

1. Evoluce a evoluční biologie

1.2 EVOLUCE A EVOLUČNÍ BIOLOGIE

1.2.1 Biologická evoluce

Co je evoluce?

Pojem „evoluce“ pochází z latinského *evolvere*, „rozevřít“ (tj. odkrýt či manifestovat skrytý potenciál). Pravděpodobně jako první tento termín použil roku 1774 švýcarský polyhistor, právník, básník, botanik a fyziolog Albrecht von Haller (1708-1777) k popisu vývoje jedince z vajíčka:

Avšak teorie evoluce navržená Swammerdamem a Malpighim převládá téměř všude. [*Sed evolutionem theoria fere ubique obtinet Swammerdamio et Malpighio proposita.*]...Většina těchto lidí učí, že ve vajíčku je ve skutečnosti přítomen zárodek, nebo úplný lidský organismus... A nemálo z nich říká, že všechna lidská těla byla stvořena plně vyvinutá a složena do Evina vaječnicku a že tato těla se vlivem tělních výživných šťáv zvětšují dokud nedorostou do tvaru a velikosti zvířat.

Z uvedeného citátu je zřejmé, že původně termín evoluce znamenal v podstatě vývoj individuálního embrya, většinou ovšem v duchu tehdy převládajícího preformistického učení (preformismus byl názor, že v zárodku je přítomen miniaturní, předem plně utvořený jedinec a k jeho vývinu v dospělce je nutná pouze výživa). Teprve postupně se význam slova začal měnit a v dnešním smyslu se ho začalo používat přibližně až ve 2. polovině 19. století (H. Spencer, Ch. Lyell).

Co je tedy evoluce? V nejšířším smyslu evoluce znamená *změnu* skupin jakýchkoli entit v čase. Někdy proto můžeme hovořit o evoluci jazyků, technologií, automobilů, počítačových programů nebo dokonce vědeckých teorií. Evoluční biologie se zabývá studiem zákonitostí *biologické (organické) evoluce*, která může být stručně definována jako *geneticky podmíněná a dědičná změna vlastností organismů mezi generacemi*. „Vlastnosti“ rozumíme jak stavbu, funkci a organizaci organismů nebo jejich částí, tak jejich chování a vzájemné vztahy. Ne všechny biologické změny však můžeme řadit do biologické evoluce. Například vývojové změny během života jedince nejsou evolucí (proto se ve druhé části definice objevuje dodatek „mezi generacemi“). Také změny ve složení ekosystémů, tvořených skupinami druhů, nelze považovat za evoluci.

Jaké jsou vlastnosti systémů podléhajících evoluci? Především biologická evoluce se týká *živých* systémů, tedy systémů živých organismů. Vlastnostmi živých soustav se budeme zabývat v kapitole 17, zde se proto omezíme pouze na některé jejich aspekty. Biologické evoluci podléhají systémy strukturně *poměrně komplexní*, z termodynamického hlediska *otevřené a disipativní* (tj. systémy, které rozptylují [disipují] jimi protékající energii do okolí, na jehož úkor snižují svou neuspořádanost [entropii], a současně vytvářejí nejrůznější makroskopické struktury), systémy schopné kumulovat změny, vyvíjet se. Schopnost *kumulace změn* mohou mít jen *systémy s pamětí*, jejichž chování na rozdíl od *systémů bez paměti* nezávisí pouze na

momentální kombinaci vstupních signálů, ale také na souboru signálů, se kterými se setkaly v minulosti. Systémy bez paměti se mohou měnit pouze tehdy, dojde-li ke změně vstupujících informací. Např. zahřejeme-li roztok soli ve vodě, krystaly se rozpustí, při jeho ochlazení se opět vytvoří, aniž by došlo ke změně jejich struktury a to tak dlouho, dokud budeme experiment opakovat. Uvedené vlastnosti však nejsou výlučně pouze pro živé systémy, jde tedy o podmínky nutné, nikoli však dostačující.

Nejdůležitější vlastností živých soustav je jejich *účelné (adaptivní) uspořádání*. Pojem adaptace si můžeme ozřejmit na příkladu datlovitých ptáků. Jejich silný, charakteristicky tvarovaný zobák jim umožňuje vytesat do kmene stromu díru a pomocí dlouhého svalnatého jazyka hledat hmyz žijící pod kůrou, housenky vylíhlé ve dřevě, nebo stromovou mízu. Jsou také obdařeni silným ocasem s tuhými ocasními pery, který využívají jako oporu, a krátkýma nohama s dlouhými zahnutými drápkami, sloužícími k zachycení na kůře. U datlovitých se dokonce vyskytuje i zvláštní typ přepeření, při kterém se centrální ocasní pera vyměňují jako poslední. Všechny tyto adaptace datlům slouží k uspokojení jedné z nezákladnějších životních potřeb – zajištění přísunu potravy. Jiným příkladem může být např. krycí zbarvení živočichů nebo mimetické napodobování neživých předmětů některými druhy hmyzu. Adaptace jsou v živé přírodě skutečně všudypřítomné a neomezují se pouze na vnější morfologické znaky, ale mohou se týkat i vnitřních orgánů, chování, fyziologických procesů nebo částí molekul, ačkoli jak uvidíme dále, zdaleka ne všechny vlastnosti jsou skutečně adaptivní.

Jestliže jsou živé systémy účelně uspořádány, nutně se musíme ptát po příčinách této uspořádanosti. Vysvětlením je působení *přírodního výběru*, který ze dvou či více dědičných variant vybírá ty, které svého nositele nějakým způsobem zvýhodňují před ostatními, jinými slovy které jsou pro něho *účelné*. Dědičnost genetických variant je přitom jednou z nutných podmínek pro fungování přírodního výběru. Navíc musí jít o dědičnost *neomezenou*, která je teoreticky schopná věrného přenosu nekonečného množství informací po dlouhou dobu (např. nukleové kyseliny), na rozdíl od *omezené dědičnosti*, jejíž schopnost předávání informací je kvantitativně i časově omezena.

Jednou z nejcharakterističtějších vlastností evoluce je **kladogeneze**, štěpení linií ze společného předka. Mezi populacemi dochází k postupnému genetickému rozrůžňování a divergenci až ke vzniku nových druhů, které dále divergují. Podobně dochází k větvení větších skupin (čeledí, řádů). Některé evoluční linie vymírají, jindy mohou linie naopak splývat a evoluce tak může nabývat retikulární charakter.

Co evoluce není

Stejně jako většina důležitých pojmů, byla i evoluce používána jako logický základ nebo odůvodnění filozofických, etických a sociálních názorů. Snažíme-li se proto vymezit pojem biologické evoluce, musíme se alespoň ve stručnosti zmínit o některých jeho chybných výkladech, které se objevily v Darwinově době, stejně jako jsou notoricky opakovány i v současnosti. Jestliže o přírodním výběru hovoříme jako o *deterministickém* (nenáhodném) procesu, míníme tím pouze to, že pokud známe relativní zdatnost každého jednotlivce v populaci, můžeme – *za určitých podmínek* – odhadnout, který z nich zanechá nejpočetnější či nejzdatnější potomstvo. Jinak ovšem biologická evoluce nese všechny znaky *náhodného, stochastického* procesu. Především je to dáno tím, že nové varianty (mutace) vznikají zcela náhodně, bez ohledu na užitečnost nebo škodlivost svých účinků. Kromě selekce se navíc mohou uplatňovat i mechanismy čistě náhodné (viz kap. 5), které působí bez ohledu na výhodnost nové mutace. Vzhledem k tomu, že biologická evoluce je procesem dlouhodobým, účinky náhodných procesů se kumulují a zesilují.

Současně však přírodní výběr, ani žádný jiný evoluční mechanismus není nadán prozřetelností, není schopen předvídat a vybavit organismy pro přežití v budoucích podmínkách. V tomto ohledu říkáme, že selekce i celá evoluce je *oportunistická*, tzn. že postupuje mechanicky podle současných podmínek. Existuje celá řada příkladů podivuhodných adaptací, pro které bychom jinak jen těžko našli logické vysvětlení. Například zatímco primáti dokáží manipulovat s předměty díky protistojnému palci, u pandy velké, živící se bambusovými výhonky, nedošlo k podobné zručnosti změnou polohy některého z prstů již existujících, ale vznikem přídatné zápěstní kůstky, která tak vytvořila jakýsi šestý „prst“ v podobě „falešného palce“. O tom, že evoluce postupuje oportunisticky postupnou úpravou stávajících struktur, svědčí i skutečnost, že i když došlo během vývoje obratlovců ke vzniku křídla celkem třikrát, u ptakoještěřů, ptáků a savců (letouni, *Chiroptera*), nikdy nebyl použit týž stavební plán: u netopýra je létací blána natažena mezi čtyřmi prsty, zatímco u ptakoještěřů k opoře blány vystačil prst jediný a u ptáků došlo ke vzniku křídla dokonce částečnou redukcí přední končetiny a vytvoření létací plochy pomocí per.

Známý britský evoluční biolog R. Dawkins například přírodní výběr přirovnává ke konstruktérovi, který stojí před úkolem sestavit z vrtulového dvojplošníku proudovou stíhačku. Lidský konstruktér by

logicky postupoval tak, že by zahrnul všechna předešlá konstrukční řešení a snažil se vytvořit nový stroj *de novo* na základě svých zpřesněných znalostí. Jeho evoluční kolega je však omezen tím, že v každém kroku smí vyměnit vždy jen jednu součástku a letoun přitom nejen nesmí ztratit schopnost letu, ale dokonce musí mít lepší letové vlastnosti než stroj předcházející. Je zřejmé, že výsledky obou konstruktérů by se radikálně lišily a „výrobek“ evolučního konstruktéra by byl na hony vzdálen dnešním letadlům.

Evoluční oportunistismus se však nemusí omezovat jen na morfologické znaky a evoluční procesy nemusí nutně vést k pozitivnímu výsledku. V některých případech mohou mít účinky selekce dalekosáhlé důsledky, vedoucí až k zániku populace nebo celého druhu. Na Long Islandu v New Yorku například skupina amerických vědců sledovala populaci jistého druhu mýry, jejíž housenky parazitují na okrasných i ovocných stromech. Na podzim, v době líhnutí dospělců, začnou samice šplhat po stromech vzhůru a zanechávat feromonové stopy, lákající samce. Některé z nich použijí samčí sperma k oplození svých vajíček a produkci samčího i samičího potomstva, avšak většina samic sperma tímto způsobem nepoužije. Jejich potomstvo je potom geneticky identické s matkou a vždy jen samičího pohlaví. Tyto samice však nemohou klást vajíčka bez předchozího spáření, jinými slovy využívají samčí sperma pouze ke stimulaci kladení vajíček a chovají se tedy jako „sexuální parazit“. Neschopnost samců tyto „parazitické“ samice odhalit a na druhé straně neschopnost těchto samiček zbavit se své závislosti na samcích ukazuje na skutečnost, že přírodní výběr postupuje pomalými kroky a nevytváří vhodné adaptace „na počkání“. To ovšem nebyl konec historie, protože popisovaná situace mířila k mnohem zajímavějšímu evolučnímu důsledku, vedoucímu takřka k úplnému zániku celé populace: protože podvodné samice měly pouze samičí potomstvo, existoval v populaci vždy jen jeden samec na zhruba sto samiček a tento nepoměr se stále zvětšoval až do momentu, kdy prakticky žádná samice nedokázala klást vajíčka. Tento příklad konfliktu mezi zájmy samců a samic na straně jedné a mezi zájmy jedince a celé populace na straně druhé názorně ukazuje, že příroda není rájem harmonicky vyvážených vztahů, jak je často prezentováno, a především že evoluce *postrádá jakýkoli záměr či cíl – dokonce ani přežití populace nebo celého druhu*.

Odstraňování méně zdatných jedinců, zánik populací přemnožených hlodavců či migrujících sarančí nebo druhů hnaných do „slepé uličky“ potravní či jinou specializací a vymírající při změně prostředí, vedl některé Darwinovy oponenty k tvrzení, že evoluce je „krutá“ („red in tooth and claw“), nebo dokonce že přírodní výběr je „amorální“. Evoluce musí mít podle jejich antropomorfního názoru nějaký smysl. Názor, že vše se děje za určitým účelem, se označuje jako **teleologie**. Někteří spatřovali smysl evoluce v automatickém „pokroku“ od „nižších“ forem k „vyšším“. Je ovšem velmi těžké definovat kritéria dělení na nižší a vyšší organismy a Darwin sám se tomuto pokusu snažil vyhnout. (Podrobnější diskuse o pojetí absolutního a relativního pokroku v evolučním myšlení by jistě byla inspirativní, bohužel však sahá za rámec těchto skript.) Pokud tento samovolný a nevyhnutelný „progresivní“ proces směřuje k předem danému cíli, hovoříme o **finalismu**. Za klasický příklad teleologie a finalismu můžeme považovat křesťanství; v novějších dějinách byl vášnivým zastáncem finalismu známý francouzský paleontolog a jezuitský kněz **Pierre Teilhard de Chardin** [teilár d šardén], který konečný stav nazýval „bodem omega“.

Druhým extrémem v diskusi o „morálnosti“ vs. „amorálnosti“ evoluce byla interpretace přírodního výběru jako morálně oprávněného „přírodního zákona“, kterým by se mělo řídit lidské chování. Tento tzv. „naturalistický omyl“, jehož kořeny sahají až do středověké scholastiky, je postaven na názoru, že co je „přirozené“, je „dobré“, a zaměňuje sloveso *je* za *mělo by být*. Toto naprosto chybné chápání evoluce se odrazilo jak v některých filozofických, politických a sociálních idejích a systémech (např. v marxismu a sociálním darwinismu, viz pasáž o přijetí Darwinovy teorie v kapitole 1.2.3), tak i v názorech některých evolučních biologů. Kupříkladu kníže Kropotkin, kritik zdůrazňování „sobeckého“ jednání jednotlivců v boji o život, poukazyval na kooperativní chování sociálních živočichů jakožto morálního imperativu pro budování kooperativnějších ekonomických institucí. Julian Huxley, jeden ze spoluvůrců syntetické teorie evoluční biologie (kap. 1.2.4), se v duchu svého progresivistického přesvědčení zase snažil vytvořit novou „evoluční etiku“, která by vedla k vyšší uvědomělosti a humanismu.

Pokud bychom měli stručně shrnout vlastnosti biologické evoluce, mohli bychom říci, že *evoluce je z hlediska budoucího směřování náhodný a oportunistický proces štěpení a vzájemné divergence linií ze společného předka, na kterém se podílejí jak náhodné a pravděpodobnostní procesy, tak i zákonité, nenáhodné mechanismy. Není ani morální, ani amorální (ve skutečnosti je „nemorální“ ve smyslu absence jakýchkoli morálních kritérií), nemá žádný záměr (ani přežití druhu), není progresivistická a nesměřuje ke žádnému cíli (vzniku člověka, „bodu omega“ apod.), není ani přirozená, ani nepřirozená, ani sobecká, ani nesobecká*.

1.2.2 Evoluční biologie a její struktura

Evoluční biologie se snaží řešit dvě základní otázky, ze kterých se odvíjejí všechny další dílčí otázky:

1. Jaká je *historie života*? Dokážeme popsat historickou posloupnost evolučních dějů včetně vzniku, vývoje a zániku milionů druhů v přírodě?
2. Jaké jsou *mechanismy evoluce*? Lze pochopit a popsat příčiny podmiňující historii života, např. mechanismy genetických změn, vznik druhů a jejich charakteristických vlastností, rozdíly v rychlosti evoluce mezi evolučními liniemi, příčiny vymírání?

Stejně jako obecně celou biologii si rovněž evoluční biologii můžeme rozdělit na několik podoborů a to jednak podle hlavních skupin studovaných organismů (tj. taxonomicky) a jednak podle typu kladených otázek a metod, používaných k jejich zodpovězení (tj. konceptně).

