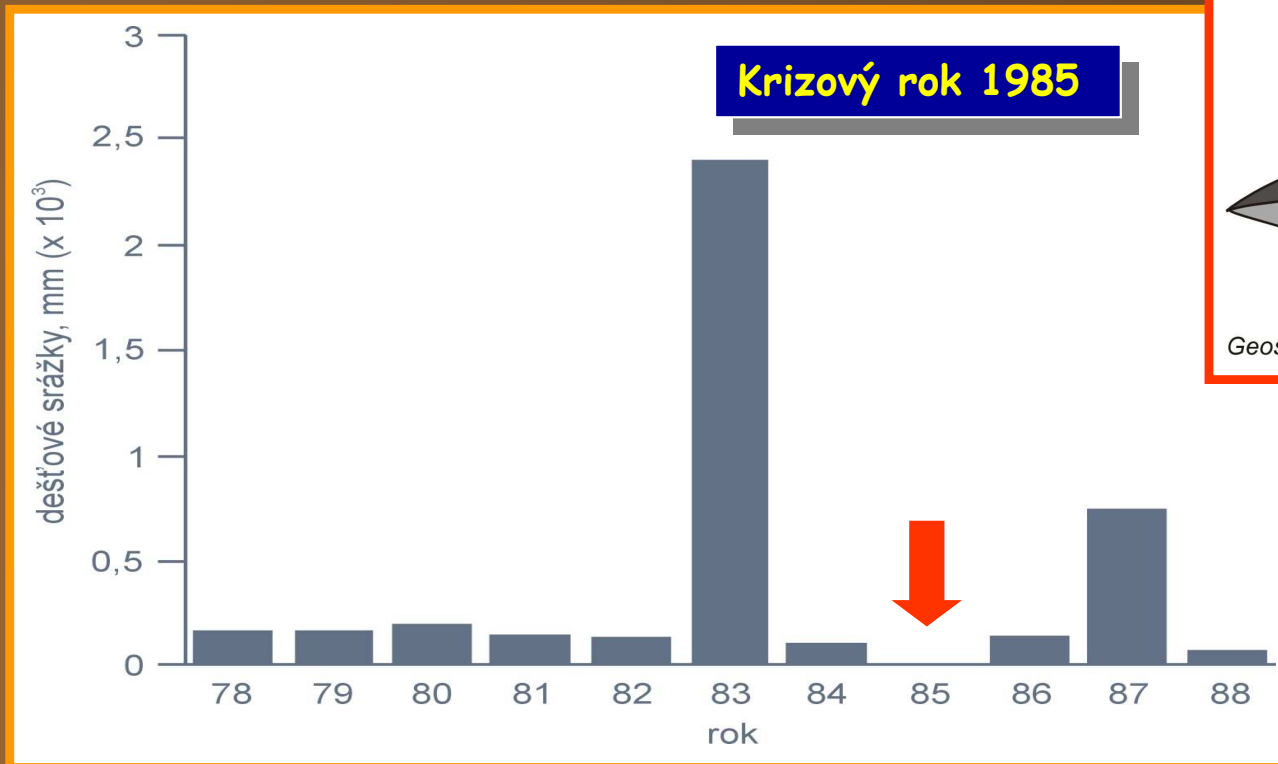
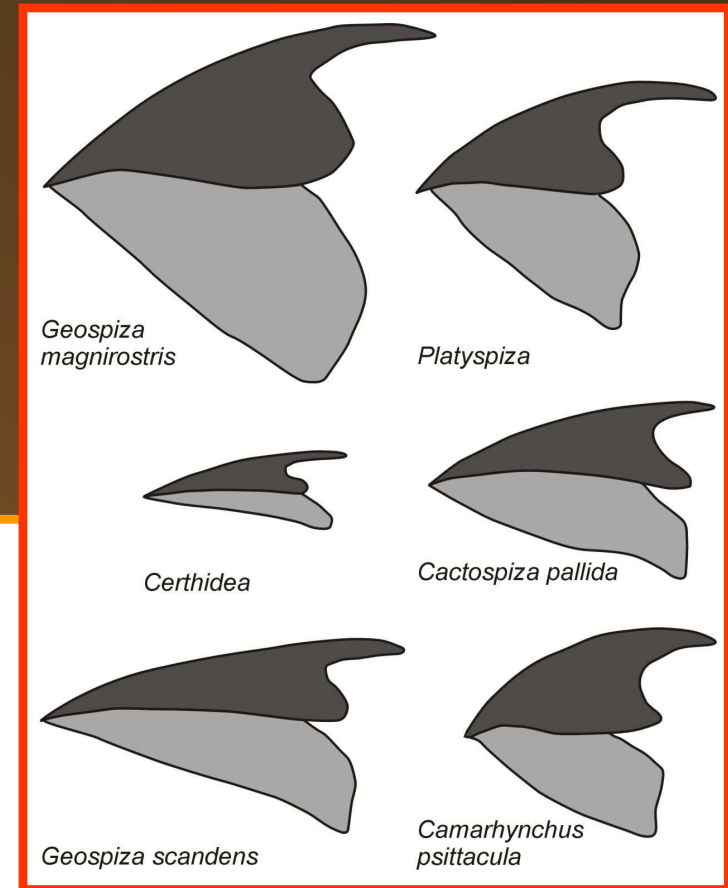


Fylogenetická příbuznost galapáňských pěnkav na základě molekulárních studií.

