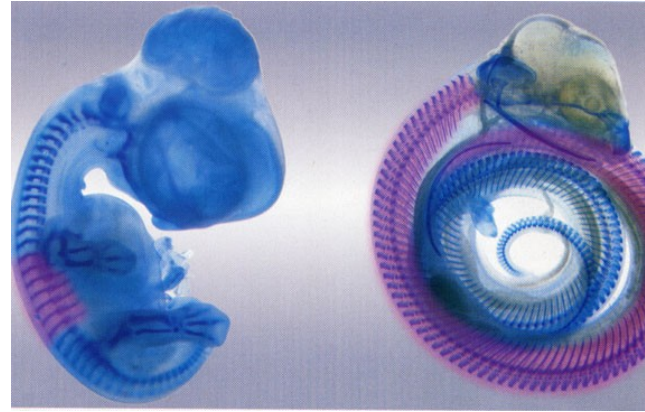
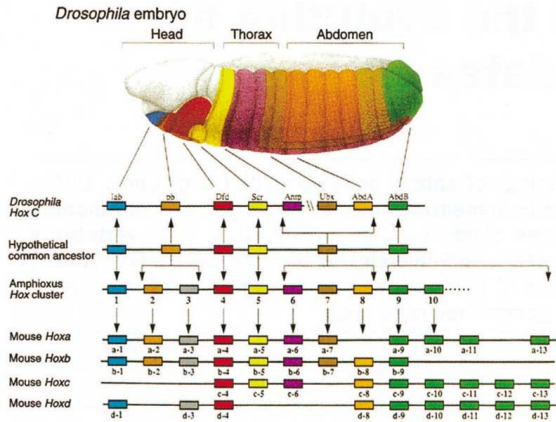
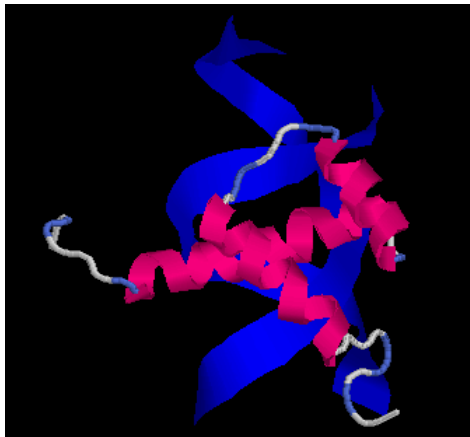


MAKROEVOLUCE



Mouse embryo



Phyletic Gradualism



Morphology



Punctuated Equilibrium

Time

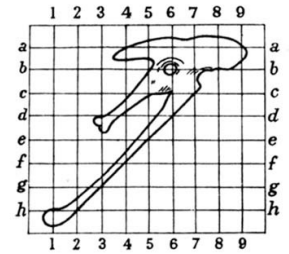


Fig. 161. Pelvis of *Archaeopteryx*.

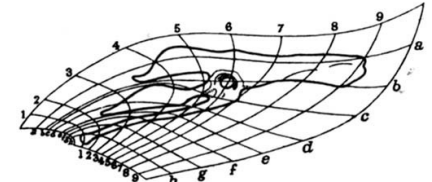
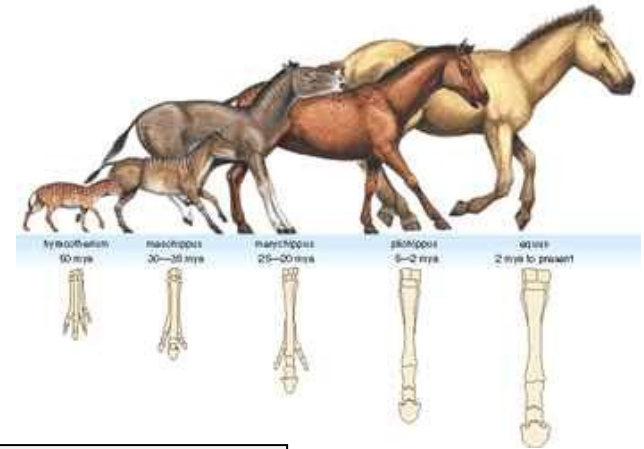


Fig. 162. Pelvis of *Apatornis*.

TEMPO EVOLUCE TEORIE PŘERUŠOVANÝCH ROVNOVAH

Rychlost evoluce:



rozdíl hodnoty
znaku v čase t_2 a t_1

Haldane (1949)

$$r = \frac{\ln x_2 - \ln x_1}{\Delta}$$

časový
interval $t_2 - t_1$

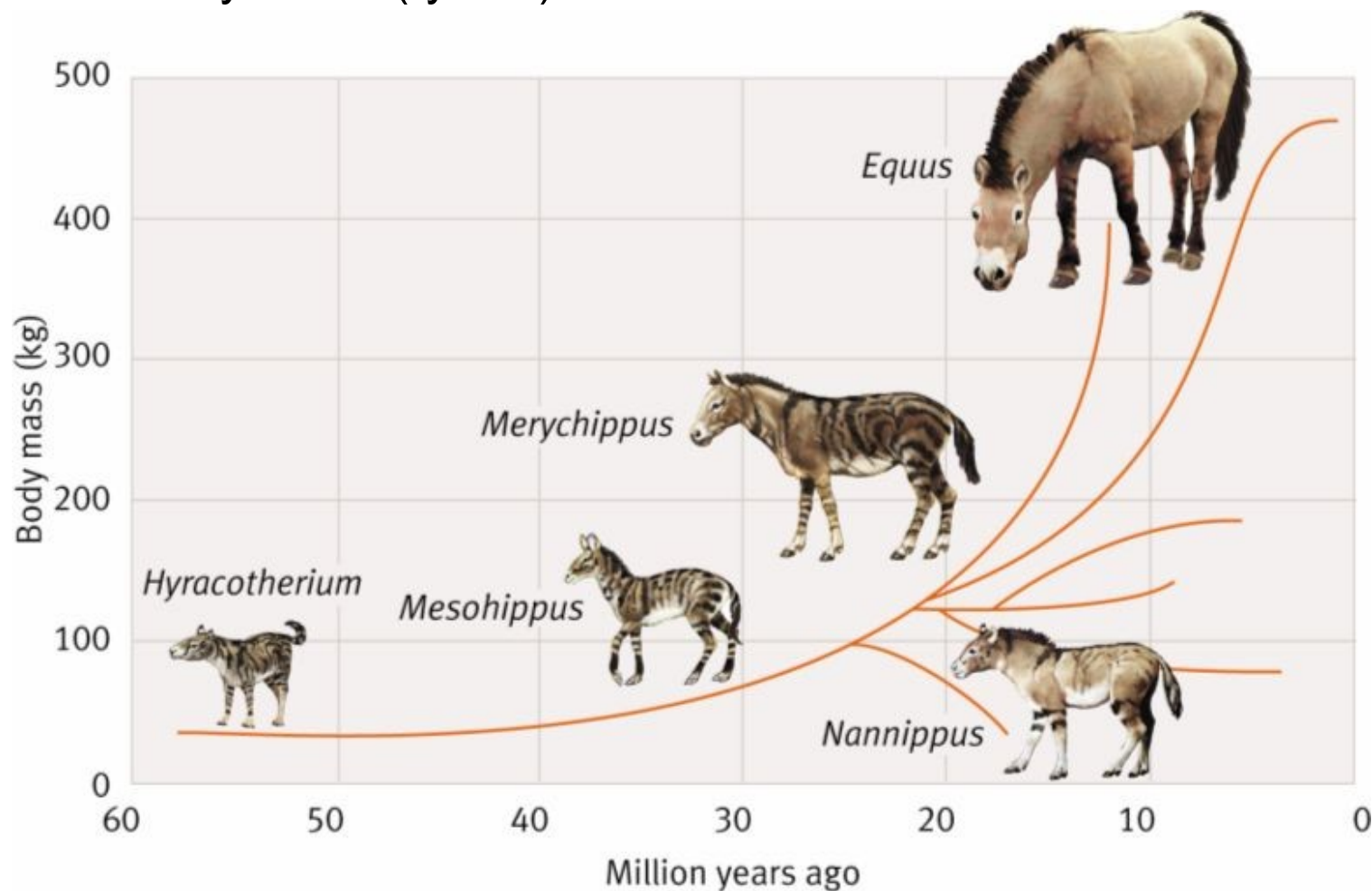
1 darwin = změna znaku o faktor e za 1 milion let

G. G. Simpson:

evoluce bradytelická (pomalá)

horotelická (střední, např. koně)

tachytelická (rychlá)



Haldane (1949): třetihorní koně – 0,04 darwinů
domestikace – 10^3 darwinů

Kuertén (1959): holocénní savci – 12,6 darwinů
pleistocénní savci – 0,5 darwinů
třetihorní savci – 0,02 darwinů

... důvodem rozdílů odlišné časové intervaly

nevýhody:

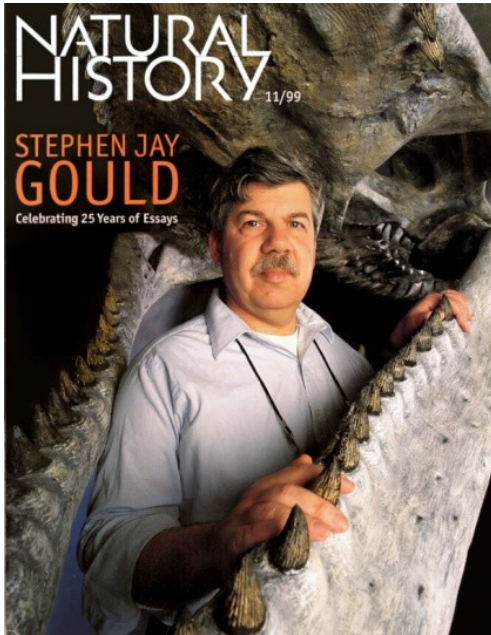
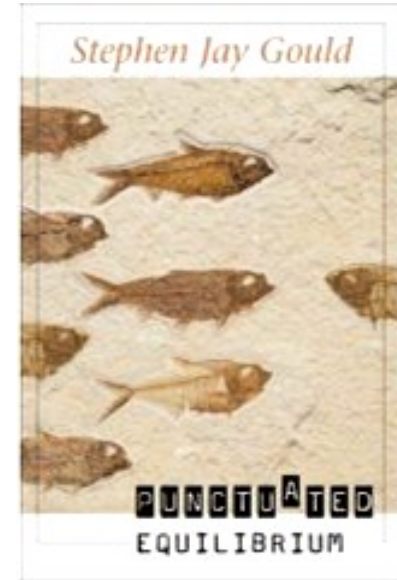
1. faktor e není biologicky přirozený
2. používá absolutní čas
3. nebere v úvahu měřený časový interval
4. nelze srovnávat plochy/objemy/lineární rozměry

⇒ Haldane (1949), Gingerich (1993): 1 haldane = změna měřená v jednotkách standardní odchylky za 1 generaci

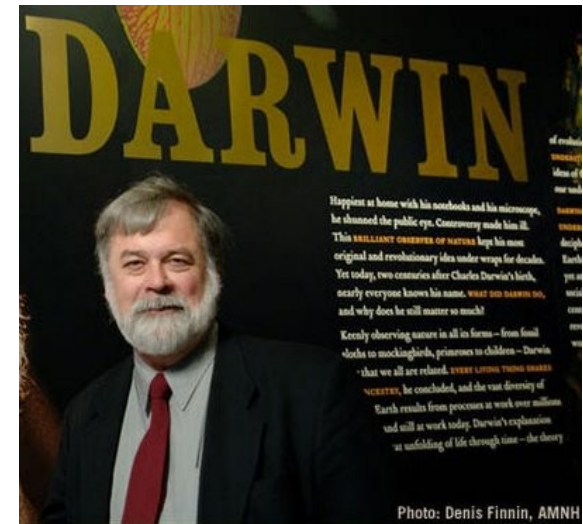
Teorie přerušovaných rovnovah:

Stephen Jay Gould, Niles Eldredge (1972)

stáze vs. rychlá změna

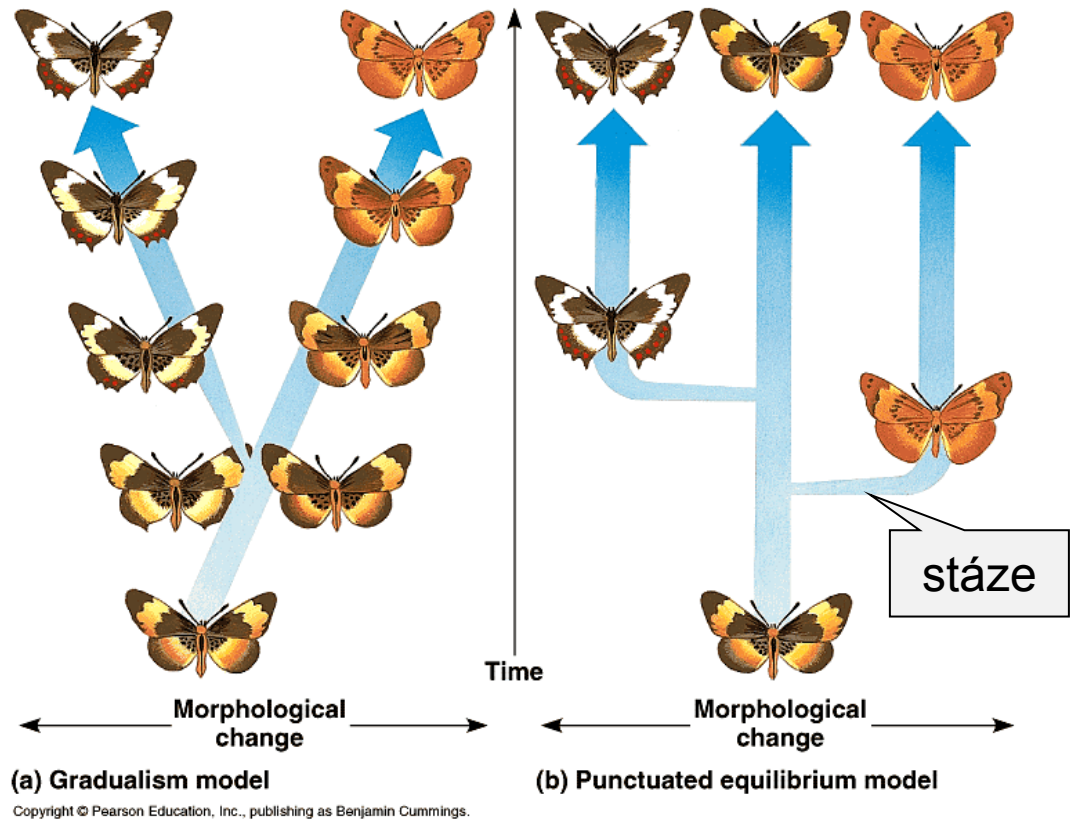
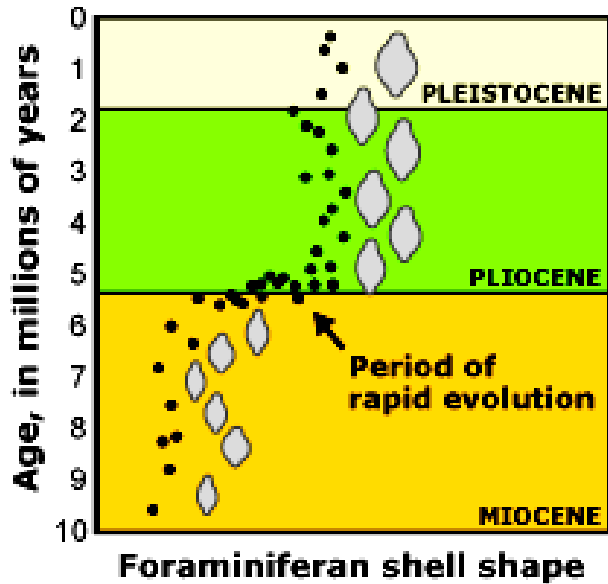