Důležitou součástí evoluční biologie je studium jednotlivých skupin organismů. Ty zkoumají (na různých úrovních) obory jako je např. botanika, mikrobiologie, entomologie, herpetologie, parazitologie nebo virologie. Znalost taxonomie, fylogeneze či biologických vlastností určité skupiny organismů výraznou měrou přispívá nejen k pochopení evoluční historie, ale v řadě případů i jejich příčin. Často totiž nepostačuje studium tzv. „modelových“ objektů jako např. bakterie *Escherichia coli*, octomilka (*Drosophila melanogaster*), kvasinka (*Saccharomyces cerevisiae*), kukuřice (*Zea mays*), drápatka (*Xenopus laevis*) nebo laboratorní myš; chceme-li studovat interakce mezi parazitem a jeho hostitelem, zvláštnosti rozmnožovacího chování, způsoby vzniku nových druhů, evoluci kooperativního chování, musíme vycházet z výsledků studia „taxonově-orientovaných“ biologů.

Konceptně lze evoluční biologii rozčlenit na řadu dílčích oborů, blízké příbuzných oborům s evoluční biologii přímo nesouvisejících. *Systematika* studuje 1. diverzitu života, 2. fylogenetické vztahy mezi organismy nebo skupinami organismů a 3. snaží se je klasifikovat do vyšších kategorických skupin. Ústředním bodem je studium proměnlivosti v přírodě, které napomáhá odhalovat příbuzenské vztahy a tím i evoluční historii linií od společného předka po současné formy. Informace o evolučních změnách znaků, které jednotlivé organismy charakterizují, současně přispívá k pochopení evolučních mechanismů a naopak znalosti příčinných souvislostí nám mohou přinést cenné znalosti, nezbytné pro odhalování vztahů mezi organismy (například teorie molekulární evoluce, odvozená z populační genetiky, zpětně výrazně přispěla k současným pokrokům na poli fylogenetické analýzy).

Paleobiologie využívá fosilní záznam ke studiu historie organismů a jejich životního prostředí. Snaží se 1. odhalovat změny v charakteristických znacích vybraných linií a vztahy mezi nimi, 2. poskytnout absolutní časové měřítko evolučních dějů a tím dokumentovat rychlost evoluce a 3. analyzovat změny v biologické rozmanitosti v důsledku vzniku taxonů a jejich vymírání. Paleobiologie úzce souvisí se systematikou, avšak na rozdíl od ní je (jako jediná biologická disciplína) schopna poskytnout absolutní časový rámec evoluční historie a přímé důkazy o dřívější existenci nyní vymřelých organismů a jejich prostředí. Souhrnně lze říci, že oba uvedené obory studují *historii* evoluce.

Populační genetiky studuje genetickou proměnlivost a dynamiku genetických změn v populacích a mezi populacemi. Vychází při tom jak z matematické teorie, tak i empirických studií a experimentů. Předmětem studia populační genetiky jsou účinky mutace, migrace, přírodního výběru, náhodných procesů a izolace, tedy mechanismů, které vedou ke vzniku adaptací, genetickému rozrůžňování populací a vzniku nových druhů (specií). Spolu se studiem vzniku genetické proměnlivosti a evoluce genomu a rozmnožovacích systémů tvoří součást *evoluční genetiky*.

Evoluční vývojová biologie se zabývá změnami v ontogenetickém vývoji, které se projevují v rozdílech ve fenotypu jednotlivých druhů. Díky pokrokům ve znalosti vývojových mechanismů (především na molekulární úrovni) je tato disciplína v současnosti jedním z nejprogresivnějších podoborů evoluční biologie.

Evoluční ekologie se snaží odhalit vznik a vývoj různých ekologických vlastností druhů („life-history“ parametry, potravní specializace) a mezidruhových interakcí, stejně jako vliv evolučních pochodů na složení společenstev. Její součástí je rovněž *ekologická genetiky*, studující jakým způsobem je genetické složení populací ovlivňováno faktory vnějšího prostředí.

Kromě výše zmíněných oborů došlo v současné době ke vzniku či rozvoji vědních disciplín, které se snaží aplikovat evoluční principy na studium nejrůznějších *typů* znaků: např. *molekulární evoluce* se zabývá proměnlivostí a evolučními změnami v počtu, struktuře a uspořádání genů a jejich nukleotidových sekvencí a jak bylo zmíněno výše, současně poskytuje důležité nástroje při zkoumání evoluční historie. *Evoluční fyziologie* a *evoluční morfologie* studují vznik a vývoj biochemických, fyziologických a morfologických adaptací. *Behaviorální ekologie* (někdy také nazývaná *sociobiologie*) se zabývá studiem příčin a mechanismů vzniku jednotlivých rysů chování živočichů a jejich evolučním vývojem; patří sem i výzkum chování člověka, který bývá označován různými termíny, např. *evoluční psychologie* či *evoluční psychiatrie*.

1.3 STRUČNÁ HISTORIE EVOLUČNÍHO MYŠLENÍ

Za počátek evoluční biologie se obecně považuje rok 1859, kdy Charles Darwin vydal svoji knihu *O původu druhů*. Je však samozřejmé, že myšlenky o proměnlivosti druhů jsou mnohem starší a dokonce i idea přírodního výběru, která je oprávněně považována za největší Darwinův přínos, se v různých zárodečných podobách objevovala již u některých jeho předchůdců. Sám Darwin zaznamenal na 20 autorů, kteří se nějakým způsobem zabývali evolucí¹. Na druhé straně, ačkoli rok 1859 je považován za faktický počátek evoluční biologie a jeden z nejdůležitějších milníků v historii vědy vůbec, stala se tato vědní disciplína – ať už z objektivních či subjektivních příčin – plnohodnotnou profesionální vědou až koncem 40. let 20. století.

V následujícím přehledu si historii evolučního myšlení rozdělíme na čtyři hlavní období:

1. Evoluční myšlení před Darwinem
2. Darwinova evoluční teorie (1859)
3. Přijetí Darwinovy teorie a evoluční biologie na přelomu století (ca. 1880-1920)
4. Moderní syntéza (20.-50. léta) a současný vývoj disciplíny

1.3.1 Evoluční myšlení před Darwinem

Myšlenky o proměnlivosti světa a vývoji druhů lze nalézt již u některých filozofů antického Řecka. Např. **Anaximandros** (6. stol. př. n. l.) tvrdil, že živé bytosti vznikly z vody a že lidé a ostatní živočichové se vyvinuli z ryb. Podobně **Empedokles** (5. stol. př. n. l.) zastával názor, že různé části těla jako končetiny, hlava a další orgány byly náhodně pospojovány, ale pouze některé z těchto kombinací byly životaschopné a přežily do současnosti. Tyto mytologické názory však nehrály v pozdějším vývoji evropského myšlení významnou roli a nelze je označit za předchůdce vědecké teorie evoluce.

Byla to **Plátónova** filozofie světa idejí, dále rozvinutá jeho žákem **Aristotelem**, která byla převzata křesťanskou filozofií a věroukou a vytvořila tak jeden z pilířů západního myšlení a celé západní civilizace vůbec. Bůh jakožto nejvyšší a dokonalá bytost vytvořil během šesti dní stvoření celý živý i neživý svět včetně všech rostlinných a živočišných druhů a člověka. Platónův dokonalý svět idejí existuje v Boží mysli a protože řád je nadřazen chaosu, Boží stvoření musí sledovat určitý plán, v tomto případě posloupnost od neživé přírody, přes rostliny, bezobratlé, nižší a vyšší obratlovce až po člověka, který tvoří mezičlánek mezi živočichy a anděly, tj. mezi světem fyzickým a spirituálním. Tato *Scala Naturae* (stupně či žebřík přírody, neboli **velký řetězec života**, *great chain of being*) musí nutně být kompletní, bez mezer, neměnná a permanentní, protože změna by znamenala nedostatky původního stvoření. Podle této představy nemohly od doby geneze žádné formy života ani vzniknout, ani zaniknout. Názor, založený na doslovném výkladu bible, že všechny druhy vznikly současně a nezávisle, ve stejné podobě jako v současnosti (a že svět je starý zhruba 6000 let), se nazývá **kreacionismus**.

¹ Za zmínku stojí, že i Jan Svatopluk Presl (1791-1849), autor dodnes používaného chemického názvosloví a českých názvů v botanice, zoologii, geologii a paleontologii, se zabýval evolučními myšlenkami. Ve svém Rostlináři např. píše: „Ještě nižádný spytatel neviděl, že by z jednodušších ústrojí, jako jsou nálevníci, vyšší, u příkladu červ a z toho hmyz byl vynikl. Nicméně musíme přijmouti, že takové proměňování se dělo a ještě děje. (...) Toho zponenáhleho přetvořování důkaz jsou ostatky životů v lůně zemním pochované. (...) Příroda tvořící od nejjednodušších začla, pořád po stupních dokonalosti se vznášela a ještě teď se běře“.

Koncem 17. stol. se však v souvislosti s rozvojem vědy a zejména pak s triumfem newtonovské fyziky začal měnit pohled na svět. Na éru vědeckého skepticismu navázalo v následujícím 18. století osvícenství se svojí vírou ve všeobecný pokrok a sílu rozumu. V této atmosféře se postupně začaly objevovat první myšlenky o proměnlivosti živé přírody a zejména o vrozené tendenci člověka k neustálému progresivnímu vývoji. Myšlenka organické evoluce se začala objevovat zhruba od 2. poloviny 18. století, původně ovšem vycházející ze *Scala Naturae*, která však již není statická. Mezi průkopníky patřil švýcarský přírodovědec **Charles Bonnet** a francouzský filozof **Jean-Baptiste Robinet**. Bonnet např. tvrdil, že Bůh na počátku vtělil do každého organismu sadu zárodečných částic, které postupně, v přesně daném pořadí, dávaly vzniknout novým, vyšším formám organismů. Z podobného názoru vycházel i Robinet, který však řetězec života viděl jako kontinuální „provaz“ spíše než diskontinuální stupně. Bezpochyby nejbližší našemu pojetí evoluce v tomto období byl zřejmě nejvýznamnější francouzský přírodovědec 18. století **Georges-Louis Leclerc, hrabě de Buffon** [byfon]. Ve svém mnohasvazkovém díle *Histoire Naturelle*, vydávaném od roku 1749, uvádí, že každý druh obsahuje neměnnou vnitřní „matrici“ (*moule interieur*), která je zodpovědná za jeho typickou podobu. Později uvažoval o tom, že některé blízké příbuzné druhy se vyvinuly ze společného předka, a konečně v roce 1766 dospěl k závěru, že *všechny* druhy téhož rodu mají totožnou matrici, vznikly ze společného předka a byly různým způsobem modifikovány klimatickými faktory.

Velmi vydatné podhoubí zárodků evolučních myšlenek v té době existovalo v Německu. S náznaky evolučního myšlení se můžeme setkat např. u filozofa **Immanuela Kanta**, nejsilněji však byly obsaženy v úvahách tzv. *Naturphilosophen* (doslova „přírodopyskců“). Ačkoli jejich názory, vycházející z nastupujícího období romantismu, byly idealistické, často až mystické a z dnešního hlediska naivní, velmi silně ovlivnily následující generace a celá řada pozdějších evolucionistů se k jejich odkazu hlásila jako k důležitému inspiračnímu zdroji. K nejvýznamnějším představitelům této skupiny patřil **Lorenz Oken**, embryolog, romantik a radikál, který věřil, že život vzniká vlivem přírodních sil, konkrétně přímým působením slunečního záření na mořskou vodu. I proslulý básník a přírodovědec **Johann Wolfgang von Goethe** se zabýval evolučními myšlenkami (mimochodem byl to právě on, který jako první poukázal na to, že lebka savců je složena z modifikovaných obratlů), ale ani on, stejně jako Oken a další němečtí přírodovědci, nemůže být považován za skutečného evolucionistu.

V Británii se na rozdíl od Francie a Německa evolučním myšlenkám příliš nedařilo. Jedinou výraznou postavou byl pouze Darwinův dědeček, **Erasmus Darwin** (1731-1806), provinční lékař, kterého na myšlenku evoluce přivedlo studium fosilií, vykopaných při pracích na novém kanálu v oblasti Midlands. Ve svém veršovaném spisu *Zoönomia* (1794) jako jeden z prvních (vedle Buffona) plně vyjádřil myšlenku organické evoluce a svůj názor také vášnivě hájil. Od většiny tehdejších přírodovědců se lišil názorem, že všichni živočichové vznikli z jednoho, nebo několika málo společných předků („*E conchis omnia*“, všechno z měkkýšů). Je zajímavé, že snaha vysvětlit mechanismus dědičnosti ho později vedla k myšlence téměř shodné s teorií pangeneze (viz 1.2.3) jeho vnuka Charlese.

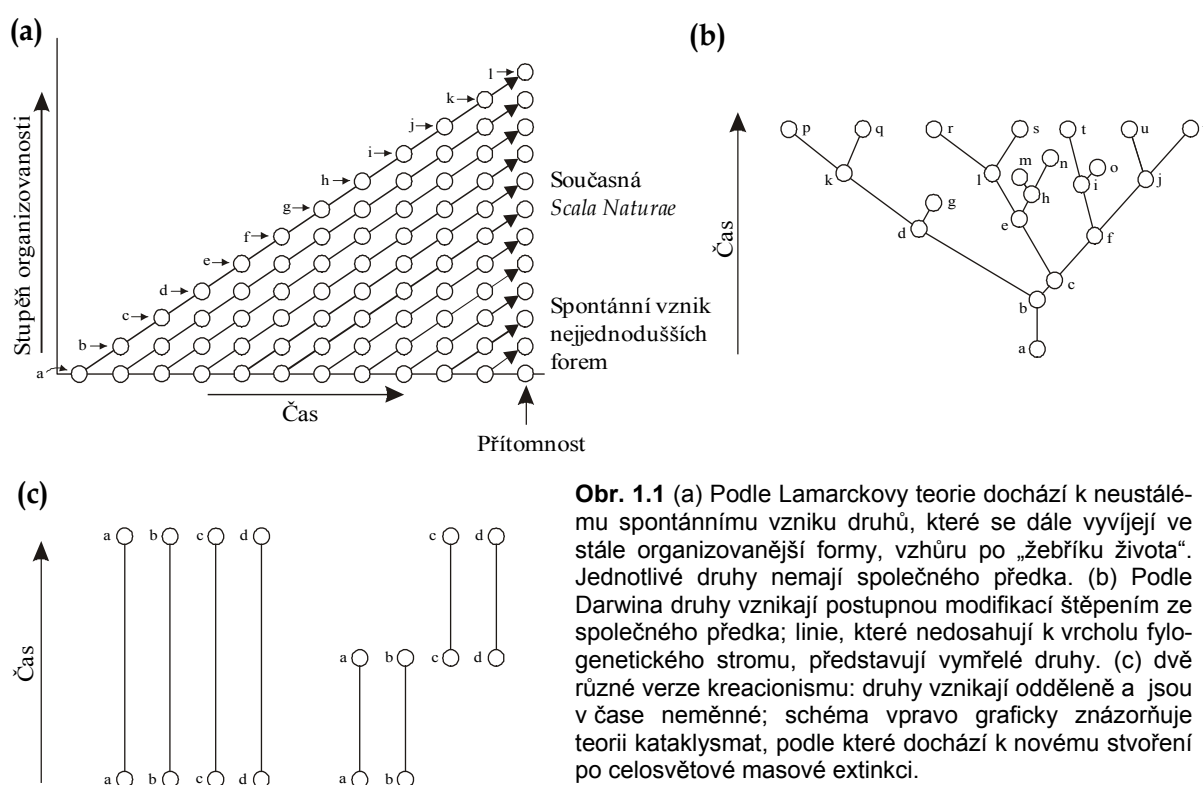
Lamarckova teorie

Nejvýznamnější a první ucelenou evoluční hypotézu před Darwinem formuloval francouzský vědec **Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, rytíř de Lamarck** (1744-1829).