# Galapáňské ostrovy - evoluce v praxi

## Rychlost speciace

- Galapáňské ostrovy - základní linie se odštěpily před 0,5-1 Ma BP (molekulární studia)
- genetická izolace, dostatek potravy vlivem potravní specializace
- proporce zobáků pěnkv jsou dědičné a velmi závislé na složení potravy



Variabilní rozměry zobáků galapáňských pěnkv jsou odrazem potravní specializace.

Roční srážky na Galapáňských ostrovech v letech 1978-1988.

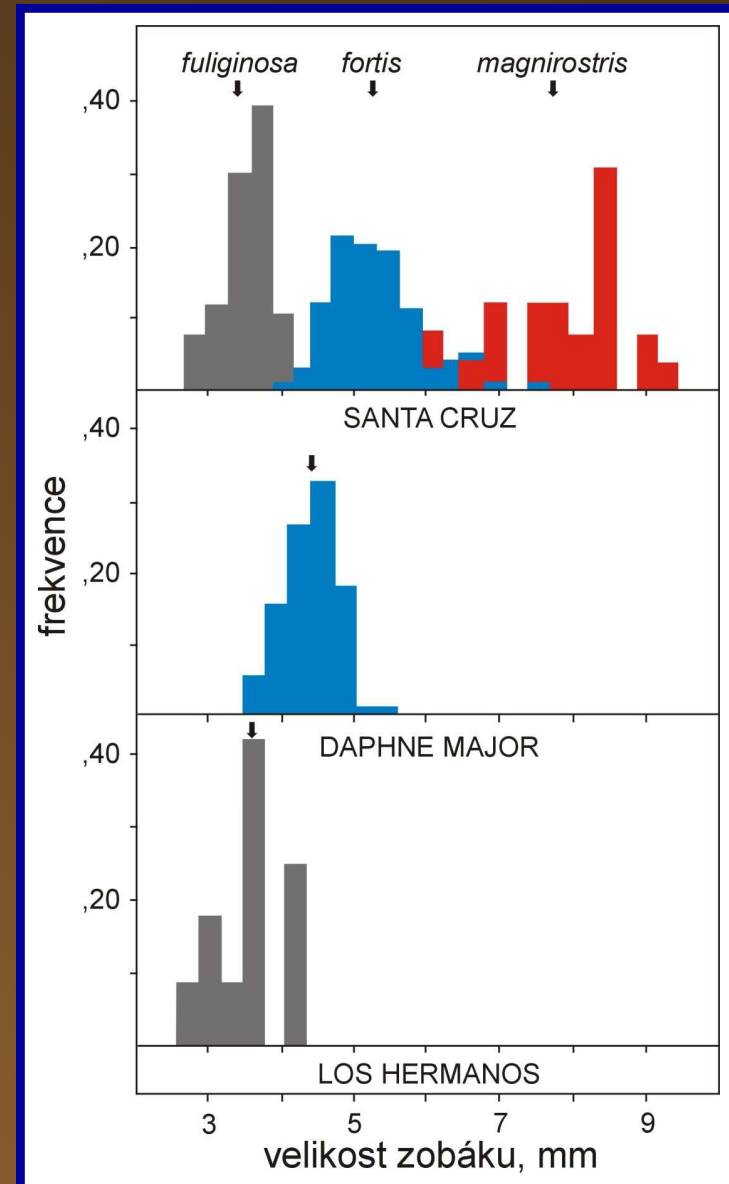
# Galapáňské ostrovy - evoluce v praxi

## Mechanismy speciace

- sexuální dimorfismus vedl u pňnkav k pravděpodobnějšimu vyššimu přežívaní samců (samci / samice = 5-6 / 1)
- sexuální selekce - výběr samce v závislosti na velikosti zobáku

## Závěr k procesu makroevoluce

- žádná významná změna se neodehrává, pokud existují naprosto vyhovující podmínky pro přežití
- evoluční změny jsou spojeny s nepříznivými a dlouhotrvajícími změnami prostředí
- absence dlouhodobých evolučních trendů (vedoucích k makroevoluci) souvisí s omezenou dobou přímého studia a omezeným stářím paleontologického záznamu



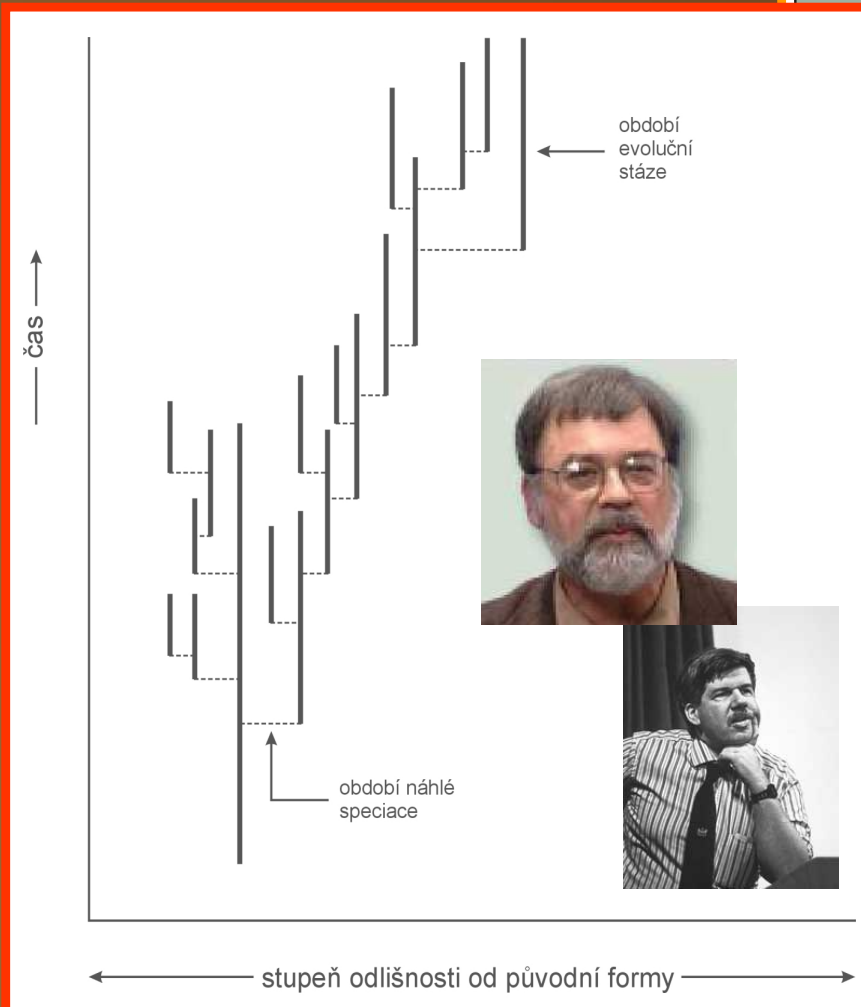
Minimalizaci kompetice mezi více druhy jednoho rodu je dána odlišnými potravními požadavky.