S.J. Gould



N. Eldredge

stáze vs. rychlá změna

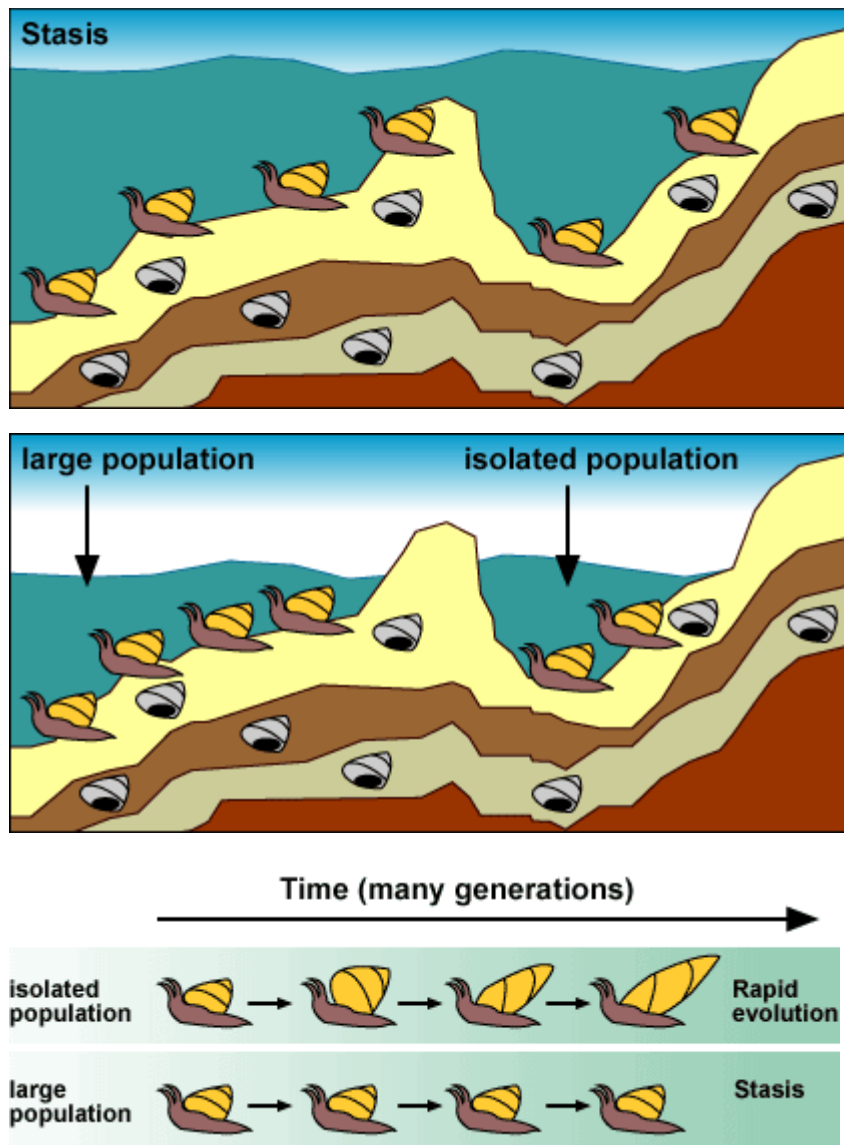


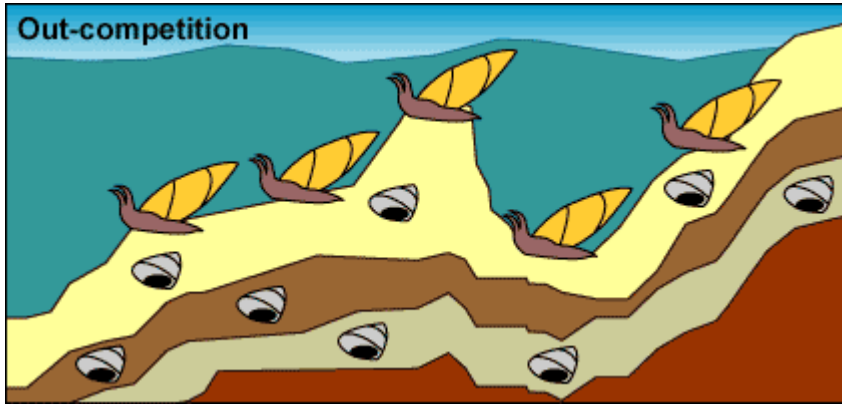
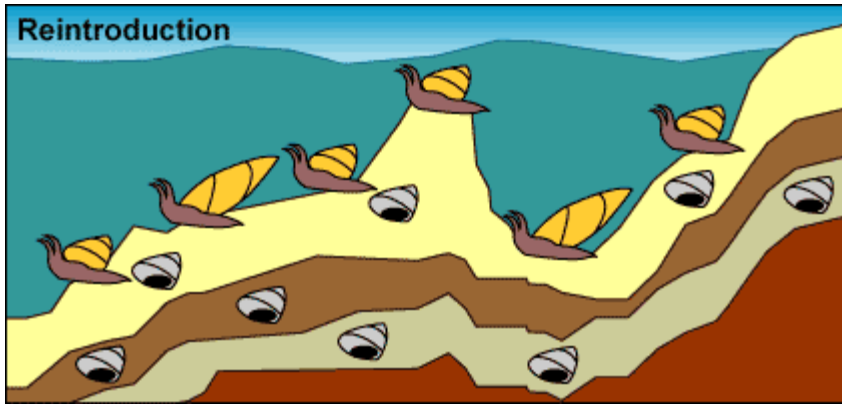
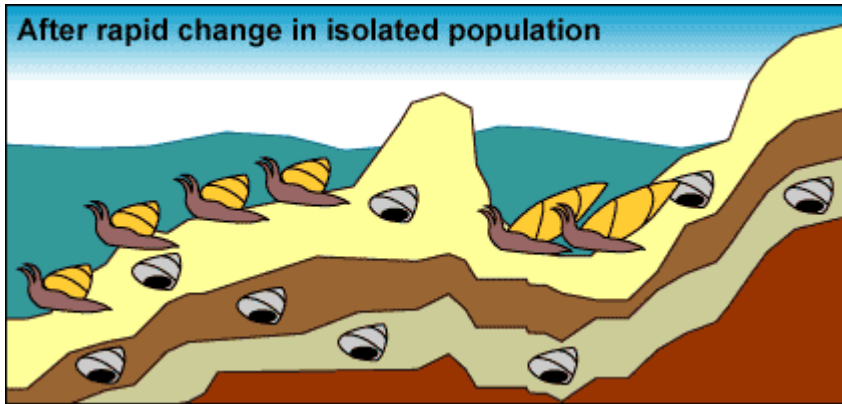
Mechanismus?

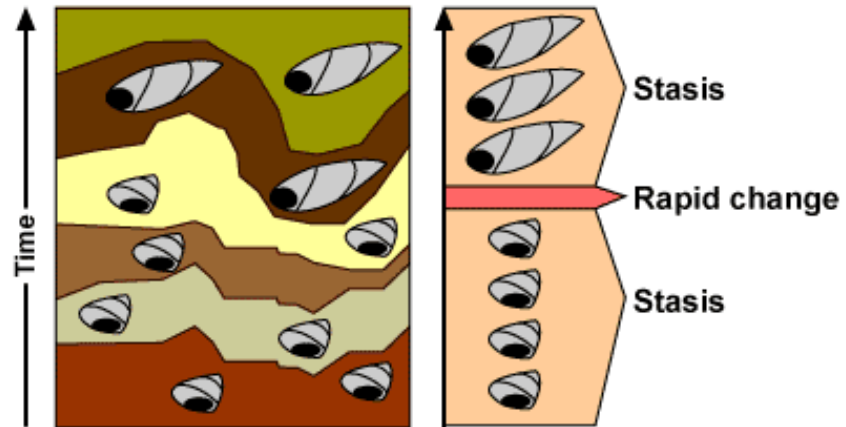
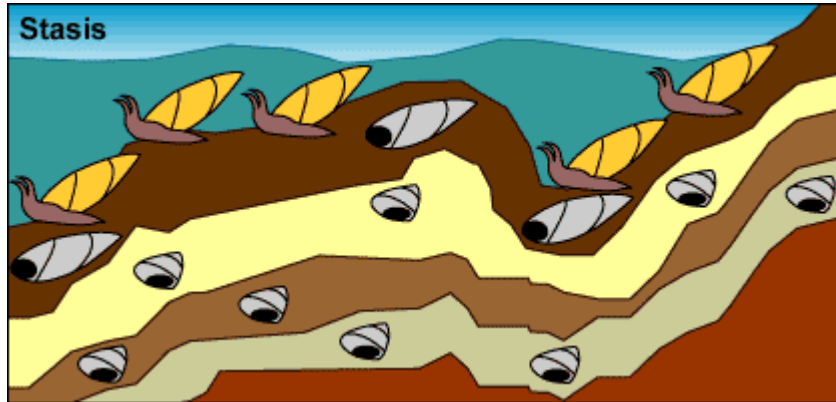
peripatrická speciace

makromutace – R. Goldschmidt, *The Material Basis of Evolution* (1940):
„nadějná monstra“

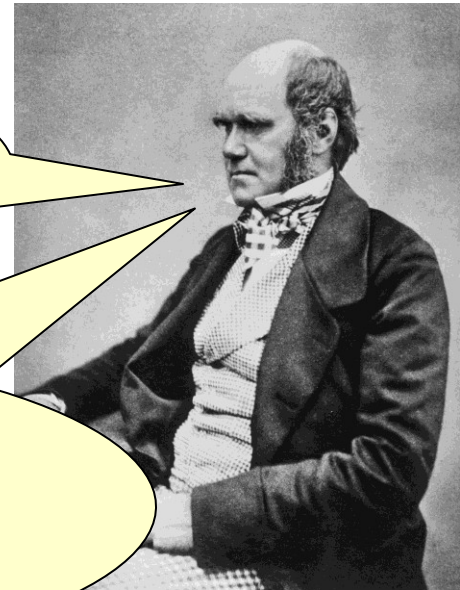
Peripatrická speciace a přerušované rovnováhy





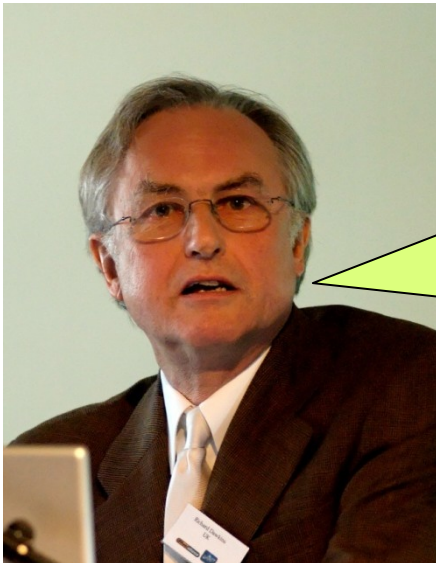


Druhy různých rodů a tříd se neměnily stejným tempem nebo ve stejné míře (viz „živé fosilie“).



Období, během kterých se druhy měnily, byla krátká ve srovnání s obdobími, během nichž zůstaly nezměněny.

Kromě (neexistujícího) zcela konstantního tempa existuje pouze tempo proměnlivé – buď se mění v diskrétních krocích (punktuacionismus), nebo pozvolna. Stáze je tedy pouze extrémním případem pomalé evoluce.



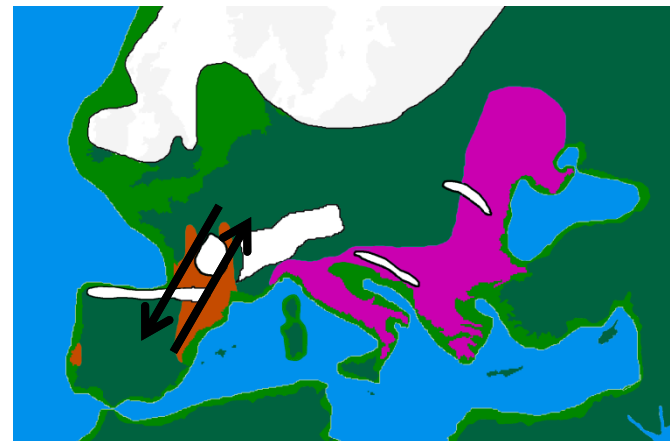
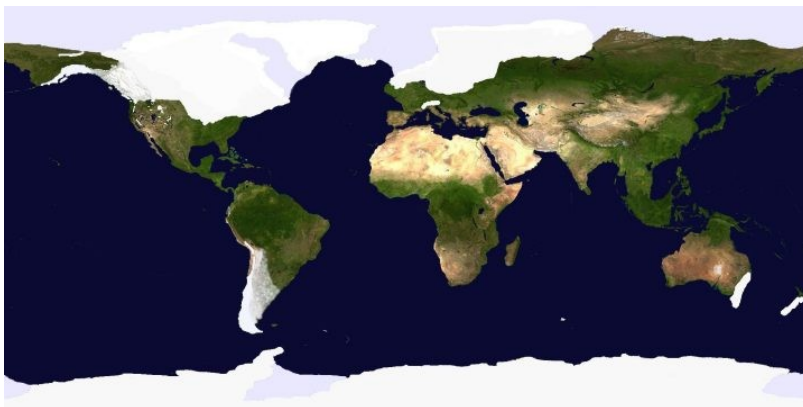
R. Dawkins: Slepý hodinář

Puntuacionistický vývoj typický pro evoluci jazyka:
změny hraji důležitou roli v obdobích odštěpení nového jazyka z jazyka
původního
bantuská, indoevropská a austronéská skupina: 10-33 % rozdílů spojeno
s jazykovým štěpením

Jak vysvětlit stázi?

genetická nebo ontogenetická omezení

sledování habitatu (*habitat tracking*) – glaciální/interglaciální cykly



krátkodobá místní divergence – rychlé změny lokální a prostorově
omezené

Vztah mikro- a makroevoluce

Steven M. Stanley (1975): makroevoluce oddělena od mikroevoluce

S.J. Gould (1980): „svržení neodarwinismu z trůnu“, „efektivní smrt neodarwinismu“

Moderní syntéza úzká, extrapolacionistická a redukcionistická

Je makroevoluce skutečně odlišná od mikroevoluce?