Lamarck patřil svým původem k nižší francouzské šlechtě. Vstoupil do armády, avšak díky zranění z ní musel odejít a proto se začal pod Buffonovou patronací věnovat v Paříži botanice. Později se jeho zájem soustředil na zoologii bezobratlých (termín „bezobratlí“ zavedl právě on). Šíře jeho zájmů však byla mnohem větší, kromě biologie se například věnoval chemii a meteorologii. Osobně si však nedokázal získat přátele a také jeho vědecká reputace v nebiologických oborech byla nevalná. Mezi jeho současníky byly například notoricky známy jeho meteorologické ročenky, což byly v podstatě předpovědi počasí na celý následující rok. Jistě nepřekvapí, že vždy nějaká nepředvídaná událost zmařila předpověď a Lamarck byl nucen svůj systém do následující ročenky přepracovat. Tradiuje se, že když nabídl výtisk svého stěžejního díla *Philosophie zoologique* císaři Napoleonovi, ten ho odmítnul přijmout v domnění, že jde o další předpověď počasí.

Svoje evoluční myšlenky Lamarck poprvé formuloval v roce 1802, ale plně je rozvinul až ve svém díle *Philosophie zoologique* (1809). Podobně jako jeho předchůdci vycházel z představy řetězce života, avšak na rozdíl od svých předchůdců odmítal působení „vitalistických“ sil, které řídí veškerý vývoj k předem určenému cíli. Podle jeho teorie každá dostatečně velká a stálá změna vnějšího prostředí, ve kterém daný druh živočicha žije, vyvolává změnu v jeho „potřebách“ (*besoins*) a ty zase vyvolávají změnu v aktivitách, směřujících k jejich zabezpečení či uspokojení. Nové aktivity vyžadují častější používání určitých, dříve

méně využívaných orgánů či částí těla. Zvýšeným prouděním jemného, elektricky podobného „nervového fluida“, volně cirkulujícího v těle, do namáhaných oblastí dochází k jejich zvětšování nebo zdokonalování. U vyšších živočichů je klíčovým faktorem jejich vývoje „vnitřní sebevědomění“ (*sentiment intérieur*), které je zodpovědné za reakci částí těla na vnější podněty. Takto získané nové vlastnosti jsou potom předávány do následujících generací. Lamarck ovšem nebyl autorem myšlenky **dědičnosti získaných vlastností** – ve skutečnosti její původ sahá přinejmenším až k Platónovi. Ve své době byla velmi rozšířená a uznával ji i sám Darwin (viz kap. 1.2.3). Nicméně přestože nebyla jediným (a dokonce ani ústředním) motivem Lamarckova evolučního schématu, je dnes často jeho teorie, označovaná jako **lamarckismus**, neprávem redukována právě jen na možnost dědičnosti získaných vlastností. Podle Lamarcka dochází k neustálému spontánnímu vzniku nových, „primitivních“ forem, které se dále transformují ve formy „vyšší“, složitější, a jednotlivé druhy tedy nemají společného předka¹. Tato evoluční teorie je proto často označována termínem **transformismus**, aby se tak odlišila od moderního darwinovského evolucionismu (viz obr. 1.1).



Obr. 1.1 (a) Podle Lamarckovy teorie dochází k neustálému spontánnímu vzniku druhů, které se dále vyvíjejí ve stále organizovanější formy, vzhůru po „žebříku života“. Jednotlivé druhy nemají společného předka; linie, které nedosahují k vrcholu fylogenetického stromu, představují vymřelé druhy. (b) Podle Darwina druhy vznikají postupnou modifikací štěpením ze společného předka; linie, které nedosahují k vrcholu fylogenetického stromu, představují vymřelé druhy. (c) dvě různé verze kreacionismu: druhy vznikají odděleně a jsou v čase neměnné; schéma vpravo graficky znázorňuje teorii kataklysmat, podle které dochází k novému stvoření po celosvětové masové extinkci.

Ačkolí můžeme Lamarcka považovat za prvního skutečného evolucionistu předdarwinovské éry, mezi jeho současníky nenacházely jeho názory pochopení, částečně vzhledem k tomu, že ideály osvícenství byly po neblahých zkušenostech z krvavých výstřelků Francouzské revoluce opouštěny (podobný osud koneckonců měly i myšlenky E. Darwina), a částečně díky aktivním útokům Lamarckova současníka, anatoma a paleontologa G. Cuviera.

¹ Tato všeobecně rozšířená interpretace, která se objevuje prakticky ve všech učebnicích evoluční biologie, je však do značné míry zjednodušená a poněkud zavádějící. S tím, jak byly objeveny stále nové druhy rostlin a živočichů, které nebylo možno jednoduše včlenit do daného schématu přímočarého vývoje směrem vzhůru, začal sám Lamarck více používat představu rozvětveného stromu namísto jednoduchého „žebříku“. Nutno však dodat, že rozvětvené vztahy mezi jednotlivými druhy akceptoval téměř výlučně ve svých taxonomických spisech, nepojednávajících o evolučních otázkách. Navíc existenci „bočních větví“ považoval za pouhý mechanický důsledek dědičnosti získaných vlastností a tedy jev, který v žádném případě nemůže narušit progresivistický charakter evoluce.

Georges Cuvier (1769-1832) je právem považován za zakladatele moderní srovnávací anatomie. V prvních třech desetiletích 19. století byl nepochybně vůdčí postavou francouzské a potažmo i světové vědy. Jeho věhlas byl během jeho života skutečně enormní. Přestože je dnes z hlediska evolucionismu hodnocen jako jeden z jeho hlavních odpůrců, v jeho prvních pracích se objevovala jistá otevřenost, ne-li přímo sympatie vůči evolučním myšlenkám. Avšak postupně se utvrzoval v názoru – částečně v reakci na Lamarckovu teorii – o samostatném původu a neměnnosti jednotlivých druhů až do jejich vymření a tento postoj se díky Cuvierově vědecké reputaci stal mezi profesionálními biology takřka ortodoxním. Známa je jeho **teorie kataklysmat**, kterou se snažil dát do souladu paleontologické nálezy s biblickým výkladem stvoření světa. Podle ní docházelo v minulosti k celosvětovým katastrofickým záplavám, které vždy způsobily vyhynutí všech žijících druhů a následnou novou genezi forem dokonalejších (proto se této teorii někdy říká **progresionismus**). Poslední z těchto katastrof nastala v poměrně nedávné době, kdy došlo ke stvoření nejdokonalejšího z Božích výtvorů – člověka (podle některých názorů k takovým „kataklysmatům“ patří i biblická potopa, zaznamenaná v příběhu o Noemově arše). Prvotní příčinou rozsáhlých záplav bylo podle Cuviera prasknutí zemské kůry, které vyvolalo změny hladiny a polohy moří.

První polovina 19. století tedy znamenala nejen deziluzi z osvěcenských ideálů „vlády rozumu“, ale současně i odklon od teoretizování o proměnlivosti organismů. Zatímco na kontinentu, ve Francii a Německu, nastupující éra romantismu přinášela víru v harmonický řád přírody, na Britských ostrovech se romantický idealismus mísil s náboženským dogmatem a dával tak vzniknout tzv. „přírodní teologii“, která se snažila prokazovat Boží moudrost na základě studia objektů Jeho stvoření. Jedním z nejvýznamnějších představitelů tohoto proudu byl reverend **William Paley**, autor knihy *Přírodní teologie (Natural Theology – or Evidences of the Existence and Attributes of the Deity Collected from Appearance of Nature)* z roku 1802, ve které argumentuje tím, že důmyslné adaptace organismů, zjevně uzpůsobené k jejich prospěchu, musely vzniknout rukou Konstruktora, stejně jako důmyslnost hodinového stroje odhaluje činnost hodináře. V této době vydal skotský obchodník a nakladatel **Robert Chambers** svoji knihu *Pozůstatky přírodní historie stvoření (Vestiges of the Natural History of Creation)*, (1844). Kniha, kterou autor vydal anonymně, okamžitě vyvolala skandál a všeobecné pohoršení, neboť byla veřejností pokládána za útok na náboženskou víru a společenský řád. Tato reakce později nepochybně byla jedním z důvodů, proč Ch. Darwin tak dlouho váhal s publikováním svého (a v původně zamýšlené podobě nikdy nevydaného) díla o přírodním výběru.

Obecně řečeno, atmosféra ve společnosti i ve vědeckých kruzích, zejména v Británii, se nezdála příliš stimulující pro formulování evolučních myšlenek. Avšak postupně se začínaly kumulovat nové poznatky, které – ačkoli buď s evolucí přímo nesouvisely, nebo byly dokonce používány jako argumenty *proti* evolučním myšlenkám – výrazně rozšiřovaly znalosti o historii Země a významně přispěly ke vzniku Darwinovy evoluční teorie. Šlo především o zkoumání fosilních zbytků vymřelých organismů, v jehož čele se po Cuvierově smrti objevil britský paleontolog **Richard Owen** (1804-1892), Darwinův současník a později i vědecký odpůrce. Ještě významnější roli ve formování evolučních myšlenek hrála geologie. Geologové si postupně začali uvědomovat, že usazené horniny nesedimentovaly současně a že Země může být velmi stará (například již v roce 1779 Buffon stanovil stáří Země na 168 000 let). Nejvýraznější postavou, která ovlivnila nejen současníky, ale i následující generace geologů, byl **Charles Lyell**, autor trojdílných *Základů geologie (Principles of Geology)*, (1830-33). V této knize rozpracoval teorii **uniformitarianismu** skotského geologa 18. století **Jamese Huttona**, která tvrdí, že geologické procesy probíhající v současnosti jsou tytéž jako v minulosti a tedy na základě poznání současných geologických dějů a mechanismů můžeme usuzovat na procesy probíhající před mnoha miliony let.

1.3.2 Darwinova evoluční teorie

Darwinův život

Charles Robert Darwin (1809-1882) pocházel z poměrně zámožné rodiny (jeho otec byl úspěšným lékařem, jeho strýc, Josiah Wedgwood, zakladatelem a majitelem továrny na porcelán). Podle přání svého otce studoval medicínu na univerzitě v Edinburghu, avšak větší zájem než o přednášky jevil o zkoumání živé přírody a proto začal studovat teologii na Christ's College při univerzitě v Cambridge. Díky svým vědomostem si záhy získal oblibu dvou významných přírodovědců, botanika Johna Henslowa a geologa Adama Sedgwicka. Jeho životní dráha se dramaticky změnila v roce 1831, kdy přijal nabídku zúčastnit se jako přírodovědec cesty kolem světa na lodi Jeho Veličenstva *Beagle*. Měl tak příležitost studovat brazilský

deštný prales, argentinské pampy a nejrůznější oceánské ostrovy (Kapverdské o., Galapágy, Tahiti), než se roku 1836, po pětileté plavbě, loď vrátila do Anglie. Během cesty Darwin sbíral a pozoroval vše co souviselo s biologii, paleontologií a geologií. Jeho poznámky a sběry, které posílal již během plavby do Británie, mu záhy získaly všeobecnou proslulost (mimo jiné navrhnul dodnes platnou teorii původu korálových atolů, což jen přispělo k jeho věhlasu). Brzy po svém návratu se oženil a uchýlil na venkov. Při zpracovávání kolekce ptáků z Galapág (blíže viz rámeček 1.1) si uvědomil, že druhy nejsou neměnné a zřejmě se vyvinuly ze společného předka. V paměti měl řadu dalších příkladů geografické proměnlivosti, způsobené jak rozdílnými životními podmínkami mezi jednotlivými galapážskými ostrovy, tak odlišnostmi ve způsobu jejich života. Chyběl však mechanismus, který by vysvětloval *proč* a *jak* se druhy mění.

Následující léta věnoval shromažďování důkazů evoluce, současně však hledal i její příčiny. K řešení dospěl podle svých vlastních pamětí v září 1838 při čtení knihy kněze a politického ekonomy přelomu 18. a 19. století, Thomase Malthuse, *Pojednání o zákonitostech populace* (*Essay on the Principle of Population as it Affects the Future Improvement of Society*, 1798), ve které autor tvrdí, že růst lidské populace je rychlejší než růst potravních zdrojů což musí nevyhnutelně vést ke strádání (viz rámeček 1.1). Darwin si uvědomil, že i v přírodě dochází k nadprodukcí potomstva a tudíž k boji o existenci. A protože se jednotliví členové druhu mírně liší svými vlastnostmi, jsou to pouze jedinci lépe adaptovaní ke svému prostředí a zdatnější při reprodukci, kteří přežívají a rozmnožují se úspěšněji než ostatní. Při dané proměnlivosti, která je podle Darwina všudypřítomná, může tento mechanismus, který nazval přírodním výběrem (jakožto analogii umělého výběru při šlechtění), odpovídat za biologickou evoluci, tedy to, čemu říkal *původ postupnou úpravou* (*descent with modification*). Avšak ačkoli Darwin dospěl k řešení celého problému, plných dvanáct let váhal s publikováním svých závěrů. Svou energii věnoval jednak jiným problémům (zejména taxonomii vilejšů, na které pracoval osm let a která mu přinesla pověst světového odborníka v tomto oboru) a jednak shromažďováním dalších důkazů jak *pro* svou teorii, tak především *proti* ní. Pouze v roce 1844 napsal krátké pojednání shrnující jeho myšlenky, které mělo být vydáno až po jeho smrti, pravděpodobně z obavy ze skandalizující reakce, podobné přijetí Chambersových *Pozůstatků*.

Teprve v roce 1856 se rozhodl sepsat velké pojednání o přírodním výběru. Tato kniha však nikdy nespátřila světlo světa, neboť mezitím mu o generaci mladší britský přírodovědec, **Alfred Russel Wallace** [wolis] (1823-1913), který se v té době na Malajském souostroví zabýval sběrem přírodnin, poslal rukopis svého spisu *O sklonu variet nekonečně se odchylovat od původního typu* (*On the Tendency of Varieties to Depart Indefinitely from the Original Type*). V něm vysvětloval principy přírodního výběru, aniž by tušil, do jaké míry jeho pojednání předešlo Darwinovo životní dílo. V průvodním dopise Darwina žádal, aby si esej přečetl a v případě, že se mu bude zamlouvat, ho předal Lyellovi. Ten společně s dalšími Darwinovým přítelem, Josephem Hookerem, Darwina přiměli, aby rychle sepsal stručný výtah svých závěrů a v červenci 1858 uspořádali společnou přednášku o přírodním výběru v londýnské Linnéovské společnosti, při které byly přečteny spisy obou autorů. Mezitím začal Darwin na nátlak svých přátel psát téměř pětisetstránkový „výtah“ své původně zamýšlené knihy, která vyšla 24. ledna 1859 pod názvem *O původu druhů přírodním výběrem aneb zachování zvyhodněných odrůd v boji o život* (*On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or The Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*) a která byla ještě tentýž den vyprodána. Po zbytek života Darwin *Původ druhů* revidoval a doplňoval (do jeho smrti vyšel celkem v šesti vydáních), mimoto se však věnoval dalším problémům a napsal celou řadu knih (např. *Proměnlivost rostlin a živočichů při domestikaci*, *Vyjádření emocí u člověka a zvířat*, *Různé mechanismy jimiž orchideje zajišťují svoje opylení hmyzem*¹, *Hmyzožravé rostliny*, *Tvorba humusu činností červů s pozorováním jejich zvyků*), z nichž největší význam má *Původ člověka a pohlavní výběr* (*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*, 1871).

Darwinova teorie

Původ druhů obsahuje dvě hlavní myšlenky:

1. Všechny žijící i vymřelé druhy pocházejí z jedné nebo několika málo původních forem. Organismy nebyly stvořeny nadpřirozenou bytostí (ať už jedinkrát, nebo opakovaně) ani nevznikají opakovaně samoplozením. Blízce příbuzné druhy se odchýlily (divergovaly) od relativně recentního předka akumulováním

¹ Přesný název zní *O různých mechanismech, kterými britské a zahraniční orchideje zajišťují svoje opylení hmyzem a o příznivých účincích vzájemného křížení* (*On the Various Contrivances by Which British and Foreign Orchids Are Fertilized by Insects, and on the Good Effects of Intercrossing*).