# Teorie přerušovaných rovnováh

## „Punctuated equilibria“

- geologicky náhlé rozlišení druhů při jejich vzniku, pak období evoluční stáze



	<i>Acernaspis</i>	<i>Ananaspis</i>	<i>Paciphacops</i>	<i>Viaphacops</i>	<i>Phacops</i>	
givet						devon
eifel						
en						
n						
blí / w						
ock						silur
lovery						

Stratigrafický rozsah lépe známých druhů 5 rodů podčeledi Phacopinae podle Eldredge.

- mikroevoluce - diferenční příspěvek schopných jedinců ke složení příští generace
- vznik druhů cestou zásadnějších genetických změn (genetický drift)
- makroevoluce je výsledkem mezidruhové selekce

Charakter evoluce ve smyslu teorie přerušovaných rovnováh („punctuated equilibria“) podle Goulda.

# Teorie přerušovaných rovnováh

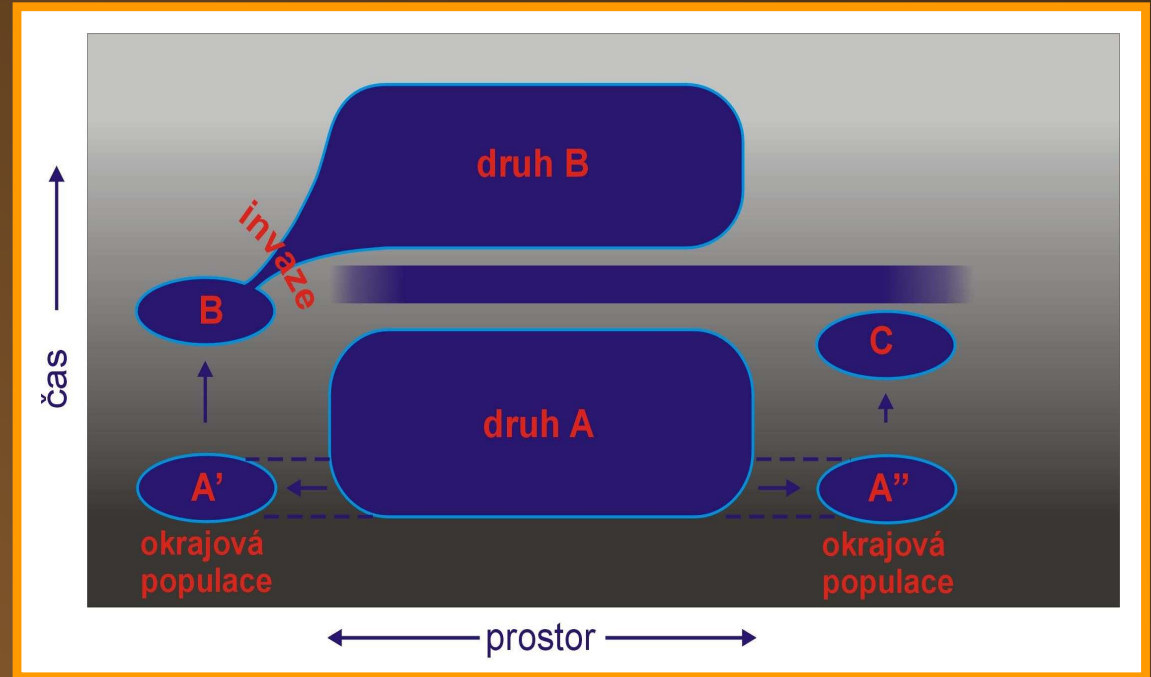
## Problematika času, frekvence speciací