evoluce koní

Darwinovy pěnkavy

evoluce savců



evoluce jako „matrjoška“

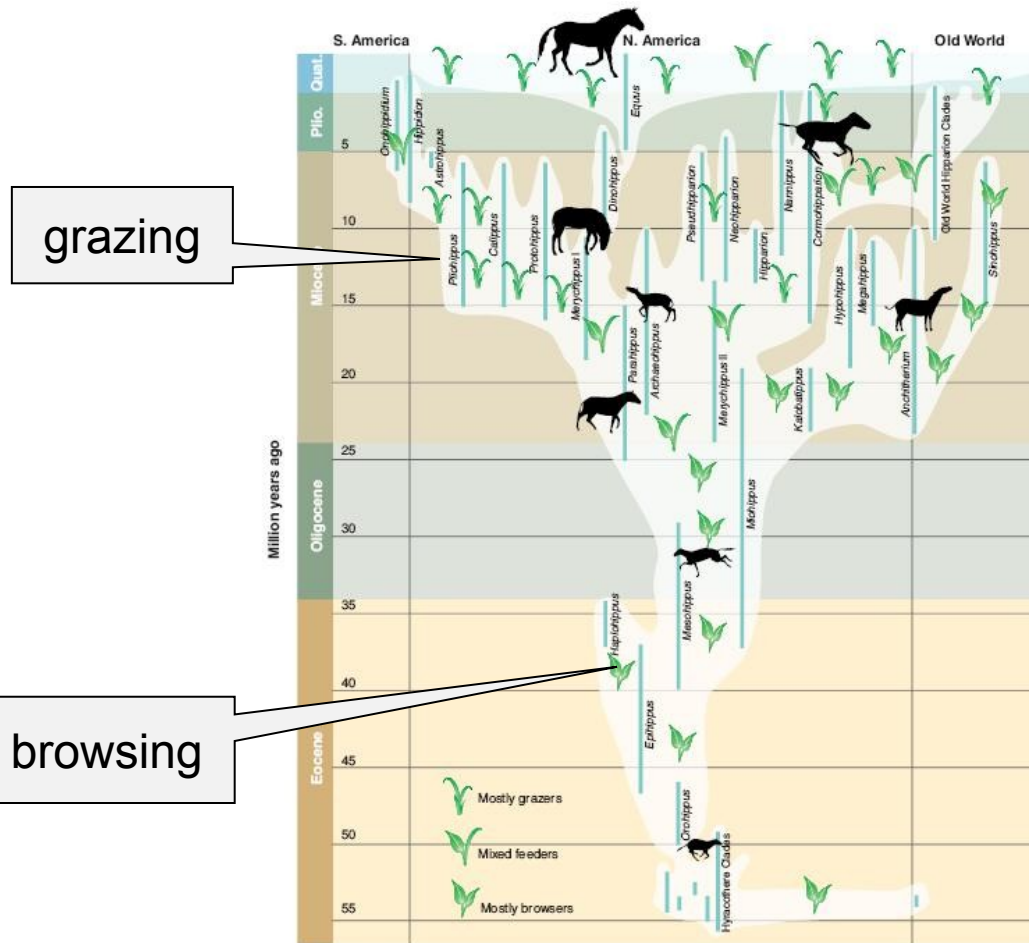
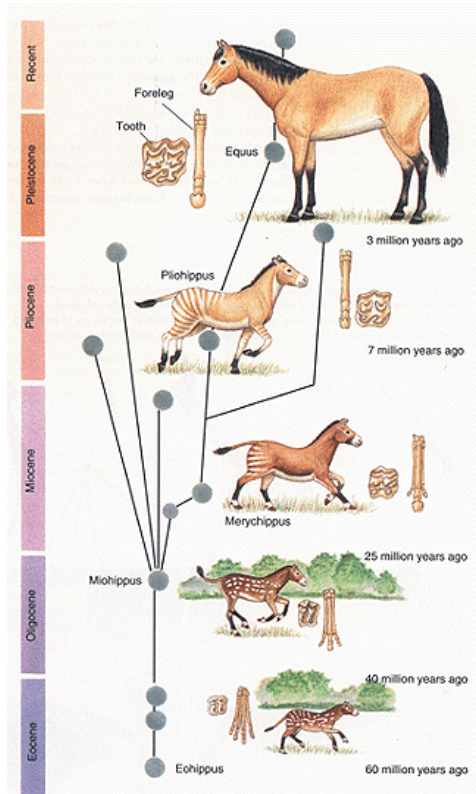
Evoluce koní:

2 rozměry zubů

průměrná rychlost vysvětlitelná působením usměrňující selekce
(stačí 2 selektivní smrti/milion jedinců/generaci)

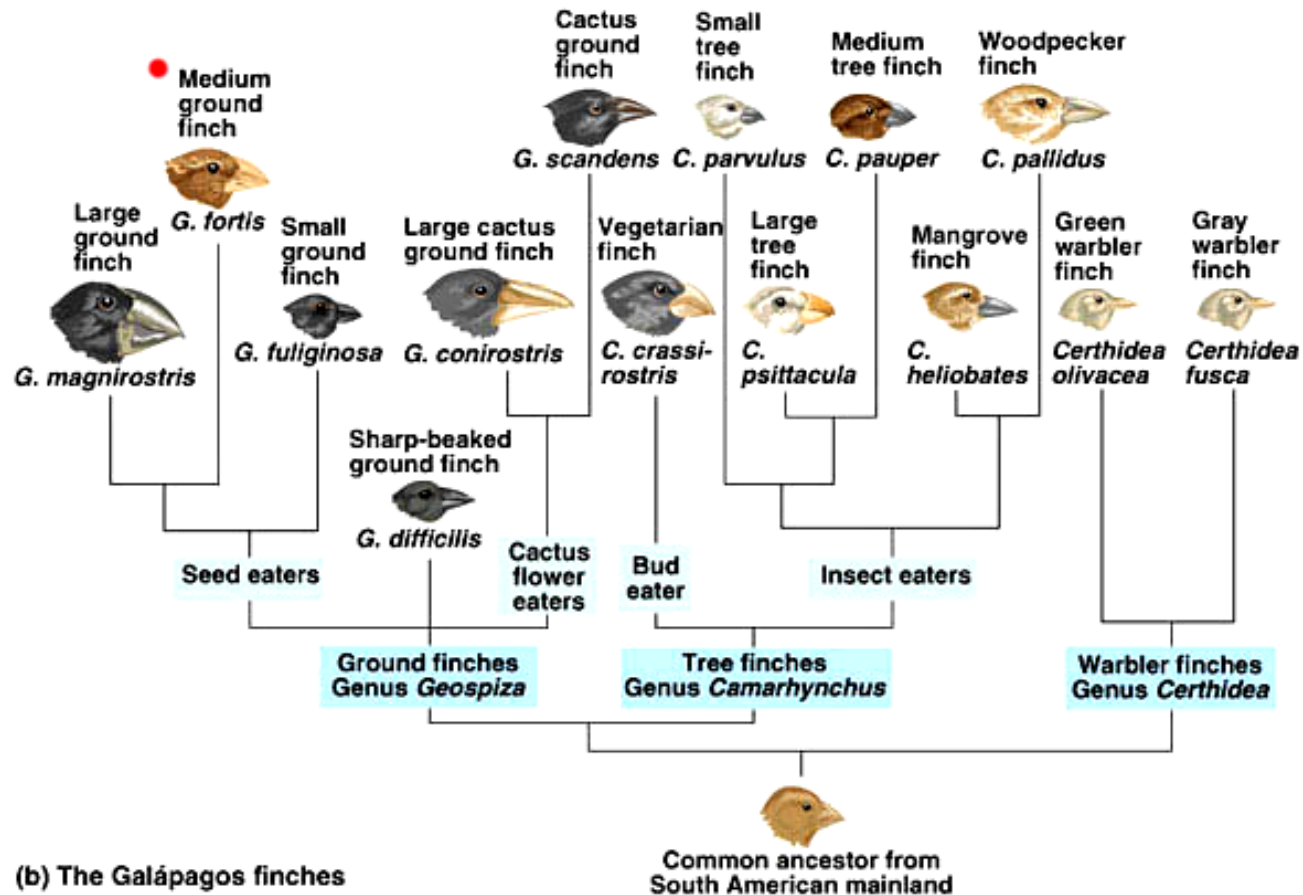
jestliže $N_e < 10^4$ jedinců, lze vysvětlit i pouhým driftem

podobně i jiné fosilie



Darwinovy pěnkavy:

při známém stáří Galapág dost času k diverzifikaci do 14 druhů
(ve skutečnosti komplikovanější – reverze, možná extinkce některých druhů)

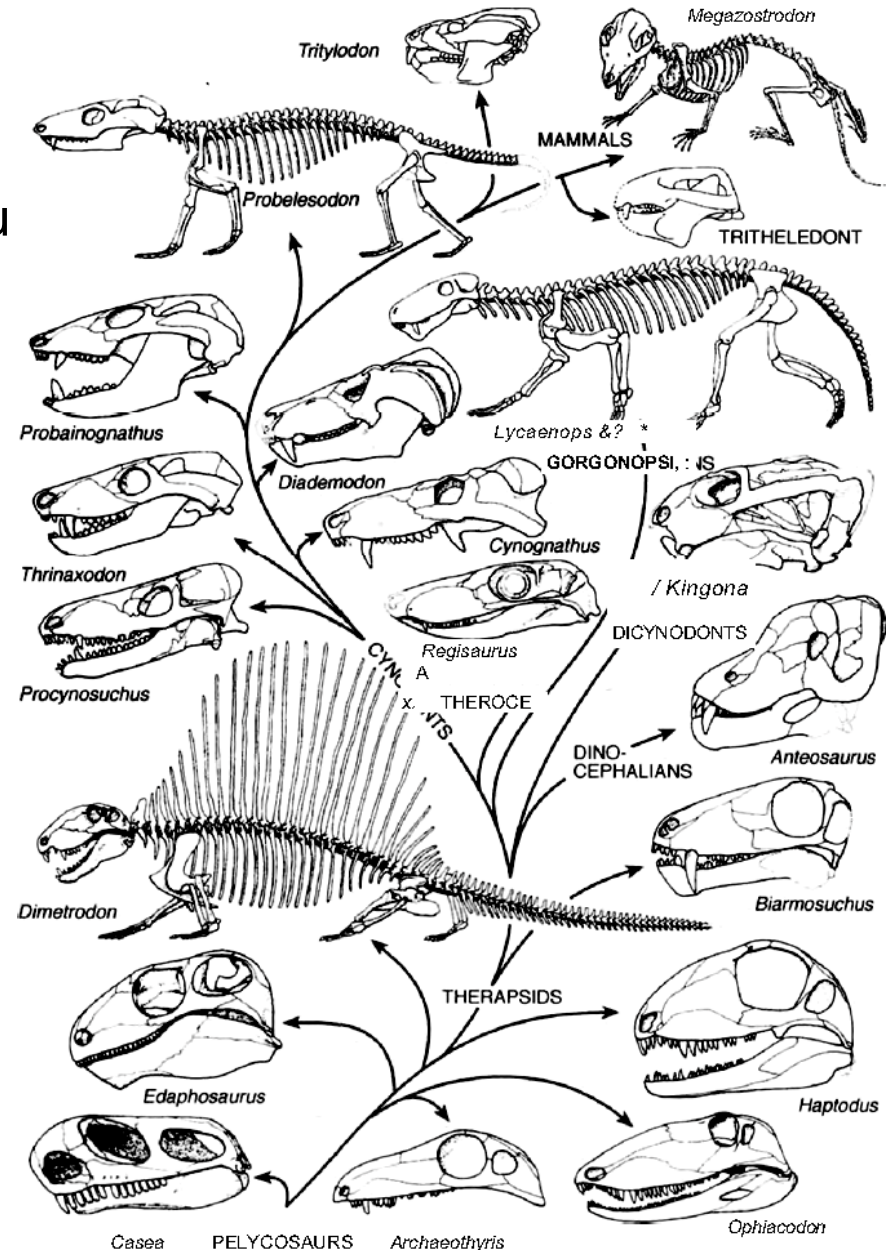


(b) The Galápagos finches

Evolve savců z therapsidních plazů:

změny pozvolné

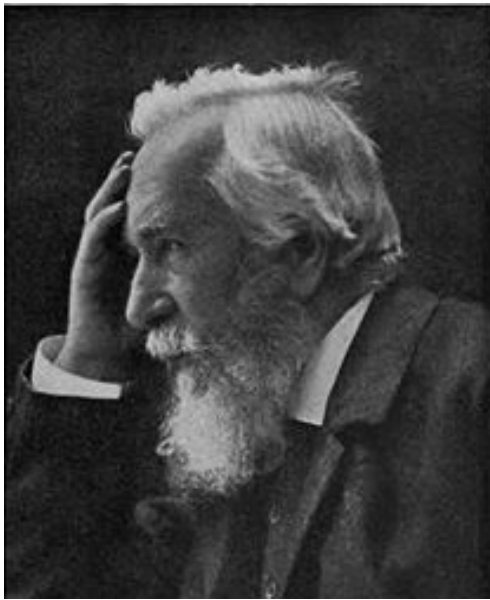
velké rozdíly mezi plazy a savci jsou adaptivní u jednotlivých článků
⇒ stejné mechanismy jako v mikroevoluci



Vztah makroevoluce a ontogeneze

J. F. Meckel, E. Serres: embrya vykazují znaky embryí druhů, které předchází na *Scala Naturae*

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



RECAPITULATION IN MAN (?)

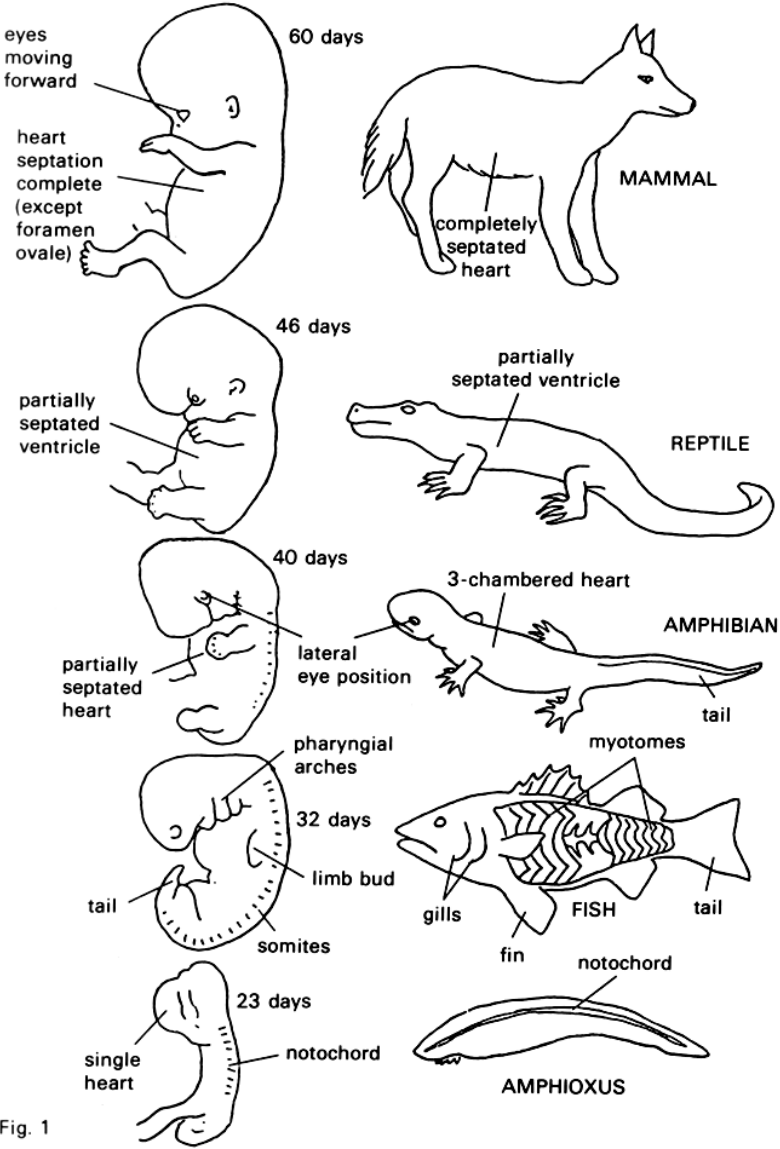
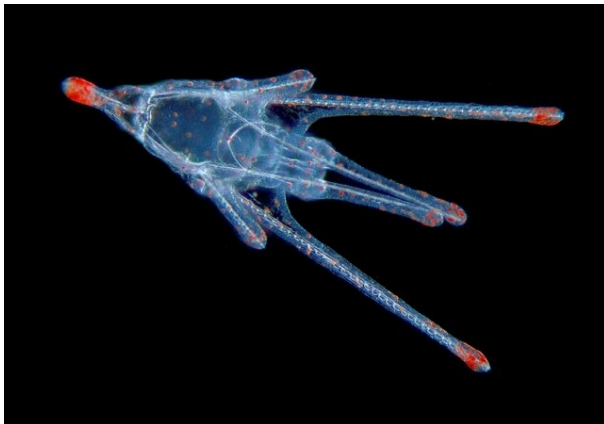
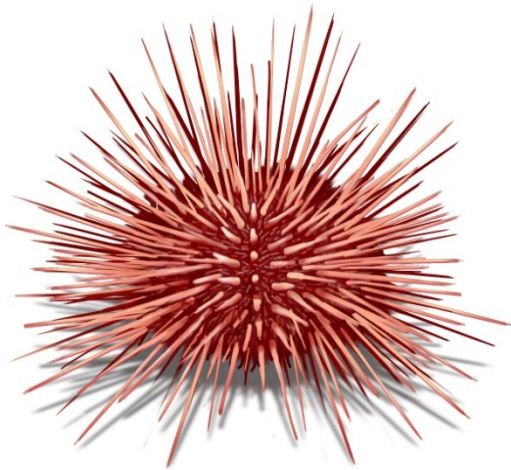


Fig. 1

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

terminální vs. neterminální adice



Karl Ernst von Baer – embryologické zákony:



Embrya obratlovců procházejí během svého vývoje stálými stádii, která nejsou totožná s žádným živočišným druhem.

