









Kniha byla vydána s finanční podporou Akademie věd ČR

Recenzenti:

prof. RNDr. Ivan Horáček, CSc.

doc. RNDr. Miroslav Králík, Ph.D.

KATALOGIZACE V KNIZE – NÁRODNÍ KNIHOVNA ČR

Svoboda, Jiří A.

Před

Frontispis: umělecká rekonstrukce afrického  
hominina. (Kresba PD)

© Jiří A. Svoboda, Miloš Macholán, 2017

Illustrations © Pavel Dvorský (PD), Miloš Macholán (MM), Jiří A. Svoboda (JS), 2017

Photos © Martin Frouz (MF), Jiří A. Svoboda (JS), Milford Wolpoff (MW),

Gerhard Weber (GW), Erik Trinkaus (ET), Marie Martínón-Torresová

a další paleoantropologové, 2017

ISBN 978-80-200-2750-4

# obsah

|  |     |
|--|-----|
| I. ÚVOD .....  | 7   |
| II. EVOLUČNÍ PERSPEKTIVA (Miloš Macholán) .....  | 13  |
| III. EVOLUCE V POPULACÍCH (Miloš Macholán) .....   | 26  |
| IV. SPECIACE A EVOLUCE NA VYŠŠÍCH ÚROVNÍCH (Miloš Macholán) .....                                  | 64  |
| V. ČLOVĚK V ZRCADLE TAXONOMIE A MOLEKULÁRNÍ GENETIKY (Miloš Macholán) ...                          | 88  |
| VI. PALEOEKOLOGIE ČLOVĚKA .....  | 127 |
| VII. ANTROPOGENEZE: HLAVNÍ EVOLUČNÍ TRENDY .....   | 149 |
| VIII. KOMPLEXNÍ ETOLOGIE ČLOVĚKA .....   | 169 |
| IX. U KOŘENE HOMININŮ  |     |
| <i>Sahelanthropus tchadensis, Orrorin tugenensis, Ardipithecus ramidus</i> .....                   | 185 |
| X. SVĚT AUSTRALOPITÉKŮ   |     |
| Archaičtí, robustní a přechodní australopitékové .....   | 199 |
| XI. PRVNÍ LIDÉ   |     |
| <i>Homo rudolfensis, Homo habilis</i> .....  | 233 |
| XII. ČLOVĚK OPOUŠTÍ AFRIKU   |     |
| <i>Homo ergaster, Homo antecessor, Homo erectus</i> .....  | 245 |
| XIII. VARIABILITA POPULACÍ STARÉHO SVĚTA   |     |
| <i>Homo rhodesiensis, Homo heidelbergensis, Homo denisoviensis, Homo floresiensis</i> .....        | 275 |
| XIV. NEANDERTÁLCI  |     |
| Archaické, podunajské, asijské, západoevropské (klasické) a pozdní<br>neandertálské populace ..... | 305 |
| XV. MODERNÍ LIDÉ TROPICKÉHO PÁSMA  |     |
| Populace subsaharské Afriky, migranti jižní Asie a Austrálie .....                                 | 342 |
| XVI. EXPANZE MODERNÍHO ČLOVĚKA V EURASII   |     |
| Migranti Středomoří, Evropy a severní Asie .....   | 361 |
| XVII. MODERNÍ POPULACE SEVERNÍ HEMISFÉRY   |     |
| Unifikace: populace Evropy a severní Asie .....  | 385 |
| XVIII. DÁLE K VÝCHODU: OSÍDLENÍ AMERIKY .....  | 430 |
| XIX. EXPANZE MAGDALÉNIENU  |     |
| Pozdní lovecké populace západní a střední Evropy .....   | 435 |
| XX. AKCELERACE: NA PRAHU GEOLOGICKÉ PŘÍTOMNOSTI .....  | 448 |
| Literatura .....   | 453 |
| Summary .....  | 467 |
| Rejstřík .....   | 469 |





**Obr. I. 1 Kolébka člověka. Západ slunce nad východoafrickou krajinou. (Foto MF)**

# I.

## úvod

---

*Toto je příběh všeho živého, který je posvátný a dobrý k vyprávění, příběh nás dvojných, sdílený s čtyřnohými a s křídly ve vzduchu a se vším zeleným, neboť toto jsou děti jedné matky a jejich otcem je jediný Duch.*

John G. Neihardt, *Black Elk Speaks*

Nezúčastněnému pozorovateli biologické evoluce na planetě Zemi by se příběh popsán v této knize mohl jevit jako krajně nepravděpodobný. Nasnadě je otázka, v čem tkví unikátnost biosociálního vývoje člověka, technologického rozvoje, demografického růstu a bezprecedentní akcelerace těchto jevů. A vzápětí následuje další otázka, zda by se podobný příběh mohl zopakovat v rámci některé jiné skupiny živočichů.

Tyto provokativní otázky naše kniha zatím nezodpoví. Jejím skromným cílem je utřídit dosažené poznatky o lidské evoluci k danému datu – druhému desetiletí 21. století. Tím se pokouší zařadit za plynulou řadu vynikajících českých a slovenských přehledů lidské evoluce z pera Josefa Augusty, Lidmily Malé a jejího kolektivu, Jana Jelínka, Vratislava Mazáka, Milana Thurza, Jana Beneše, Zbyňka Šmahela, Václava Soukupa či Václava Vančaty. Jistě bude mít i podobný osud. Nové objevy z terénu jsou totiž ohlašovány prakticky každoročně, testují se nové laboratorní metody a mění se také celkový způsob kladení otázek, takže syntetické texty v oboru paleoantropologie rychle zastarávají. Názorně to ukazuje, že poznání je nikdy nekončící proces.

Dnešní čtenář už má přístup k internetu a dalším médiím, která nabízejí nepřetržitý proud nových informací různé kvality, od přelomových publikací až po ty víceméně šarlatánské. Současná metodika hodnocení vědecké práce a výstupů někdy samotné vědce motivuje k rychlé publikaci jakýchkoli výsledků, přestože druhý den mohou být odvolány nebo prostě zapomenuty. Hodnotu nového poznatku nezaručí ani publikace v prestižním vědeckém časopise, ani rychlá popularizace v médiích, ale teprve následné diskuse a navazující rozvoj oboru. S tímto vědomím tedy bude nutné přistupovat k bohaté informační nabídce dnešní doby.

### **Interdisciplinární přístup**

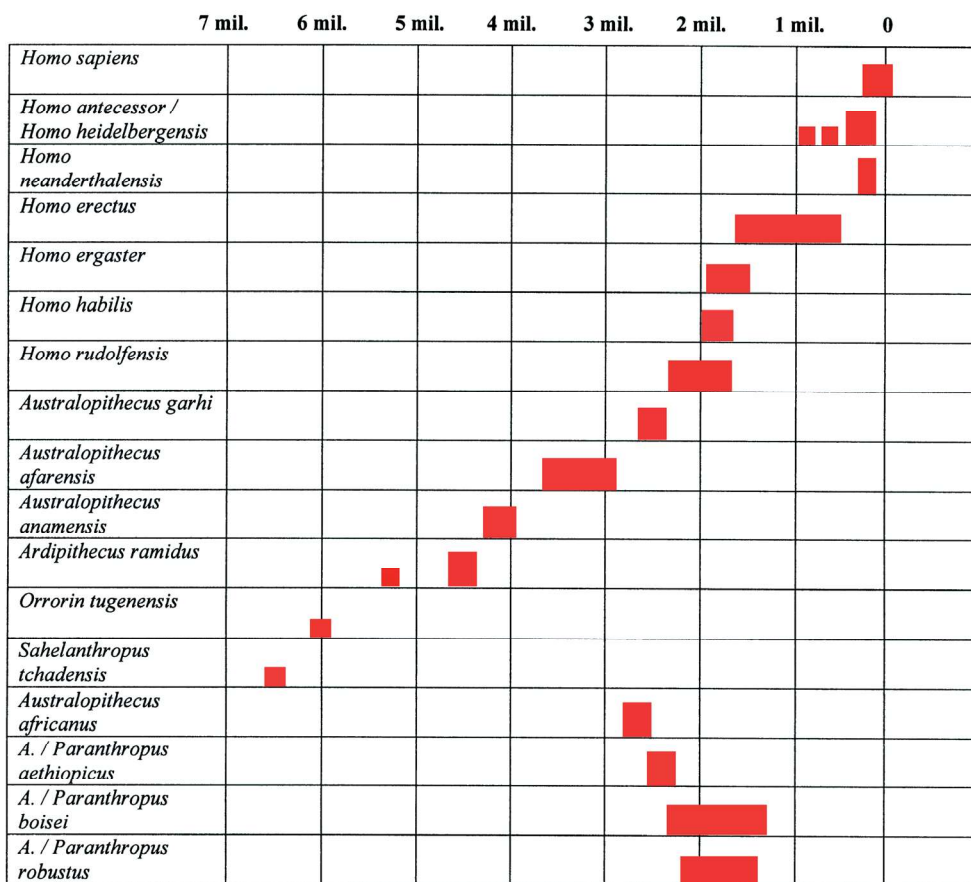
Základem naší knihy je samozřejmě analýza kosterních pozůstatků – fosilií v jejich nálezovém kontextu. Jejich hodnocení se může měnit, ale základní informační hodnota většiny z nich bude trvalá. Ale přestože terénní paleoantropologický výzkum probíhal poměrně úspěšně po celé minulé století (a započal už dříve), dobře dochovaných a datovaných fosilií homininů stále nemáme dostatek. A pojímat komplexní příběh lidské evoluce pouze

na základě těchto elementárních stavebních kamínek by bylo více než riskantní. Širším aspektem, který chceme v této knize sledovat, bude proto lidské chování, vývoj technologií a artefaktové kultury v měnícím se klimatickém prostředí.

Evoluční teorie se obvykle formovaly v určitém předstihu před objevy fosilií a artefaktů v terénu. Rozvíjely se už v 18. století, aniž by tehdy měly k dispozici hmatatelné kosterní nálezy (a první nálezy neandertálců v 19. století se dlouho nebraly v potaz). Po celé 20. století se postupně, na základě morfologické podobnosti mezi nově nalézányi fosiliemi, vyvozovaly fylogenetické vztahy mezi nimi a vytvářel se taxonomický systém. Kreslily se nejrůznější vývojové stromy a posléze kladogramy (ty první spíše intuitivní, druhé zdánlivě objektivnější, ale poplatné zvoleným znakům). Ale biologické taxony, s nimiž pracujeme, jsou arbitrární v tom smyslu, že jsou postaveny na tvaru a funkci dostupných (a tedy náhodně dochovaných) fosilií. Tušíme, že tato schémata nereprezentují jenom lineární vzestup lidské evoluce, ale také procesy extinkce celých rodů a druhů homininů. Proto se také obr. I. 2 omezuje na pozici jednotlivých taxonů v čase, aniž by se pokoušel o vyjádření genetických vztahů mezi nimi.

Dnes do systematiky stále razantněji zasahuje paleogenetika, která postavení jednotlivých taxonů a jejich předpokládané fylogenetické vztahy modifikuje a mění. Od sklonku 20. století probíhá srovnávací genetický výzkum DNA u žijících primátů – jednak u li-

Obr. I. 2 Přehled vývoje homininů. Graf vyjadřuje dobu, po kterou jsou jednotlivé taxony evidentně doloženy ve stratigrafickém záznamu. Nepokouší se o grafické vyjádření genetických vztahů. (Grafika JS)







doopů a jednak moderních lidských populací na různých kontinentech. Mimo to byl v poslední době přečten genom těch fosilních lidských druhů, u nichž se dochovává archaická DNA – u *Homo heidelbergensis*, u neandertálců a u člověka z Denisovy jeskyně. Začíná se číst také genom pleistocenního *Homo sapiens* (obr. I. 5). Starší archaickou DNA se vzhledem k mineralizaci fosilií a rozkladu nukleových kyselin zatím bohužel získat nepodařilo, ale lze se domnívat, že tato časová hranice bude v budoucnu ještě posunuta, stejně jako snad získáme sekvence archaické DNA z tropických, pro evoluci člověka klíčových oblastí (Afrika, jihovýchodní Asie). Srovnávací studium podobností a odlišností v genetickém záznamu a nárůstu nových mutací pak umožní položit otázku, v kterém časovém okamžiku se vývoj určitých taxonů, žijících i fosilních, oddělil od společného předka.

Pokud bychom chtěli všechny uvedené aspekty korelovat, budeme zatím narážet na potíže. U genetiky je to především omezená dochovanost archaické DNA a příliš velká mezera, která se tím rozevírá mezi současnými lidskými populacemi, lidoopy a nejmladšími fosilními taxony s čitelným genomem. Časové odhady založené na diverzifikaci DNA závisí na metodice a kalibraci „molekulárních hodin“ a ta se právě nyní, v době dopisování této knihy, rychle mění. Ne vždy se daří vsazovat časové postavení konkrétních, dobře datovaných lidských fosilií do takto vytvořených paleogenetických a fylogenetických modelů. A pokud jde o paleoetnologii a archeologii, ty sice nabízejí bohatý a plynulý artefaktový záznam, ale archeologické entity (kultury) se s antropologickými taxony zřídka překryjí v čase i v prostoru. Genetikové se zdají být celkově pružnější, lépe připravení k názorovým zvrátům, antropologové bývají více konzervativní a archeologové by zřejmě měli dominantní evoluční a migrační modely akceptovat. Navzdory odlišné metodice a přístupu však bude i nadále nutná dobrá mezioborová spolupráce, komunikace a vzájemný respekt.