Časové úrovně

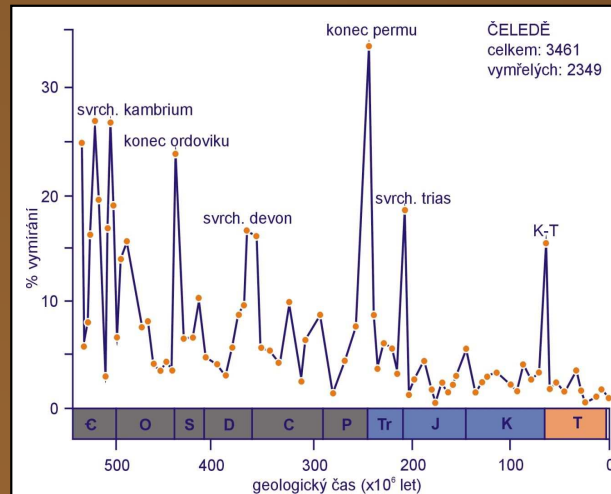
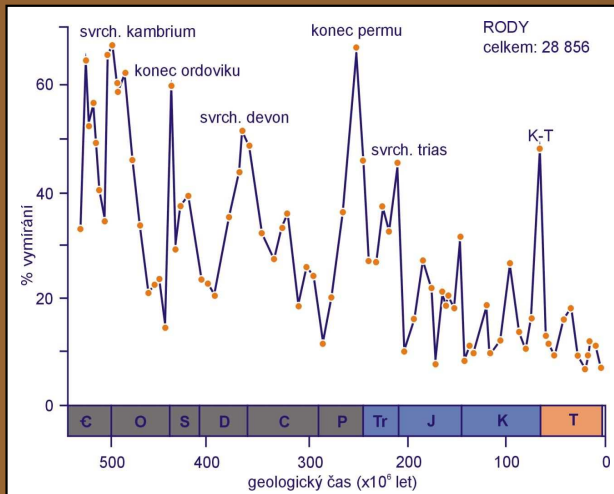
„Ekologické momenty“ - změny v krátkých časových úsecích existence druhu.

„Normální geologický čas“ - mezi dvěma epizodami masového vymírání.

Čas mezi periodickými katastrofickými obdobími ve vývoj biosféry.



Peripatrická speciace, kterou si teorie přerušovaných rovnováh představuje vznik nového druhu.

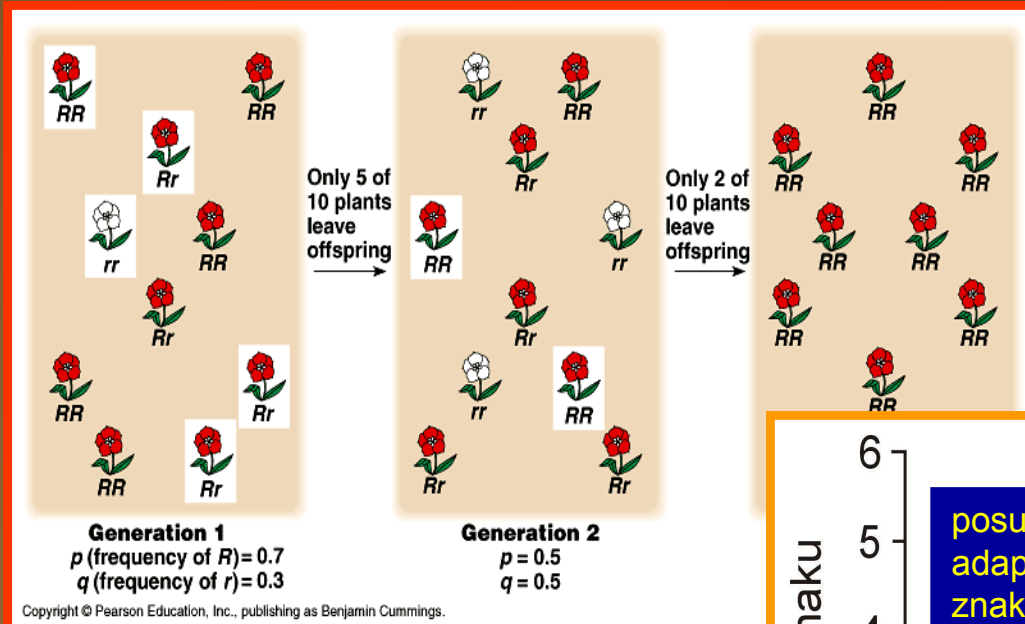


- každoročně vymře přibližně 2,5 druhů, přibližně (se zaokrouhlením) vzniknou 3 nové druhy
- $1 \times 10^7$  přepokládaných existujících druhů, známo však pouze 20%

Po obdobích masových vymírání nastává rychlá speciace, počet nově vzniklých taxonů se snižuje.