Embrya příbuzných druhů se vzájemně podobají, nepodobají se dospělcům ancestrálních druhů.

Developmental stages



Stage 1

Stage 2

Stage 3

Stage 4



Amphibian



Reptile



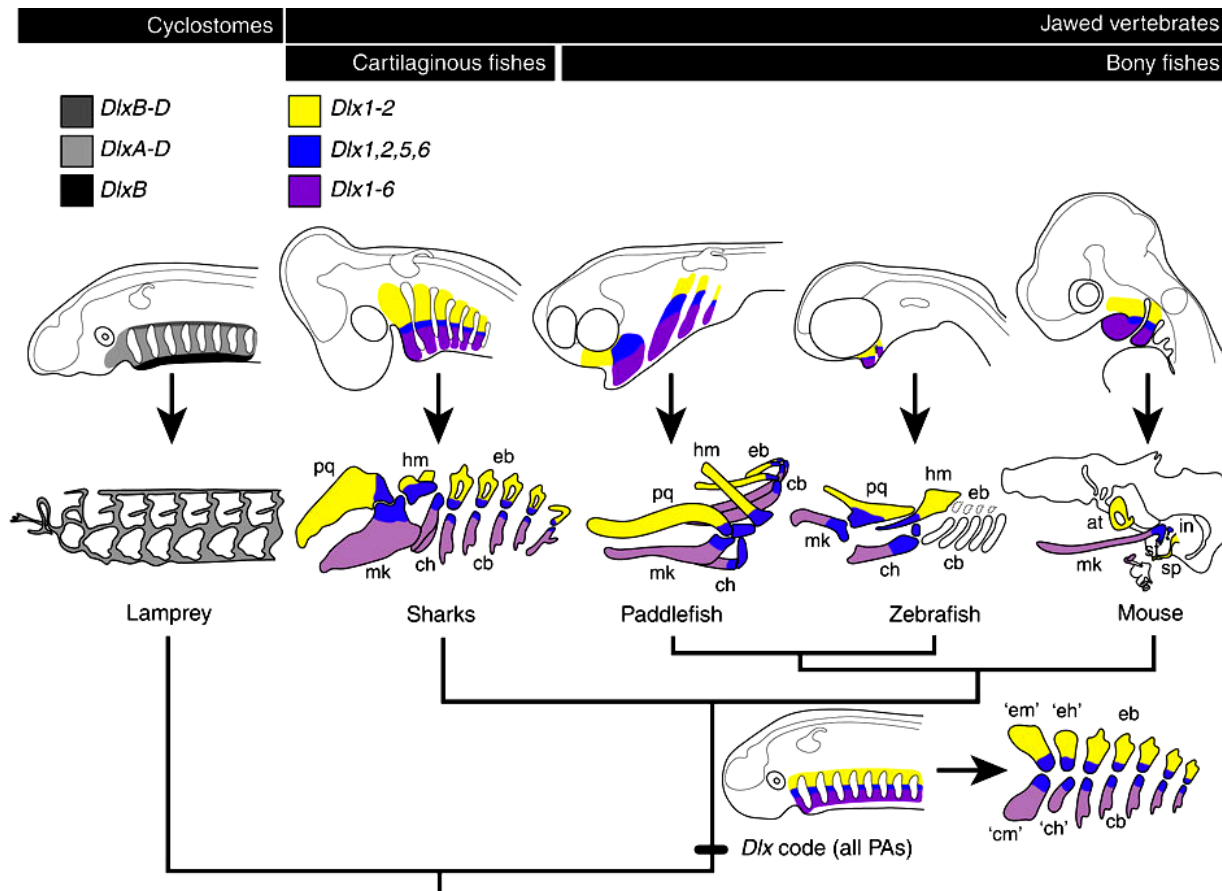
Mammal

Stage 1 embryos are most similar to each other

Stage 4 embryos are least similar to one another

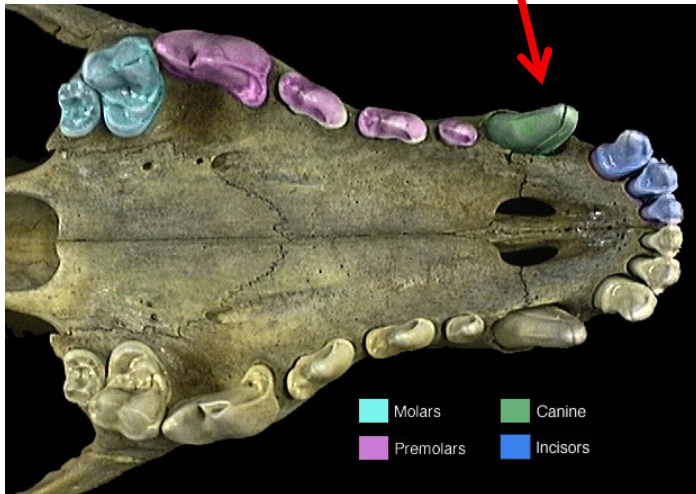
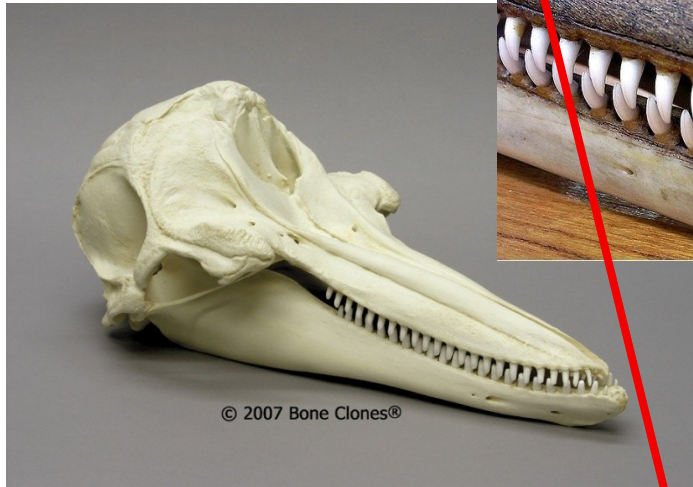
Karl Ernst von Baer – embryologické zákony:

1. zákon: obecné znaky velké skupiny živočichů se u embrya vyskytují dříve než znaky speciální (např. chrupavka u kostnatých ryb)



Obecné zákonitosti ontogeneze a evoluce:

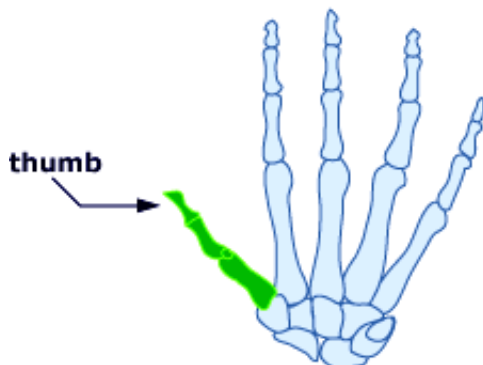
modularizace a individualizace: seriální homologie a homonymie



Obečné zákonitosti ontogeneze a evoluce:

heterotopie = změna pozice, kde dochází k fenotypovému projevu znaku (např. fotosyntéza ve stonku sukulentů; sezamské kosti – *patella*, osifikované šlachy v ocasu dinosaurů, „pandin palec“)

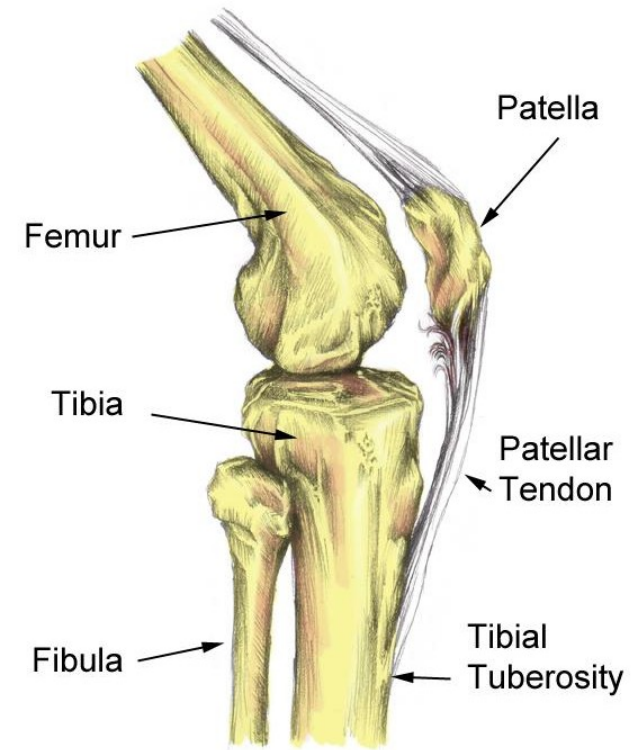
■ Human thumb bones actually correspond to the sixth finger on the panda hand.



Human hand



Panda hand

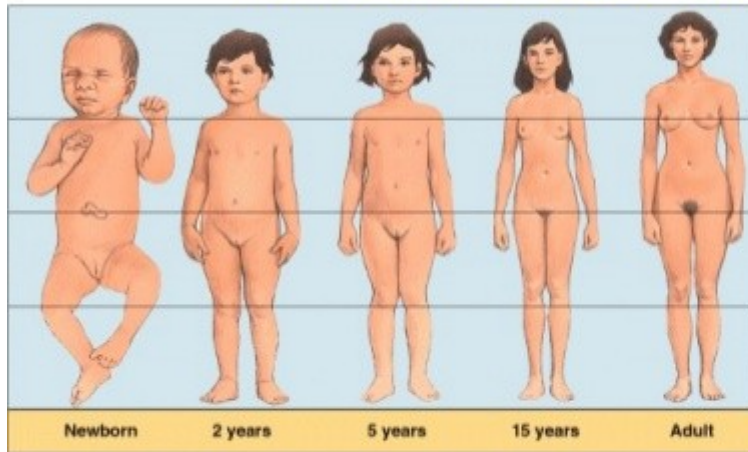


Obečné zákonitosti ontogeneze a evoluce:

heterochronie a alometrie

Heterochrony

<http://www.bio.miami.edu/dana/dox/heterochrony.html>



Allometric Growth

Differential growth in organs and body parts



Paedomorphy

Retention of juvenile structures

Heterochronie:

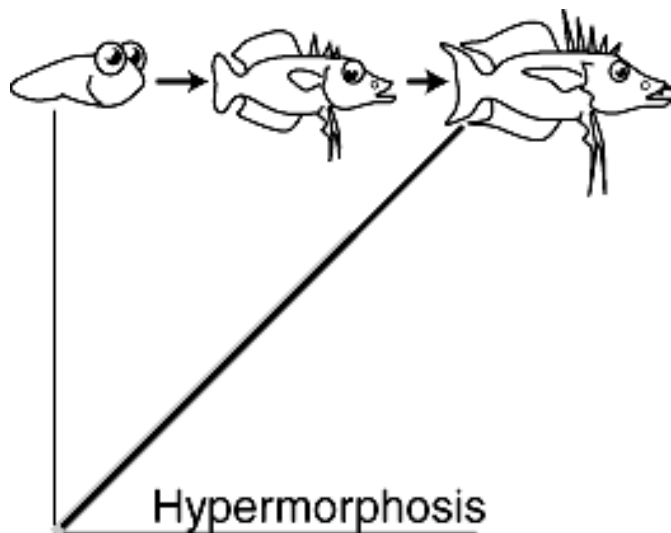
		Somatické znaky	Reprodukční org.
peramorfóza			
pedomorfóza			

= změna časování ontogenetických jevů:

1. rychlost procesu
2. začátek a konec procesu

Heterochronie:

		Somatické znaky	Reprodukční org.
peramorfóza	hypermorfóza	--	zpomalení
	akcelerace	akcelerace	--
pedomorfóza			



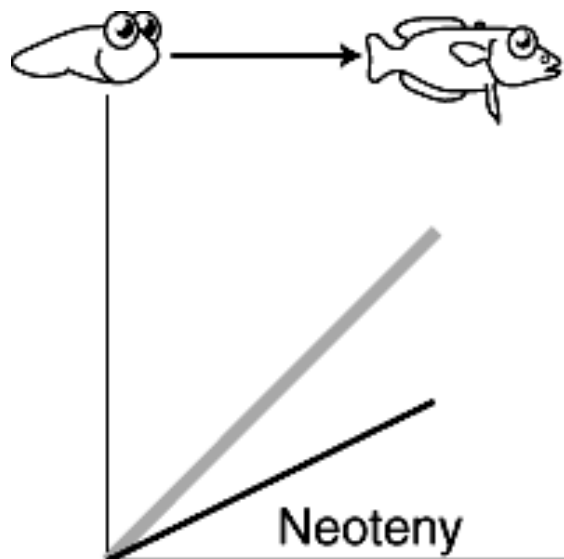
hypermorfóza



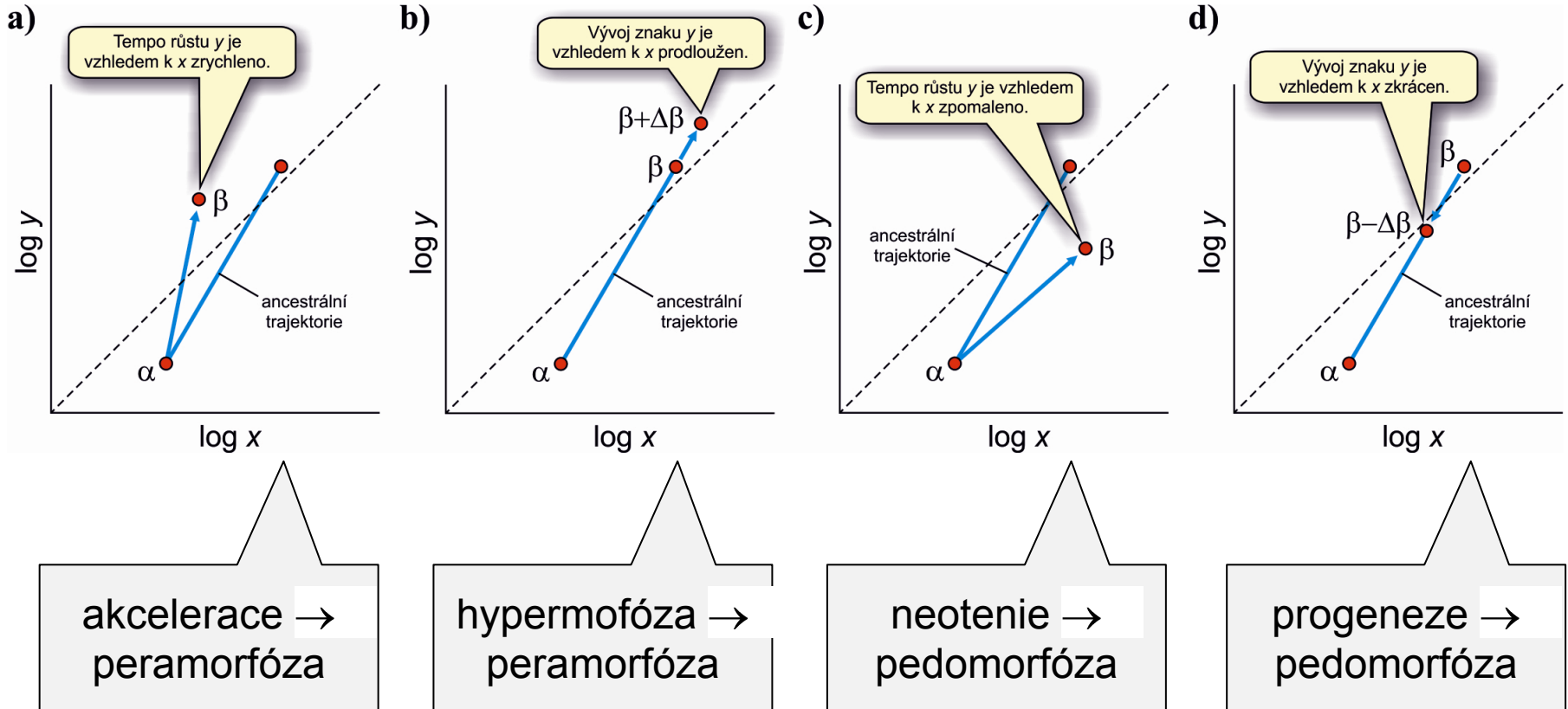
Megaceros giganteus

Heterochronie:

		Somatické znaky	Reprodukční org.
peramorfóza	hypermorfóza	--	zpomalení
	akcelerace	akcelerace	--
pedomorfóza	progeneze	--	akcelerace
	neotenie	zpomalení	--



Heterochronie a alometrie:



neotenie:



Ambystoma mexicanum



Birds have paedomorphic dinosaur skulls

Bhart-Anjan S. Bhullar¹, Jesús Marugán-Lobón², Fernando Racimo¹, Gabe S. Bever³, Timothy B. Rowe⁴, Mark A. Norell⁵
& Arhat Abzhanov¹

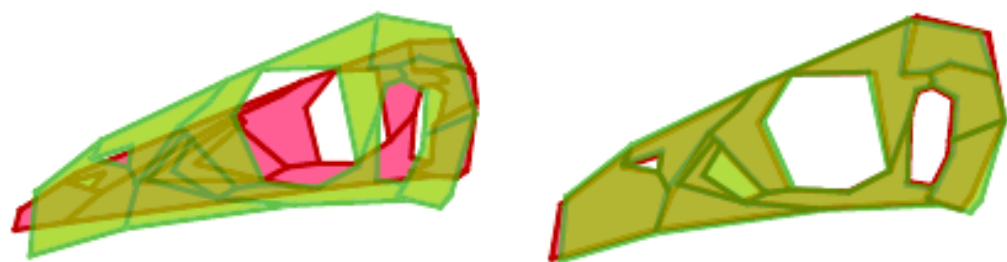
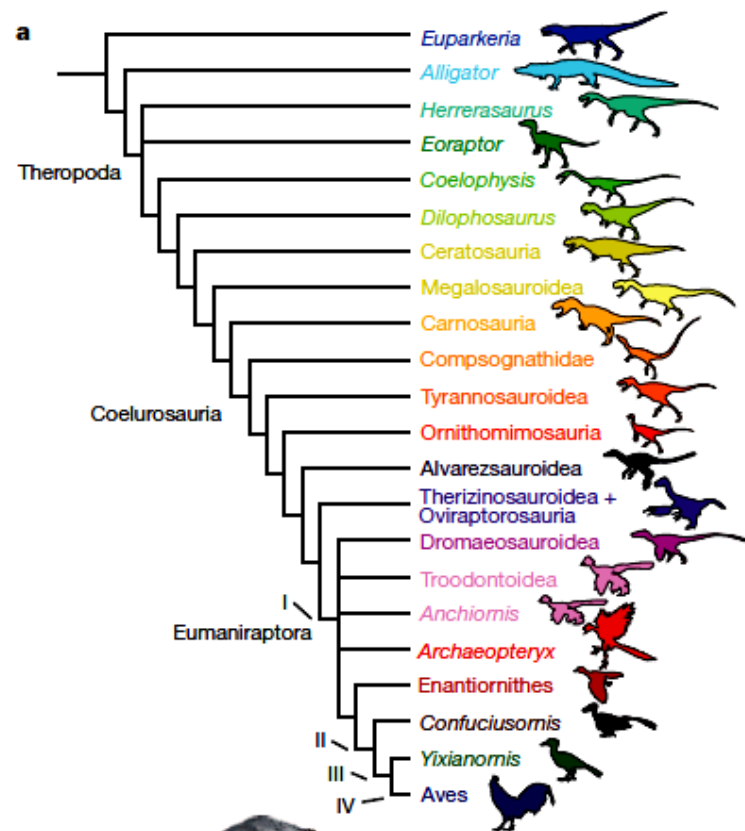


Figure 4 | Similarity of embryonic *Alligator* and adult *Confuciusornis* skulls. Superimposition of *Alligator* embryo skull (green) onto *Alligator* adult skull (red, left) and onto *Confuciusornis* adult skull (red, right), showing the nearly identical skull configuration of the latter two and indicating paedomorphic cranial morphology in *Confuciusornis*.



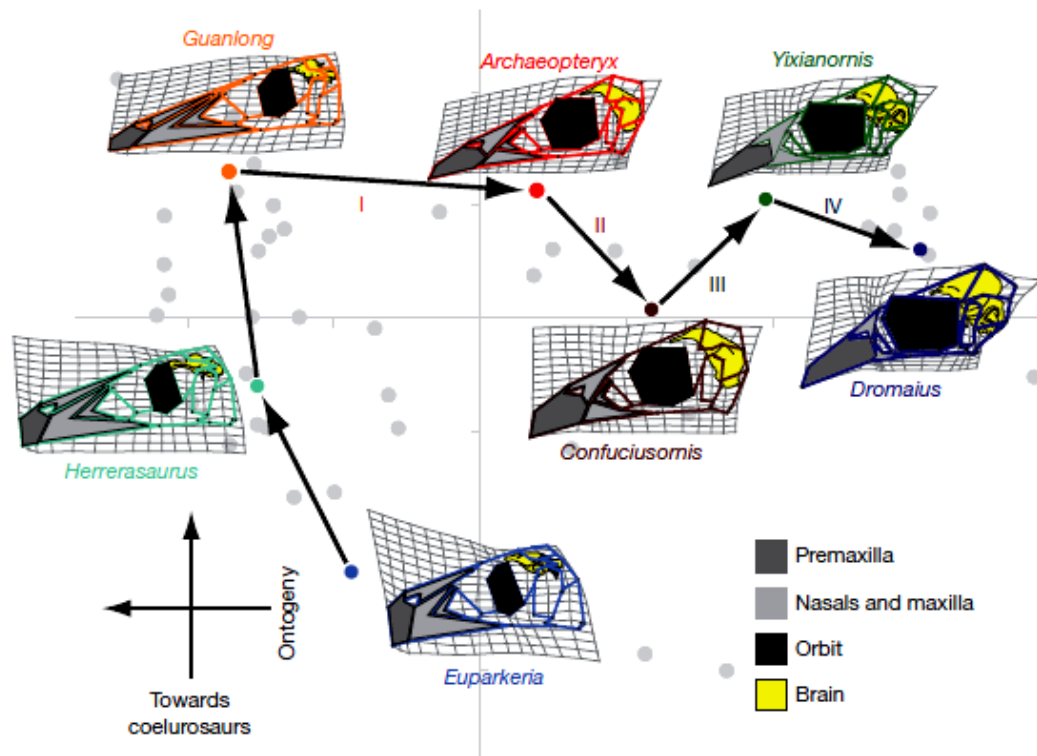
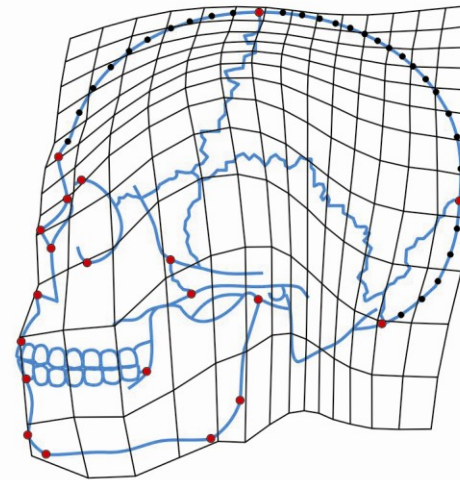
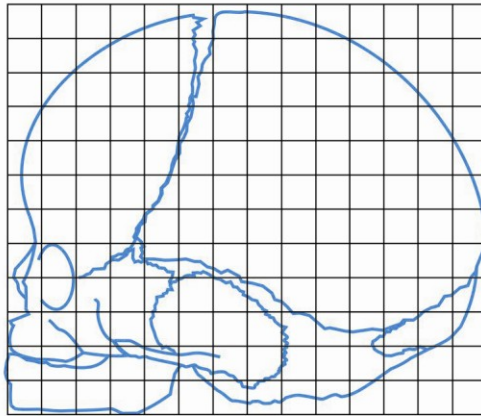


Figure 5 | Summary of heterochrony and phylogeny in bird skull evolution. A phylogenetic sequence with skull outlines set on deformation grids is depicted from the primitive stem-group archosaur *Euparkeria* to the modern

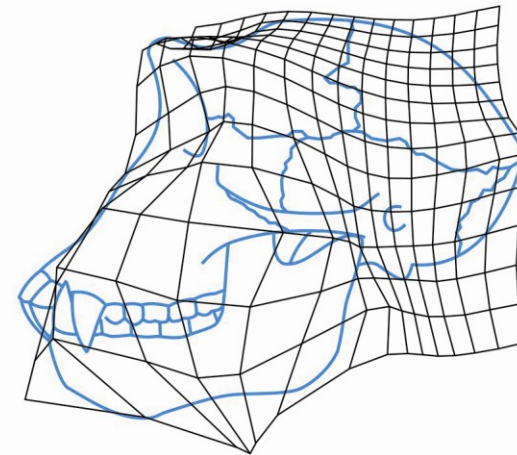
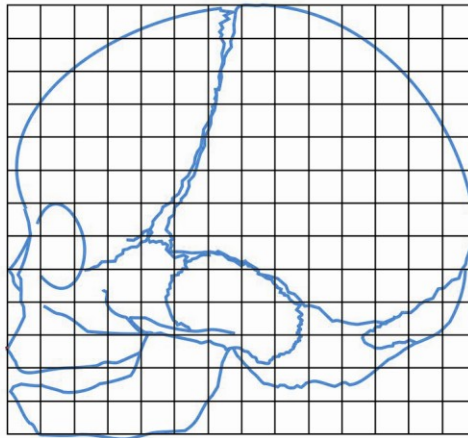
emu *Dromaius*. Heterochronic transformations referred to in the text are enumerated with Roman numerals. Major anatomical regions involved in heterochronic transformations are labelled.

Neotenie u člověka?

a)



b)



Neotenické znaky člověka v porovnání se šimpanzem*) (Wikipedie):

Hlava:

- zaoblená lebka
- tenké lebeční kosti
- redukované nadočnicové oblouky
- velký mozek
- plochý obličej
- rozšířený obličej
- bezsrstý obličej
- vlasý na vrcholu hlavy
- větší oči
- tvar uší
- malý nos
- malé zuby
- malá horní a dolní čelist



Genitálie:

- absence bakula (*os penis*)
- přítomnost panenské blány (*hymen*)
- vagína mířící kupředu

Končetiny/postava:

- nohy delší než ruce
- struktura chodidla
- vzpřímená postava

„Nahé“ tělo

*) některé ve skutečnosti neotenní nejsou!

Vznik makroevolučních novinek:

změna funkce genového produktu:

enzym produkující pigment → změna zbarvení

trávicí enzym → změna potravních zvyklostí

ztráta funkce:

geny potlačující vlastní patogenitu

delece proteinu hostitele rozeznávaná parazitem (např. delece

CCR5- Δ 32 v genu *CCR5* → odolnost vůči viru HIV a neštovic

.... 5-14 % Evropanů, u Afričanů a Asiatů vzácná)

změny v regulaci genů

priony – nesprávná terminace translace ⇒ bovinní encefalopatie krav,

scrapie ovcí, kuru, varianta Creutzfeld-Jakobovy nemoci u člověka

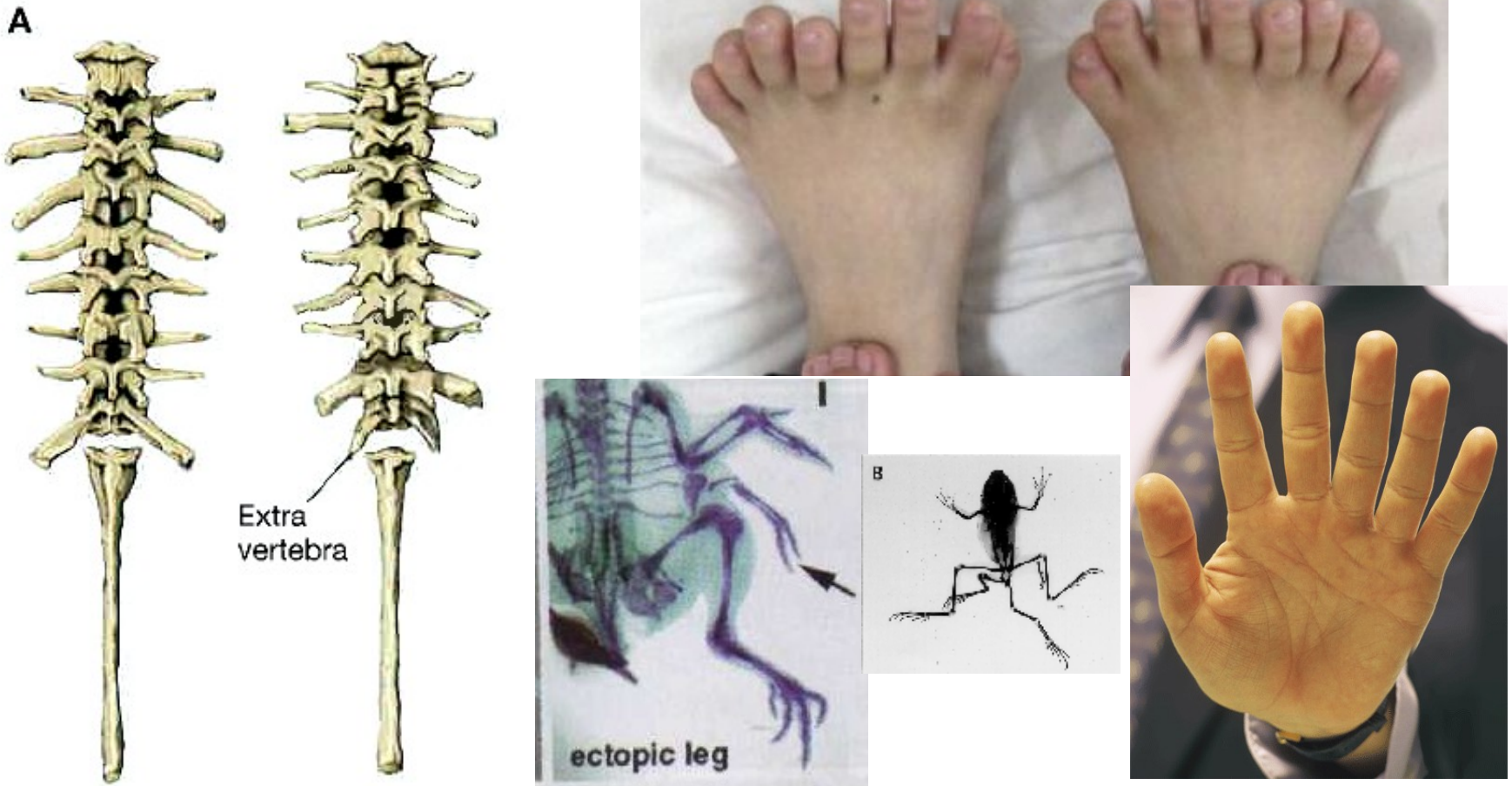
role duplikace genů – umožněny radikálnější změny

symbióza, přenos genů (retroviry)

homeotické geny

Homeotické (*Hox*) geny

William Bateson: „homeosis“ = anatomické změny velkého rozsahu (např. vývoj nadpočetného prstu, krční obratel místo hrudního, končetina v ektopické pozici)