Ideální kniha o evoluci člověka by tedy měla vycházet z genetiky, formulovat nové fylogenetické, adaptační a migrační teorie, rozpracovat dopady okolního prostředí, předložit

< **Obr. I. 3 Moravská badatelská tradice. Karel J. Maška, objevitel neandertálské čelisti v jeskyni Šipce a pohřebního areálu *Homo sapiens* v Předmostí, se svými deníky z klíčových dní předmosteckého výzkumu v létě 1894. (Foto MF)**

**Obr. I. 4 Světová paleoantropologická komunita, Gibraltar 2009. Shora dolů stojí Juan Luis Arsuaga, Ian Tattersall, Peter Kjaergaard, Rob Foley, Christoph Zollikoffer, Walter Fuchs, David Begun, Milford Wolpoff, John Shea a dva další. (Foto JS)**

**Obr. I. 5** Laboratorní výzkum. Johannes Krause odebírá vzorky ze stehenní kosti z trojhrobu z Dolních Věstonic pro paleogenetickou analýzu. Ústav evoluční antropologie, Max-Planck-Gesellschaft, Lipsko 2009. (Foto JS)



demografické výpočty a ještě mnohem a mnohem více. Realisticky musíme říci, že takový úkol si ještě vyžádá další roky intenzivního a interdisciplinárního výzkumu.

### Struktura knihy

V celém následujícím textu se budou promítat dvě výkladové roviny – více než 7 milionů let dlouhý příběh lidské evoluce vedoucí od společného předka člověka a šimpanzů a velmi krátké dějiny jejího poznávání za posledních 150 let. Vzhledem k rostoucímu významu evoluční biologie jsem požádal o úvodní kapitoly profesora Miloše Macholána. V následujících kapitolách jsem se snažil průběžně zapojovat další kontextuální informace, které nabízí geologie kvartéru, paleoekologie, paleoetnologie a archeologie. Samozřejmě, kauzální propojení těchto disciplín a jejich specifického záznamu není vždy prakticky dotaženo až na úroveň, kterou bychom si přáli.

Téměř každé tvrzení z oblasti evoluce člověka lze relativizovat, pokud pozměníme přístup a metodu. Zvláště argumenty o evoluci chování a myšlení se někdy periodicky vrací, takže diskuse se točí v jakémsi kruhu. Vyhýbal jsem se zaplétání do nejrůznějších alternativ a vědeckých polemik, které zaplňují současnou literaturu. Spíše akcentuji fakta prověřená diskusí, preferuji prostá („ekonomická“) řešení před složitějšími konstrukcemi a ponechávám prostor čtenáři, aby si svůj názor udělal sám. A až se bude dovídat z médií o dalších a dalších objevech (s obvyklou doložkou o „přepisování učebnic“), snad mu tato kniha trochu usnadní srovnávat původní poznatky s novými.

České země vkládají do světového paleoantropologického dědictví unikátní a svým rozsahem mimořádný soubor koster anatomicky moderního člověka (i když jeho část vzala za své v roce 1945). Tím se profilují i směry našeho základního výzkumu, který směřuje





především k posledním kapitolám evolučního procesu (Mladeč, Předmostí, Dolní Věstonice – Pavlov), dále k deskripci moravských neandertálců (Šipka, Švédův stůl, Kůlna) a příležitostně také k nejstarším lidským fosiliím Evropy (Arago, Bilzingsleben, Ehringsdorf, Petralona). A protože klíčové momenty evoluce se odehrávaly na území Afriky, nesmí se česká věda perspektivně vzdávat ani vstupu na toto globálně nejvýznamnější hřiště; první kroky tím směrem už učiněny byly (obr. I. 6). To ovšem vyžaduje nejen erudici, osobní odolnost, organizační a finanční zajištění, ale také diplomatické schopnosti při jednání s tamními kmeny – Afary, somálskými Issy, Masaji a dalšími.

Struktura kapitol respektuje především současnou (nejužívanější a zároveň ne příliš složitou) systematiku homininů, dále chronologii pliocénu a pleistocénu, která takovému systému dává časovou hloubku a rozměr, a konečně klíčové události typu velkých migrací, objevů a technologií. Zatímco taxonomie je neustále v pohybu, chronologie se propracovává a zjemňuje. Datování pro pliocén a spodní pleistocén uvádím v milionech let, od středního pleistocénu v tisících let, pro svrchní pleistocén je většina datací odvozena z kalibrací radiokarbonových měření a uvádíme je od počátku letopočtu (nikoli od současnosti). Je také nutno předeslat, že text označuje lokality číslicemi římskými a lidské fosilie arabskými (jak to bylo poprvé zavedeno při zpracování materiálu z Dolních Věstonic).

### Poděkování a dedikace

Současný stav poznatků je kolektivní dílo a vdčíme za něj několika generacím našich předchůdců, tvůrcům výzkumných tradic i aktuálním diskusím uvnitř současné badatelské komunity. Rukopis četli, korigovali a nezištně doplňovali svými náměty kolegové Martin Čuta, Ivan Horáček, Miroslav Králík, Sandra Sázelová a další anonymní recenzenti.

**Obr. I. 6 Terénní výzkum. Česká antropologická expedice v Afaru v lednu 2013. (Foto MF)**



Za čínskou transkripci děkuji Lucii Olivové. Za podstatnou část obrazové dokumentace jsem zavázán svým přátelům a dlouhodobým spolupracovníkům, ilustrátorovi Pavlu Dvorskému a fotografovi Martinu Frouzovi. Ten pracoval převážně ve sbírkách Archeologického ústavu AV ČR Brno (pracoviště Dolní Věstonice), Národního muzea v Praze a Ústavu antropologie Masarykovy univerzity v Brně. Při práci v Národním muzeu byli nápomocni Vítězslav Kuželka a Petr Velemínský. Fotografie dalších originálních fosilií kolegiálně poskytli Ofer Bar-Yosef, Stefano Benazzi, Vincenzo Formicola, María Martínón-Torresová, Maria Teschler-Nicolová, Erik Trinkaus, Eligio Vacca, Gerhard Weber, Milford Wolpoff a João Zilhão. Souhlas s publikací snímků ze svých sbírek udělily také Archiv výzkumu Kebara, Přírodovědecké muzeum ve Vídni, Univerzitní muzeum Tokio, Národní muzeum Filipín, Univerzita v Bari, *Soprintendenza archeologica della Puglia* a *Soprintendenza archeologica della Liguria*. Řada institucí pomohla při organizaci terénních exkurzí a expedic, jmenovitě Památková správa Etiopie, Ústav paleontologie obratlovců a paleoantropologie ČAV v Pekingu, Ústav archeologie a etnologie RAV v Novosibirsku a další.

Nedostává se zde prostoru na poděkování všem kolegům, s nimiž se průběžně setkávám v terénu, ve sbírkách nebo v laboratoři a s nimiž jsem měl možnost diskutovat nad konkrétními situacemi a fosiliemi nebo na vědeckých konferencích. Jména některých z nich zmíním na příslušných místech v textu knihy. Za všechny bych tuto knihu chtěl věnovat památce dvou výrazných osobností české a evropské paleoantropologie – profesorů Jana Jelínka a Emanuela Vlčka.

## Dovětek k 2. vydání

Během tří let, které uplynuly od 1. vydání této knihy, byl ve východní Africe objeven nový druh australopitéka – *A. deyiremeda* a v jižní Africe nový druh člověka – *H. naledi*, ale oba taxony mají svou problematiku (v prvním případě nekompletnost nálezů, v druhém nejasné datování), takže jejich přijetí prochází živou diskusí. Nové fosilie přináší také terénní výzkum v jeskyni Aroeira v Portugalsku, v Sü-čchang v Číně nebo v Ust Išim na Sibiři; dnes už je standardní, že bývají analyzovány z hlediska datování i genetického záznamu. U některých fosilií uvedených v 1. vydání datování posouvá hlouběji do minulosti (Džebel Irhúd) zatímco jiné z pleistocenního antropologického záznamu vypadly úplně (Riparo Mezzena, Baigara). A archeologická situace v Lomekwi v Keni zřejmě potvrdí náš předpoklad, že již archaičtí australopitékové vyráběli nástroje.

Pochopitelně se posun vědeckého poznání nevyhnul ani oblasti paleogenetiky. V 1. vydání této knihy jsme zmínili zatím nejstarší sekvenci lidské mitochondriální DNA druhu *Homo heidelbergensis*, která byla v roce 2013 získána z šachty Sima de los Huesos ve španělské krasové oblasti Atapuerca. Na místě je doplnit, že překvapivě ukazuje na příbuznost s lidmi z Denisovy jeskyně na 7000 km vzdáleném Altaji. Dnes také víme, že přenos genů (lépe řečeno alel) neprobíhal jen z neandertálců na člověka, ale (alespoň ojedinele) i opačným směrem. Genetické analýzy odhalují dávné demografické pohyby i příbuzenské vztahy jedinců, kteří se na této planetě pohybovali před desítkami tisíc let, říkají nám dokonce kolikátou generaci tito lidé ve svém genomu nesli neandertálské geny. Paleogenetika tak upřesňuje i průběh expanze moderních lidských populací, včetně významného postavení souboru z Dolních Věstonic a Pavlova v tomto procesu (obr. XIV.1a). Přes tato významná obohacení však uplynulé tři roky spíše potvrzují platnost hypotéz nastíněných v 1. vydání.



## II.

# evoluční perspektiva

---

**E**voluční biologie byla vždy plná kontroverzí, k nemalé radosti nejen odpůrců evolucionismu, ale i novinářů, vytrvale se pídících po senzacích (těch – na rozdíl od jiných oblastí lidské činnosti – není ve vědeckém bádání nikdy dostatek). Koneckonců o tom svědčí i neutuchající obliba novinových titulků typu „Darwin se mýlil!“ nebo „Darwinova teorie konečně překonána!“. Je více než pochopitelné, že tyto kontroverze jsou nejsilnější tam, kde se sporné otázky týkají nás samotných. Snad v žádné jiné vědní disciplíně neplatí víc, že vědou se zabývají lidé z masa a kostí, se svým sociálním a kulturním zázemím, různými filozofickými názory, lidé ovlivnění vnějšími okolnostmi i dobou, ve které žijí. Tyto vlivy v minulosti vedly bohužel k mnoha neblahým nebo dokonce tragickým následkům. Například pod vlivem dobového přesvědčení, že homosexualita je patologická, někteří psychologové „dokázali“, že homosexuálně orientovaní jedinci jsou neurotičtí a nepřízpůsobiví. Podobně chybné pochopení podstaty inteligence a jejího měření pomocí tzv. IQ testů vedlo k nesmyslné diskriminaci jednotlivců i celých skupin lidí – například na základě těchto testů byl v r. 1924 ve Spojených státech přijat nový imigrační zákon, který znemožnil vstup do země mnoha žadatelům ze střední a východní Evropy. Důsledky však mnohdy byly mnohem tragičtější, například v řadě zemí se přistoupilo k násilným sterilizacím; podobně v důsledku zmíněného imigračního zákona nebyla do USA vpuštěna řada Židů, kteří by tak mohli uniknout holokaustu. Nejtragičtějším příkladem zneužití vědy byly rasové teorie vedoucí až k nacistickému vraždění během 2. světové války (nehledě na to, že někteří vědci se na něm dokonce aktivně podíleli). Na druhé straně tyto negativní jevy vedly ke zvýšené citlivosti vůči všem vědeckým výsledkům týkajícím se člověka. Například už Sigmund Freud nebo Carl Gustav Jung byli obviňováni z odůvodňování sexismu, protože předpokládali vrozené rozdíly mezi pohlavími v agresivitě, emocionalitě a vůdčích schopnostech. Dnešní doba politické korektnosti bohužel v tomto zachází ještě dál.

Je třeba říci, že když někdo tvrdí, že muži mají lepší vrozenou schopnost orientace v prostoru, větší vlohy k matematickým a technickým disciplínám nebo jsou více soutěživí, kdežto ženy jsou empatičtější, mají větší jazykové schopnosti a zvládají více činností současně, není nutně sexista. Podobně jestliže některé výzkumy ukazují na rozdíly například mezi „černochoy“ a „bělochy“, pak ti, co tyto výzkumy provádějí, automaticky nejsou rasisté. Tvrdit, že tyto rozdíly neexistují jen proto, že by mohly být zneužity jako podpora rasismu, sexismu a dalších „ismů“, nemá smysl, ať už si o tom různé feministické, genderové, lidskoprávní a jiné organizace myslí své. Současně ovšem právě proto, že závěry takovýchto studií mohou mít tak dalekosáhlé důsledky, je třeba klást zvýšený důraz na korektnost použitých testů nebo analýz, získané důkazy zkoumat velmi pečlivě a závěry z nich vyvozovat se zvýšenou opatrností. Je třeba si ovšem uvědomit, že věda

nám *nemůže* (a vlastně by ani neměla) říci, jestli je krádež, vražda nebo genocida dobrá nebo špatná, tato hodnocení ji nepřísluší. To v plné míře platí i o evoluční biologii člověka. Evoluce organismů – člověka nevyjímaje – není ani morální, ani amorální, jinými slovy vůči morálním hlediskům je indiferentní.

## Evoluce jako příběh a vědecká teorie

Evoluční biologie – a evoluce člověka zvláště – má krom běžných atributů (např. vytváření hypotéz a jejich testování) ještě jednu charakteristickou vlastnost: týká se historie organismů a jako každá historická věda je do určité míry *narativní*. Evoluci nelze, až na vzácné výjimky, přímo pozorovat (mionová neutrína sice také nevidíme, ale můžeme je detekovat speciálními přístroji), což může tendenci k jejímu „převyprávění“ ještě zesílovat. To byl pravděpodobně i jeden z důvodů, proč nebyla evoluční biologie dlouho považována za plnohodnotnou vědní disciplínu. Například Darwinův přítel a horlivý zastánce jeho evoluční teorie, Thomas Henry Huxley, který se sám nazýval „Darwinovým buldokem“, se během svých přednášek anatomie (1869–71) pouze jedinkrát dotknul tématu evoluce a přírodního výběru – o Darwinovi a jeho knize *O původu druhů* se dokonce nezminil vůbec.