# Teorie přerušovaných rovnováh

## Genetický drift



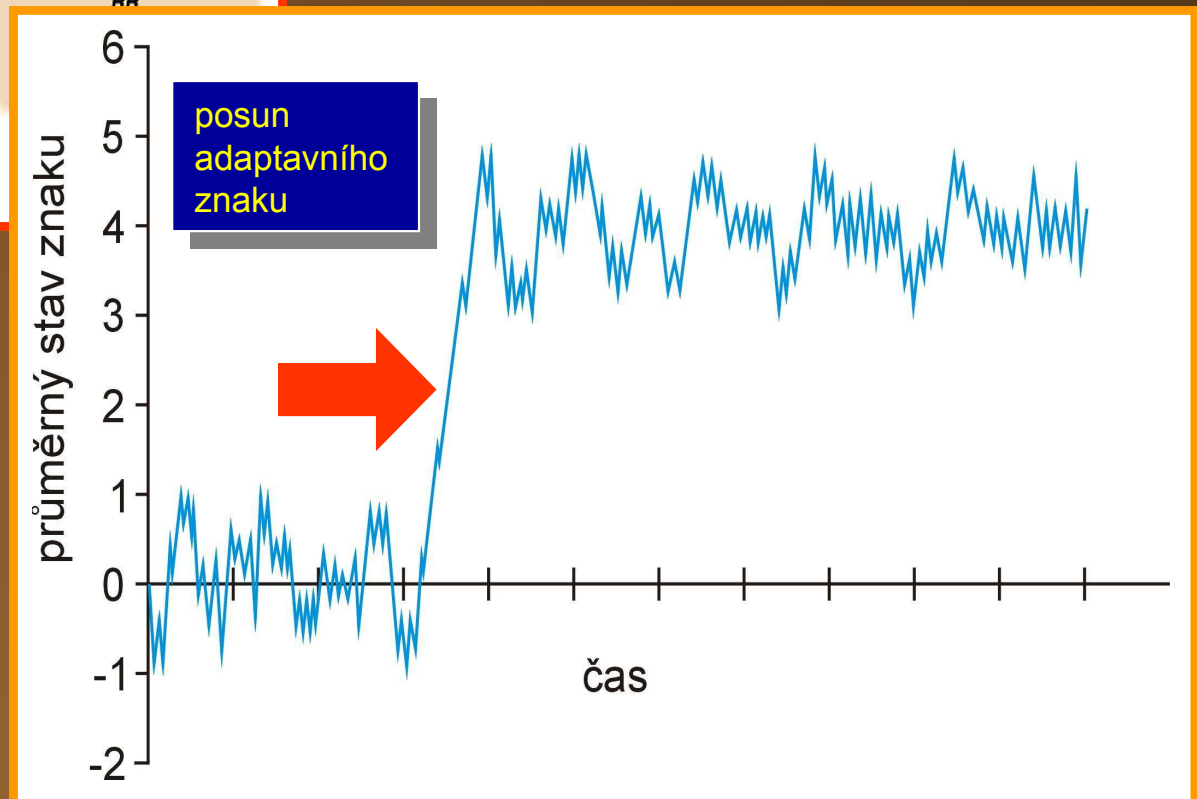
- klíčovým bodem rektangulární evoluce jsou náhodné genetické změny v počátečních fázích vývoje druhů a selekční pochody mezi druhy
- genetický drift - klíčové změny ve frekvenci genů, které nejsou způsobeny selekcí, imigrací či mutacemi

Mechanismus genetického driftu spočívá v náhlém genetickém posunu uvnitř populací.

- rektangulární evoluci lze očekávat v případech, že změna prostředí zahrnuje:

1. Vzrůst relativní váhy vhodných adaptivních znaků

2. Snížení výrazného rozdílu mezi dvěma vhodnými úrovněmi



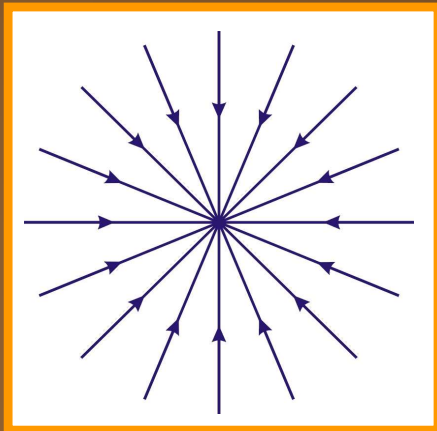
Náhodná fenotypická evoluce a charakter předvídané evoluční změny mezi dvěma adaptivními úrovněmi.



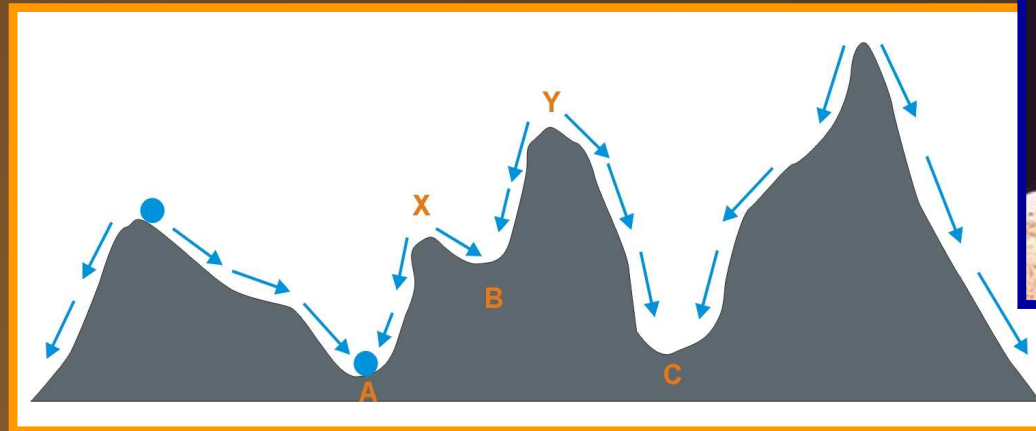
# Teorie přerušovaných rovnováh

## Dynamická stabilita systému

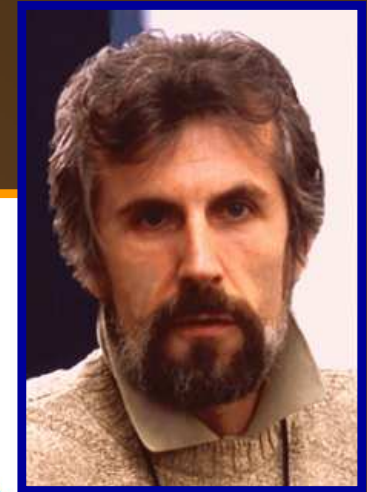
- **atraktory** - části dynamického systému, systém do nich vstupuje, avšak neopouští je