Rámeček 1.1 *Inspirační zdroje Darwinovy teorie*

Ve své autobiografii Darwin uvádí tři hlavní zdroje, které přispěly ke vzniku jeho teorie. Seřazeny v chronologickém sledu to byly následující faktory:

1. **Lyellovy Základy geologie a uniformitarianismus**

Ještě před odjezdem kolem světa doporučil Henslow Darwinovi, aby si přečetl před časem vydaný první díl Lyellových *Základů geologie* s tím, že by měl odmítnout autorovy názory. Navzdory tomu Darwin během cesty velmi brzy zjistil, že Lyellova teorie je v naprostém souladu s pozorovanou skutečností, kterou navíc dokáže přesvědčivě a úsporně vysvětlit. Lyell zdůrazňoval obrovské časové měřítko geologických pochodů a odmítal Cuvierovu teorii kataklysmat. Doplnil a rozpracoval Huttonův uniformitarianismus v ucelenou teorii, podle které lze současnými mechanismy vysvětlit minulé geologické procesy a tyto procesy se během času nezměnily ani kvalitativně, ani kvantitativně. Mezi nejdůležitější jevy patří zdvihy zemského povrchu vulkanickou činností a zemětřesením a eroze působením větru a vody.

2. **Zkušenosti z plavby H. M. S. Beagle**

a) *Kapverdské ostrovy*

Ačkoli Darwin řadí návštěvu ostrova São Tiago v Kapverdském archipelágu k významným zdrojům své teorie, podává o ní ve svých zápiscích pouze kusé informace. Právě při návštěvě tohoto ostrova si uvědomil, že k vysvětlení vzniku a vývoje bílých útesů na jeho pobřeží není zapotřebí uvažovat o žádných katastrofách. Správně pochopil, že vápencové útesy s množstvím ulit, ležící na prastaré vyvěřelině a překryté vrstvou čediče, vznikly vulkanickou erupcí lávy, která stekla do moře, kde překryla depozity ulit měkkýšů a ztuhla. V dalším vývoji došlo k pomalému vyzvedávání celé masy vzhůru a následné erozi deštěm a mořskou vodou. Bylo zřejmé, že Lyellova teorie je nejen elegantní, ale i správná.

b) *Fosilní nálezy na argentinských pampách*

Během návštěvy pamp v okolí Río de la Plata Darwin shromáždil velké množství fosilních zbytků vymřelých živočichů, například megatheria (obřího, jako slon velkého mravenečníka), glyplodonta (obřího pásowce), mastodonta a vyhynulého druhu koně. Jejich zřetelná anatomická příbuznost se současnými jihoamerickými druhy na Darwina udělala velký dojem.

c) *Návštěva Galapág*

Pozorování a rozsáhlý sbírkový materiál shromážděné na Galapágách, souostroví ležícího na rovníku asi 1000 km západně od pobřeží Ekvádoru, patřily bezesporu k nejvýznamnějším faktorům, které způsobily zásadní změnu v Darwinových názorech. Viděl zde obří suchozemské želvy, lišící se drobnými znaky ve stavbě krunýře mezi jednotlivými ostrovy. Pozoroval dva druhy leguánů, které díky nepřítomnosti savců dosahovaly větší velikosti než ostatní druhy a z nichž jeden se živil kaktusy, zatímco druhý se potápěl v moři, kde se živil chaluhami – a přesto se jeho anatomická stavba nelišila od suchozemských druhů.

Nalezl celkem 26 druhů suchozemských ptáků, z nichž 21 (až 23) druhů bylo endemických, kdežto z 11 druhů ptáků mořských byly pouze dva neznámé. Spojitost způsobu života (v tomto případě schopnost letu na větší vzdálenosti) a rozsahem morfologické divergence tak byla naprosto evidentní.

Ze suchozemských ptáků je zdaleka nejznámější skupina 13 druhů pěvců známých dnes jako „Darwinovy pěnkavy“. Méně je už známo, že Darwin shromáždil a správně určil i skupinu drozdův příbuzných ptáků čeledi Mimidae, jejichž morfologická proměnlivost na něho udělala velký dojem a přiměla ho opustit svůj dosavadní kreacionistický postoj vystudovaného pastora anglikánské církve. Pokud jde o slavné galapážské pěnkavy, Darwin, který nebyl odborníkem na ptáky, se snadno nechal zmást nápadnou podobností některých forem s příslušníky jiných skupin, žijících na pevnině. Teprve po návratu do Anglie je ornitolog John Gould znovu přezkoumal a správně identifikoval jako příslušníky jediné čeledi. (Mimochoodem, Darwinovy „pěnkavy“ přísně vzato nepatří mezi pěnkavy, tedy do čeledi Fringillidae, ale mezi příbuzné strnady čeledi Emberizidae.)

3. **Malthusovo Pojednání o zákonitostech populace**

Darwin byl záhy pevně přesvědčen o přeměně druhů přirozeným způsobem, o tom, že evoluce (ačkoli tento termín sám nepoužíval) je reálnou skutečností. Stále mu ovšem chybělo vysvětlení mechanismu, který tento proces řídí. Odpověď mu přinesla až Malthusova kniha. V ní autor tvrdí, že lidská populace má tendenci růst geometrickou řadou, zatímco potravní zdroje mohou růst pouze řadou aritmetickou, a v důsledku toho by záhy muselo dojít k vyčerpání všech zásob potravy a životního prostoru. Z této zákonitosti není podle Malthuse úniku – v případě rostlin a živočichů tak dochází k plýtvání semeny, chorobám a předčasným úmrtím, člověku v nadměrném růstu populace brání epidemie, hladomory a války. Darwin a nezávisle na něm i Wallace ihned pochopili, že jestliže se pouze malá část vyprodukovaného potomstva dožívá reprodukčního věku, budou to pouze jedinci nesoucí určité výhodné vlastnosti, kteří se dále rozmnoží. Tímto způsobem nejen že velikost populace zůstává víceméně konstantní, ale mohou se tak vyvinout i ty nejsložitější adaptace a vznikat nové druhy.

drobných rozdílů, zatímco odlišnější formy (např. řády, třídy) vznikly ze vzdálenějšího společného předka

a liší se většími rozdíly, nashromážděnými během delší doby (viz obr. 1.1b).

2. Druhou myšlenkou, která je mnohem důležitější a která představuje hlavní Darwinův přínos, je jeho teorie přírodního výběru. Tato teorie je ve své podstatě *variáční*, protože vyžaduje existenci proměnlivosti, čili přítomnost dvou a více variant, které se vzájemně liší vlivem na celkovou zdatnost svého nositele (schopnost přežít, plodnost, schopnost získat reprodukčního partnera apod.). K evoluční změně dochází tím, že jednotlivci v každé generaci jsou potomky pouze některých jedinců předchozí generace a to těch, kteří se od ostatních jedinců v populaci odlišovali výhodnými vlastnostmi. Tím se liší od *transformační* teorie Lamarckovy, podle které je změna „naprogramována“ každému příslušníku druhu.

Oponenti darwinismu často tvrdili, že postrádá základní atributy vědecké teorie, schopnost predikce a především testovatelnost. Naproti tomu řada evolučních biologů a filozofů vědy považuje darwinismus za *metateorii*, tj. dynamický víceúrovňový soubor dílčích teorií a teoretických modelů, které lze empiricky testovat. Podle známého evolučního biologa E. Mayra (viz kap. 1.2.4) to, co je známo jako „Darwinova teorie evoluce“, je ve skutečnosti souhrn pěti nezávislých teorií, které označuje následujícím způsobem: 1. evoluce jako taková; 2. společný původ; 3. postupnost; 4. vznik druhů v populacích; 5. přírodní výběr.

1. *Evoluce jako taková* znamená, že znaky linií organismů podléhají změně. Jak jsme si ukázali v předchozí kapitole, tento názor není u Darwina zdaleka původní. Nicméně byl to právě Darwin, kdo shromáždil množství natolik pádných důkazů evoluce, že záhy téměř všichni biologové její existenci akceptovali.

2. *Společný původ* je představou zcela odlišnou od Lamarckovy evoluční teorie. Darwin viděl evoluci jako proces divergence druhů od společného předka a celou historii života jako jeden velký fylogenetický strom. Nejkontroverznější implikací této teorie ve své době bylo to, že i člověk není ničím jiným než jedním z milionů výhonků tohoto stromu a s ostatními druhy sdílí společné předky.

3. *Postupnost*, neboli **gradualismus**, je názor, podle kterého rozdíly mezi organismy, jakkoli by byly velké, vznikly postupnou kumulací drobných změn, přes sérii intermediárních forem, nikoli tedy skokem, bez mezičlánků. Darwin vycházel ze svého přesvědčení, že příroda nedělá skoky („*Natura non facit saltum*“). Vzhledem k absenci spojovacích článků v mnoha fosilních liniích byl tento Darwinův názor velmi často předmětem kritiky jak za jeho života, tak i v současnosti (např. v souvislosti s teorií přerušovaných rovnováh, kap. x.x). Jak už bývá zvykem, stejně často byl ovšem předmětem chybných interpretací.

4. *Vznik druhů v populacích* znamená, že evoluce probíhá v populacích skrze změny v zastoupení jedinců, kteří se vzájemně liší jedním nebo více dědičnými znaky. Tímto způsobem dochází jak k vývoji v rámci jednoho druhu, tak i ke vzniku druhů nových odštěpením ze společného předka.

5. *Přírodní výběr* je originálním a současně elegantním vysvětlením příčin evolučních změn a mechanismu vzniku adaptací. Současně však byl od počátku nejkontroverznější součástí celé teorie. Až do dnešní doby se traduje, že přírodní výběr je vlastně *definován kerubem*, protože (údajně) tvrdí, že v biologické evoluci jsou vybírání pouze nejzdatnější jedinci a nejzdatnější jedinci jsou ti, kteří díky přírodnímu výběru zanechávají nejvíce potomstva. Podobná tvrzení jsou však v rozporu s Darwinovým chápáním podstaty přírodního výběru a zdatnosti. Slovo „údajně“ je zde proto zcela na místě, neboť jde přinejmenším o nedorozumění, v horším případě o vědomé zkresení skutečnosti. Jak bude ukázáno v kapitole 5, *reprodukční zdatnost (fitness)* je technickým termínem, skládajícím ze z několika vzájemně nezávislých a za určitých podmínek i protichůdných vlastností, určujících úspěšnost organismu při předávání kopií vlastních genů do dalších generací.

Darwin viděl divergenci evolučních linií jako neustále probíhající proces a tvrdil, že neexistuje žádné omezení limitující její velikost, jde jen o to mít dostatek času. Z ancestrálního druhu vzniká celá řada nových druhů s odlišnými znaky, protože různé životní podmínky mohou zvýhodňovat jiné vlastnosti. Kromě toho kompetiční tlak mezi druhy povede k tomu, že jednotlivé druhy začnou využívat odlišné biotopy a zdroje potravy. Proměnlivost neviděl jako pouhou nedokonalost, ale jako materiál pro výběr lépe adaptovaných variant – dosavadní esencialisticko-typologické vidění světa (každý druh je typický určitou podstatou, „esencí“, proměnlivost mezi jedinci je zanedbatelná) tak nahradil „populačním myšlením“.

Darwinův význam však přesáhl rámec jeho evoluční teorie. Přesvědčivě ukázal, že materiální příčiny jsou dostačujícím vysvětlením nejen fyzikálních jevů, jak dokázal Isaac Newton a René Descartes, ale i jevů biologických, navzdory všem zdánlivým důkazům existence účelovosti a záměru. Zasloužil se o vyjmutí vědeckého bádání ze sféry náboženského a politického vlivu a o vznik moderní sekulární vědy, oprostěné od náboženského i jiného dogmatismu. (Z tohoto pohledu je historickým paradoxem, že

Darwin, který se takovou měrou zasloužil o odmítnutí kreacionistického názoru a od smrti své dcery Anny v roce 1851 byl ateistou, byl pohřben ve Westminsterském opatství poblíž Newtonova hrobu.)

1.3.3 Evoluční biologie po Darwinovi

Vydání *Původu druhů* vyvolalo bouřlivý ohlas a celospolečenskou kontroverzi, zejména v církevních kruzích a mezi obyčejnými lidmi, kteří v Darwinově teorii viděli přímý útok na samotné základy náboženství. Ani vědecká obec jako celek nepřijala darwinismus s okamžitým pochopením. Kromě ohrožení náboženské víry mnoho lidí nedokázalo přijmout mechanistické vidění přírodních procesů; složité, adaptivně účelné a jemně vybalancované struktury podle nich nemohly vzniknout pouhým odstraňováním méně výhodných variant vzniklých „slepou náhodou“.

Darwinovy problémy

Podle Darwinových vlastních slov je třeba *Původ druhů* chápat jako jeden nepřetržitý důkaz jeho teorie. Množství důkazů a názorných příkladů, které shromáždil, bylo skutečně značné. Nicméně Darwin sám si byl plně vědom některých slabín své teorie, které mu působily potíže, ačkoli se je snažil – s větším či s menším úspěchem – vysvětlit. Těmto obtížím věnoval plně čtyři kapitoly, tedy zhruba jednu čtvrtinu své knihy.

Prvním z velkých Darwinových problémů byl *čas*. Přestože v té době již byl všeobecně přijímán názor, že Země je velmi stará a paleontologie poskytovala stále ucelenější obrázek o dávné historii organismů, darwinovský vývoj postupnou kumulací drobných změn se zdál příliš pomalý k vysvětlení rozmanitosti života. Do prvního vydání *Původu druhů* Darwin zařadil svůj výpočet stáří pahorkatiny v oblasti Wealdu v jižní Anglii, založený na rychlosti eroze, podle něhož je tento pruh země starý kolem 300 milionů let. Země tak musí nutně být mnohem starší. Ironií osudu právě v té době stanovil známý fyzik William Thomson, pozdější lord Kelvin, maximální stáří Země podle rychlosti ztráty tepla ze zemského povrchu na 200 milionů let, tedy mnohem méně než Darwinovo stáří Wealdu. Tento výpočet se pochopitelně stal vítanou zbraní v rukou Darwinových kritiků. Slouží Darwinovi ke cti, že ani tento problém ho nepřiměl ke spekulacím o náhlých změnách skokem, i když nemohl vysvětlit vznik a vývoj rozmanitých životních forem během tak krátkého časového úseku. Teprve po jeho smrti, kdy objev radioaktivity ukázal na jiný pramen zemského tepla, byl původní Kelvinův výpočet revidován a stáří Země bylo posunuto za hranici 4,5 miliardy let (ačkoli naopak Weald se ukázal desetkrát mladší než Darwinův odhad).

Problémem byly i první známé zkameněliny z kambrijských vrstev, které představovaly poměrně složité organismy, zatímco z prekambrijských hornin nebyly fosilní zbytky v tehdejší době vůbec známy. Náhlý výskyt anatomicky poměrně vysoce organizovaných forem zdánlivě vylučoval jakékoli jiné vysvětlení než nezávislé stvoření. Kromě toho různé geologické vrstvy měly svou vlastní charakteristickou faunu a flóru a přechody mezi nimi byly náhlé. Stejně náhlý byl i výskyt velkých skupin živočichů, zejména obratlovců, charakterizovaných často významnými anatomickými či fyziologickými inovacemi (např. křídlo ptáků, plíce suchozemských obratlovců). Ačkoli již za Darwinova života došlo k nálezům některých forem, které buď dokazovaly, nebo alespoň naznačovaly možnost evolučního přechodu mezi třídami, původ velkých skupin organismů je stále předmětem sporů. Mezi nejvýznamnější paleontologické nálezy 19. století patří zejména nález *Archaeopteryx* z německých ložisek litografického vápence (1861), který byl pro Darwina velkou satisfakcí (v tomto konkrétním případě je lhostejné, zda *Archaeopteryx* skutečně je či není předkem současných ptáků, každopádně je názornou ilustrací toho, že přechod mezi plazy a ptáky byl *možný*).