### PROBLÉM POKROKU

Kromě sklonu k narativnosti byl význam evoluční biologie zpochybňován i proto, že evoluce je často ztotožňována s pokrokem. Tato představa je nám podprahově podsouvána zobrazováním evoluce jako lineární sekvence vedoucí od nejjednodušších forem až ke člověku. Snad každý z nás se už setkal se známým vyobrazením „pochodu pokroku“ (*march of progress*) od „opičího“ předka po současného člověka – včetně jeho nejrůznějších, více či méně humorných variací. Lineární hierarchizace organismů je však mnohem starší než myšlenka evoluce. Člověk byl všeobecně považován za vrchol božského stvoření, nejvyšší pozemský stupeň „velkého řetězce života“ (*great chain of being*), označovaného jako *Scala naturae* (doslova „žebřík/škála/schodiště přírody“). Termín „člověk“ není zcela přesný, protože odlišné stupně byly přisuzovány i jednotlivým lidským „rasám“. Podle teorie polygenismu měla dokonce každá „rasa“ odlišný původ (k polygenistům patřil např. i spisovatel Voltaire, filozof David Hume nebo anatom George Cuvier). Jedním z nejsilnějších zastánců této teorie byl i britský anatom Charles White, který ve své knize *Account of the Regular Gradation in Man* z roku 1799 vtěsnil veškerou diverzitu obratlovců do jediné nesourodé sekvence od ptáků přes krokodýly a psy až po lidské rasy.

Teorie evoluce celé této hierarchicky uspořádané *Scala naturae* svým způsobem poskytla vědecké vysvětlení a současně přidala další rozměr. I v tomto případě tvoří *Homo sapiens* vrcholné stadium lineárního vývoje, přičemž jeho vznik je v zásadě nezbytným a konečným cílem evolučního trendu. Například paleontolog Robert Broom (autor některých důležitých fosilních nálezů v jižní Africe ve 30. a 40. letech 20. století) v roce 1933 prohlásil, že „velká část evoluce vypadá, jako by byla plánována tak, aby nakonec vznikl člověk a aby ostatní živočichové a rostliny učinili ze světa příznivé místo, ve kterém bude žít“. Tento výrok je typickým příkladem **teleologie** (názor, že vše se děje za určitým účelem) a **finalismu** (vše směřuje k předem danému cíli – ve 20. století patřil k nejznámějším zastáncům finalismu francouzský paleontolog a jezuitský kněz Pierre Teilhard de Chardin, který konečný stav nazýval bodem Omega). Není třeba dodávat, že za nejvyšší

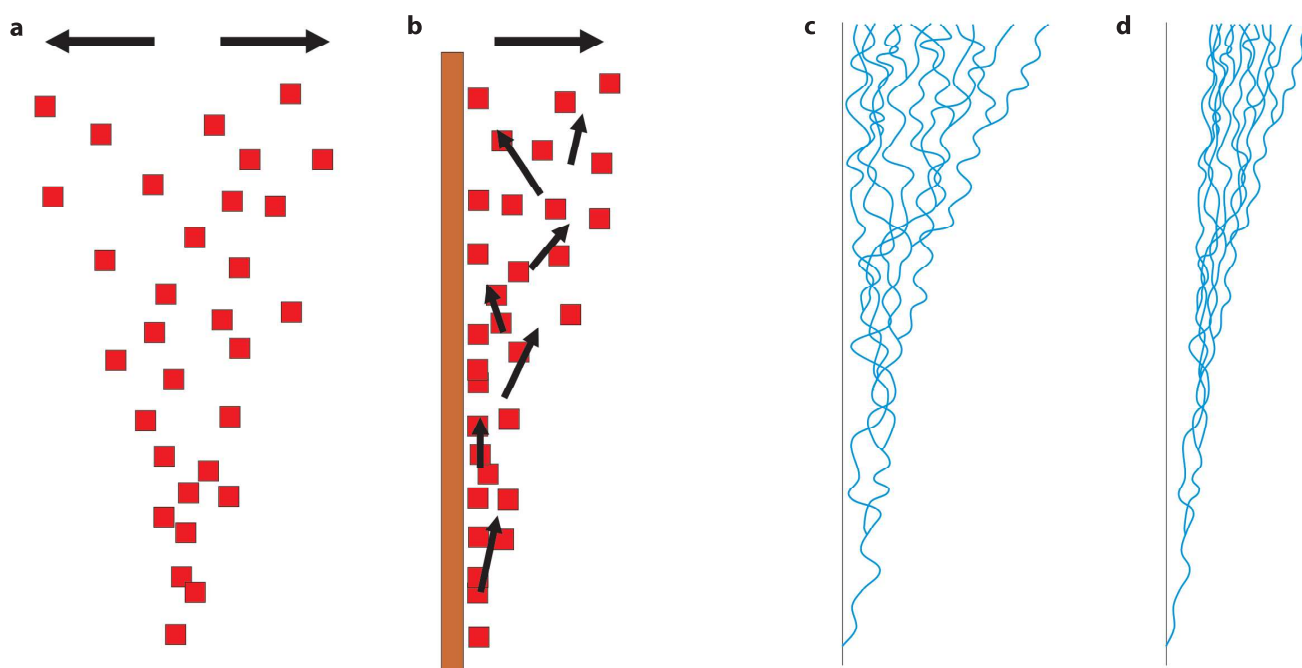


stadium evoluce nebyl považován člověk jako celek, ale pouze příslušníci tzv. kavkazské rasy (případně nordické rasy, britské národnosti atd.), kdežto např. Tasmánci nebo australští aboriginové příliš nepokročili od svých předků – neandertálců. Jestliže byla předtím nerovnost ras považována za dílo Stvořitele, evolucionismus z ní učinil nezbytný důsledek nerovnoměrného vývoje.

Snaha vědecky zdůvodnit nadřazenost západní civilizace nad ostatními (ať už byla vedena rasistickými tendencemi nebo ne) pochopitelně vedla k tendenčním interpretacím nebo dokonce k vědeckým podvrhům. Jedním z nejznámějších případů vědeckého podvodu byl tzv. piltdownský člověk (*Eoanthropus dawsoni*) z roku 1912. Šlo o podvrženou fosilii s nápadně velkou mozkovnou a „primitivní“ dolní čelistí. Později vyšlo najevo, že tento údajný pozůstatek dosud neznámého pravěkého předchůdce člověka byl ve skutečnosti lebku středověkého člověka spojenou s mandibulou orangutana a šimpanzí stoličkou. Přestože pachatel podvrhu nebyl nikdy odhalen, lze se domnívat, že jednou z možných motivací této záměrné mystifikace byla snaha dostat Británii na čelné místo mezi paleontologickými nalezišti a především ukázat, že kořeny celé západní civilizace se nacházejí právě na Britských ostrovech. Není proto asi náhodou, že podvod byl odhalen až roku 1953 (u nás k podobné situaci došlo v souvislosti s „nálezem“ dvou Rukopisů – královédvorského a zelenohorského). Do jaké míry může víra v linearitu a progresivnost vývoje ovlivnit naše interpretování skutečnosti, ukázal například i známý americký paleontolog Henry Fairfield Osborn, který ve svém srovnání velikosti mozku člověka a jeho předků z roku 1915 neváhal použít i šimpanze, který je našim současným příbuzným, stejně vzdáleným od společného předka jako my. Navíc mozek piltdownského člověka záměrně nakreslil podstatně menší než mozek současného člověka, přestože jeho mozkovna patřila modernímu *H. sapiens*. Stejně tak byl jako menší interpretován mozek neandertálce, přestože ve skutečnosti byl o něco větší.

Interpretace evoluce jako progresivního vývoje však není bohužel typická jen pro doby dávno minulé. Příkladem může být heslo „evoluce“ v *Chambers Biology Dictionary* (W. & R. Chambers, Edinburgh, 1990): ta je zde mimo jiné definována jako „postupný vývoj složitějších organismů z jednodušších“; podobně podle *New Webster's Dictionary and Thesaurus of the English Language* (Lexicon Publications, Inc., Danbury, CT, 1993) je evoluce „teorie, že všechny organismy [. . .] se vyvinuly z nejjednodušších forem ve složitější formy, které jsou plodnější a silnější v důsledku lepší adaptace na své prostředí“. Mylnost koncepce evoluce jakožto vývoje od jednodušších po složitější je stále nápadnější díky využití molekulárních technik při vyvozování fylogenetických vztahů mezi organismy. Tyto studie ukazují, že řada druhů, dříve považovaných za „primitivní“, ve skutečnosti představuje fylogeneticky mladé formy, u kterých druhotně došlo k často až velmi radikálnímu zjednodušení tělesné stavby. Příkladů „reverzního“ vývoje bychom našli mnoho, včetně tak známých případů, jako je evoluce koní. Jak uvidíme dále, podobné trendy se nevyhnuly ani našim blízkým příbuzným.

Přesto by se dalo namítnout, že k určitému progresivnímu vývoji v evoluci nutně muselo dojít, vždyt nejprve vznikly jednoduché prokaryotické buňky (nepočítáme-li předbuněčná stadia) a teprve potom buňky eukaryotické a mnohobuněčné organismy. To je pravda, musíme však rozlišovat skutečné trendy od trendů, které označujeme jako *pasivní*. Ve druhém případě je „trend“ ke složitějším formám dán tzv. efektem zdi, při kterém je volný pohyb částic z jedné strany omezen. Výsledkem je jednostranný rozptyl, jehož



**Obr. II. 1** Efekt zdi: pokud bychom nechali částicím možnost volného pohybu, postupně by docházelo k jejich rozptýlování všemi směry (a), jestliže však jejich pohyb jednostranně omezíme, bude jejich pohyb asymetrický (b). U evolučních linií se to projeví domnělým (tzv. pasivním) trendem (c), který je na rozdíl od skutečného trendu (d) pouze důsledkem tohoto omezení. (Grafika MM)

důsledkem je – navzdory četným pohybům částic směrem k bariéře – průměrný pohyb směrem od ní (obr. II. 1). V případě živých organismů byla počáteční komplexita natolik nízká, že následný vývoj mohl vést pouze k zachování její stávající úrovně, nebo k jejímu zvýšení. Onou „zdi“ je minimální strukturní složitost nutná pro fungování živého systému.

#### VĚDECKÁ METODA

Darwinova evoluční teorie představovala skutečnou vědeckou revoluci. Tato revoluce se však neomezovala jen na oblast vědy. Dá se říci, že byla i revolucí filozofickou. Darwinismus odmítl platonovský 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 důkaz existence Tvůrce, bylo náhle možno vysvětlit zcela mechanisticky, bez nutnosti opírat se o nadpřirozenou moc. S postupným shromažďováním faktů je pro jevy, které by vyžadovaly vysvětlení nadpřirozeným zásahem, ponecháván stále užší prostor. O existenci božské bytosti (nebo více 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*.

Jedním z nejčastěji používaných argumentů proti evolucionismu je tvrzení, že Darwinova teorie je pouhou hypotézou, kterou navíc nelze falzifikovat, a proto je z popperovského hlediska nevědecká (podle rakouského filozofa Karla Poppera musí být hypotéza empirickými důkazy falzifikovatelná, jinak ji nelze označit za vědeckou). Popper skutečně pokládal darwinismus spíše za metafyzický výzkumný program než za skutečnou vědu (i když později svoje tvrzení poněkud zmírnil). Ve skutečnosti evoluční teorie může nabídnout nepřehledné množství testovatelných a falzifikovatelných predikcí. Například

hypotéza, že z žijících druhů člověk sdílí nejbližšího společného předka s oběma druhy šimpanzů, může být falzifikována, jestliže podobnost sekvence genomu těchto druhů je menší než podobnost genomu člověka a orangutana. Podobně lze testovat hypotézu, že lidský chromozom 2 vznikl fúzí dvou chromozomů. Tato hypotéza byla podpořena (dle popperovské terminologie „koroborována“) prokázáním homologie obou chromozomových ramen s chromozomy 2p a 2q velkých lidoopů. Na lidském chromozomu 2 byly navíc nalezeny neaktivní centromery a telomery jako pozůstatky této fúze. V opačném případě bychom hypotézu mohli zamítnout. (Ve skutečnosti nebývá tento proces tak přímočarý: jestliže bychom například našli fosilní pozůstatky člověka v prekambriických vrstvách, nezamítneme automaticky Darwinovu teorii, ale budeme nejprve hledat jiná vysvětlení – cílený podvrh, chybu datování atd.)

Podobně bývá často poukazováno na to, že přírodní výběr definovaný jako „přežití nejzdatnějšího“ je tautologií, protože reprodukční zdatnost je definována jako schopnost přežít a rozmnožit se (jako tautologie je v logice označován složený výrok, který je vždy pravdivý bez ohledu na pravdivost jeho částí). Tato námitka ve skutečnosti svědčí o nepochopení podstaty oné „zdatnosti“. Jak uvidíme v následující kapitole, rozhodujícím kritériem úspěšnosti v selekční zkoušce je celková reprodukce, tedy počet kopií vlastních genů, které předáváme do následující generace. Tuto reprodukční úspěšnost určuje celá řada faktorů, přičemž některé z nich mohou dokonce působit vzájemně protichůdně, například věk při první reprodukci a přežívání nebo selekce na genové a organismální úrovni. Jinou častou námitkou je poukaz na kruhovost definování evoluční teorie: máme důkazy podporující evoluci, tyto důkazy však vyžadují evoluci, abychom je mohli interpretovat. Například geologické vrstvy jsou datovány fosiliemi, které se v nich nacházejí, ty jsou naopak datovány těmito vrstvami. Geologické vrstvy jsou však ve skutečnosti většinou datovány relativně svou pozicí ve vztahu k jiným vrstvám a absolutně pomocí příslušných fyzikálně-chemických metod, nezávislých na jejich fosilním obsahu (např. radiometricky, pomocí uhlíku <sup>14</sup>C atd. – viz kapitolu VI).