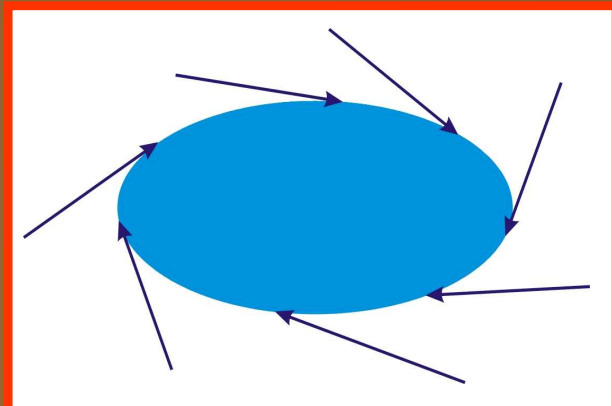
Bodový atraktor - šipky představují trajektorii systému z různých bodů, ale setkávají se ve stejném rovnovážném bodu.



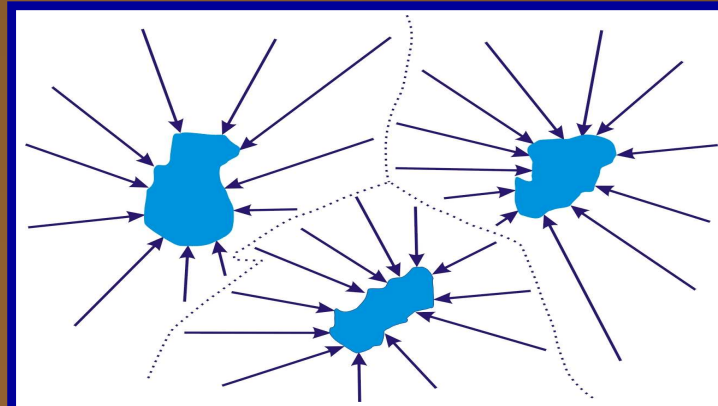
„Fitness landscape“ - šipky ukatují směr pohybu systému. Výška je nepřímo úměrná potenciálu systému. A - má větší stabilitu než B. A, B, C - lokální minima systému tvořená působením tzv. atraktorů.



Francis Heylighen.



Nelineární systém - zesilovány jsou rozdíly v silách působících v systému.



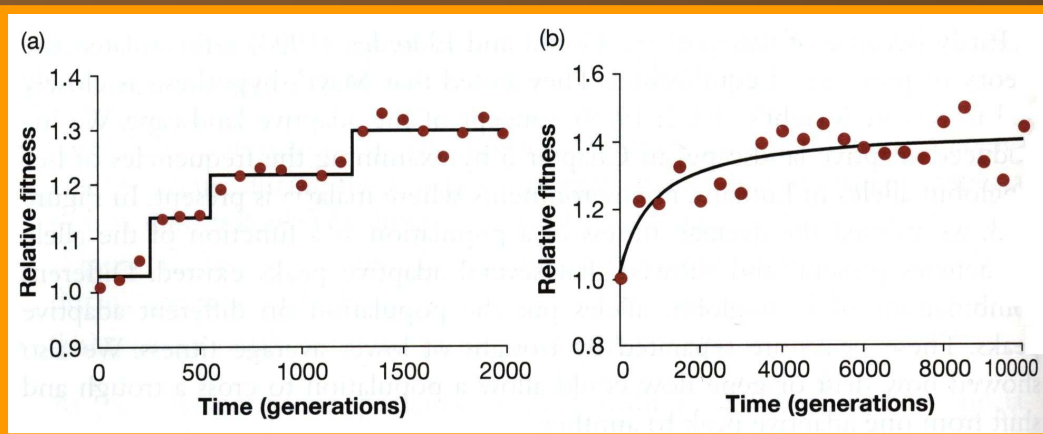
Tři atraktory s trajektoriemi sil systému mířících do nich. Hranice mezi atraktory - tečkovaně

- **bifurkace** - hranice oddělující dva atraktory. Na hranici se systém chová chaoticky, uvnitř atraktorů je systém stabilní
- počet atraktorů vzrůstá se vzrůstajícím stresem