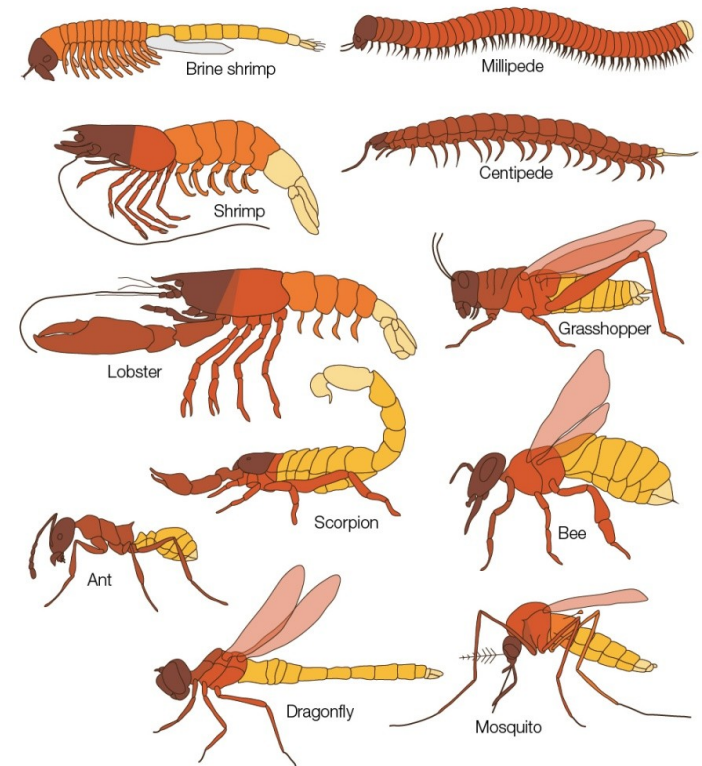
Homeotické (*Hox*) geny

Edward Lewis: **homeotické geny** = geny zodpovědné za základní segmentaci mnohobuněčných živočichů – homeotické mutace nemění počet segmentů, ale jejich identitu

kontrola transkripce dalších genů (např. *Ubx* pravděpodobně reguluje 85-170 „cílových“ genů)

určení základní segmentace těla

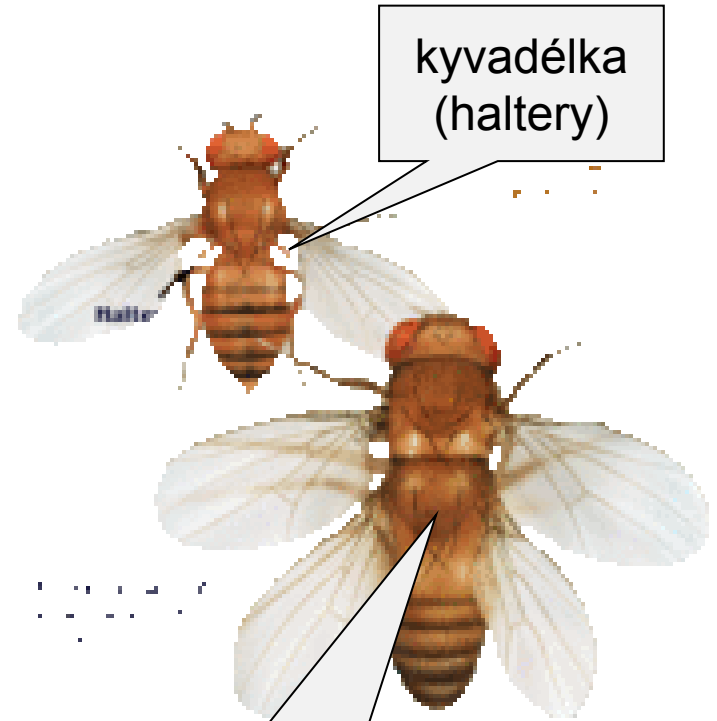
vysoká evoluční konzervativnost



Homeotické mutace



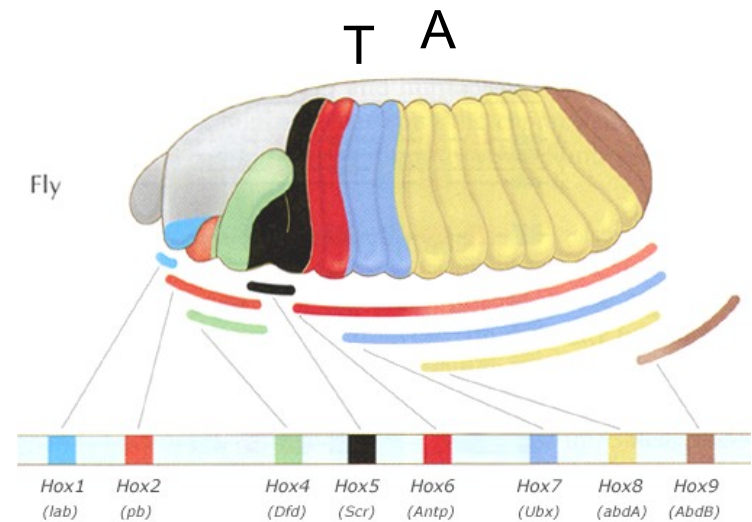
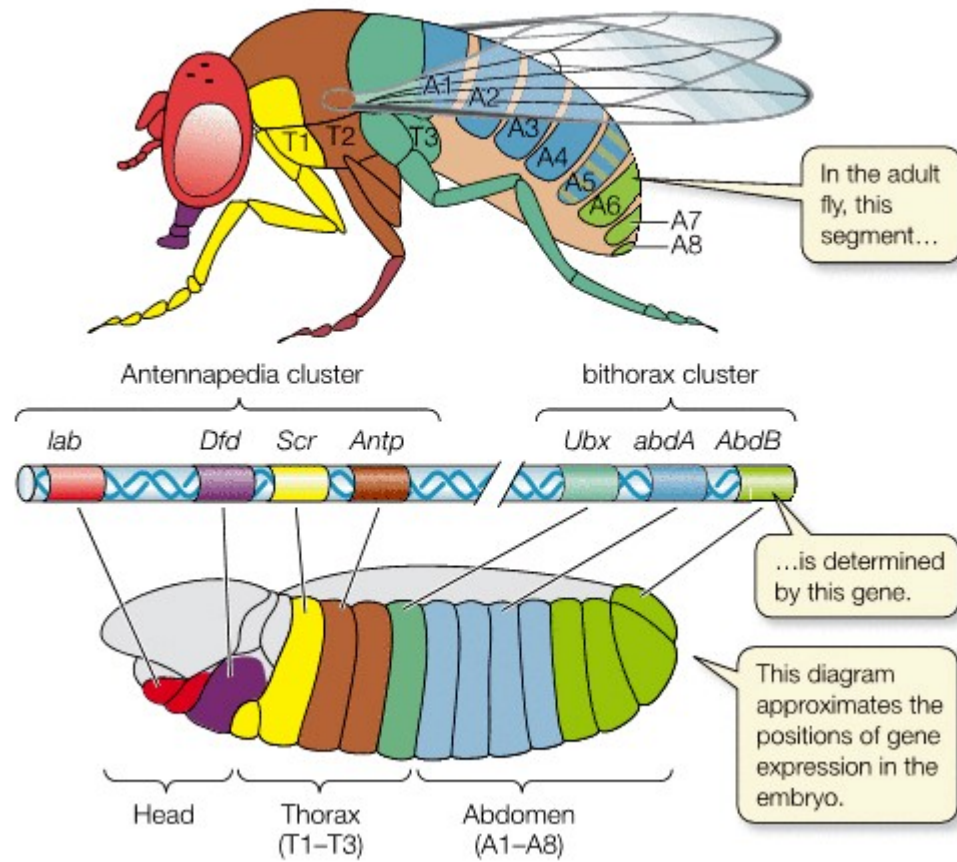
Antennapedia



Bithorax

mutace v genu
Ultrabithorax: 3. hrudní
článek → 2.

Hox geny: základní antero-posteriorní segmentace těla
shluky lineární, stejné pořadí jako segmenty



působení *Hox* genů se překrývá

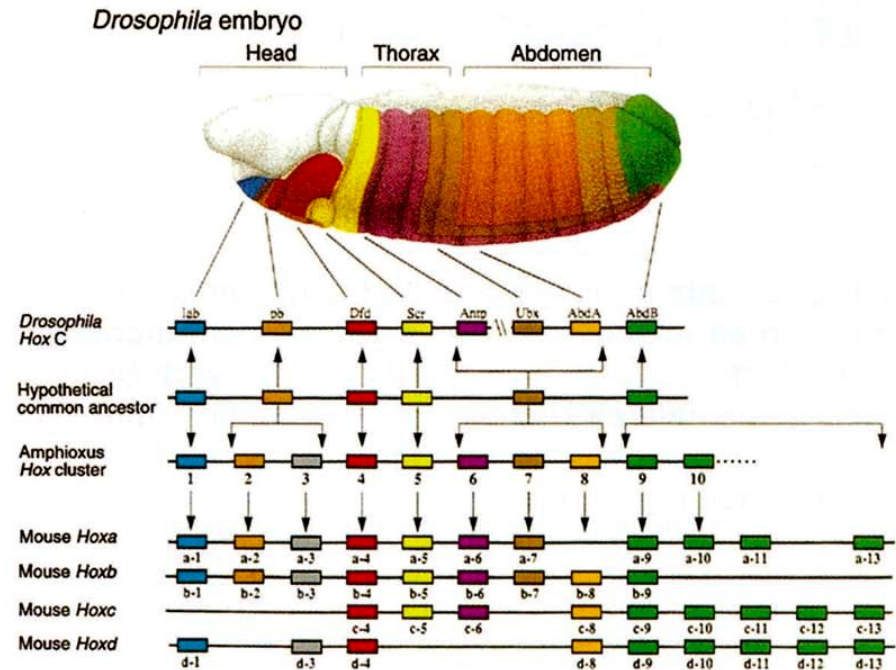
Drosophila: 1 vazbová skupina, 2 shluky:

Antennapedia (ANT-C)

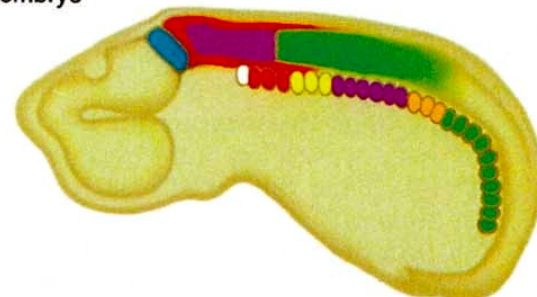
Bithorax (BX-C)

obratlovci:

4 vazbové skupiny

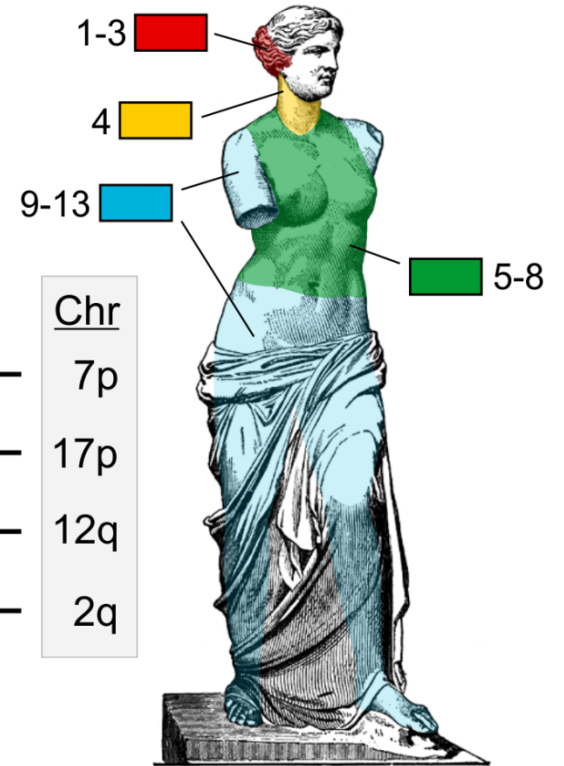
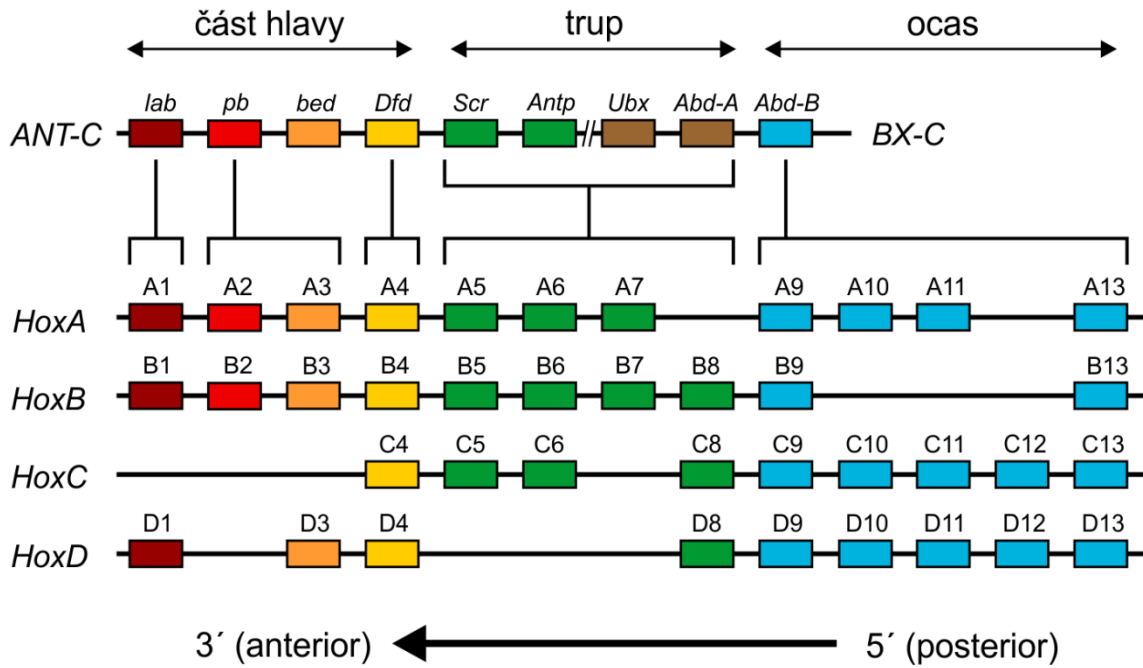