Je tedy evoluce přírodním výběrem pouhou spekulací, netestovatelnou hypotézou, vědeckou teorií, nebo prokázanou skutečností? Námitka, že evolucionismus je „pouhou hypotézou“, je chybná. Lidé většinou mylně chápou vědecké hypotézy jako nepodložené spekulace. Tak tomu však není. Vědecké hypotézy jsou spíše zdůvodněnými předpoklady umožňujícími vysvětlení nějakého jevu. Jsou založeny na určité počáteční domněnce, kterou rozpracovávají na základě znalosti dalších faktů. Základním kritériem vědecké hypotézy je to, že musí umožňovat její testovatelnost (falzifikovatelnost). Naproti tomu teorie jsou vnitřně soudržnou soustavou vzájemně propojených hypotéz, které dokážou 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 z nezávislé segregace zavržena, ale naopak doplněna a upravena, takže dnes je mnohem podrobnější a komplexnější než v době svého vzniku. Podobně darwinismus byl doplněn o mendelismus, znalost molekulární podstaty dědičnosti, náhodných procesů, mechanismů spojené evoluce a o 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.



Jak vypadá vědecké testování hypotéz v evoluční biologii? V některých případech, zejména jde-li o evoluci člověka, bohužel nemůžeme přistoupit k přímému experimentu. Například jak uvidíme v kapitole V, některé výzkumy naznačují, že významnou roli v evoluci lidské řeči může hrát gen *FOXP2*. Prvním vodítkem byla souvislost mezi mutací tohoto genu a specifickou poruchou řeči. Bohužel u člověka z etických důvodů nelze přistoupit k cílené inaktivaci (tzv. knock-outu) genu *FOXP2*, která by naší hypotézu mohla potvrdit, nebo vyvrátit. Z téhož důvodu nemůžeme na člověka přenést variantu tohoto genu ze šimpanze a naopak. Můžeme však knokautovat nebo přenést gen nebo jeho část, která je podle našich znalostí nejdůležitější, z člověka na laboratorní myš. Přes nezbytnou zvýšenou opatrnost při interpretaci výsledků těchto experimentů a omezenou možnost jejich extrapolace na člověka tyto studie vedly k zajímavým – a někdy i překvapivým – poznatkům. Myši s jednou inaktivovanou kopií *FOXP2* vykazovaly sníženou vokalizaci v juvenilním období; obě knokautované kopie vedly k zakrslosti, abnormální struktuře některých mozkových oblastí a předčasné smrti ve věku 21 dní v důsledku nedostatečného vývinu plic. Také transgenní myši nesoucí část lidského genu *FOXP2* (konkrétně exon 7) ukázaly změny ve fyzikálních charakteristikách vokalizace matky vůči jejím potomkům. (Tyto myši se navíc od normálních jedinců lišily sníženou explorační aktivitou a lokomocí, vyšším počtem středních ostnitých neuronů, silnější dlouhodobou synaptickou depresí, změněnou expresí genů v *corpus striatum*, nižší koncentrací dopaminu a dalšími parametry.)

Někdy se ovšem může stát, že i výsledky dobře promyšleného a přesně provedeného pokusu nemusí vést k nezvratným závěrům. Jako příklad můžeme použít „učebnicový“ případ průmyslového melanismu u pídalky drsnokřídlece březového (*Biston betularia*). Před průmyslovou revolucí se ve Velké Británii vyskytovala téměř výhradně světlá forma tohoto druhu (označovaná jako *typica* nebo také *betularia*). Tmavá, melanická forma (*carbonaria*) byla poprvé zaznamenána v roce 1848 poblíž Manchesteru. Do poloviny 20. století relativní četnost melanické formy ve znečištěných oblastech přesáhla 90 %, zatímco v čistších oblastech zůstala světlá forma početná. Nápadná korelace mezi výskytem melanické formy a obsahem imisí naznačuje, že tento jev není náhodný a může být důsledkem působení přírodního výběru (selekce). Kromě souvislosti s intenzitou znečištění ovzduší je naše hypotéza podporována i následným snížením četnosti tmavých pídalek ve druhé polovině století, kdy došlo k redukci průmyslových imisí (např. v okolí Liverpoolu poklesla její relativní četnost mezi lety 1960 a 1975 z 95 % na 82 %). Podobné poznatky byly získány i v dalších průmyslových zemích.

Hypotéza, že za výskytem průmyslového melanismu stojí přírodní výběr, je tak, zdá se, potvrzena. Ale je tomu skutečně tak? Přestože je toto vysvětlení vysoce pravděpodobné, chybí nám znalost *mechanismu* působení selekce. Není třeba dlouho přemýšlet, aby nás napadlo, že světlá forma je více nápadná na tmavé kůře stromů, způsobené imisemi pevných částic a absencí lišejníků ve znečištěných oblastech, kdežto na světlé, lišejníkem porostlé kůře stromů rostoucích mimo průmyslové oblasti je více vidět forma tmavá. Nápadnější můry jsou potom častější kořistí hmyzožravých ptáků, takže četnost výskytu světlých jedinců bude vyšší v čistších oblastech a naopak, melanické formy se budou vyskytovat spíše v oblastech znečištěných. Tuto hypotézu bychom v ideálním případě měli otestovat experimentem, například pomocí metody zpětného odchyty. Nejprve odchytneme všechny drsnokřídlece na dvou předem vytipovaných experimentálních,



přibližně stejně velkých plochách, jedné ve znečištěné a druhé v imisemi nedotčené oblasti. Potom v každé z nich vypustíme stejný počet tmavých i světlých jedinců a po nějakém čase zaznamenáme poměr znovu odchycených jedinců obou forem. Jestliže bude více světlých jedinců odchyceno z „čisté“ plochy a naopak, je naše hypotéza potvrzena. Přesně takový test provedl už v 50. letech britský ekolog Bernard Kettlewell ve dvou oblastech: v okolí Birminghamu (znečištěná oblast) a v Deanend Wood (neznečištěná oblast). Výsledná míra přežití byla v Birminghamu 0,50 pro formu *typica* a 1,15 pro formu *carbonaria* a v Deanend Wood 1,26 (*typica*) a 0,69 (*carbonaria*). Nápadnější jedinci tedy přežívali průkazně hůř.

Kettlewell však šel ještě dál. Aby prokázal, že rozdílné přežívání pídaček je skutečně způsobeno rozdíly v míře predace, v následujícím experimentu připevnil vždy světlého a melanického jedince vedle sebe na tmavou kůru bez lišejníků a na světlou kůru s lišejníky a potom zaznamenával četnost ataků hmyzožravých ptáků. Podle předpokladu byl větší podíl útoků směřován na nápadnějšího jedince z každé dvojice. Výsledky těchto pokusů jsou velmi ilustrativní a právem jsou citovány ve většině učebnic ekologie a evoluční biologie. Musíme si však uvědomit, že ani v tomto případě nemáme *jistotu*, že je naše vysvětlení správné. Vždy existuje nějaká pravděpodobnost, jakkoli zdánlivě nulová, že naše hypotéza není úplná nebo jednou bude nahrazena jinou.

Vraťme se ještě jednou k případu průmyslového melanismu drsnokřídlece březového. Některé recentní výzkumy naznačují, že Kettlewellovo vysvětlení nemusí být úplné. První komplikace se objevila už záhy: změny ve frekvencích alel totiž zcela neodpovídaly výsledkům zpětného odchyty. Vysvětlit tento nesoulad je možno například malým počtem jedinců podrobených experimentu nebo tím, že počáteční četnost alely *C* (*carbonaria*) byla nižší než odhadnutých  $10^{-5}$ . Kromě toho mohlo dojít k migraci světlých jedinců do znečištěných oblastí a naopak (samečci drsnokřídlece mohou migrovat za samičkami na dlouhé vzdálenosti – v průměru dochází k páření ve vzdálenosti 2,5 km od místa narození).

Nedávno ovšem bylo zjištěno, že polymorfismus ve zbarvení *B. betularia* je podmíněn třemi melanickými alelami, nikoli jedinou. Kromě toho ve znečištěných oblastech vzrostla relativní četnost melanických jedinců i u druhů, které nejsou ohroženy predací ze strany hmyzožravých ptáků (někteří brouci, holubi, kočky). Ani u samotného drsnokřídlece není korelace mezi výskytem melanických jedinců a rozsahem znečištění v některých oblastech příliš vysoká. Příkladem může být téměř 80% frekvence tmavé formy v jihovýchodní části Británie (East Anglia), kde jsou imise na poměrně nízké úrovni. Naopak v silně znečištěných oblastech frekvence melanických jedinců nikdy nepřesáhla 95% (slabá korelace mezi stupněm znečištění a výskytem tmavých forem ovšem může mít příčinu v chybně prováděných experimentech, nehledě na to, že výskyt lišejníků nebyl nikdy přesně kvantifikován). Navíc se ukázalo, že drsnokřídlec přes den odpočívá ukryt v koruně stromu pod horizontálními větvemi, porostlými strupovitými druhy lišejníků (např. rod *Lecanora*), zatímco Kettlewell a jeho následovníci měry připevňovali přímo na kmeny stromů, porostlé lišejníky lístkovitými (např. *Parmelia*, *Physcia*). Na rozdíl od člověka jak motýli, tak ptáci mají schopnost vnímat UV záření, které je odraženo či pohlcováno různými druhy lišejníků, odlišně od lidské vizuální zkušenosti. Zatímco ve viditelném spektru je forma *carbonaria* na světlém lístkovitém lišejníku nápadná, a naopak typická forma je nápadná na tmavé kůře, v UV světle byl lišejník stejně tmavý jako *carbonaria*,

kdežto *typica* byla nápadná díky odražení UV záření. Naproti tomu když byla typická forma umístěna na strupovitý lišejník, byla ve viditelném i UV spektru méně nápadná než *carbonaria*. Role epifytických lišejníků při vzniku kryptického zbarvení drsnokřídlece tím byla zpochybněna.

Konečně některé experimentální důkazy naznačují, že zdatnost obou forem nemusí souviset s ptačí predací. Životaschopnost světle zbarvených homozygotů byla totiž v kontrolovaných laboratorních podmínkách (tj. bez predace) o 30 % nižší než u tmavých homozygotů. Příčina tohoto rozdílu je nejasná. Ovšem například u sluněčka dvoutečného (*Adalia bipunctata*) bylo prokázáno, že v imisních oblastech dokáže melanická forma absorbovat sluneční záření lépe, a je zde proto zvýhodněna oproti fenotypu světlému (kromě toho mohou mít tmaví jedinci výhodu při získávání partnera). Matematické simulace zahrnující různé potenciální faktory ukázaly, že jako jediná příčina vysvětlující evoluci industriálního melanismu drsnokřídlece březového ve Velké Británii si nejlépe vedla konkrétně nespécifikovaná „vnitřní“ selektivní výhoda melanické formy (tj. nezaložená na predaci). Celkově nejuspěšnější však byl model kombinující všechny uvažované parametry. Je zřejmé, že jde o komplexní evoluční jev, podmíněný nejen predací některých druhů pěvců, ale také migrací a blíže neurčeným „vrozeným“ selektivním zvýhodněním, spojeným s tmavým zbarvením.

Z uvedeného příkladu je patrný rozdíl mezi spekulací nebo „zjevenou pravdou“ a vědeckým bádáním. I když mají vědci často velkou důvěru ve své závěry, nikdy nemají jistotu. Například do konce 50. let 20. století většina geologů věřila, že kontinenty jsou statické. Stačilo pár let a Wegenerova teorie kontinentálního driftu se stala novým vědeckým paradigmatem. Akceptování nejistoty je proto pro vědecký názor životně důležité. Na druhou stranu tvrzení, že něco je *pouhá* hypotéza, ještě neznamená, že tuto hypotézu můžeme klást na stejnou úroveň se spekulací.

## REDUKCIONISMUS A HOLISMUS

Antropologie je považována za vědeckou disciplínu typickou holistickým přístupem. Avšak s postupným pronikáním molekulárních metod do výzkumu evoluce člověka a jejich rostoucím vlivem na její interpretaci se do popředí dostává i přístup redukcionistický. Co tyto pojmy znamenají a jak se obě metody liší? Jak název napovídá, **redukcionismus** redukuje složité jevy na jednodušší, vyšší na nižší apod. Vychází z předpokladu, že vlastnosti celého systému lze vysvětlit na základě několika součástí nebo pravidel obsažených v systému samém, tj. vysvětlení komplexnosti systému leží *uvnitř* tohoto systému. Je orientováno na obsah a *proximativní* příčiny. Naopak **holismus** je metodologický přístup vycházející z přesvědčení, že k pochopení a popsání komplexních systémů nestačí studium jejich součástí – vlastnosti jeho částí jsou určovány celkem. Vysvětlení nezávisí na znalosti podrobného obsahu daného systému, ale spíše na kontextu, ve kterém se tento systém nachází. Holismus proto hledá *ultimativní* příčiny.

Rozdíl mezi oběma metodami si můžeme ilustrovat na hledání odpovědi na otázku, na co lidé umírají. Redukcionista pátrá po tom, co skutečně způsobilo jejich smrt – těmito příčinami byly třeba v ČR podle Českého statistického úřadu (<http://www.demografie.info/>) nejčastěji nemoci oběhové soustavy (46 % u mužů a 57 % u žen), následované výskytem novotvarů (29 %; 23 %), nemoci dýchací soustavy (6 %; 5 %), nemoci trávicí soustavy (5 %; 4 %), vnější vlivy (8 %; 4 %) a ostatní příčiny (6 %; 7 %). Podobně v USA byly v roce

2000 třemi největšími příčinami srdeční choroby (29 %), rakovina (23 %) a cerebrovaskulární onemocnění (7 %). Naproti tomu holismus hledá takové faktory, které mohou sloužit jako indikátory úmrtí. Jestliže se vrátíme k úmrtí v USA, pak k nejčastějším příčinám v roce 2000 patřilo kouření tabáku (18,1 %), nadváha (16,6 %) a alkohol (3,5 %).