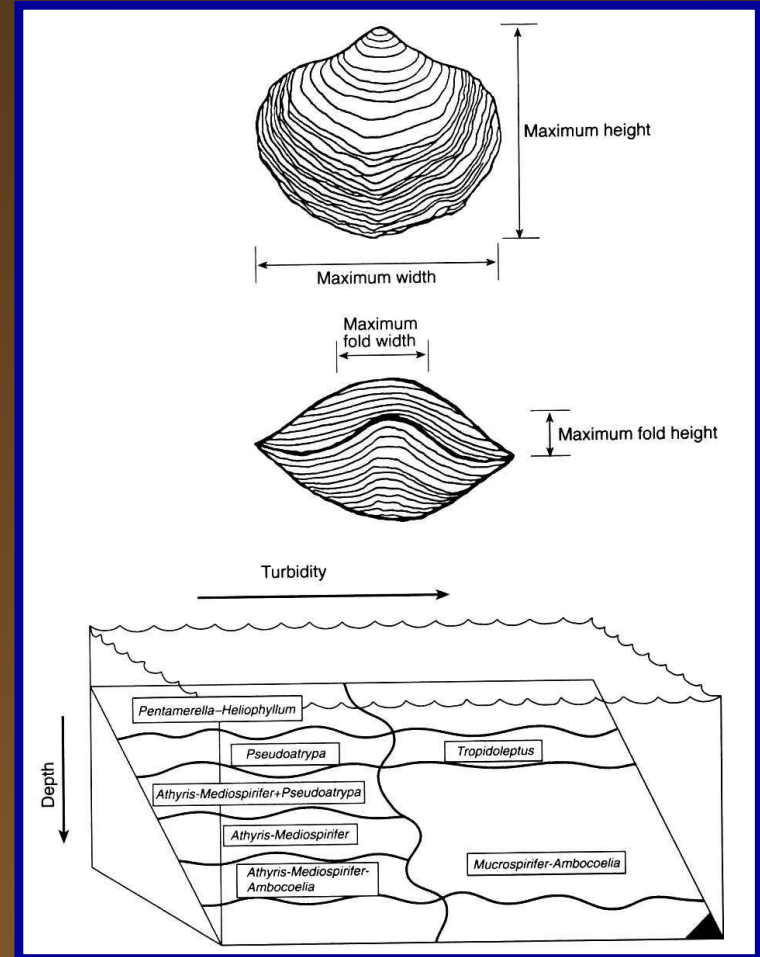
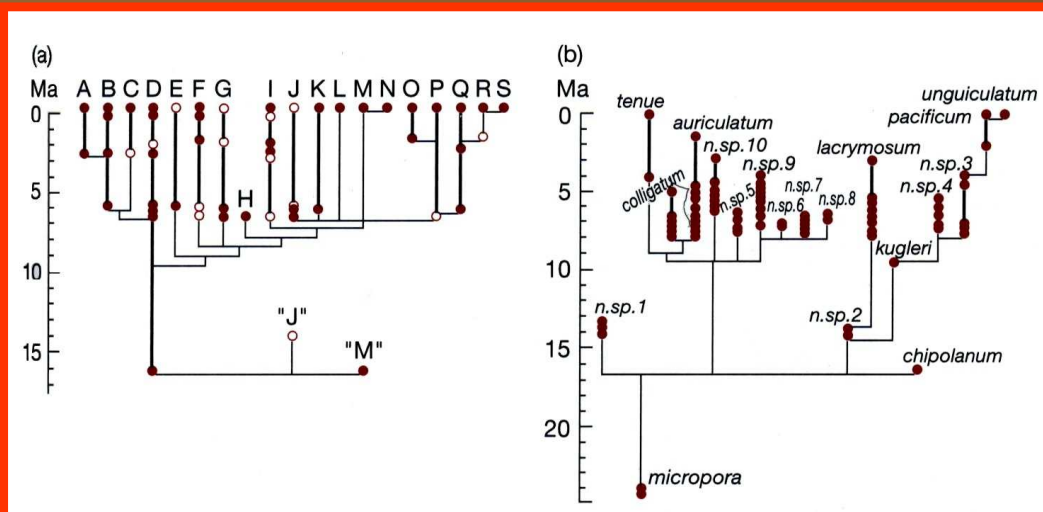
# Teorie přerušovaných rovnováh

## Problematika stází

- stáze - zpravidla následuje po období rychlé speciace
- fenotypická variabilita v průběhu stáze kolísá okolo střední hodnoty
- punktualisté předpokládají 99% délky existence druhu v období stáze



Punktualistický a gradualistický vývoj stejného souboru znaků.