Druhým problémem byl pro Darwina *vznik složitých orgánů*. Podle jeho odpůrců je těžké si představit postupný vývoj složitých struktur, které mohou být užitečné pouze v úplném a funkčně dokonalém stavu. Například anatom St. George Jackson Mivart ve své knize *Vznik druhů* (*The Genesis of Species*, 1871) uvádí seznam orgánů, které nemohly podle jeho mínění být v počátečních stádiích užitečné a tedy zvýhodněny přírodním výběrem. Jestliže např. plně vyvinuté křídlo slouží ptákům k letu, první náznak křídla nemůže přinášet žádnou výhodu. Ačkoli Darwin sám ve svých dopisech přátelům přiznával, že komplexní orgány, především komorové oko obratlovců, mu přinášejí potíže, sám nabídl možné (a dodnes platné) vysvětlení vzniku některých struktur následkem změny jejich původní funkce. V takovém případě hovoříme o vzniku nové adaptivní vlastnosti na podkladu již existující *preadaptace*.

Posledním velkým problémem, se kterým se Darwin musel potýkat, byla absence uspokojivé *teorie dědičnosti*. Darwin se proto přikláněl tu k té, tu k oné teorii. Myšlenkově velmi blízká mu byla **teorie směsné dědičnosti**, která byla zdánlivě v souladu se zkušenostmi šlechtitelů a která odpovídala jeho představě gradualismu. Podle této teorie se v potomstvu vzájemně mísí vlastnosti obou rodičů, podobně jako dva roztoky. Například je-li jedna rodičovská rostlina červená a druhá bílá, bude jejich potomstvo růžové. Avšak v roce 1867 inženýr Fleeming Jenkins přesvědčivě dokázal, že tento systém by velmi záhy vedl k vymizení evolučních novinek, potřebných k tomu, aby mohl působit přírodní výběr. V potomstvu totiž bude každá nová vlastnost obsažena jen z poloviny, v další generaci ze čtvrtiny a tak dále, až se v populaci její vliv zcela vytratí.

Darwin proto vytvořil poněkud spekulativní, ve své podstatě preformistickou a z dnešního hlediska spíše kuriózní **teorii pangeneze**, která vycházela z představy dědičnosti získaných vlastností. Podle ní všechny orgány v sobě obsahují drobné částice, *gemmuly*, které jsou vysílány do pohlavních orgánů a každá nová vlastnost se tak přenáší do dalších generací. Sám jí však nepřikládal velkou váhu a po kritice ji rychle opustil. Je třeba však říci, že Darwin, ačkoli věřil, že vlastnosti získané během života jedince se mohou přenášet do následujících generací, tento aspekt nepokládal z hlediska své teorie za důležitý a naopak trval na tom, že k tomu, aby mohl přírodní výběr působit, stačí pouze to, aby se dědičné odchylky objevily. Přírodní výběr tak podle něj není závislý na žádném specifickém mechanismu dědičnosti.

Přes veškerou kritiku si evolucionismus získával stále větší respekt nejen ve vědeckých kruzích, ale i v laické veřejnosti a během dvaceti let ho přijala drtivá většina biologů. Velkou zásluhu na tom měli Darwinovi přátelé, které Darwin nechával za sebe vystupovat na veřejnosti. Kromě Josepha Hookera to byl zejména **Thomas Henry Huxley** [haksli], kterého Darwin považoval za „svého hlavního agenta“, zatímco on sám si říkal „Darwinův buldok“ (slavná je jeho debata s oxfordským biskupem Samuelem Wilberforcem nebo časté polemiky s R. Owenem). Evoluční teorie se brzy rozšířila i do Spojených států. Zásluhu na tom měl botanik **Asa Gray** („Darwinův americký náměstek“; mimochodem Darwinův dopis z roku 1857 právě Grayovi, obsahující stručný nástin jeho teorie původu druhů přírodním výběrem, byl začleněn do Darwinovy publikace z roku 1858 jako doklad, že Darwin dospěl ke své teorii nezávisle na Wallaceovi).

Vedoucí roli v biologických vědách včetně evoluční biologie ve druhé polovině 19. století však mělo bismarckovské Německo, budující nový centralizovaný systém vzdělání, kde se darwinismus okamžitě stal prakticky dogmatem. Nejznámějším německým biologem tohoto období byl **Ernst Haeckel** (1834-1919), autor „zákona rekapitulace“ (viz kap. xx.x), kterým se snažil skloubit fylogenetický a ontogenetický vývoj. Nicméně přes nadšené přijetí a propagaci darwinismu německí biologové, mezi kterými stále přetrvávala tradice přírodozpytců 18. století, v podstatě zastávali názory odlišné od Darwinových představ. Zatímco totiž Darwin evoluci viděl jako proces větvení evolučních linií, většina tehdejších biologů ji viděla jako jednosměrný progresivní proces.

Hovoříme-li ovšem o tom, že evolucionismus si velmi záhy získal všeobecné uznání, platí to pouze o akceptování evoluce jako faktu, nikoli o vlastním evolučním mechanismu. Až na vzácné výjimky byl Darwin se svým přesvědčením o významnosti přírodního výběru v evoluci osamocen. Většina jeho kolegů, včetně všech Darwinových obhájců, považovala selekci za málo pravděpodobný nebo alespoň vedlejší evoluční činitel. Navíc evoluční biologie nebyla považována za plnohodnotnou vědní disciplínu, ale pouze za předmět populárně naučných přednášek. Situaci si lze názorně ilustrovat na příkladu nejnadšenějšího Darwinova obhájce a „buldoka“, T. H. Huxleyho, který se během své obsáhlé přednášky anatomie (1869-71) pouze jedinkrát zmiňuje o evoluci či přírodním výběru – ani Darwin, ani *Původ druhů* nejsou jmenovitě zmiňováni vůbec. (Jistý student později vzpomínal na svůj udivený dotaz, adresovaný Huxleymu, že ačkoli několik měsíců navštěvuje jeho přednášku, nikdy od něj ještě neslyšel ani sebemenší zmínku o evoluci, přestože ve veřejných projevech vystupuje jako nadšený evolucionista.)

Pověst evoluční biologie navíc diskreditovaly i některé její chybné výklady, například stále přetrvávající kladení rovnítka mezi evolucí a všeobecný pokrok. Objevily se také snahy aplikovat darwinismus na jevy ve společnosti. Na jedné straně to byl *marxismus*, pro který byla přitažlivá myšlenka dialektického výkladu světa (Marx dokonce Darwinovi poslal, k jeho malému nadšení, výtisk svého *Kapitálu*). Pokřivené chápání evoluce našlo později, v první polovině 20. století, svůj vrchol v učení T. D. Lysenka (viz dále). Druhým extrémem byl tzv. *sociální darwinismus*, jehož tvůrcem a propagátorem byl ve své době uznávaný britský sociální filozof **Herbert Spencer**, zakladatel evoluční filosofie, který mimo propagaci darwinismu byl také jedním z prvních, kdo začal používat slovo „evoluce“ v dnešním smyslu (Darwin sám toto slovo ve svém *Původu* nezmiňoval). Spencer se pokusil spojit heslo *laissez-faire* (tj. ničím neregulovaného trhu) Adama

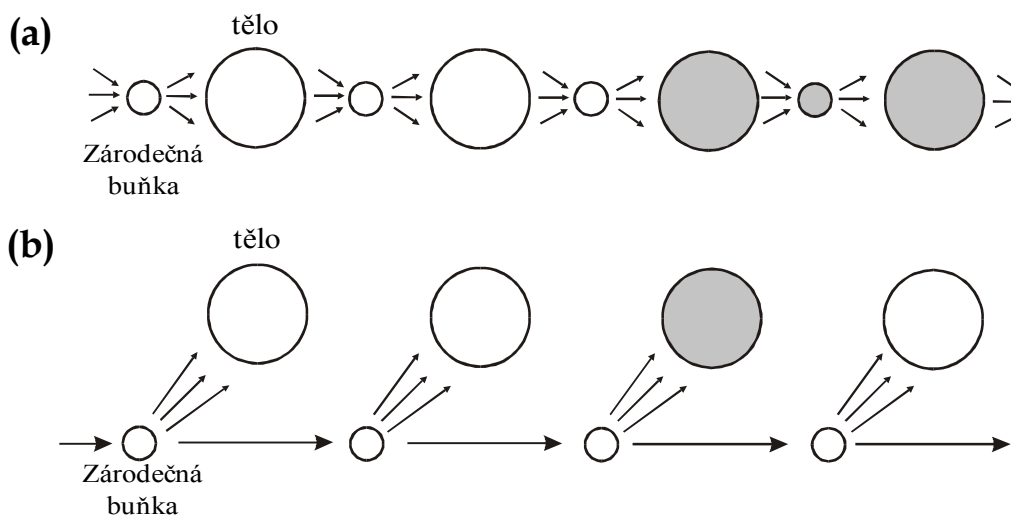
Smithe a dalších politických ekonomů 19. století s darwinismem. Podle něj podobně jako v přírodě probíhá i v lidské společnosti boj, v němž vítězí pouze ti nejschopnější jedinci, a jedině tento zápas, jakkoli strastiplný, může vést k neustálému pokroku. Bohužel, ačkoli Spencer sám nebyl nikdy zastáncem bezohledného „odstraňování“ sociálně neúspěšných jedinců, „sociáldarwinismus“ se stal vítanou záštitou živelného kapitalismu, rasismu a fašismu.

Alternativní teorie

Některé námitky proti Darwinově teorii původu postupnou úpravou působením přírodního výběru vedly kolem přelomu století k vyslovení řady alternativních teorií, z nichž nejnámější byly 1. neolamarckismus, 2. ortogeneze a 3. mutacionismus. První dvě teorie se vzájemně částečně překrývají a obě byly motivovány odporem proti čistě materialistickému pojetí přírodního výběru. Živé organismy jsou podle nich kreativní a odpovědné za svůj vlastní vývoj, nikoli pouhé loutky pasivně odpovídající na stimuly vnějšího prostředí. Uvedené rozdělení je ovšem pouze schematické: stejně jako pojem lamarckismus zahrnuje řadu různých teorií (které dokonce jejich autoři v některých případech stavěli proti sobě), nelze tento názorový proud mezi tehdejšími biology přesně vymezit, protože zejména terénní přírodovědci podobně jako Darwin zcela běžně přijímali existenci dvou systémů dědičnosti, tzv. *měkké dědičnosti* (soft inheritance), což byl v podstatě dobový eufemismus pro dědičnost získaných vlastností (neolamarckismus), a *dědičnosti tvrdé* („hard inheritance“, dnes bychom řekli dědičnosti založené na nukleových kyselinách).

1. **Neolamarckismus** byl teorií či souborem teorií, které vycházely z původní Lamarckovy představy, že znaky organismů se mění buď častějším nebo naopak méně častým používáním (např. u žirafy, která natahuje krk aby dosáhla na listy nad ní), nebo přímým působením vnějšího prostředí na ontogenetický vývoj (např. u rostlin, u kterých dochází k vývinu silnějších listů, jsou-li pěstovány v suchém a horkém prostředí). Ačkoli se mezi pojmy lamarckismus a neolamarckismus často klade rovnítko, nejsou zcela totožné. Především Lamarckova teorie se skládala ze tří principů, z nichž pouze jediný se týkal dědičnosti získaných vlastností (kap. 1.2.1). Mimoto podle Lamarcka nejsou změny způsobeny přímo vnějším prostředím, to pouze vyvolává potřebu změny, která je organismům vlastní.

Proti těmto teoriím se postavil německý genetik a nadšený zastánce darwinismu **August Weismann** (1833-1914), který dokázal, že získané vlastnosti se nemohou dále dědit. Odmítl spekulace o existenci měkké dědičnosti a za jedinou alternativu považoval dědičnost „tvrdou“. Podle jeho představy se organismus dělí na vlastní tělo (*soma*), a zárodečné buňky, tzv. zárodečnou plazmu (*germen*), která jediná se předává z generace na generaci, aniž by byla ovlivněna tělesnými změnami během života jedince (obr. 1.2).



Obr. 1.2 Takzvaná Weismannova doktrína a dědičnost získaných vlastností. (a) Dědičnost získaných vlastností, kdy somatická změna v generaci 3 se dědí do dalších generací. (b) Podle Weismanna oddělení linie zárodečných buněk zabraňuje somatické změně ve 3. generaci v dalším přenosu na následující generace.

Ve známém experimentu Weismann stříhal ocásky myši po mnoho generací a dokázal, že tyto zásahy neměly vliv na délku ocasu jejich potomků. Opět je na místě zdůraznit, že tímto pokusem vlastně nebyla prokázána neplatnost původního lamarckismu, protože Lamarck sám do své teorie nezahrnoval zranění a podobné drastické změny organismu. Ačkoli se Weismann zasloužil o rozvoj moderní evoluční biologie, jeho agresivní a nekompromisní obrana přírodního výběru byla často kontraproduktivní a vedla mnoho přírodovědců k akceptování neolamarckismu i přes absenci přesvědčivých důkazů dědičnosti získaných vlastností.

I když se přece jen začaly Weismannovy názory postupně prosazovat mezi všemi biology (po roce 1953 zejména v souvislosti s rozvojem molekulární biologie), objevila se i tvrzení o existenci důkazů lamarckovské dědičnosti. Mezi nejznámější propagátory této teorie patřil rakouský genetik Paul Kammerer a ruský biolog Trofim Děnisovič Lysenko. Zatímco Kammerer byl se svými závěry osamocen a po prokázání podvodu během svého pokusu s ropuškou starostlivou (*Alytes obstetricans*) spáchal sebevraždu, Lysenko získal přízeň a podporu J. V. Stalina, který v jeho učení viděl jednak příležitost řešení rozsáhlé krize sovětského zemědělství, jednak vítanou ideologickou zbraň komunistické teorie o historickém vývoji „nového člověka“. Tím došlo na celá desetiletí k faktickému zániku moderní sovětské genetiky a evoluční biologie (které byly do té doby na vynikající světové úrovni), včetně profesní a často i fyzické likvidace vědeckých špiček, mezi nimi např. i Nikolaje Ivanoviče Vavilova, zakladatele moderního šlechtění rostlin.

Je ovšem třeba dodat, že podle dnešních znalostí není „weismannovská“ bariéra zdaleka tak rigidní jak se původně předpokládalo a týká se pouze organismů s časnou diferenciací zárodečných buněk (tabulka 1.1). Nicméně podle tzv. centrálního dogmatu molekulární biologie, podle kterého se genetická informace předává ve směru DNA ↔ RNA → bílkovina, není přenos informace z bílkoviny na nukleovou kyselinu možný a bariéru mezi „zárodečnou plazmou“ (NA) a „somatem“ (bílkovina) tak nelze překročit. Toto téma není ovšem zdaleka uzavřeno a diskuse o možnosti vyvolání směrovaných mutací a jejich přenosu do dalších generací v bakteriální kultuře se ve vědecké literatuře stále objevují.