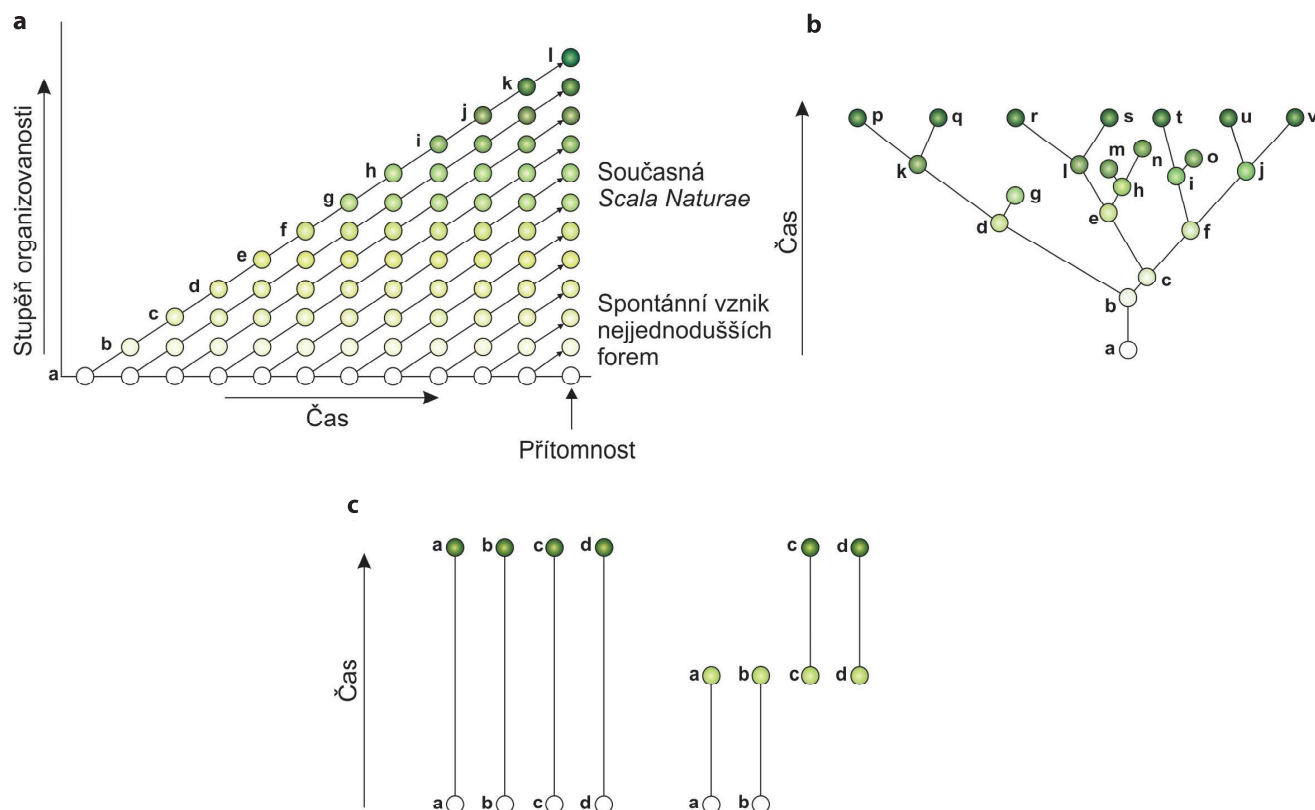
Holismus je často mylně chápán jako protiklad redukcionismu, přesněji však je, že oba přístupy jsou vzájemně komplementární. Například ve výše zmíněném příkladu příčin úmrtí bude pravděpodobně mít jiný zájem praktický lékař a jiný úředník ministerstva zdravotnictví nebo zdravotní pojišťovny. Co se týče biologie člověka, ta je považována za typicky holistickou proto, že se zabývá všemi lidmi v různých časoprostorových rovinách a všemi dimenzemi lidského bytí včetně sociální, politické, kulturní, psychologické nebo ekonomické. Tento přístup je občas kritizován jako pozůstatek sociálně-evolučního myšlení 19. století, nicméně jak redukcionismus, tak holismus mají svoje výhody i nevýhody a diskuse o nadřazenosti jednoho či druhého nemá smysl. Navíc hranice mezi oběma přístupy se mohou stírat, například při studiích využívajících srovnání cílové a kontrolní skupiny (*case-control studies*), ve kterých si ostatní proměnné odpovídají (věk, pohlaví atd.). Tímto způsobem byl prokázán kauzální vztah mezi kouřením a rakovinou plic nebo cévními chorobami a tudíž i propojení proximálních a ultimálních příčin úmrtí.

## Na úsvitu evolučních myšlenek

Přestože představy o proměnlivosti světa a vývoji druhů sahají přinejmenším až do antiky (např. Empedokles už v 5. stol. př. n. l. zastával názor, že různé části těla byly na počátku náhodně pospojovány, ale pouze některé z těchto kombinací byly životaschopné a přežily do současnosti; o sto let později Anaximandros tvrdil, že živé bytosti vznikly z vody a že lidé a ostatní živočichové se vyvinuli z ryb), tyto myšlenky se v ucelenější podobě začaly objevovat až od 2. poloviny 18. století: ve Francii např. Georges-Louis Buffon a Jean-Baptiste Lamarck, v Německu „naturfilozofové“ v čele s Lorenzem Okenem, ale také Immanuel Kant nebo Johann Wolfgang Goethe, v Británii Erasmus Darwin. Přes značné rozdíly všechny tyto teorie měly společné to, že vycházely z koncepce hierarchické *Scala naturae*. Ta už však není neměnná, takže dochází k neustálé přeměně jednoho („nižšího“) druhu ve druhý („vyšší“). Protože by tímto způsobem postupně mizely organismy na nižších stupních, musí stále vznikat nové procesem samoplození. Počet druhů tak zůstává konstantní (obr. II. 2a) stejně jako v případě nezávislého božího stvoření (obr. II. 2c). Nejvýznamnějším evolucionistou předdarwinovské éry byl francouzský přírodovědec Jean-Baptiste Pierre Antoine de Monet, rytíř de Lamarck (1744–1829).

Druhým společným rysem raných evolučních myšlenek je to, že nezahrnovaly člověka. I když už Carl Linné (sám přesvědčený o neměnnosti druhů) a další si povšimli velké morfologické a anatomické podobnosti mezi lidmi a velkými lidoopy, až do zveřejnění Darwinovy a Wallaceovy evoluční teorie myšlenka, že by se člověk mohl vyvinout přirozenou cestou, zůstávala mimo úvahy biologů i filozofů. Možnost změny u člověka je sice načrtnuta už v Lamarckově knize *Philosophie Zoologique*, díky vzájemnému míšení se však podle Lamarcka nemůže člověk vyvinout v jiný druh. Třebaže v té době už byly známy nálezy předchůdců člověka (např. první neandertálec byl objeven v roce Lamarckovy smrti, 1829), tyto exempláře byly považovány za patologické jedince, případně za pozůstatky druhů vyhubených během biblické potopy.





Obr. II. 2 Rozdíl mezi Lamarckovým a Darwinovým pohledem na evoluci. V Lamarckově pojetí (a) dochází k lineární změně jednoho druhu v druhý postupně od jednodušších po složitější organismy podél *Scala naturae*, počet druhů tedy zůstává neměnný. K tomu je zapotřebí neustálý samovolný vznik nových druhů z neživé hmoty (samoplození). Naopak podle Darwina (b) druhy vznikají ze společného předka postupnou modifikací, takže dochází ke štěpení linií, tj. ke kladogenezi. Linie, které nedosahují ke vrcholu stromu, končí vymřelými druhy. Na obrázku c) jsou znázorněny dvě verze kreacionismu – v obou případech druhy vznikají odděleně a v čase se nemění, podle Cuvierovy teorie kataklysmat (vpravo) však občas dochází k masové extinkci všech druhů a následně k novému stvoření. (Grafika MM)

### DARWIN A WALLACE

Základy moderní evoluční teorie se začaly rodit v letech 1831–1836 během výzkumné plavby britské lodi Beagle kolem světa, které se účastnil i čerstvý absolvent studia teologie na Christ's College univerzity v Cambridge **Charles Robert Darwin**. Z hlediska jeho budoucí kariéry byla důležitá zejména geologická pozorování na Kapverdských ostrovech, nálezy vymřelých živočichů v Argentině a dále zastávky v Ohňové zemi a na Galapágách. Při zpracovávání svých kolekcí po návratu z cesty si uvědomil, že druhy nejsou neměnné a zřejmě se vyvinuly ze společného předka. V paměti měl řadu příkladů geografické proměnlivosti, způsobené rozdílnými vnějšími podmínkami i způsobem života. Chyběl mu však mechanismus, který by vysvětloval, proč a hlavně *jak* se druhy mění. Následující léta Darwin věnoval shromažďování důkazů evoluce, současně však hledal i její příčiny.

Řešení mu poskytla kniha kněze a politického ekonoma 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. Darwin si uvědomil, že i v přírodě dochází k nadprodukcii potomstva a tudíž k boji o existenci. A protože se jednotliví členové druhu vzájemně 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. Tento mechanismus, který nazval **přírodní (přirozený) výběr** (*natural selection*), podle jeho teorie řídí biologickou evoluci, tedy to, čemu říkal původ postupnou úpravou (*descent with modification*; pojem „evoluce“ v dnešním smyslu slova se tehdy ještě nepoužíval – pravděpodobně jako první ho použil o několik let později Herbert Spencer). V roce 1844 svoji teorii shrnul do krátkého výtahu, který však měl být vydán až po jeho smrti, pravděpodobně z obavy ze skandalizující reakce (v dopise příteli Hookerovi z téhož roku píše, že „je to jako přiznat se k vraždě“).

Teprve v roce 1856 se Darwin rozhodl sepsat velké pojednání o přírodním výběru. Tato kniha však nikdy nespátřila světlo světa, neboť mezitím, v roce 1858, mu o generaci mladší britský přírodovědec **Alfred Russel Wallace** 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 se jeho pojednání shoduje s Darwinovou dosud nepublikovanou teorií. Darwinovi přátelé proto uspořádali společnou přednášku o přírodním výběru v londýnské Linnéovské společnosti, při které byly přečteny spisy obou autorů. V následujícím roce, 24. listopadu 1859, vyšla Darwinova stěžejní kniha *O původu druhů přírodním výběrem aneb zachování zvýhodněných 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*).

Přestože Darwinova a Wallaceova teorie o přeměně druhů otevřela prostor i pro nastolení otázky původu člověka, a sám Darwin se tímto problémem zabýval už v roce 1837, jeho kniha *O původu druhů* ho neřeší, pouze v jejím závěru se objevuje konstatování, že „bude vrženo světlo na vznik a historii člověka“ („Light will be thrown on the origin of man and his history.“). Tomuto tématu se krátce nato opakovaně věnoval T. H. Huxley. Ve své knize *Důkazy o místě člověka v přírodě* (*Evidence as to Man's Place in Nature*, 1863) shrnuje množství vzájemných podobností i rozdílů mezi člověkem a lidoopy a dochází k závěru, že člověk se vyvinul z lidoopů. Roku 1864 Wallace publikoval článek *Původ lidských ras a starobylost člověka vyvozená z teorie přírodního výběru* (*The Origin of Human Races and the Antiquity of Man Deduced from the Theory of Natural Selection*), ve kterém poukazuje na velkou mezeru v objemu mozkovny mezi lidmi a velkými lidoopy – na rozdíl od Darwina a dalších evolucionistů se Wallace nedomníval, že „divoši“ tuto mezeru téměř vyplňují. Evoluce člověka podle něj probíhala ve dvou stádiích: v prvním došlo k napřímení postavy a bipedii, která uvolnila horní končetiny, ve druhém pak k rozvoji mozku jako „zcela nového faktoru v historii života“.

Darwin se těmito otázkám podrobně věnoval roku 1871 v knize *Původ člověka a pohlavní výběr* (*The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*). Jeho záměrem nebylo pouze přidat další argumenty do debaty, která probíhala už 12 let, ale spíše nahlédnout celou problematiku z nového úhlu pohledu, a to z hlediska jeho teorie **pohlavního výběru** (*sexual selection*). Touto teorií reagoval na námitky, jak se mohly vyvinout znaky,

kteřé svému nositeli nepřinášejí žádný prospěch (např. pestré zbarvení nebo nápadné struktury, viz kapitolu III).

Přestože vztah Darwina a Wallaceho byl až do Darwinovy smrti velice korektní, jejich názory se postupně rozcházely, přičemž největší spor existoval právě v otázce evoluce člověka. Wallace zastával názor, že přírodní výběr musí být zodpovědný za vznik *všech* znaků. Darwinova teorie pohlavního výběru mu do této koncepce příliš nezapadala, ale nakonec ji byl ochoten akceptovat s tím, že i ostatní příslušníci populace jsou součástí vnějšího prostředí a pohlavní výběr lze tedy chápat jako součást obecnější selekce přírodní. Avšak mezera v duševních schopnostech mezi lidmi a i těmi nejinteligentnějšími lidoopy je podle něj příliš velká a lidská mysl příliš složitá, aby se mohla vyvinout postupně vlivem přírodního výběru. Jak je možné, že „divoši“ při správném vedení dokážou zvládnout i vysoce „civilizované“ činnosti, jako je třeba hra na klavír? Jestliže tuto schopnost mají, jak se mohla vyvinout v prostředí, kde jim k ničemu není? Podle Wallaceho pomocí selekce nedokážeme vysvětlit mimořádné nadání pro matematiku, filozofii, umění či hudbu nebo takové vlastnosti jako důvtip a smysl pro humor. Jedinou odpovědí je nadpřirozený zásah, něco v „neviditelném vesmíru Ducha“. K této intervenci došlo během jinak přirozeného vývoje minimálně třikrát: při stvoření života z anorganické hmoty, při vzniku vědomí u živočichů a při vytvoření vyšších mentálních vloh u člověka. Smyslem existence vesmíru je potom vývoj lidské duše. (Wallaceho pojetí oddělení materiální evoluce a vzniku lidské duše sdílela řada jeho současníků a v dnešní době se odráží např. v přednášce *Vznik života a evoluce*\* papeže Jana Pavla II. k Papežské akademii věd ve Vatikánu z roku 1996, podle které je sice evoluce víc než hypotéza, nicméně lidská duše se jí vymyká.)