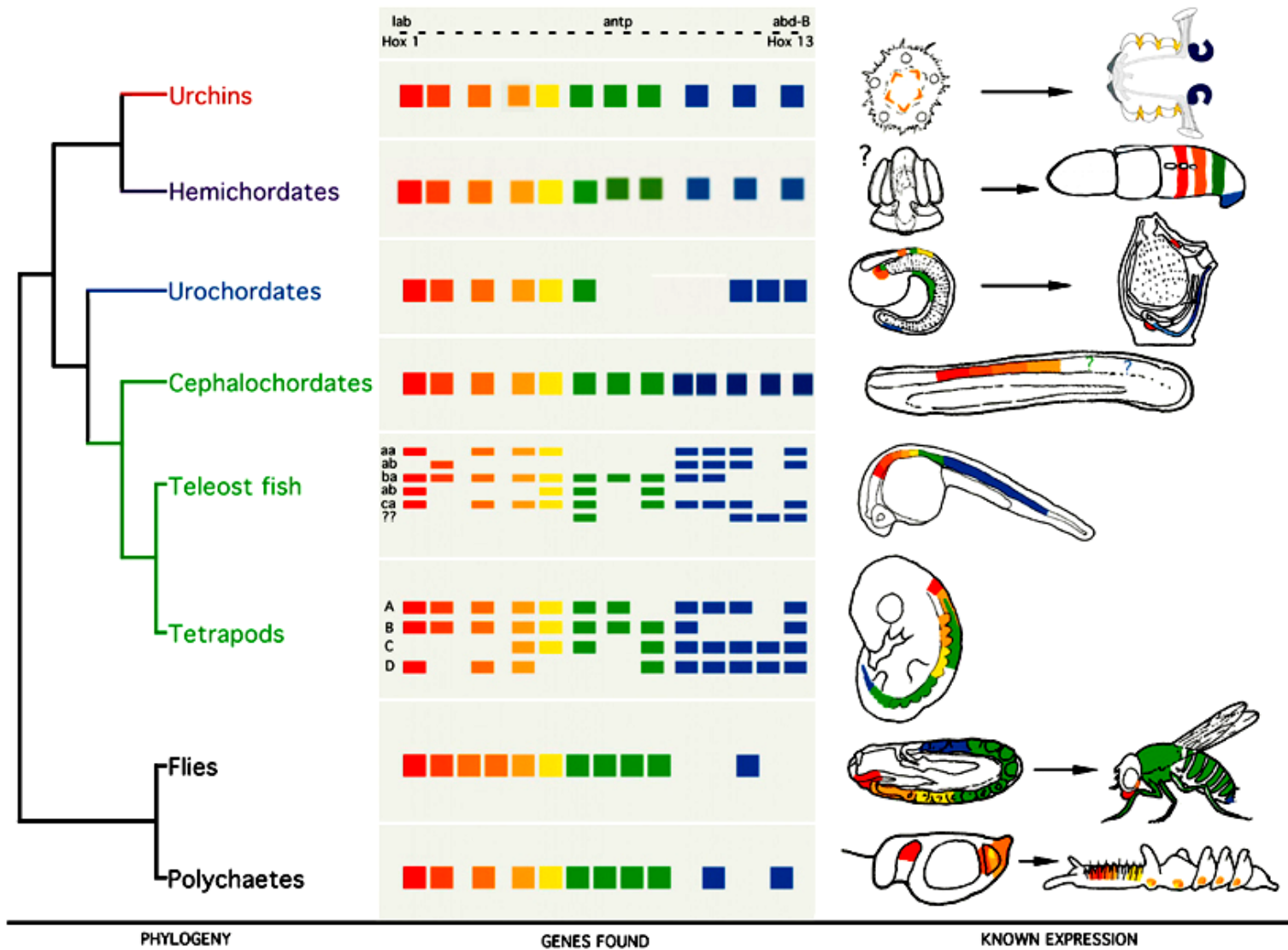
Mouse embryo



Drosophila

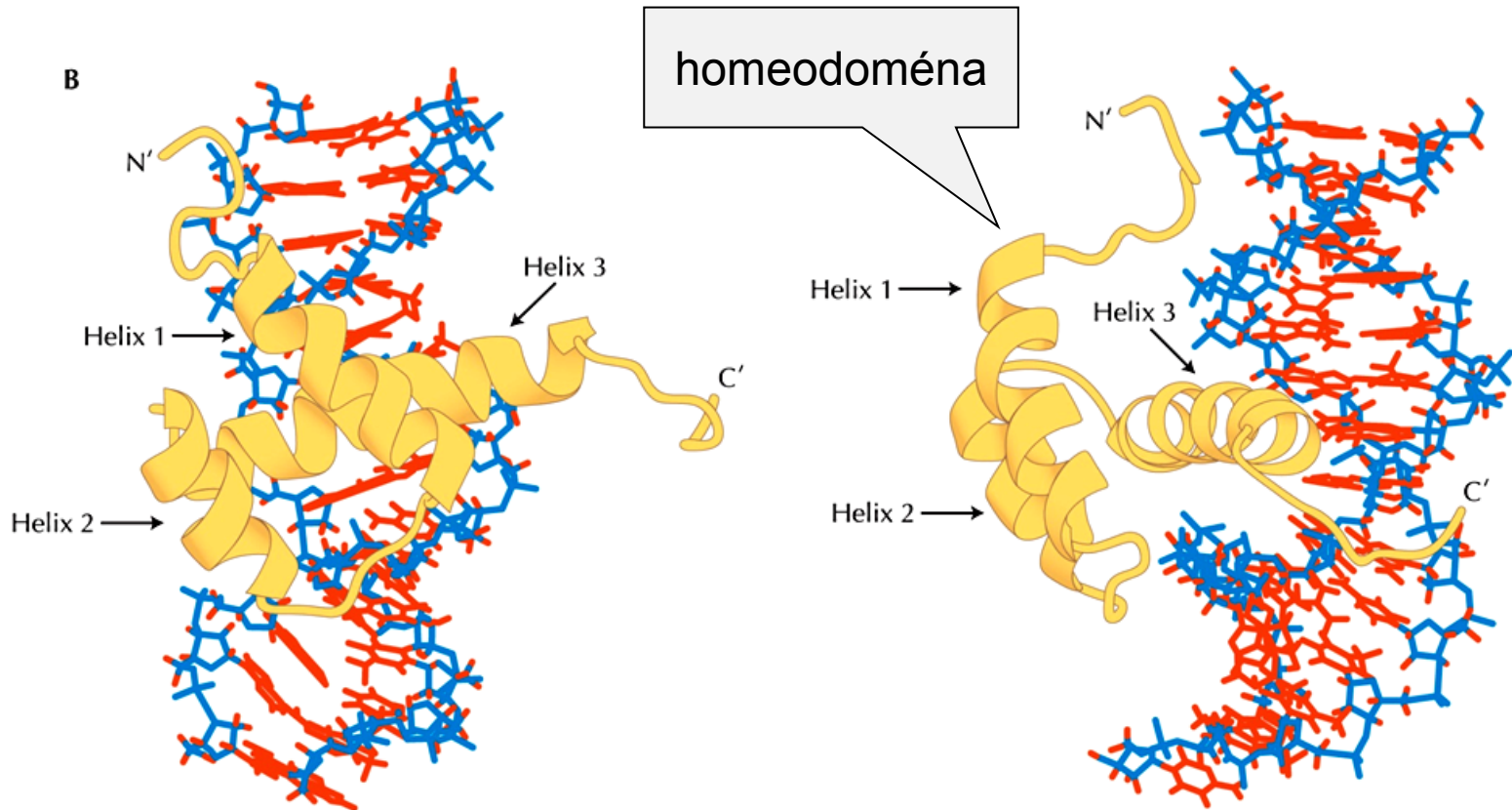
člověk





Homeobox: 180 bp → homeodoména

60 AA (regulace exprese)



Hox-geny jsou vysoce konzervativní

A

Scr group

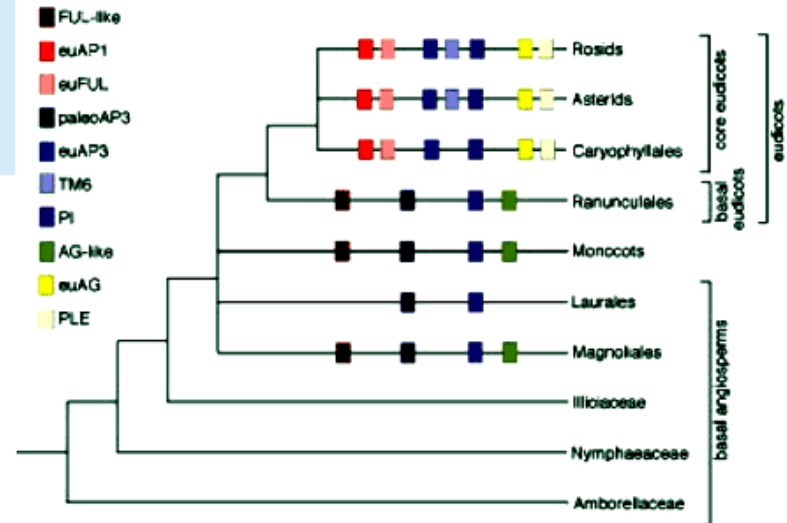
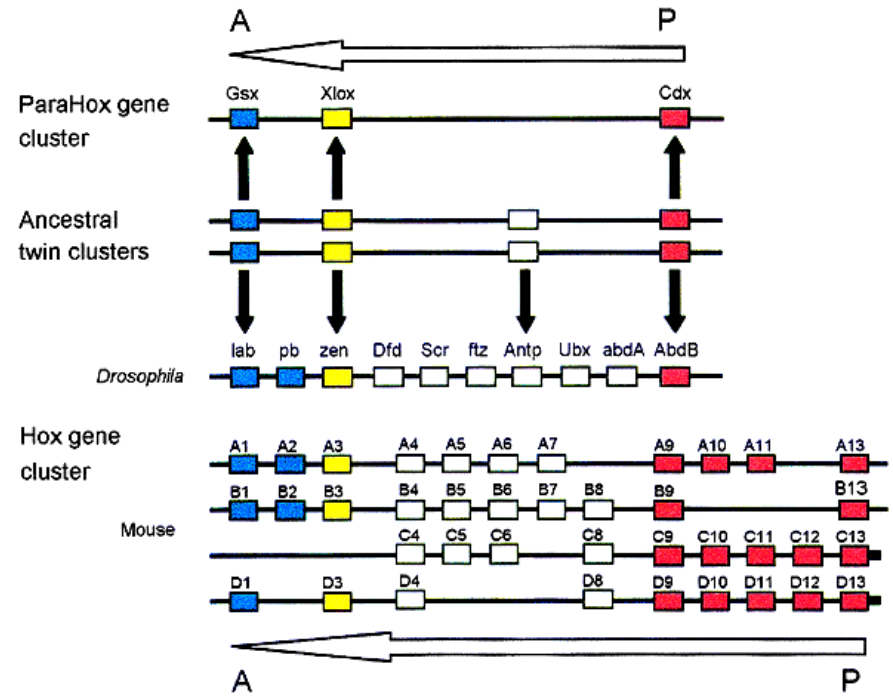
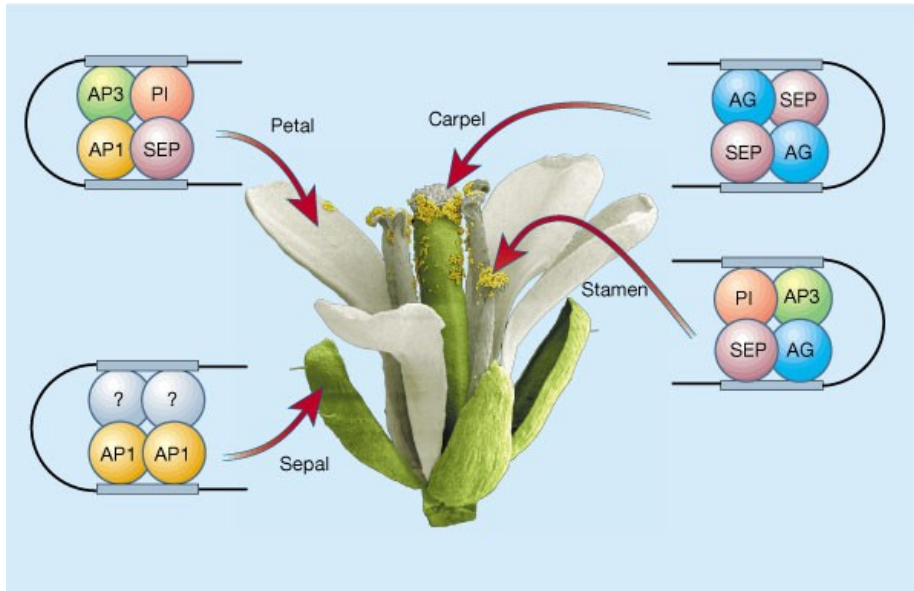
Fruit fly	TKRQRTSYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKLKEH
Grasshopper	TKRQRTSYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKEH
Beach hopper	TKRQRTSYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKEH
Centipede	TKRQRTSYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHSLCLSERQIKIWFQNRRMKWKKEH
Mite	TKRQRTSYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHSLCLSERQIKIWFQNRRMKWKKEH
Leech	NKRTRTSYTRHQTLELEKEFHFNRYLSRRRRIEIAHVNLNLSERQIKIWFQNRRMKWKKDH
Sea urchin	SKRSRTAYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALGLTERQIKIWFQNRRMKWKKEH
Zebra fish	GKRARTAYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLSERQIKIWFQNRRMKWKKDN
Mouse	GKRARTAYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLSERQIKIWFQNRRMKWKKDN
Human	GKRARTAYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLSERQIKIWFQNRRMKWKKDN

Antp group

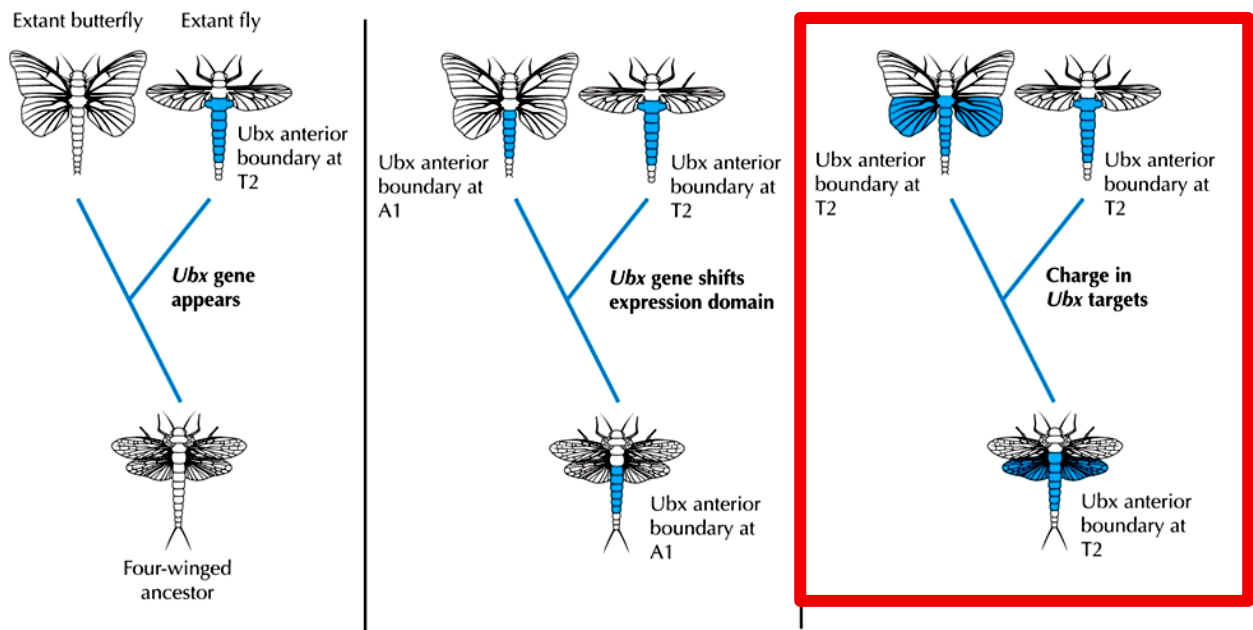
Fruit fly	RKRGRQTYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKEN
Grasshopper	RKRGRQTYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKEN
Beach hopper	RKRGRQTYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKEN
Centipede	RKRGRQTYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKEN
Spider	RKRGRQTYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKEN
Leech	QKRTRQTYTRYQTLELEKEFYSNRYLTRRRRIEIAHSLALSERQIKIWFQNRRMKWKKEN
Sea urchin	GKRGRQTYTRQQTLELEKEFHFVTRRRRFEIAQSLGLSERQIKIWFQNRRMKWKREH
Zebra fish	GRRGRQTYTRYQTLELEKEFHFNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKEN
Mouse	GRRGRQTYTRYQTLELEKEFHYNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKES
Human	GRRGRQTYTRYQTLELEKEFHYNRYLTRRRRIEIAHALCLTERQIKIWFQNRRMKWKKES