Tabulka 1.1 Způsob vývoje zárodečných buněk a počet žijících druhů u živočišných skupin (většinou kmenů). U více než jedné třetiny kmenů není znám způsob vývoje zárodečných buněk. (Pozn.: některé „kmeny“, jako např. Hemichordata, tvoří přirozené fyletické jednotky.)

| Raná determinace zár. buněk | Pozdní determinace zár. buněk | Somaticky odvozené zár. buňky | Více než jeden typ | Neznámý typ | | | | |
|-----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------|-------------|--------------------------|------------|-----------------|-----|
| Mesozoa | Echinodermata | 6000 | Bryozoa | 4000 | <i>Raná, nebo pozdní</i> | Placozoa | 2 | |
| Orthonectida | 18 | Mollusca | 100000 | Cnidaria | 9000 | Arthropoda | Priapulida | 10 |
| Dicyemida | 65 | | Porifera | 10000 | Crustacea | 75000 | Phoronida | 13 |
| Onychophora | 70 | | | | Chelicerata | 100000 | Pentastomida | 90 |
| Chaetognatha | 70 | | | | Uniramia | 800000 | Gnathostomulida | 100 |
| Ctenophora | 80 | | | | | | Pogonophora | 100 |
| Kinorhyncha | 125 | | | | <i>Všechny 3 typy</i> | | Hemichordata | 100 |
| Gastrotricha | 500 | | | | Annelida | 8700 | Entoprocta | 130 |
| Tardigrada | 550 | | | | Platyhelminthes | 12700 | Echiura | 130 |
| Acanthocephala | 1150 | | | | Chordata | 39000 | Nematomorpha | 230 |
| Rotifera | 1800 | | | | | | Sipuncula | 320 |
| Nematoda | 10000 | | | | | | Brachiopoda | 330 |
| | | | | | | | Nemertini | 800 |

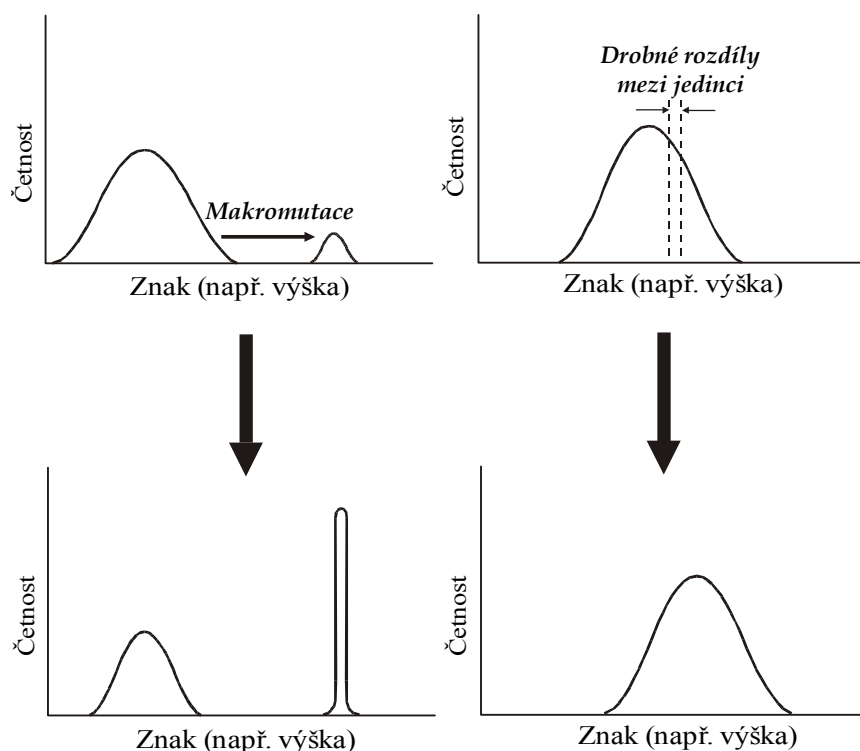
2. Dalším souborem teorií, zastávaných především mezi paleontology, byly teorie známé pod označením **ortogeneze**. Podle nich proměnlivost vzniká za určitým úmyslem a druhy se vyvíjejí určitým směrem, bez přispění přírodního výběru. Jako příklad byl uváděn vyhynulý jelen *Megaceros giganteus* s ohromnými parohy, který podle ortogenetického výkladu vyhynul proto, že nedokázal uniknout trendu jejich neustálého zvětšování. Žádný z proponentů ortogeneze však nedokázal přijít s mechanismem, který by ji dokázal vysvětlit a se vznikem syntetické teorie evoluce (kap. 1.2.4) byly tyto názory definitivně zavrženy.

3. Roku 1900, osmnáct let po Darwinově smrti, byly znovuobjeveny zákony dědičnosti, publikované v letech 1865-1866 augustiniánským mnichem Gregorem Mendelem (kap. 2.3.2). Konečně tedy byla vyřešena jedna z velkých záhad a problémů, se kterými se musel Darwin potýkat. Paradoxně ovšem s tím,

jak si mendelismus získával stále větší respekt, darwinismus začal být zpochybňován. Zastánci mendelovské genetiky totiž kladli důraz na studium proměnlivosti **diskrétních znaků**, kontrolované jednotlivými geny (termín *gen* zavedl roku 1909 dánský biolog **Wilhelm Johannsen**). Tato proměnlivost vzniká procesem, který jeden ze spoluobjevitelů Mendelovy práce, holandský botanik **Hugo Maria de Vries**, nazval **mutace**, když sledoval spontánní vznik nových variant u pupalky dvouleté (*Oenothera lamarckiana*). De Vries tyto varianty, které se podstatně lišily od rodičovských rostlin, považoval za nové druhy a podobně jako další mendelisté, především **William Bateson** a zpočátku i vynikající genetik a zakladatel genetického výzkumu octomilky **Thomas Hunt Morgan**, se domníval, že mutace samy o sobě stačí k vysvětlení vzniku nových druhů a přírodní výběr je proto nadbytečný. Tato teorie se nazývá **mutacionismus** a v prvních dvou desetiletích 20. století sehrála významnou roli.

Mendelovská genetika pomohla odmítnout lamarckovskou i směšnou dědičnost a položila základy pro genetické pochopení evoluce. Na druhé straně ovšem tím, že stavěla mutaci a přírodní výběr do vzájemného protikladu, byl její vliv na rozvoj evoluční biologie do značné míry negativní. Poslední významnou osobou propagující náhlý vznik nových druhů byl německý biolog Richard Goldschmidt, který tvrdil (1940), že procesy, které dávají vzniknout novým druhům a vyšším taxonomickým jednotkám, jsou diametrálně odlišné od procesů uvnitř druhu. Tyto **makromutace** představují náhlou reorganizaci celého genomu a vznik tzv. „nadějných monster“, zakladatelům nových skupin.

V letech 1900-1920 však mendelismus nebyl přijímán všemi biology. Proti němu stála skupina vědců, známých jako *biometrikové*. Tato škola, která vznikla okolo dvou významných matematiků a zakladatelů moderní biometrie, Darwinova bratrance **Francise Galtona** a jeho následovníka **Karla Pearsona**, se snažila studovat dědičnost z opačného úhlu pohledu než mutacionisté, měřením drobných odchylek mezi jedinci, jinými slovy sledováním kontinuální proměnlivosti v populaci (např. výšky postavy, hmotnosti při porodu). Vyvinuli statistické metody k popsání frekvenčního rozložení **kvantitativních znaků** a jejich přenosu mezi generacemi a evoluci viděli spíše jako postupný posun celé populace než jako náhlý vznik nového typu mutací (viz obr. 1.3). Naproti tomu mendelisté nesprávně tvrdili, že kontinuální znaky nemají genetický základ a proto se pouze diskrétní proměnlivost může uplatnit v evoluci.



Obr. 1.3 Silně zjednodušené znázornění rozdílu mezi mendelisty a biometriky. (a) První mendelisté se domnívali, že nové druhy vznikají makromutací v populaci ancestrálního (původního, rodičovského) druhu a evoluci tedy viděli jako diskontinuální proces náhlých změn (obrázek je ovšem do jisté míry zavádějící, protože mendelisté studovali kvalitativní znaky, jejichž varianci nelze znázornit Gaussovou křivkou). (b) V centru zájmu biometriků naopak byly drobné odchylky kontinuálních znaků mezi jedinci v populaci. Evoluce jimi byla nazírána jako postupný posun celé populace.

S tím, jak názory mendelovských genetiků získávaly stále větší respekt, byl současně stále více odmítán darwinismus, který zdánlivě neměl v nově vzniklé disciplíně místo. Půl století po vydání *Původu druhů* se zdálo, že na jedné straně je evoluce nezpochybnitelnou skutečností, na straně druhé ovšem je Darwinova teorie přírodního výběru překonána.

1.3.4 Moderní syntéza a současnost evoluční biologie

Dvacátá léta tohoto století zastihla mendelovskou genetiku ve stádiu všeobecného rozmachu. Avšak ačkoli se snažila řešit celou řadu problémů, otázky spojené s evolucí stály na okraji zájmu genetiků. Důvodem byl zdánlivý rozpor mezi mendelismem, kladoucím důraz na diskontinuální proměnlivost, a darwinismem, studujícím proměnlivost kontinuální (pravdou ovšem je, že ne všichni genetické počátky 20. století byli zarytými mutacionisty – mezi světlé výjimky patřil např. W. E. Castle, E. M. East, E. Baur a H. S. Jennings – jejich názory však v té době stály mimo hlavní názorový proud mendelistů).

Ovšem již roku 1918 se objevil pionýrský článek R. A. Fishera, ve kterém autor dokazoval, že všechny výsledky biometriků lze odvodit na základě Mendelových zákonů. Zbývalo ukázat, že přírodní výběr může působit v rámci mendelovské genetiky. Teoretickou základnu poskytli Angličané **Ronald Aylmer Fisher** (1890-1962) a **J. B. S. Haldane** [hóldejn] (1892-1964; plným jménem John Burdon Sanderson Haldane) a Američan **Sewall Wright** [súel rajt] (1889-1988), kteří nezávisle na sobě vytvořili matematickou teorii populační genetiky, v níž ukázali, že adaptivní evoluce je výsledkem společného působení mutace a selekce a že mutace není protikladem přírodního výběru, nýbrž jeho surovinou. K vysvětlení evolučních dějů není nutno uvažovat ani lamarckovskou dědičnost, ani ortogenezi či makromutace (především Fisher vyvinul velké úsilí k tomu, aby dokázal, že čím větší účinky mutace mají, tím menší je pravděpodobnost, že se uplatní v evoluci). K těmto třem zakladatelům populační genetiky plným právem patří i Rus **Sergej S. Četverikov** (1880-1959), původně lepidopterolog, který se v Moskvě začal zabývat genetikou volně žijících populací *D. melanogaster* a svými závěry o několik let předstihl své slavnější kolegy. Bohužel, vzhledem k tomu, že většina jeho vědeckých statí byla psána rusky, byl dopad jeho práce na ostatní evolučně zaměřené genetiky omezený. Navíc se stal v roce 1929 obětí politických represí (v červnu uvězněn na několik měsíců, potom poslán do několikaletého vyhnanství) a jeho vliv byl už jen zprostředkovaný.

Pro širší vědeckou veřejnost se výsledky práce Fishera, Haldanea a Wrighta staly známými především počátkem 30. let, kdy Fisher vydal knihu *Genetická teorie přírodního výběru* (*The Genetical Theory of Natural Selection*, 1930), Haldane poněkud populárnější knihu *Příčiny evoluce* (*The Causes of Evolution*, 1932) a Wright publikoval rozsáhlý článek nazvaný *Evoluce v mendelovských populacích* (*Evolution in Mendelian populations*, 1931). Díky tomu, že se jim podařilo skloubit darwinismus s moderní genetickou teorií, bývá někdy jejich syntéza označována za **neodarwinismus** (*v užším smyslu*).

Teoretické práce populačních genetiků brzy vyvolaly nový genetický výzkum nejen v laboratoři, ale i ve volné přírodě. To mělo obrovský význam pro další rozvoj populační genetiky a celé evoluční biologie. Snad největší vliv na další generace evolučních biologů měl **Theodosius Dobzhansky** (1900-1975), často považovaný díky roli, kterou sehrál při budování evoluční biologie jako skutečné vědní disciplíny, za jednoho z největších evolucionistů po Darwinovi. Dobzhansky se narodil v Rusku, kde se původně zabýval taxonomií čeledi sluněčkovitých (Coccinellidae). V roce 1927 získal postgraduální dvouleté stipendium v Morganově laboratoři ve Spojených státech, kde začal pracovat na genetice octomilek (v USA nakonec zůstal do konce svého života). Při své práci často využíval spolupráce se S. Wrightem. V knize *Genetika a původ druhů* (*Genetics and the Origin of Species*, 1937) elegantně spojil populačně-genetickou teorii s experimentálními daty o genetické proměnlivosti a rozdílů mezi druhy. Dokázal tak zpřístupnit často obtížně pochopitelné vývoje teoreticky zaměřených populačních genetiků ostatním biologům a vnést do evolučního studia více přírodovědný pohled.

Podobný výzkumný program, opírající se o spolupráci s Ronaldem Fisherem, začal ve Velké Británii realizovat **Edmund Brisco Ford** (1901-1988), považovaný za zakladatele evolučního směru, který sám nazýval „ekologická genetika“. Studoval selekci v přírodních populacích různých druhů motýlů a výsledky své práce shrnul v knize *Ekologická genetika* (*Ecological Genetics*, 1964). Fisherův silný vliv se odrážel i v úsilí ukázat, že náhodné procesy nemohou vysvětlit pozorované evoluční změny u studovaných objektů.

Julian Sorrell Huxley (1887-1975), vnuk T. H. Huxleyho, byl další ústřední osobností vznikající moderní evoluční teorie. Jeho význam tkvěl zejména v jeho inspiračních a organizačních schopnostech a v

syntetizování a popularizaci výsledků jiných badatelů. Jeho kniha z roku 1942, *Evolve: moderní syntéza* (*Evolution: The Modern Synthesis*) pomohla, podobně jako práce Dobzhanského, zprostředkovat myšlenky Fishera, Haldanea a Wrighta dalším biologům a našla odraz v názvu celé teorie – **moderní syntéza** neboli **syntetická teorie evoluce**.

O rozšíření syntetické teorie se zasloužili biologové nastupující generace, především americký ornitolog německého původu **Ernst Mayr** (*1904). Roku 1942 vydal knihu, kterou nazval *Systematika a původ druhů* (*Systematics and the Origin of Species*) jako parafrázi Dobzhanského titulu a kterou koncipoval jako rozsáhlou polemiku s o dva roky dříve vydanou knihou R. Goldschmidta *Materiální základ evoluce* (*The Material Basis of Evolution*). Mayrovou zásluhou se otázky spojené se studiem taxonomie a vzniku druhů staly pevnou součástí syntetické teorie. Ukázal, že klasický typologický přístup v chápání podstaty druhů není slučitelný s populačně-genetickou teorií. Idea existence „typu“ pro každý druh je neudržitelná v situaci, kdy každá populace je geneticky různorodá a není možno v ní nalézt jediný genetický „standard“; proto Mayr navrhl nové pojetí druhu, který nazval „biologický“. **George Ledyard Stebbins** (*1906) rozšířil jeho myšlenky i na evoluci rostlin (*Variation and Evolution in Plants*, 1950). Třetím významným „architektem moderní syntézy“ této generace byl paleontolog **George Gaylord Simpson** (1902-1984), který se zasloužil významnou měrou o odmítnutí tehdy běžných tendencí mnoha paleontologů vysvětlovat evoluci fosilních organismů ortogenetickými procesy (*Tempo and Mode in Evolution*, 1944). Podle něj je fosilní záznam v souladu s mechanismy diskutovanými Fisherem, Haldanem a Wrightem a problémy jako je rychlost evoluce či vznik velkých skupin organismů lze studovat na základě znalostí základních principů syntetické teorie.

V polovině 40. let se moderní syntéza dotýkala prakticky všech odvětví biologie. Roku 1947 se konala v Princetonu konference, již se zúčastnilo více než 30 zástupců prakticky všech biologických oborů. Sborník z tohoto symposia byl pod názvem *Genetika, paleontologie a evoluce* (Jepsen, Mayr & Simpson, eds.: *Genetics, Paleontology, and Evolution*) publikován v roce 1949 a toto datum je považováno za symbolický milník, který znamenal završení moderní syntézy (tedy *neodarwinismu v širším smyslu*; je třeba ovšem říci, že tento pojem býval vykládán různým způsobem – jako neodarwinismus se například označoval i Weismannův výklad darwinismu, postavený na odmítnutí tzv. měkké dědičnosti, tj. dědičnosti získaných vlastností).