\* <http://www.elabs.com/van/evol-pope-jp2.htm>

Darwin proto velkou část *Původu člověka* věnoval reakcím na Wallaceův spiritismus. Spíše než to, zda se člověk vyvinul, se snažil dokázat, že každou z lidských vloh, dosud považovaných za typicky lidské (např. morálka, soucit, smysl pro krásu), lze nalézt i u dalších živočichů a že z hlediska evoluční teorie není mezi fyzickými a duševními znaky žádný rozdíl. Podle něho je rozdíl mezi člověkem a ostatními druhy pouze *kvantitativní*, ne kvalitativní. Snažil se proto u zvířat nalézt projevy chování analogické k lásce, laskavosti, náboženství nebo altruismu. V přístupu k lidským rasám byl Darwin zastáncem monogenismu: všechny známé rasy jsou si blízce příbuzné a vznikly ze společného předka. Zjevná mezera mezi člověkem a ostatními živočichy pak vznikla v důsledku extinkce blízce příbuzných forem.

#### DARWINISMUS PO DARWINOVI

Přes bouřlivou reakci, kterou vyvolala Darwinova a Wallaceova teorie, evolucionismus rychle přijala většina biologů. Tento závěr ale není zcela přesný. Zpravidla byla totiž akceptována pouze samotná existence evoluce, tedy přeměna druhů v jiné, a společný původ všech organismů (většinou včetně člověka). Tedy paradoxně to, co se v rudimentární podobě objevovalo už v hypotézách Darwinových předchůdců. Naopak skutečně originální část nové teorie, mechanismus evolučních změn a vzniku adaptací, tj. selekce, byla ostatními biology, včetně nejhrolivějších obhájců evoluce, považována za málo pravděpodobný nebo alespoň vedlejší evoluční činitel.

Jedním z problémů darwinismu byla neznalost uspokojivé teorie dědičnosti. Darwin se nejprve přikláněl k teorii směsné dědičnosti, 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 už v roce 1867 inženýr Fleeming Jenkin 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 spekulativní a poněkud kuriózní teorii pangeneze. 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 však třeba říci, že přestože Darwin sdílel tehdy všeobecně rozšířenou představu dědičnosti vlastností získaných během života jedince (dnes ne zcela přesně označovanou jako lamarckismus), 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.

Když byly roku 1900 znovuobjeveny Mendelovy zákony dědičnosti, zdálo by se, že je nejzávažnější problém darwinismu vyřešen. Avšak paradoxně s tím, jak si mendelismus získával stále větší respekt, Darwinova a Wallaceova teorie začala být zpochybňována. Zdálo se, že druhy se mohou měnit pomocí mutací a selekce není k vysvětlení evoluce třeba. Zdánlivý rozpor mezi mendelismem a darwinismem byl překonán ve 20. a 30. letech 20. století zásluhou R. A. Fishera, S. Wrighta a J. B. S. Haldaneho, kteří 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. Toto skloubení darwinismu a mendelismu je někdy označováno jako **neodarwinismus** v užším smyslu.

Ve 40. letech se k vznikajícímu neodarwinismu zásluhou E. Mayra, G. L. Stebbinse a G. G. Simpsona přidaly další vědní disciplíny, systematika, botanika, paleontologie a postupně i další. Vznikla **syntetická teorie evoluce** neboli **nová syntéza** (název je odvozený od knihy Juliana Huxleyho *Evoluce: nová syntéza*, v originále *Evolution: The Modern Synthesis* z roku 1942), kterou její autoři považovali za pravý neodarwinismus. Syntetická teorie měla výrazný vliv i na antropologii, především tím, že začal být kladen důraz na selektivní tlaky, které utvářely evoluci člověka.

### III.

## evoluce v populacích

---

**S**yntetická teorie evoluce (neodarwinismus) se opírá o několik základních principů. Především základem dědičnosti jsou diskrétní geny, které se mutací mohou měnit na alternativní formy neboli alely; čím je účinek mutace silnější, tím je pravděpodobnější, že bude mít pro organismus fatální důsledky. Vnější prostředí nemůže vyvolávat specifické změny ve struktuře genu, která by svému nositeli umožňovala lepší adaptaci na ně. Evoluční změny probíhají v populacích jako změny v relativních četnostech (frekvencích) jednotlivých alel nebo genotypů. Četnost mutací je příliš nízká, aby mohla sama o sobě způsobit posun celé populace od jednoho genotypu k druhému. Naopak i mírná selekce může během relativně krátké doby způsobit výrazné změny. Jedinci v přírodních populacích jsou geneticky odlišní, stejně jako populace v různých částech areálu druhu. Rozdíly a děje na vyšší než druhové úrovni lze vysvětlovat na základě stejných principů jako rozdíly a děje na úrovni populace a druhu. Všechna pozorování fosilního záznamu jsou v souladu s principy evolučních změn (ačkoli to neznamená, že tyto mechanismy poskytují nutné i dostačující vysvětlení).

### Genetická proměnlivost v populacích

Aby mohla darwinovská selekce fungovat, musí v populaci existovat geneticky podmíněná variabilita (abychom mohli provádět jakýkoli výběr, musíme mít z čeho vybírat – přinejmenším ze dvou alternativ). Tuto podmínku shrnul v roce 1930 R. A. Fisher do tzv. základního teorému přírodního výběru, který říká, že *míra zvýšení reprodukční zdatnosti libovolného organismu v libovolném čase je rovna jeho genetické proměnlivosti v tomto čase*. Fisherův teorém lze rozšířit i na evoluci jako celek – jakmile se variabilita vyčerpá, evoluce se zastaví.

### ZDROJE A ROZSAH GENETICKÉ PROMĚNLIVOSTI

Zdrojem genetické variability jsou **mutace** a **rekombinace** – zjednodušeně řečeno, první z nich přináší nové alely, druhá jejich nové kombinace. Z hlediska dopadu na organismus mohou být mutace škodlivé, prospěšné nebo selektivně neutrální. Podle rozsahu je můžeme rozlišovat na genové (jestliže zasahují jedinou nukleotidovou pozici v sekvenci DNA, označujeme je jako bodové), chromozomové a genomové. Frekvence genových mutací je většinou velmi nízká, u eukaryot řádově  $10^{-9}$  na nukleotidovou bázi za rok, tedy ročně přibližně  $10^{-5}$  až  $10^{-6}$  na jeden gen. U některých organismů, jako například u octomilky nebo u jiných typů genomu (např. mitochondriální DNA), jsou frekvence mutací o něco vyšší, nejvyšších hodnot pak dosahují u lytických RNA virů (např. virus poliomyelitidy, chřipky, HIV), kde roční četnosti substitucí dosahují  $10^{-3}$  až  $10^{-2}$  na jednu bázi.



Frekvence zpětných mutací, které mění mutantní alelu na alelu původní, jsou obecně o řád nižší. Z toho vyplývá, že změna v relativní četnosti alely pouhou mutací je velmi pomalá, zejména pokud je populace velká. Například při mutační frekvenci  $10^{-5}$  (tj. 1 mutace na 100 000 gamet) a relativní četnosti alely 0,5 se opakovanou mutací zvýší její frekvence na 0,50000495. Tímto tempem bude trvat zhruba 70 000 generací, než se frekvence této alely zvýší na 0,75 a dalších 70 000 generací, než vzroste na 0,875.

Vzhledem k těmto extrémně nízkým hodnotám by se mohlo zdát, že jestliže se mutace vyskytují tak ojediněle, nemohou hrát v evoluci významnější roli. Musíme si však uvědomit, že počet genů v genomu je vysoký (u člověka přibližně 20 000). Z toho vyplývá, že téměř každá gameta obsahuje někde ve svém genomu novou mutaci. V populaci o 500 000 jedincích se objeví každou generaci na jeden milion nových mutací. I když jen malá část z nich je výhodných, je tento „stavební materiál“ pro adaptaci významný, zejména vezmeme-li v úvahu časové rozpětí milionů let. Evoluční důsledky kumulace mutací během dlouhých časových úseků jsou proto dalekosáhlé.

Mutace vznikají náhodně. Je ovšem velmi důležité chápat, co tato náhodnost znamená a hlavně, co *neznamená*. Zdaleka ne všechny typy mutací jsou stejně časté a jejich frekvence je v různých částech genomu různá. Stejně tak nelze tvrdit, že vnější prostředí nemá na výskyt mutací žádný vliv – existence desítek či stovek fyzikálních a chemických mutagenů svědčí o opaku. Jestliže tvrdíme, že mutace jsou náhodné, máme na mysli náhodnost ve dvou významech. Za prvé, přestože můžeme stanovit pravděpodobnost, že určitá mutace nastane, nemůžeme předpovědět, na kterém z genů k této mutaci dojde. Mutace je stochastický (náhodný; z řec. *stochastiké techné* = umění uhádnout), nikoli deterministický proces. Mnohem důležitější je však význam druhý: výskyt konkrétní mutace není ovlivněn tím, zda se organismus nachází či nenachází v prostředí, ve kterém by nová mutace byla pro organismus výhodná. Jinými slovy, prostředí nevyvolává adaptivní mutace. Z molekulárního hlediska je obtížné si představit mechanismus, kterým by vnější prostředí dokázalo řídit mutační proces určování, na kterém páru bází dojde ke zcela určitému typu mutace. Tento mechanismus by rovněž umožňoval lamarckovskou dědičnost získaných vlastností, odporující ústřednímu dogmatu molekulární biologie, podle kterého přenos informace z proteinu do nukleové kyseliny není možný.

Existenci dvou a více alel (nebo obecně dvou a více variant jakéhokoli znaku) v populaci označujeme jako **polymorfismus**. Podíl polymorfních genů je jedním z parametrů, pomocí kterých můžeme kvantifikovat rozsah genetické variability v populacích. Jiným kvantifikátorem je průměrná heterozygotnost, která udává, v jakém procentu genů je průměrný jedinec v populaci heterozygotní. Rozvoj genetických metod a jejich aplikace na volně žijící organismy v 60. letech umožnil odhadnout rozsah variability v přírodních populacích. V roce 1966 byla publikována série průlomových prací R. Lewontina a J. Hubbyho na octomilkách (*Drosophila pseudoobscura*) a H. Harrise na lidských populacích. Tyto a další analýzy ukázaly, že u savců je v průměru 15 % genů polymorfních a průměrná heterozygotnost se pohybuje kolem 4 %. U bezobratlých a u rostlin jsou tyto hodnoty většinou o něco vyšší. Ukázalo se tak, že přírodní populace jsou velmi proměnlivé a že téměř každý pohlavně se rozmnožující jedinec je geneticky unikátní.

Když je frekvence mutací tak nízká, jak můžeme takový rozsah genetické variability v populacích vysvětlit? A proč všude kolem sebe nevidíme alelové poměry, které odvodil G. J. Mendel (např. v případě úplné dominance a existence dvou alel fenotypový poměr 3 : 1)?



Na tyto otázky odpověděl nejprve v roce 1903 americký genetik W. E. Castle a v roce 1908 nezávisle na sobě formalizovali britský matematik G. H. Hardy a německý fyziolog W. Weinberg. Podle nich je vztah mezi frekvencemi genotypů (např.  $AA$ ,  $Aa$ ,  $aa$ , kde  $Aa$  označuje heterozygotní genotyp, oba zbývající pak homozygoty pro alely  $A$  a  $a$ ) a frekvencemi příslušných alel  $AA = p^2$ ,  $Aa = 2pq$  a  $aa = q^2$ , přičemž součet  $p^2 + 2pq + q^2$  je roven 1. Tento vztah se nazývá **Hardyho-Weinbergův zákon** a ukazuje, jakým způsobem jsou poměry genotypů určeny frekvencemi alel a proč nemají tendenci zaujímat jakoukoli specifickou hodnotu. Druhým důležitým důsledkem uvedeného pravidla je skutečnost, že pokud jsou splněny určité základní výchozí předpoklady, zůstává genotypové složení populace z generace na generaci konstantní a k zachování genetické variability v populacích stačí náhodné kombinování gamet (náhodné oplození neboli panmixie) a mendelovská dědičnost. Jestliže se jednotlivé generace vzájemně nepřekrývají (jako např. u jepic), bude Hardyho-Weinbergovy (HW) rovnováhy dosaženo už po první generaci. Posledním významným aspektem HW zákona je jeho důsledek pro frekvenci heterozygotů: ta je nejvyšší, jsou-li frekvence obou alel 50%. S tím, jak se četnost jedné z alel snižuje, klesá frekvence obou genotypů obsahujících tuto alelu, ovšem frekvence homozygotního genotypu je nižší a klesá rychleji (tempem rovnajícím se  $q^2$ ), než frekvence genotypu heterozygotního (ta klesá tempem  $2pq$ ). Díky tomu *se vzácné alely vyskytují převážně v heterozygotním stavu*. Jestliže je tato alela *recesivní* (takže se fenotypově projeví pouze v homozygotním stavu), pak *s tím, jak se její frekvence blíží nule, klesá i účinek selekce na ni*.