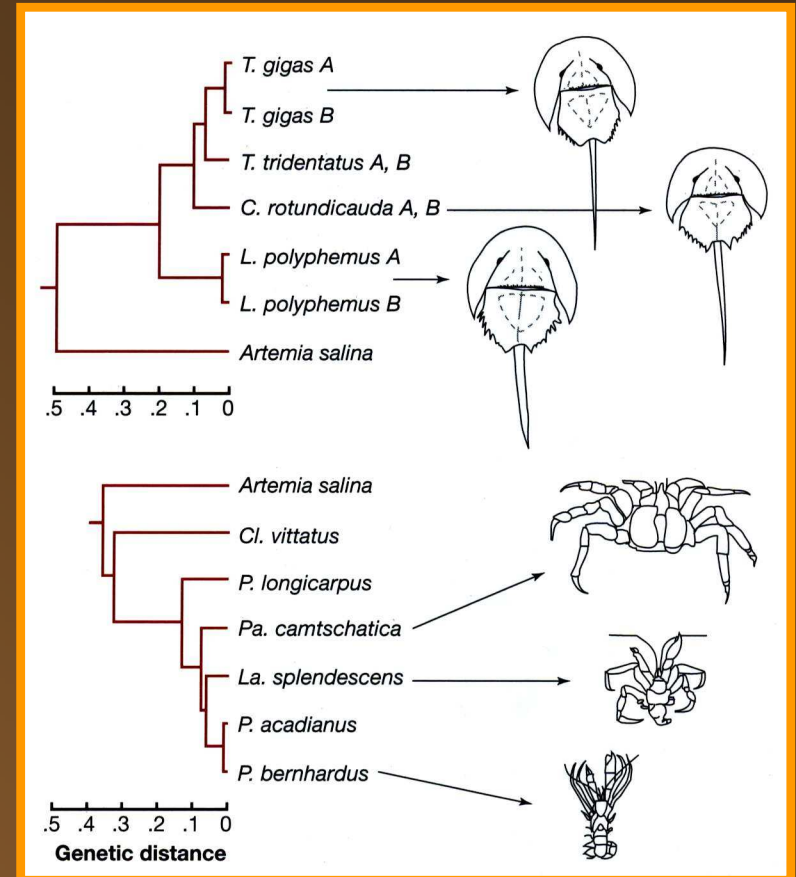
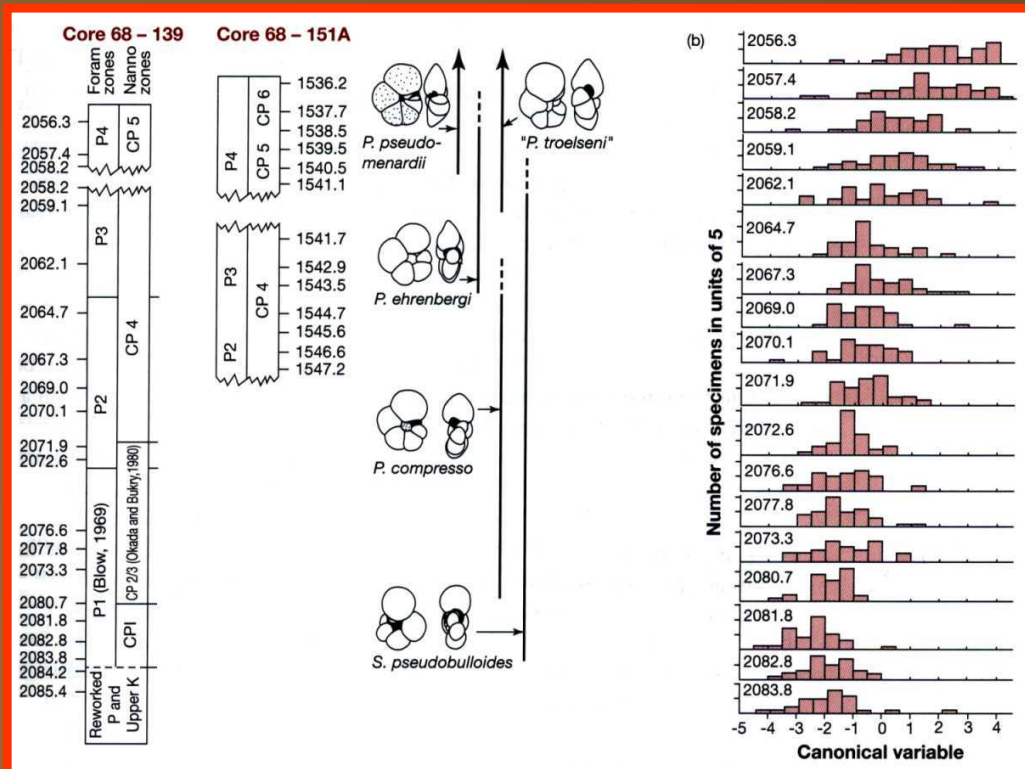
Metrická měření schránek devonských brachiopodů druhu *Mediospirifer audaculum* v průběhu 5 mil. let neukázala žádné morfologické změny.

U mechovek rodu *Metrarabdotos* se v průběhu 4,5 mil. let ukázal graduální vývoj pouze u několika znaků.

# Gradualismus versus punktualismus

## Závěr

- stáze ve vývoji existují a byly prokázány
- evoluce nejspíše probíhá jak podle gradualistického, tak i podle punktualistického modelu
- základní rozpor mezi gradualistickým a punktualistickým pohledem na evoluci tkví v odpovídajícím časovém měřítku



Genetická a morfologická změna dvou kládů členovců. Ačkoliv molekulární studia ukázala u obou linií značnou diferenci, morfologicky jsou zástupci ostrorepů přibližně konstantní.

Evoluční stáze je základním faktem, jehož vysvětlení se nová syntéza vyhýbá a teorie přerušovaných rovnováh ji řeší.

Jeden z příkladů paleontologicky doloženého graduálního vývoje (foraminifery).



## **Použitá literatura**

- Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R., 1997: Ekologie - jedinci, populace, společenstva. - 1-949. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc.
- Carroll, R. L., 1988: Vertebrate Paleontology and Evolution. - 1-698, W. H. Freeman and Company, New York.
- Carroll, R. L., 1997: Patterns and Processes of Vertebrate Evolution. - 1-448. Cambridge University Press, Cambridge.
- Fejfar, O. 1989: Zkamenělá minulost. - 1-304. Albatros, Praha.
- Freeman, S., Herron, J. S., 1998: Evolutionary analysis. - 1-786. Prentice Hall, New Jersey.
- Kemp, T. S., 1999: Fossils and Evolution. - 1-284. Oxford University Press, Oxford.
- Levinton, J. S., 2001: Genetics, Paleontology, and Macroevolution. - 1-617. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mayr, E., Ashlock, P. A., 1992: Principles of Systematic Zoology. - 1-433. McGraw-Hill, Inc.
- Nečas, O. et al., 2000: Obecná biologie pro lékařské fakulty. - 1-554. H&H, Jinočany.
- Pokorný, V. a kol., 1992: Všeobecná paleontologie. - 1-296. Univerzita Karlova, Praha.
- Sepkoski, J. J., 1999: Rates of speciation in the fossil record. - In R. M. May and A. E. Magurran (Eds.): Evolution of Biological Diversity, 260-282. Oxford University Press, Oxford.
- Turner, G. F., 1999: Explosive speciation of African cichlid fishes. - In R. M. May and A. E. Magurran (Eds.): Evolution of Biological Diversity, 113-129. Oxford University Press, Oxford.