Hlavní principy syntetické teorie evoluce

1. **Fenotypové** rozdíly mezi organismy jsou způsobeny částečně rozdíly v **genotypu** a částečně přímým působením vnějšího prostředí.
2. Vnější prostředí nemůže změnit *strukturu* genů konkrétním směrem (tj. získané vlastnosti se nedědí), může však ovlivnit *expresi* genů.
3. Základem dědičnosti jsou geny, které jsou diskrétní a během přenosu z generace na generaci si zachovávají svou identitu.
4. Geny se mutací mění na alternativní alely. Fenotypový účinek mutace může kolísat od nedetekovatelného po velmi silný. Proměnlivost vznikající v důsledku mutací je dále zvyšována rekombinací.
5. Faktory prostředí mohou změnit frekvenci mutací, ale nikoli preferenčně vyvolávat změny v daném prostředí prospěšné.
6. Evoluční změny probíhají v populacích, v zásadě jako změny ve frekvencích jednotlivých genotypů.
7. Četnost mutací je příliš nízká aby mohla sama o sobě způsobit posun celé populace od jednoho genotypu k druhému – tento posun je způsoben buď náhodnými fluktuacemi (např. genetický drift), nebo přírodním výběrem (selekcí).
8. I mírná selekce může během relativně krátké doby způsobit značné změny.
9. Selekcce může změnit populaci i za rámec původní proměnlivosti zvýšením frekvence alel, které díky rekombinaci s jinými geny, ovlivňujícími stejný znak, dávají vzniknout novým fenotypům.
10. Přírodní populace jsou geneticky proměnlivé, tj. jedinci v rámci téže populace jsou geneticky odlišní.
11. Populace v různých částech areálu jsou geneticky odlišné podobně jako jedinci v populaci; genotyp, který je v jedné populaci vzácný, může v jiné populaci převládat.
12. Většina rozdílů mezi druhy a mezi populacemi téhož druhu má genetický základ; rozdíly pro každý znak jsou většinou způsobeny několika až mnoha geny s malým účinkem – to podporuje závěr, že rozdíly mezi druhy vznikají spíše postupně, v malých krocích, nikoli jednotlivými mutacemi s velkým fenotypovým účinkem.
13. Přírodní výběr probíhá i v současnosti, často se značnou intenzitou.

14. Rozdíly mezi populacemi téhož druhu jsou často adaptivní.
15. Různé druhy představují rozdílné **genofondy**, mezi nimiž neprobíhá výměna genů; to znamená, že ani mutace s velkým fenotypovým účinkem nemusí způsobit vznik nového druhu.
16. Mezi druhy nicméně existuje genotypové i fenotypové kontinuum, které dokazuje postupnost rozrůžňování původního (ancestrálního) druhu ve dva či více druhů nových.
17. **Speciace** (vznik nových druhů ze společného předka) se často děje genetickou divergencí geograficky izolovaných populací.
18. Vyšší **taxony** vznikají prodlouženou postupnou akumulací drobných rozdílů, nikoli náhlým vznikem zcela nových „typů“.
19. Rozdíly a děje mezi vyššími taxony lze vysvětlovat na základě stejných principů jako rozdíly a děje na úrovni populace a druhu.
20. Všechna pozorování fosilního záznamu jsou v souladu s principy evolučních změn (ačkoli to neznamená, že tyto mechanismy jsou poskytují nutné i dostačující vysvětlení). Není třeba vnášet nové, nedarwinovské hypotézy jako lamarckismus, ortogenetická evoluce, **vitalismus**, nebo mutacionismus.

Vývoj po Syntéze a současnost evoluční biologie

V létech bezprostředně následujících po završení moderní syntézy se evoluční biologové zaměřili na další rozpracování teoretické základny evoluční biologie (např. matematické teorie populační genetiky), studium podstaty a vzniku nových druhů, studium rozsahu a distribuce genetické proměnlivosti a působení selekce v přírodních populacích. Prudké diskuse byly vedeny o relativní důležitosti deterministických mechanismů (tj. přírodního výběru) a pravděpodobnostních (stochastických) procesů (tj. genetického posunu, viz kap. 6) v evoluci.

Nové impulsy i rozšíření obzorů přinesl rozvoj molekulární biologie, který započal v 50. letech a který pokračuje s narůstající intenzitou až do současnosti. Syntetická teorie vznikala v době, kdy nejenže nebyla známa struktura DNA (Watson a Crick, 1953), ale chyběl i důkaz, že nukleové kyseliny jsou genetickým materiálem (Avery, MacLeod a McCarthy, 1944). Molekulární genetika tak pomohla objasnit či zpřesnit naše představy o struktuře a funkci genetických struktur, mutaci, genetické proměnlivosti, rozdílech mezi druhy, ontogenetickém vývoji a fylogenezi. Neutrální teorie molekulární evoluce z konce 60. let (Kimura, 1968) znamenala nový milník v historii evoluční biologie. Rozsáhlé diskuse, které vyvolala – a které pokračují i v současnosti – i propracovaný matematický aparát, který s sebou přinesla, stimulovaly rozsáhlý výzkum na molekulární úrovni, zasahující i do dalších oblastí biologie.

Další oblastí, která zaznamenala rozmach v 60. a 70. letech, byl výzkum ekologie a chování živočichů (W. D. Hamilton, G. Parker, R. Trivers). Toto období charakterizuje diskuse o úrovních působení selekce (skupinový vs. individuální výběr), postupné využívání matematických modelů teorie her (J. Maynard Smith) a prosazování „genového“ pohledu při řešení ekologicko-etologických otázek včetně problému vzniku pohlaví a altruistického chování (G. C. Williams, R. Dawkins). Současně došlo k renesanci zájmu o evoluční historii a mechanismy vzniku vyšších taxonů a znaků, které je charakterizují. Tento trend našel vyjádření ve vzniku a rozvoji nových taxonomických „škol“ (numerická taxonomie, kladistika), ve snaze o alternativní interpretaci fosilního záznamu, postavenou do protikladu darwinovského gradualismu (teorie přerušovaných rovnováh, N. Eldredge a S. J. Gould) a zvýšeném zájmu o ontogenezi a její roli při vzniku evolučních novinek (S. J. Gould).

V současnosti evoluční biologie obsahuje mnohem širší pole než tomu bylo ve 40. letech. Ještě více než dříve platí Dobzhanského okřídlená věta o tom, že „biologie má smysl pouze ve světle evoluce“ („*Nothing in biology makes sense except in the light of evolution*“). Evoluční biologové se dnes nezabývají dokazováním, že evoluce je skutečností. Místo toho se snaží hlouběji pochopit její základní mechanismy a přesněji popsat její historii. Některé otázky se podařilo zodpovědět, jiné na svoje objasnění teprve čekají, vynořují se otázky nové. Stejně tak z minulosti přetrvávají některé kontroverze a další přibývají, vynořují se nové teorie, starší myšlenky se potvrzují, zamítají či modifikují. To však v žádném případě neznamená slabinu evoluční biologie (a obecně vzato žádné vědní disciplíny) – naopak je důkazem, že jde o vědu intelektuálně stimulující a životaschopnou.

1.4 EVOLUCE: VÍRA, TEORIE A SKUTEČNOST

Darwinova teorie představovala skutečnou vědeckou revoluci. Tato revoluce se však neomezovala jen na oblast vědy, dá se říci, že byla i revolucí filozofickou. Darwinismus odmítl platónovský a aristotelovský esencialismus a do popředí postavil proměnlivost, tradiční statické pojetí světa nahradil neustálou změnou. Vznik mnohdy velmi důmyslných adaptací organismů, které byly do té doby považovány za důkazy inteligentního uspořádání světa, bylo náhle možno vysvětlit zcela mechanisticky, bez nutnosti zavádět do vysvětlovacího aparátu nadpřirozenou moc. S postupným shromažďováním faktů je ponecháván stále užší prostor pro jevy, které by vyžadovaly vysvětlení nadpřirozeným zásahem. O existenci božské bytosti (nebo božských bytostí), nadpřirozených sil, spirituální reality či lidské duše však věda mlčí, nedokáže ji ani dokázat, ani vyvrátit. Chceme-li proto hovořit o důkazech evoluce, musíme mít nutně na mysli důkazy *vědecké*.

Kritika evolucionismu se neomezuje jen na kreacionistické kruhy. Zejména postmodernismus se svým pluralistickým pojetím vysvětlování reality vytýká darwinismu, že pouze nahradil jedno paradigma druhým a že je svým způsobem pouze jiným typem víry. Jedním z nejčastěji používaných argumentů je tvrzení, že Darwinova teorie evoluce přírodním výběrem je pouhou hypotézou a v duchu názoru rakouského filozofa Karla Poppera, že pravá vědecká hypotéza musí být empirickými důkazy falzifikovatelná, je hypotézou nevědeckou. Je pravda, že Popper pokládal darwinismus „méně za skutečnou vědu a více za metafyzický výzkumný program“. Podobně bývá často poukazováno na to, že přírodní výběr je tautologií, protože je definován kruhem.

Je tedy evolucionismus „výkladní skříň“ vědy, nebo jen Potěmkinovou vesnicí? Je evoluce přírodním výběrem pouhou spekulací, netestovatelnou hypotézou, vědeckou teorií, nebo prokázanou skutečností? Podívejme se nejdříve na to, zda je přírodní výběr skutečně definován tautologicky a zda je možno ho testovat a tedy i falzifikovat. Námitka kruhovosti definice přírodního výběru je následující: jestliže přírodní výběr znamená přežívání nejzdatnějších a nejzdatnější jedinci jsou ti, kteří dokáží nejlépe přežít, ztrácí tato definice smysl. Ve skutečnosti však svědčí o hlubokém nepochopení podstaty oné „zdatnosti“. Rozhodujícím kritériem úspěšnosti v selekční zkoušce je celková reprodukce, tedy počet potomků (počet kopií vlastních genů), které předáváme do následujících generací. Tuto reprodukční úspěšnost určuje celá řada faktorů (kap. 5), přičemž některé z těchto faktorů mohou dokonce působit vzájemně protichůdně, například věk při první reprodukci *vs.* přežívání, selekce na genové *vs.* organismální úrovni. Existence přírodního výběru byla navíc mnohokrát testována a experimentálně prokázána.

Námitka, že evolucionismus je „pouhou hypotézou“ je rovněž chybná. Lidé většinou mylně chápou vědecké hypotézy jako nepodložené spekulace. Tak tomu však není. Vědecké hypotézy jsou spíše poučená vysvětlení studovaného jevu, alespoň částečně podložená empirickými daty. Naproti tomu teorie jsou vnitřně soudržnou soustavou vzájemně propojených hypotéz, které dokáží vysvětlit nikoli jeden, ale více pozorovaných jevů, a proto nestojí a nepadají s jedním kritickým testem. S kumulací empirických údajů se vědecké teorie mohou částečně modifikovat a doplňovat. Například Mendelova teorie dědičnosti nebyla objevením výjimek z dominance či nezávislé segregace zavržena, ale naopak doplněna a upravena, takže dnes je mnohem podrobnější a komplexnější než v 19. století. Podobně darwinismus byl doplněn o mendelismus, znalost molekulární podstaty dědičnosti, stochastických procesů, mechanismů spráženého evoluce, a mnoho dalších dílčích poznatků. Není proto pouhou spekulací ani hypotézou, tím méně moderním náboženstvím, ale naopak komplexní, hierarchicky strukturovanou teorií, složenou z řady testovatelných hypotéz. Stručně lze uzavřít, že *evoluce je vědeckým faktem, který je vysvětlován evoluční teorií*.

1.4.1 Lze evoluci dokázat?

Jestliže mluvíme o evoluci jako o vědeckém faktu, logicky se naskytá otázka, jak a zda vůbec ji lze dokázat. V kapitole 1.3.1 jsme si ukázali, že existují v zásadě tři alternativní teorie: transformismus, kreacionismus a evolucionismus. Musíme tedy dokázat, nejen že druhy jsou schopny se měnit, ale navíc že vznikly ze společného předka. Kettlewellův výzkum drsnokřídlece březového ukázal, že druhy mají schopnost měnit se vlivem vnějšího prostředí. Také existence nejrozmanitějších psích plemen od malého mopslíka po německou dogu bývá často předkládána jako důkaz schopnosti druhů se měnit. V dlouhodobém měřítku pak může na skutečnost, že druhy nejsou neměnné, ukazovat fosilní záznam, především existence mnoha přechodných forem, Darwinových „chybějících článků“. Vznik nových druhů byl dokonce experimentálně prokázán v laboratorních podmínkách, například prvosenka *Primula kewensis* byla uměle vytvořena zkřížením druhů *P. verticillata* a *P. floribunda*. Rostliny nově vzniklého druhu byly schopny se vzájemně křížit a

vytvářet plodné potomky, kdežto křížením s jedním či druhým rodičovským druhem vznikalo potomstvo neživotaschopné. Podobným způsobem vznikl i další rostlinný druh, *Galleopsis tetrabit*, hybridizací druhů *G. pubescens* a *G. speciosa*.

I když uvedené jevy lze nejlépe vysvětlit existencí evoluce, toto vysvětlení není zcela přesvědčivé. Například fosilní záznam lze vysvětlit i opakujícími se katastrofami a následným znovustvořením (Cuvierova teorie kataklysmat). Přestože je toto vysvětlení poněkud „kotrbaté“, nelze ho zcela vyloučit. Podobně bývá kreacionisty často namítáno, že jak reakce na změnu vnějšího prostředí u *B. betularia*, tak existence psích a jiných plemen jsou dočasné (např. u drsnokřídlece s rozšířením melanické formy zcela nezánikla forma původní, světlá; stejně tak pes dingo jakož i zdivočelí domácí holubi se svým zbarvením, morfologií a chováním podobají svým divokým předkům). Navíc ani v jednom z citovaných případů nejde o vznik nového druhu. Na argument, že nový druh lze experimentálně vytvořit, by mohli kritikové evolucionismu namítnout, že laboratoř nemůže simulovat přírodní podmínky.

Přesto však existuje řada skutečností, které lze vysvětlit pouze evolucí. Z nich nejpřesvědčivější jsou *hierarchie a existence suboptimálních struktur*.

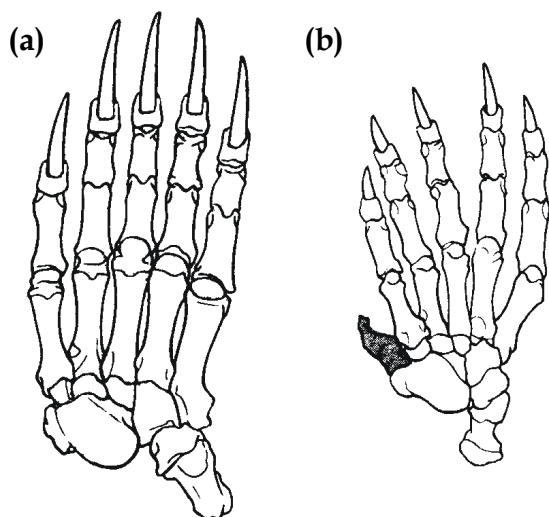
Hierarchické uspořádání života. Jedním z hlavních postulátů Darwinovy teorie je, že evoluce je *štepňá*, tj. druhy se vyvíjejí ze společného předka. Z toho bezprostředně plyne předpoklad, že fylogeneticky příbuznější druhy by měly být vzájemně podobnější. Skutečně, člověk je více podobný gorile než psovi, nebo než je pes podobný gorile. Člověk, gorila a pes jsou si podobnější než se kterýkoli z nich podobá žábě. Tato podobnost se navíc týká nejen anatomických znaků, ale i fyziologie, chování nebo molekulární struktury mitochondriální DNA. Je tomu tak proto, že člověk má společného předka s gorilou, a sdílené znaky jsou jim společné proto, že je od tohoto předka zdědili. Společný předek gorily, člověka a psa žil v mnohem vzdálenější minulosti než předchůdce obou hominidů, proto je jejich podobnost nižší, příbuznost (a tedy i podobnost) se žábou je ještě menší atd. Ani nezávislé stvoření, ani transformismus nedokáží tuto hierarchičnost logicky vysvětlit.