Mluvíme-li o základních podmínkách platnosti HW zákona, je třeba si říci, které to jsou. Některé (náhodné oplození, diskrétní generace) už byly zmíněny, jiné z předchozího odstavce implicitně vyplývají (organismy jsou diploidní a rozmnožují se pohlavně, studovaný gen má dvě alely, jejichž frekvence jsou u samců a samic stejné a které segregují v souladu s příslušným Mendelovým zákonem). Z evolučního hlediska jsou však (kromě panmixie) nejdůležitějšími předpoklady zanedbání vzniku nových mutací i pohybu alel dovnitř a ven z populace, absence přírodního výběru a velmi velká (teoreticky nekonečná) velikost populace. Reálné populace se ovšem od teoretických předpokladů značně liší: například jejich velikost bývá velmi omezená, dochází mezi nimi k výměně genetického materiálu, oplození nemusí být náhodné, mutacemi se objevují nové alely, které podléhají přírodnímu výběru apod. Tyto jevy proto představují *základní evoluční mechanismy*.

## Nenáhodné oplození

Nenáhodnost oplození je potenciálně důležitým faktorem způsobujícím změny v genetickém složení populací mezi generacemi. Může mít podobu příbuzenského křížení nebo asortativního páření.

### PŘÍBUZENSKÉ KŘÍŽENÍ (INBREEDING)

O inbreedingu hovoříme tehdy, jestliže statisticky častěji dochází k rozmnožování mezi příbuznými jedinci. *Genetickým důsledkem tohoto procesu je ztráta heterozygotnosti*. Tento důsledek si můžeme nejlépe přiblížit na extrémním případě inbreedingu – autogamii (u živočichů samooplození, u rostlin samosprašnost). Vyjdeme z populace v Hardyho-Weinbergově rovnováze a mendelovského genotypového poměru 1:2:1, ve které jsou frekvence jednotlivých genotypů  $1/4 AA$ ,  $1/2 Aa$ ,  $1/4 aa$ . Po první generaci samooplození

budou relativní genotypové četnosti  $3/8 AA$ ,  $2/8 Aa$ ,  $3/8 aa$ , po další  $7/16 AA$ ,  $2/16 Aa$ ,  $7/16 aa$  atd. Vidíme, že po dvou generacích se frekvence heterozygotů snížila dvakrát, z  $1/4$  na  $1/8$ . Důvodem pro tuto změnu je to, že genotypy  $AA$  a  $aa$  díky autogamii produkují pouze potomstvo téže genotypové třídy, zatímco potomstvo heterozygota bude opět segregovat v poměru  $1/4 AA : 1/2 Aa : 1/4 aa$ . Na rozdíl od genotypových četností zůstávají *frekvence alel stejné*: například tehdy, kdy je frekvence alely  $A$  v původní populaci  $p = 1/4 + 1/2 \times 1/2 = 1/2$ , po jedné generaci autogamie  $p = 3/8 + 1/2 \times 2/8 = 1/2$  a po druhé generaci  $p = 7/16 + 1/2 \times 2/16 = 1/2$ . Přes rychlý úbytek heterozygotnosti se frekvence alely  $A$  z generace na generaci nemění.

Míru příbuzenského křížení lze kvantifikovat pomocí koeficientu inbreedingu. Jestliže známe rodokmen daného jedince, můžeme tento koeficient vyjádřit jako pravděpodobnost autozygotnosti, tj. situace, kdy se v jednom jedinci sejdou dvě alely identické původem. Většinou však přesný rodokmen nemáme k dispozici. V tom případě můžeme koeficient inbreedingu vyjádřit jako míru odchylky od Hardyho-Weinbergovy rovnováhy pomocí jednoho z indexů tzv. Wrightovy  $F$ -statistiky,  $F_{IS}$  (ten nabývá kladných hodnot při snížení heterozygotnosti a záporných při zvýšení heterozygotnosti). Je však třeba mít na paměti, že přestože se tyto koeficienty nazývají stejně, zdaleka neměří totéž, a proto ani nemusí dosahovat stejných hodnot. V některých případech můžeme dokonce dospět k protichůdným závěrům, např. když rodokmenový koeficient indikuje silný inbreeding a index  $F_{IS}$  je naopak záporný a ukazuje tak na tzv. outbreeding, tedy jev opačný příbuzenskému křížení.

Jaké jsou *fenotypové* důsledky příbuzenského křížení? K nejčastějším důsledkům patří zhoršení zdatnosti inbredních jedinců, které se označuje jako **inbrední deprese**. Ta se může projevit snížením vzrůstu u rostlin, produkce u skotu apod. U člověka k běžným projevům patří snížená inteligence až mentální retardace, vyšší úmrtnost, snížená plodnost a zvýšený výskyt jinak vzácných genetických poruch. Důvodem je zvýšená četnost škodlivých recesivních alel, které se za normální situace vyskytují ve velmi nízké frekvenci, a tedy především v heterozygotním stavu (viz výše). Jakmile jejich frekvence v populaci následkem inbreedingu vzroste, dojde i ke zvýšení četnosti homozygotů, a tím k fenotypovému projevu těchto škodlivých alel. Negativním projevům příbuzenského křížení se lidská společnost odedávna bránila pomocí jednoho z nejstarších tabu – tabu incestu. Přesto se s inbrední depresí u člověka setkáváme, nejčastěji v izolovaných populacích (amazonský prales, některé oceánské ostrovy), v uzavřených náboženských komunitách (např. amišové, hutterité, mennonité) a v historii u některých šlechtických rodů (Ptolemaiovci v Egyptě, Habsburkové, Wittelsbachové). Například jedna z komunit anabaptistů (novokřtěnců) z Velkých plání v USA byla založena malou skupinkou protestantů z Tyrolských Alp a navzdory striktnímu dodržování tabu incestu patří k nejvíce inbredním lidským populacím.

Je ovšem třeba dodat, že ne vždy musí inbreeding vést k negativním důsledkům (např. řada druhů vyšších rostlin je samosprašná, i mnoho druhů živočichů bez problémů existuje i přes vysoký stupeň příbuzenského křížení). Navíc se následky inbreedingu mohou lišit v rámci jednoho druhu v závislosti na vnějším prostředí.

### ASORTATIVNÍ PÁŘENÍ

K **asortativnímu páření** (asortativnímu párování) dochází tehdy, jestliže se s vyšší pravděpodobností kombinují gamety jedinců se *stejným fenotypem*, přičemž tito jedinci

nemusí být příbuzní. Kromě aktivní preference partnera, který sdílí stejný znak, může k tomuto typu rozmnožování dojít i z jiných příčin. Například pokud jedna populace fytofágního hmyzu cizopasí na určitém druhu hostitelské rostliny, kdežto jiná populace je vázána na jiný druh hostitele, mohou příslušníci obou populací dospívat v jinou dobu, a proto se přednostně rozmnožovat s jedinci s totožným fenotypem. V tomto případě jde pouze o pozitivní fenotypovou korelaci, „preference“ je jen pasivní, nikoli aktivní. Z hlediska genetických důsledků jsou obě možnosti ekvivalentní, aktivní výběr partnera je však častější. Uvádí se, že člověk má tendenci preferovat partnera s podobnou barvou kůže, socioekonomickým statutem, povoláním, vyšší dosaženého vzdělání, náboženskou orientací či intelektuálními schopnostmi, ale také s podobným věkem, obličejovými rysy a čichovými schopnostmi.

Stejně jako inbreeding i asortativní páření vede k úbytku heterozygotů a ke vzniku vazebné nerovnováhy, kdy se určité kombinace alel dvou nebo více genů vyskytují častěji, než vyplývá z Mendelova zákona o kombinaci vloh. Mezi oběma mechanismy však existuje výrazný rozdíl: zatímco příbuzenské křížení ovlivňuje *celý genom*, asortativní páření působí *pouze na geny spojené s preferovaným fenotypem*. Z evolučního hlediska má tento typ rozmnožování také mnohem výraznější důsledky.

I negenetický znak používaný při asortativním párování může udržovat rozdíly ve frekvencích alel mezi skupinami po mnoho generací – tento znak pouze musí být spojen s odlišnými historickými populacemi. Například v komunitě amišů existují z historických příčin u mnoha genů odlišné frekvence alel od okolních populací. Přestože amišové žijí ve Spojených státech a Kanadě už více než tři sta let, extrémně silné asortativní párování na základě náboženské víry tyto rozdíly stále udržuje.

Interakce asortativního rozmnožování a populační stratifikace způsobené historickými vlivy má praktické důsledky i pro forenzní analýzy DNA. Jedním z nejčastějších cílů těchto analýz je stanovení pravděpodobnosti, že vzorek DNA z místa činu patří podezřelé osobě. Představme si například, že tento podezřelý je homozygotní pro znak  $A$ , který se v celé populaci vyskytuje s frekvencí  $p$ . Podle Hardyho-Weinbergova zákona pravděpodobnost, že náhodně vybraná osoba bude totožná s pachatelem, je  $p^2$ . Čím menší je tato hodnota, tím více jsme přesvědčeni, že podezřelý je skutečně pachatelem (pokud by znak  $A$  byl v populaci rozšířený, pravděpodobnost, že shoda je čistě náhodná, by byla vysoká). Vzácné alely proto poskytují vyšší rozlišovací schopnost. Jestliže však uvažujeme existenci asortativního párování, je pravděpodobnost náhodné shody vyšší o  $2pqF$ , kde  $q$  je frekvence druhé alely a  $F$  je koeficient inbreedingu, vyjádřený jako pravděpodobnost autozygotnosti. Celá situace se ještě zkomplikuje, jestliže analyzujeme současně více genetických znaků (markerů). V populaci s náhodným párováním získáme celkovou pravděpodobnost jednoduše vynásobením frekvencí alel u jednotlivých markerů, kdežto asortativní párování způsobí vazebnou nerovnováhu i mezi geny, které se nacházejí na různých chromozomech. Jediným řešením tohoto problému se jeví analyzovat tolik genetických markerů, že pravděpodobnost náhodné shody bude mizivá bez ohledu na to, zda vycházíme z předpokladu panmiktické populace nebo modelu asortativního párování.

Opakem pozitivního asortativního páření je preference partnera s odlišným fenotypem – **negativní asortativní (disasortativní) páření**. Jeho výsledkem jsou intermediární frekvence alel. Typickým příkladem je samičí preference samců s odlišnými alelami genů hlavního histokompatibilního komplexu (MHC), odpovědného za imunitu organismu.

Důvodem je zřejmě snaha o co nejvariabilnější imunitní systém potomků. Odlišnost MHC alel má ovšem svoje meze – příliš rozdílní samci preferováni nejsou, protože páření s nimi by mohlo vést k problémům hybridů v  $F_1$  a dalších generacích. Tento jev je znám především u myši domácí, podobná preference však byla zjištěna u celé řady dalších druhů včetně člověka.

### Přírodní výběr (selekce)

Teorie přírodního výběru tvoří páteř evoluční teorie. Přestože základní princip selekce – rozdílná reprodukční úspěšnost – je velmi prostý, ve své celistvosti jde o poměrně rozmanitý soubor nejrůznějších faktorů včetně způsobů, jakými selekce působí, rozdílných úrovní organizace biologických systémů, na kterých selekce působí, i důsledků tohoto působení. Na rozdíl od jiných evolučních mechanismů, jejichž působení je nezávislé na konkrétních vlastnostech jednotlivých alel (např. na stupni jejich dominance nebo na jejich škodlivosti či prospěšnosti), přírodní výběr je mechanismem *deterministickým* a na vlastnostech genetického materiálu závislým.

#### EVOLUCE PŘÍRODNÍM VÝBĚREM

Mechanismus působení přírodního výběru, krátce nastíněný v předchozí kapitole, si můžeme stručně přiblížit následujícím logickým úsudkem:

1. Všechny organismy produkují více potomstva, než kolik může přežít a rozmnožit se.
2. Mezi jedinci (genotypy) existují geneticky podmíněné rozdíly v přežívání a reprodukci.
3. V každé generaci dochází k diferencovanému přispění jednotlivých genotypů do generace následující, kdy nejspokornější genotypy přispívají do genofondu více než genotypy méně schopné.

Důsledky působení přírodního výběru jsou ovšem závislé na vztahu mezi fenotypem a jeho reprodukční zdatností, na vztahu mezi fenotypem a genotypem i na vztahu mezi genotypem a reprodukční zdatností. Je třeba si uvědomit, že selekce není jediným evolučním mechanismem. Navíc nemůže mít žádné evoluční důsledky, pokud nejsou rozdíly mezi fenotypy dány rozdíly v genotypech (např. u geneticky identických příslušníků klonu, jakkoli by se lišili fenotypově, nedojde k žádné evoluční změně). A konečně platí také, že fenotypy se musí lišit svou reprodukční úspěšností. Znak, který nemá žádný dopad na přežívání nebo reprodukci (např. pouze zvyšují „komfort“ svého nositele), nemohou působením selekce vzniknout.

S příkladem působení přírodního výběru jsme se setkali v souvislosti s průmyslovým melanismem drsnokřídlece březového ve Velké Británii. Ještě názornější ilustrací je získání rezistence vůči škodlivým látkám (např. vůči DDT u komárů rodu *Anopheles*). Jako příklad můžeme použít rezistenci potkanů vůči warfarinu. Warfarin je krevní antikoagulant, inhibující enzym odpovědný za regeneraci vitamínu K, který je nezbytným kofaktorem v procesu krevního srážení. Jedinec zasažený warfarinem proto většinou i při nepatrném poranění vykrváčí. Tento rodenticid byl poprvé použit v některých západoevropských městech během 2. světové války a těsně po ní ke snížení počtu potkanů (*Rattus norvegicus*) a dalších druhů hlodavců. Počáteční skvělé výsledky však brzy vystřídalo zklamání vyvolané vznikem rezistence vůči warfarinu v populacích vystavených působení tohoto jedu (první případy byly zaznamenány v roce 1958).



Rezistence je způsobena mutantní alelou, kódující enzym méně citlivý vůči působení warfarinu. Ten je však současně méně výkonný při regeneraci vitamínu K, takže je nutný jeho zvýšený přísun. (Pro úplnost dodejme, že mutantní alela je z hlediska rezistence k rodenticidu dominantní, avšak z hlediska potřeby vitamínu K je recesivní, což nám mimo jiné názorně ilustruje skutečnost, že dominance a recesivita není navždy danou vlastností alel, ale vztahuje se k výsledným fenotypům.)