ParaHox geny

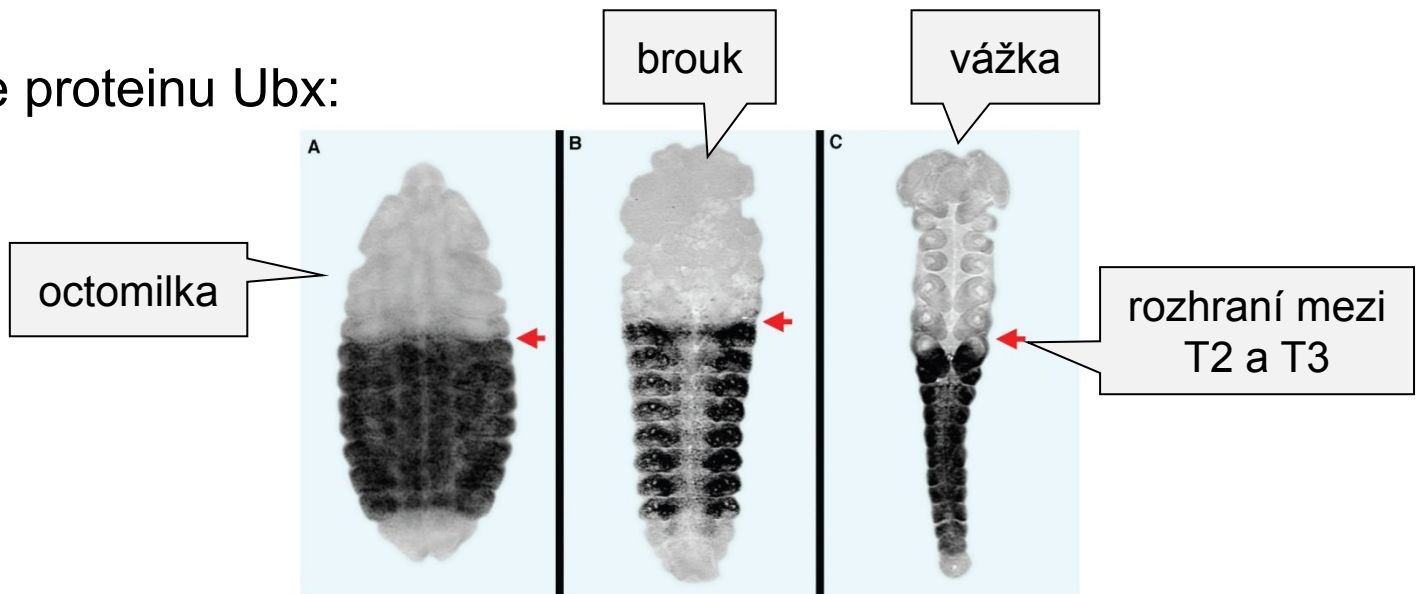
MADS-box geny u rostlin



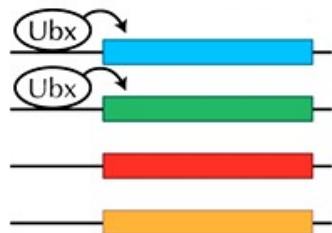
3 hypotézy vzniku dvoukřídlosti:



exprese proteinu Ubx:



původní funkce:
vývoj žilnatiny



Ancestral insect hindwing

Promotes vein development

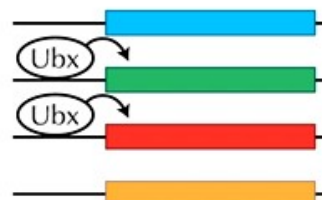


Dipteran haltere

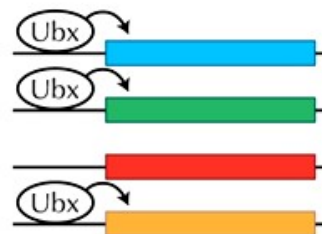


Lepidopteran hindwing

ztráta funkce ...



Creates balloon shape



Promotes vein development

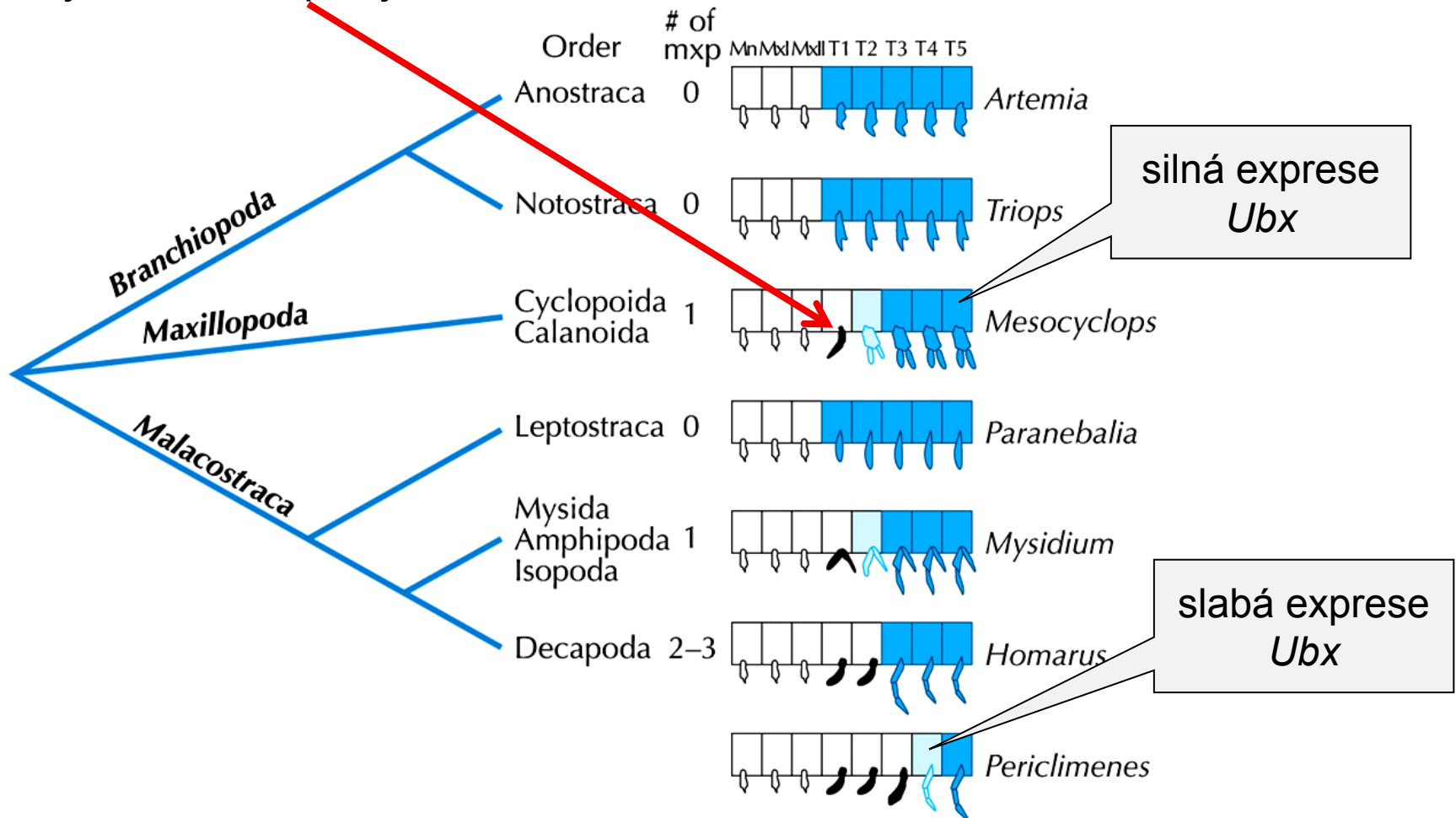
Controls scale morphology and color

... ale vznik
balonovitých
halter

u motýlů navíc
morfologie šupin a
zbarvení křídel

Evoluce hrudních segmentů u koryšů – posun předozadního rozhraní exprese genu *Ubx*:

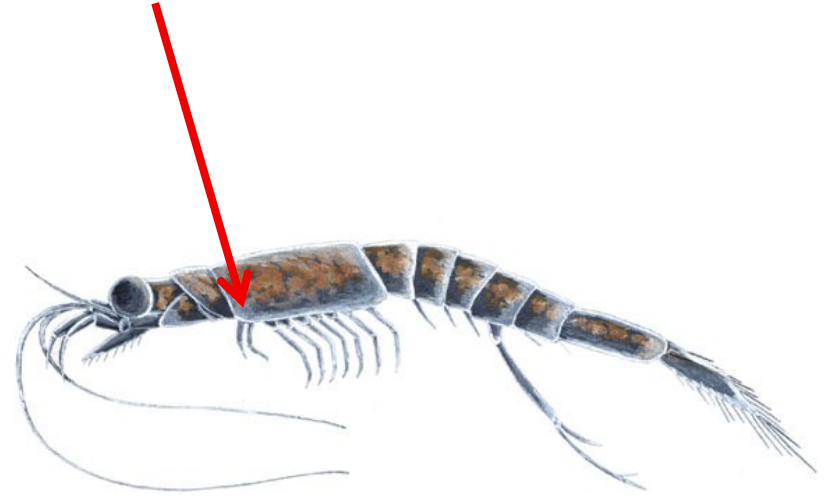
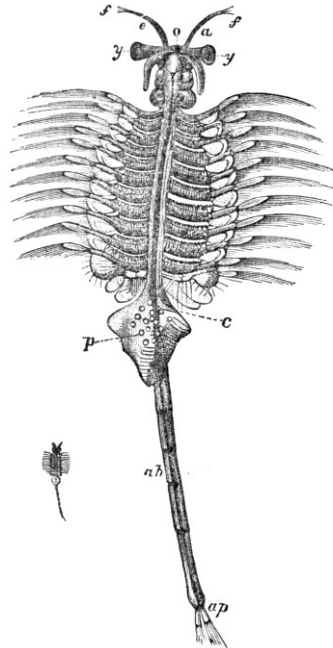
hrudní segmenty: klanonožci – 6, humr – 8, žábřonožky – 11 (ancestrální)
 pohyb → maxillipedy



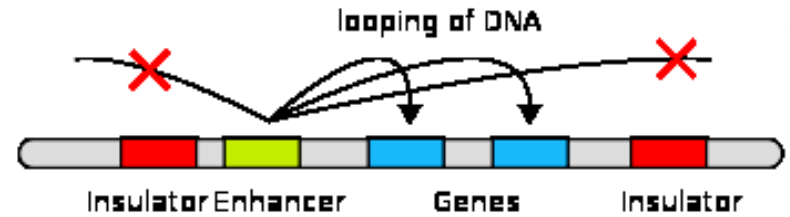
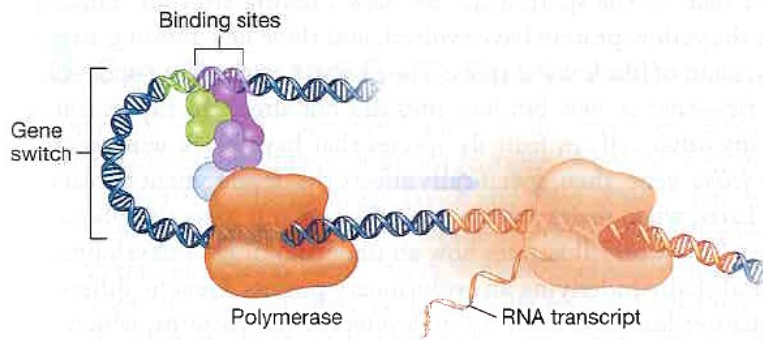
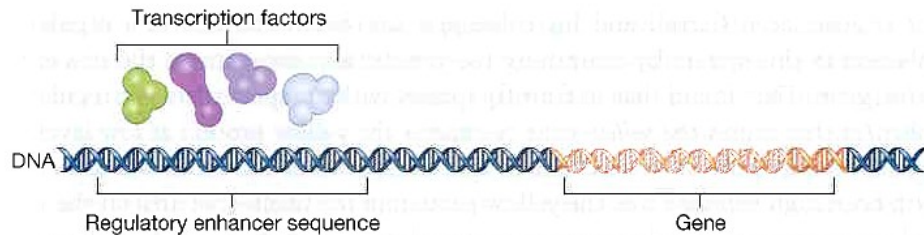
posun předozadního rozhraní exprese genu *Ubx* = místo přechodu
lokomočních článků a maxilliped

např. vidlonožci: 2. článek, krevety: 4. článek

2. hrudní končetina vidlonožců = přechodný článek mezi 1. (maxillipeda)
a 3. končetinou (lokomoce)



Kromě transkripčních faktorů i regulační enhancery:



Activators

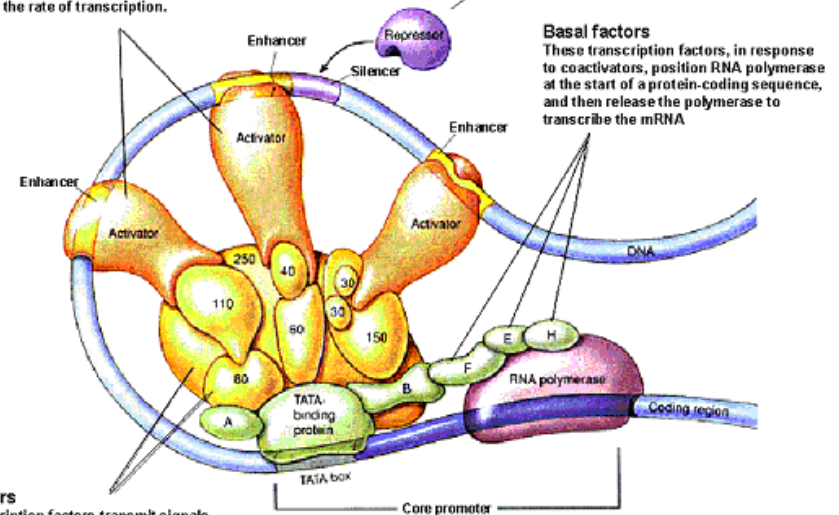
The regulatory proteins bind to DNA at distant sites known as enhancers. When DNA folds so that the enhancer is brought into proximity with the transcription complex, the activator proteins interact with the complex to increase the rate of transcription.

Repressors

These regulatory proteins bind to "silencer sites" on the DNA preventing the binding of activator to nearby enhancers and so slowing transcription.

Basal factors

These transcription factors, in response to coactivators, position RNA polymerase at the start of a protein-coding sequence, and then release the polymerase to transcribe the mRNA



Coactivators

These transcription factors transmit signals from activator proteins to the basal factors.

Makroevoluční trendy druhov^á selekce

trendy: skutečné × pasivní (např. efekt zdi)

Edward Drinker Cope: trend k růstu velikosti

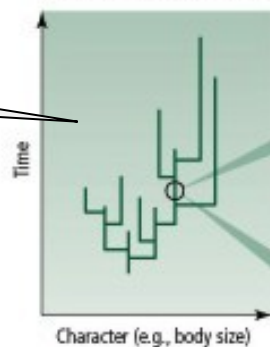
Druhov^á selekce:

= preferenční přežívání nebo proliferace druhů

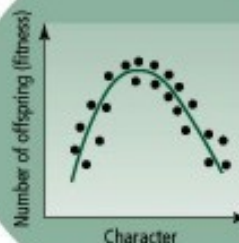
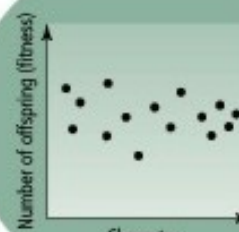
různé tempo
speciací

různé tempo
extinkcí

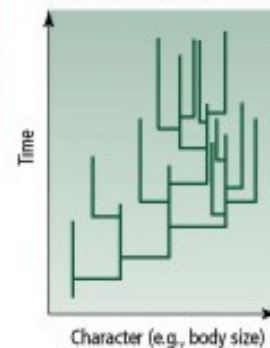
(a) Differential extinction rate



Neutral
Stabilizing
selection



(b) Differential speciation rate

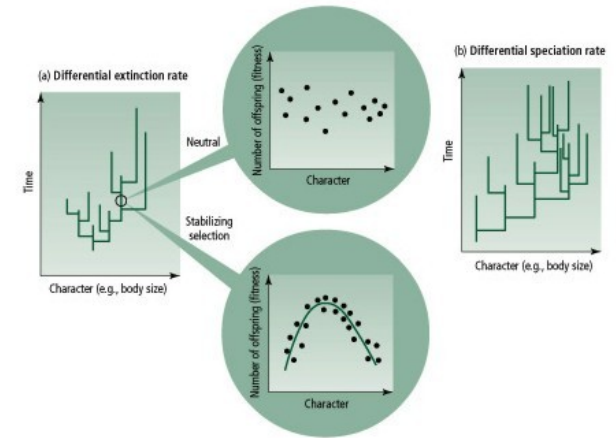


znak spojen s rozdílným přežíváním nebo speciací

tyto vlastnosti nezávislé na přírodním výběru

znak je heritabilní při speciaci

DS podporuje pouze neadaptivní trendy
(jinak = přírodní výběr)



Nutno dokázat:

větší rychlost speciace/menší rychlost extinkce v liniích, které se odchyľují od průměru ve směru trendu

trend a rozložení rozdílných rychlostí speciace/extinkce nejsou způsobeny posunem ve fosilním záznamu

trend a rozložení rozdílných rychlostí speciace/extinkce nejsou způsobeny přírodním výběrem