Suboptimální znaky a oportunistus. Snad největším argumentem proti stvoření dokonalou bytostí je existence znaků, které jsou nedokonalé. Ačkoli „solistikovanost“ některých adaptací je udivující, mnoho adaptivních znaků má do dokonalosti daleko (některé z nich jsou podrobněji probrány v kapitole x). Především kreacionisty tak často uváděné komorové oko obratlovců není zdaleka ideálně uspořádáno. Především zrakové buňky v sítnici jsou obráceny směrem k povrchu oka, takže světlo musí nejprve projít vrstvou nervových vláken a cév. Oko je tudíž nuceno provádět mnoho mimovolných pohybů, aby odstranilo stíny těchto vláken a mozek potom musí důsledky těchto pohybů odstranit. Místo, kudy vystupuje zrakový nerv, se nazývá slepá skvrna, protože světelný paprsek dopadající do tohoto místa nevidíme. Jedním z největších „konstrukčních vad“ je hrtanový nerv, který vede z mozku směrem k aortě, pod kterou se otáčí a míří zpět k hrtanu, který je jím inervován. Žirafa se svým dlouhým krkem proto musí vydat mnohem více energie na vytvoření několikametrového nervu, než kdyby tento nerv vedl k hrtanu přímo. O evolučním oportunistu bylo podrobněji pojednáno na začátku této kapitoly, včetně tzv. pandina palce (obr. 1.4).

Důkazů evoluce je velmi mnoho a je nad rámec těchto skript podávat jejich vyčerpávající seznam, proto byly vybrány jen některé z nich:

Homologie. S homologií se v biologii setkáváme často. Například přestože přední končetina člověka, koně, netopýra, žáby, ptáka, psa, krtek a velryby jsou morfologicky zcela odlišné v důsledku rozdílných funkcí, které zastávají, skládají se ze stejných součástí. Homologie se ovšem vyskytují i na molekulární úrovni. Všechny proteiny sestávají výhradně z levotočivých (L-) aminokyselin, ačkoli pravotočivé (D-) optické izomery by mohly stejnou funkci zastávat také. Otázku, proč část proteinů neobsahuje aminokyselinu jednoho izomeru a jiné zase druhého, nebo proč se obě formy nevyskytují současně v jediné bílkovinné molekule, můžeme vysvětlit jedině tím, že se L-izomer náhodně vyskytoval u pradávného předka všech současných organismů. V zásadě stejný degenerovaný genetický kód, složený vždy ze tří bází, se vyskytuje ve všech živých soustavách. Podobně mitochondrie a chloroplasty obsahují DNA, která je prakticky stejná jako DNA některých prokaryot, v souladu s endosymbiotickou teorií (viz kap. 11). Pravděpodobně nejpodivuhodnější příklad homologie však byl v současné době objeven o tzv. homeotických genů (kap. 17), které určují základní stavební plán těla a strukturu a rozmístění některých důležitých orgánů. Ukázalo

se totiž, že tyto geny jsou téměř totožné u tak nepříbuzných organismů, jako jsou octomilka, myš nebo člověk. (Pro úplnost ovšem musíme dodat, že součástí definice homologických znaků je jejich společný původ, tedy dědictví po společném předkovi. Tím se ovšem vystavujeme nebezpečí důkazu kruhem: jestliže definiční vlastností homologií je jejich společný evoluční původ, nelze jejich existenci zpětně dokazovat evoluci. Na druhou stranu je ovšem pravda, že jinak než společným původem lze jen ztěžít vysvětlit, proč tvarově naprosto odlišné orgány jsou složeny z identických stavebních součástí, zejména v případech, kdy je toto uspořádání pro organismus spíše nevýhodné.)



Obr. 1.3 Kostra pravé přední tlapy (a) baribala (*Euarctos americanus*) a (b) pandy velké (*Ailuropoda melanoleuca*). Tečkovaně vyznačena vnitřní přídatná kost.

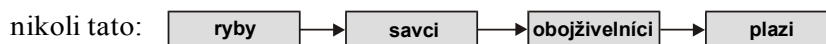
Konvergence. Jak si můžeme vysvětlit výskyt stejné či podobné anatomické nebo molekulární struktury (např. komorové oko) u naprosto nepříbuzných druhů jako jsou obratlovci a hlavonožci? Z hlediska evoluční teorie tyto konvergentní struktury vznikly působením přírodního výběru, který organismy přizpůsobil podobným ekologickým podmínkám. Stejnou ekologickou roli v podobných ekosystémech často hrají fylogeneticky vzdálené druhy, přičemž stejnému účelu mohou sloužit odlišné orgány nebo části těla. Tak například život pod zemí vedl ke vzniku podobných morfologických, anatomických i fyziologických adaptací u vačnatých australských vakokrtů, hmyzožravých euroasijských krtků a afrických zlatokrtů, stejně jako u býložravých hlodavců: afrických rypošů, eurasijských cokorů, slepců, slepušek a hlodounů, jihoamerických osmáků a tukotuků a severoamerických pytlonošů.

Rudimentární orgány. Podobně jako u nedokonalých adaptací a dalších znaků, je vysvětlení existence rudimentárních orgánů z hlediska kreacionismu nemožné. Důvod, proč by inteligentní Konstruktor měl vytvořit zbytky pánevního pletence u velryb a hroznýšů, rudimentární křídla u bezkřídlého hmyzu či strukturně zcela vyvinuté oči u některých jeskynních či podzemních organismů, u kterých nemohou plnit žádnou funkci, je neznámý. Sám Darwin ve své knize O původu člověka napočítal na deset rudimentárních orgánů u člověka (např. schopnost hýbat ušima, ježení chlupů), z nichž některé svému nositeli mohou dokonce přinášet zdravotní problémy („zuby moudrostí“, červovitý výběžek slepého střeva). Stejně tak by se nám těžko hledal důvod, proč smetánka lékařská (*Taraxacum officinale*), která se rozmnožuje apomikticky (tj. nepohlavně, bez oplození), má stejně žluté květy jako příbuzné druhy, které tímto způsobem lákají hmyz k opylení, a proč dokonce vytváří nefunkční tyčinky a pestíky. Mezi rudimenty na molekulární úrovni patří pseudogeny, které díky jedné či několika mutacím ztratily svou funkci a nekódují žádný protein, nebo obrovské úseky repetitivní DNA, která v genomu pravděpodobně nemá žádnou funkci.

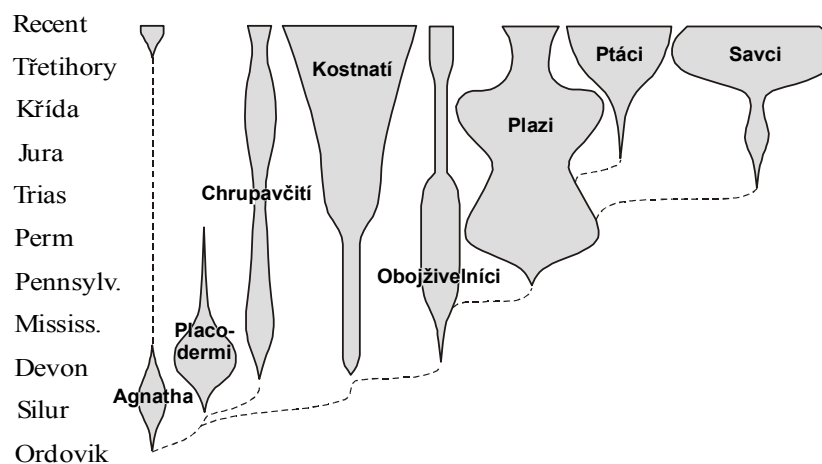
Soulad posloupnosti fosilního záznamu a fylogenetických stromů odvozených z různých znaků. Časová posloupnost, ve které se objevily hlavní skupiny živočichů a rostlin, se shoduje s fylogenezí, která byla odvozena na základě jiných, většinou molekulárních znaků. Například bezčelistnatí se během evoluce objevili dříve než kostnaté

ryby, ty se zase objevily před obojživelníky, plazy a savci a tato posloupnost se shoduje s molekulárními i morfologickými fylogenetickými stromy (obr. 1.5).

(a) Podle anatomie byla evoluční sekvence moderních obratlovců



(b) Pořadí hlavních skupin obratlovců ve fosilním záznamu



Obr. 1.5 (a) Anatomická analýza moderních forem obratlovců ukazuje, že obojživelníci a plazi jsou evolučně intermediární mezi rybami a savci. Např. obojživelníci mají žábry jako ryby, ale místo ploutví mají čtyři končetiny jako plazi a savci. Kdyby z ryb vznikli savci, musely by rybí žábry nejprve zaniknout a později znovu vzniknout, což je daleko méně pravděpodobné, než kdyby z ryb vznikli nejprve obojživelníci. Seznam znaků, které ukazují na správnost uvedené sekvence by byl samozřejmě mnohem delší. Důležitější ovšem je, že tato evoluční sekvence se shoduje s pořadím, ve kterém se objevují hlavní skupiny obratlovců ve fosilním záznamu (b). Horizontální rozsah každé skupiny udává její odhadnutou diverzitu v daném čase.

Lze samozřejmě najít i řadu dalších důkazů. Teorie evoluce dává odpovědi i na ty otázky, které alternativní teorie vysvětlit nemohou, nebo je jejich vysvětlení přinejmenším rozpačité. Jak si lze například vysvětlit existenci molekulárních hodin (kap. 7), pokud by organismy vznikly samostatně? Jak si vysvětlit obtíže při rozlišování některých blízce příbuzných druhů (a rozhodování, zda jde vůbec o samostatné druhy)? Proč se během času mění síla prezygotické a postzygotické reprodukční izolace? Je však nutno znovu zdůraznit, že v těchto případech, stejně jako v celé oblasti vědeckého bádání, se pohybujeme na půdě vědeckých důkazů a hypotéz, které mají svá přesně vymezená pravidla. Někdo samozřejmě může být dokonce přesvědčen, že Velký tvůrce stvořil celý svět včetně nás před několika okamžiky tak, aby některé horniny se svými „fosiliemi“ vypadaly několik miliard let staré a aby tomuto zdánlivému věku odpovídal i poločas rozpadu radioizotopů. Současně naši mysl, paměť, smysly i naše biologické hodiny patřičně nastavil tak, aby byly plně v souladu s touto virtuální realitou. Takové úvahy jsou ovšem naprosto nevědecké a jako takové nemohou být předmětem seriózní vědecké argumentace. Ani v nejmenším to však neznamená, že by evolucionismus a obecně celá moderní věda byly v rozporu s náboženstvím a vírou. V tomto případě nejde o rozpor buď – a nebo a proto akceptování faktu evoluce ještě neznamená odmítnutí náboženské víry (a naopak).

SOUHRN

1. Biologická evoluce znamená změnu vlastností organismů mezi generacemi, která se děje v populacích, zatímco jednotlivci evoluci nepodléhají. Změny, ke kterým dochází, musí být dědičné.
2. Evoluční biologie zahrnuje mnoho dílčích oborů, které studují buď historii evolučních změn, nebo mechanismy těchto změn. Do první kategorie patří systematika a paleontologie, do druhé evoluční genetika, evoluční vývojová biologie a evoluční ekologie. Evoluční biologie čerpá poznatky i z dalších oborů, jako morfologie, fyziologie, molekulární biologie a etologie. Pouze paleontologie však může poskytnout absolutní časový rámec evolučních procesů.
3. Náзор, založený na doslovném znění Bible, se nazývá kreacionismus. Podle něj byly všechny dnes žijící druhy a celý vesmír stvořeny naráz během šesti dní a až do současnosti se nezměnily. První ucelenou evoluční teorií byl transformismus Jeana Baptista Lamarcka, který předpokládal, že druhy se mění jeden v druhý, ale nedochází k větvení jednotlivých linií takže počet druhů se nemění. Náзор, že vlastnosti získané během života jedince se přenášejí do dalších generací (dědičnost získaných vlastností), se dnes poněkud nesprávně nazývá lamareckismus.
4. Darwinova evoluční teorie, poprvé zveřejněná v jeho knize O původu druhů v roce 1859, dala vznik moderní evoluční biologii. Tato teorie obsahuje dvě základní myšlenky: (a) všechny organismy vznikly postupnou modifikací ze společného předka a (b) hlavním mechanismem této modifikace je přírodní výběr.
5. Ačkoli samotná myšlenka evoluce ze společného předka byla odbornou veřejností rychle přijata, přírodní výběr jako hlavní hybná síla evoluce byl většinou odmítán nebo bagatelizován. Tento trend paradoxně zesílil po znovuobjevení Mendelovy teorie dědičnosti v roce 1900. Teprve počátkem 20. let bylo ukázáno, že darwinismus a mendelismus jsou vzájemně slučitelné. Začleněním systematické biologie, paleontologie, fyziologie, anatomie a dalších oborů do evoluční teorie vznikla tzv. Syntetická teorie evoluce neboli neodarwinismus.
6. Vývoj ze společného předka postupnou úpravou je vědeckou skutečností, která je vysvětlována evoluční teorií. Teorie evoluce je komplexní soubor vzájemně propojených hypotéz, které lze testovat.
7. Existuje celá řada vědeckých důkazů evoluce, z nichž k nejpřesvědčivějším patří hierarchické uspořádání živých systémů, existence nedokonalých adaptací a evoluční oportunistismus, homologie, konvergence a existence rudimentárních orgánů.

DOPORUČENÁ LITERATURA

- Darwin, C. 1859. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6th ed., 1972. Published by Senate, London, 1994. [Dnes již klasické dílo autora evoluční teorie.]
- Futuyma, D. J. 1995. *Science on trial. The case for evolution*. 2nd ed. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts. [Populární vysvětlení hlavních principů evoluční teorie, rozsáhlý souhrn důkazů evoluce a kritika tzv. "vědeckého kreacionismu".]
- Leakey, R. E. 1989. *Darwinův Původ druhů v ilustracích*. Panorama, Praha. [Zkrácená a upravená verze Darwinovy knihy, opatřená ilustracemi a úvodem od známého britského antropologa a paleontologa.]
- Mayr, E. 1988. *Toward a new philosophy of biology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. [Eseje o evoluci a jejích filozofických důsledcích od významného evolučního biologa a spoluvůdce neodarwinismu.]

Mayr, E., Provine, W. B. (eds.) 1998. *The evolutionary synthesis. Perspectives on the unification of biology*. 4th edition. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts and London, England. [Soubor článků o historii syntetické teorie evoluce od řady autorů včetně několika jejích „architektů“, např. E. Mayra, T. Dobzhanského, E. B. Forda a G. L. Stebbinse. První vydání roku 1980.]

Provine, W. B. 1986. *Sewall Wright and evolutionary biology*. The University of Chicago Press, Chicago. [Podrobný životopis o jedné z nejvýznamnějších osobností evoluční biologie a zakladateli populační genetiky. Součástí knihy je i podrobná historie evoluční biologie od počátku 20. století a vysvětlení některých evolučních problémů.]

Ruse, M. 1986. *The Darwinian revolution. Science red in tooth and claw*. 2nd ed. The Chicago University Press, Chicago, London. [Syntetický rozbor historie evolučního myšlení.]

Ruse, M. 1996. *Monad to man. The concept of progress in evolutionary biology*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. [Rozsáhlá historie evolučního myšlení od 17. století po současnost, ilustrovaná na postojích klíčových postav evolucionismu i jeho odpůrců k existenci progresivního vývoje, z pera současného filozofa vědy.]