Na základě výzkumů prováděných ve Velké Británii byly odhadnuty hodnoty relativní fitness homozygotního genotypu pro původní, nerezistentní alelu (*SS*), heterozygotů (*SR*) a homozygotů pro rezistentní alelu (*RR*) v normální situaci: 1,00; 0,77 a 0,46. Naopak v přítomnosti warfarinu byly příslušné hodnoty 0,68; 1,00 a 0,37 (nižší fitness genotypu *RR* v porovnání s fitness *SS* je důsledkem kompromisu mezi rezistencí a zvýšenou potřebou vitamínu K). Z uvedených hodnot vyplývá, že při vystavení populace působení warfarinu se fitness rezistentních jedinců v porovnání s nerezistentními zvýší, což vede k prudkému růstu jejich četnosti. Naopak jestliže se aplikace rodenticidu přeruší, frekvence rezistentní alely postupně klesá téměř k nule díky tomu, že rezistentní zvířata jsou silně znevýhodněna nutností zvýšeného příjmu vitamínu K. Konflikt mezi těmito dvěma selekčními tlaky je zřejmě důvodem, proč frekvence rezistentních jedinců zřídka přesahuje 50 %.

### REPRODUKČNÍ ZDATNOST (FITNESS)

Z hlediska teorie přírodního výběru je klíčovou vlastností organismů **reprodukční zdatnost** neboli **fitness** (někdy se můžeme setkat i s pojmem adaptivní hodnota). Fitness určitého genotypu je definována jako celoživotní průměrný příspěvek jedinců s tímto genotypem do populace. Většinou je reprodukční zdatnost uvažována v kontextu jedné generace, avšak v některých případech je nutno ji hodnotit z hlediska více generací. O „průměrné“ hodnotě hovoříme proto, že jeden genotyp může mít různé fenotypové projevy v důsledku odlišných vlivů vnějšího prostředí. Reprodukční zdatnost si lze nejlépe přiblížit jako průměrný počet potomků jedince s daným genotypem, kteří se dožili reprodukčního věku. V tomto případě jde o *absolutní* fitness, protože není závislá na zdatnosti ostatních jedinců v populaci. Jestliže ji vyjádříme ve vztahu k ostatním, jde o *relativní* fitness. *Míra genetické změny působením selekce je závislá na relativní, nikoli absolutní fitness genotypu.* Relativní fitness genotypu, vybraného jako standard pro vzájemná srovnání, je obvykle stanovena jako 1.

Tempo, jakým se mění frekvence alel v populaci vlivem selekce, je přímo úměrné její síle, ale současně i součinu frekvencí obou alel (pro názornost předpokládáme pouze jeden gen a dvě alely). To znamená, že evoluce je nejrychlejší při stejném, 50% zastoupení obou alel v populaci; s poklesem frekvence méně výhodné alely se bude tempo změny snižovat, až se při fixaci výhodnější alely (tj. jakmile její frekvence dosáhne 100%) úplně zastaví (důvody poklesu účinnosti selekce a tedy i evolučního tempa byly vysvětleny výše v souvislosti s Hardyho-Weinbergovým zákonem).

Mortalita ovšem nemusí nutně záviset na zdatnosti jedince. Například každých pět let dochází na jihoamerickém pobřeží k masovému kladení vajec samicemi karety zezevané (*Lepidochelys olivacea*). Tato vejce jsou vítaným zdrojem potravy nosála červeného (*Nasua nasua*), který je v písku díky svému citlivému čichu dokáže najít. V tomto případě to, která snůška bude zmařena, nezáleží na relativní fitness samice, která ji nakladla, ani na fitness ještě nenarozených mláďat (podobně je tomu např. u planktonních organismů

konzumovaných velrybami). Tyto *neselektivní smrti* se liší od selektivních tím, že nepřispívají k rozdílům v reprodukční zdatnosti mezi genotypy. Po vylíhnutí se mladé želvy cestou do moře stávají doslova v masách kořistí dravců, fregatek a krabů. I v tomto případě sice velkou roli hraje náhoda, přesto pokud se jednotlivé želvičky byt nepatrně liší rychlostí pohybu na souši i v moři, v dlouhodobé perspektivě se to projeví v postupné evoluci efektivnějšího pohybu nebo i v rychlosti, kterou dospělé želvy dokážou zahrabat snůšku (už během kladení jsou totiž snůšky napadány dravými ptáky).

Fitness je často nesprávně spojována pouze se „zdatností“ jedince, tedy schopností přežít ve svém prostředí. Podmínka přežití organismu do reprodukčního věku je sice nutná, ale zdaleka ne dostačující. Kromě viability (životaschopnosti) je z hlediska celkové reprodukční zdatnosti důležitá i fekundita (plodnost), případně i rozmnožovací úspěšnost, jejíž variabilita je podstatou pohlavního výběru. V případě, kdy dochází k překrývání jednotlivých generací, může fitness záviset nejen na počtu vyprodukovaných potomků, ale i na věku, ve kterém samice poprvé vstupuje do reprodukce, na kvalitě péče o potomstvo apod. Často proto bývá nesnadné fitness přesně vymezit. U druhů s rodičovskou péčí (např. u ptáků nebo u lidí) může být například problém oddělit fitness rodiče od fitness jeho potomků: přežití mláďat je závislé částečně na jejich životaschopnosti, což je součástí jejich vlastní zdatnosti, a částečně na kvalitě rodičovské péče, což je atributem fitness rodičů. Navíc daný genotyp může být výhodnější z hlediska některých součástí celkové reprodukční zdatnosti a současně méně výhodný z hlediska jiných. Celá situace se dále komplikuje tím, že podobně jako na úrovni celého organismu selekce může působit na gametické úrovni: rozhodujícími faktory zde může být schopnost zvýšení pravděpodobnosti přenosu chromozomu nebo jeho části do další generace v porovnání s homologním elementem téhož chromozomového páru (dochází tedy k vychýlení mendelovského segregančního poměru 1 : 1) nebo životaschopnost gamet a jejich fertilizační úspěšnost (tj. schopnost gamety oplodnit vajíčko). Na fitness organismu musíme proto pohlížet jako na *souhrnný parametr*, podle kterého selekce ovlivňuje současně všechny jeho hlavní složky.

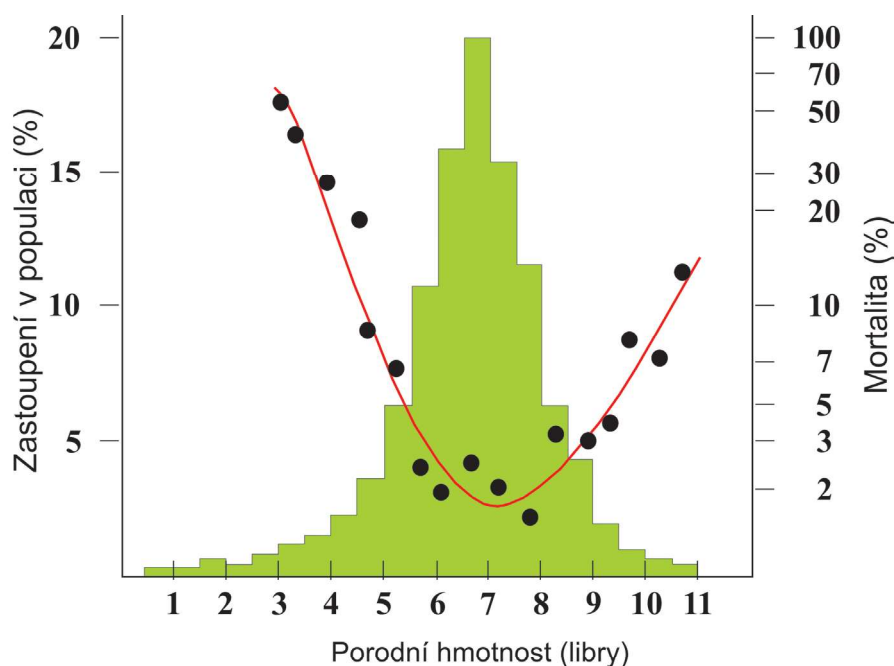


### PŮSOBENÍ SELEKCE: VZTAH FENOTYPU A FITNESS

Z Darwinovy teorie víme, že přírodní výběr zvyhodňuje jedince lépe přizpůsobené svému prostředí. Jakým způsobem bude na tyto jedince působit, ovšem závisí na charakteru daného prostředí.

Jestliže je vnější prostředí dlouhodobě neměnné, bude selekce podporovat jedince s průměrnými hodnotami znaku a naopak potlačovat fenotypy extrémní. Tento typ selekce se nazývá **stabilizující**. Jestliže si rozložení četností jednotlivých fenotypů v populaci (např. výška postavy od nejnižších po nejvyšší) znázorníme Gaussovou křivkou, charakterizovanou průměrem a rozptylem, pak působením stabilizující selekce se průměr nemění, zatímco rozptyl se snižuje (tj. typická zvonovitá křivka se zužuje). Jako příklad nám může posloužit rozložení porodní hmotnosti v lidské populaci. Na obr. III. 1 vidíme výsledek výzkumu prováděného na přelomu 40. a 50. let na vzorku obyvatel Londýna. Z grafu je patrné, že nejnižší novorozenecká úmrtnost existovala mezi jedinci s intermediární porodní hmotností. Můžeme si také povšimnout, že křivka není symetrická: minimální úmrtnosti nedosahují novorozenci s průměrnou porodní hmotností (tedy za předpokladu normálního rozložení uprostřed mezi minimální a maximální hodnotou), ale o něco těžší.

Obr. III. 1 Rozdělení porodních hmotností a novorozenecká mortalita ve vzorku 13 730 dětí z oblasti Londýna počátkem 50. let 20. století. Díky stabilizující selekci, která působí proti oběma extrémům, byla nejnižší mortalita mezi novorozenci s intermediární hmotností. Stojí za povšimnutí, že křivka mortality i zastoupení jednotlivých hmotnostních tříd v populaci nejsou symetrické: úmrtnost velmi malých dětí je mnohem vyšší než u dětí s vyšší porodní hmotností. Podle Cavalliho-Sforzy a Bodmera (1971). (Grafika MM)



Podobné výsledky byly získány na vzorcích z New Yorku, Itálie či Japonska. V současné době se podobné údaje omezují především na méně rozvinuté oblasti, protože v bohatších částech světa došlo během posledního půlstoletí k postupnému uvolnění tlaku stabilizující selekce v důsledku zvyšující se úrovně lékařské péče. Relaxace selekčního tlaku je manifestována na jedné straně stále nižšími porodními hmotnostmi předčasně narozených dětí, které se daří udržet při životě, na straně druhé rostoucím počtem císařských řezů u matek s příliš velkým plodem. V 90. letech tato selekce, „stabilizující“ porodní hmotnost v lidské populaci po miliony let, ve vyspělých zemích téměř vymizela.

Nyní si představme, že s přicházející dobou dochází k postupnému poklesu průměrné teploty. Na tuto situaci budou organismy pravděpodobně reagovat zvýšením tělesné robustnosti (Bergmannovo pravidlo) a zmenšením tělních výstupků, především končetin (Allenovo pravidlo). Jedinci s větší výškou zanechají více potomstva než jedinci malí, takže postupně se průměrná výška v populaci bude posouvat směrem k vyšším hodnotám, zatímco rozsah hodnot (rozptyl Gaussovy křivky) zůstane nezměněn. Tento typ přírodního výběru se nazývá **usměrňující**.

Vezmeme-li v úvahu jeden gen se dvěma alelami, naskytá se otázka, jak se může v populaci stabilně udržovat polymorfismus? Jestliže vznikne mutací škodlivá alela, bude selekcí rychle eliminována, naopak bude-li tato mutace prospěšná, selekce povede k její konečné fixaci. V obou případech budeme očekávat existenci jen jedné alely na každém genovém lokusu a pouze výjimečně zaznamenáme alel více. Přesto, jak jsme viděli výše, rozsah variability v přírodních populacích je relativně vysoký. U některých typů genetických elementů (mikrosatelity, minisatelity) to může být dáno vysokou frekvencí mutací, v jiných případech, např. u genů MHC, však musí existovat jiné, selekční vysvětlení. Existují některé typy přírodního výběru, které mohou v populaci udržovat stabilní polymorfismus?

### PŘÍRODNÍ VÝBĚR A POLYMORFISMUS

Polymorfismus, který je v populaci udržován stabilně, se někdy označuje jako balancovaný. Proto i selekce, která je za tento jev zodpovědná, se nazývá **balancující**. Samotný termín ovšem popisuje pouze konečný důsledek výběru – ten ve skutečnosti může působit rozdílným způsobem, například jako selekce zvýhodňující heterozygoty, selekce v heterogenním prostředí, antagonistická selekce nebo jako selekce závislá na frekvenci alel.

Jak název napovídá, **selektivní výhoda heterozygotů (superdominance, heteroze)** je situace, kdy heterozygot má vyšší reprodukční zdatnost než oba homozygoti. Tím jsou v populaci udržovány obě alely. Nejznámější příklad tohoto typu selekce je spojen s výskytem dvou závažných chorob u člověka: malárie a srpkovitá anémie. Srpkovitá anémie je genetická porucha způsobená záměnou dvou aminokyselin, hydrofilní kyseliny glutamové za hydrofobní valin na 6. pozici  $\beta$ -řetězce hemoglobinu. Při nižších koncentracích kyslíku způsobuje mutantní alela *S* tvorbu podlouhlých krystalů hemoglobinu. Červené krvinky s hemoglobinem HbS mají typický srpkovitý tvar a nedokážou efektivně přenášet kyslík. Rychleji se také rozpadají, a proto jsou z krevního oběhu odstraňovány. U nositelů jedné alely *S* je anémie zanedbatelná, protože normální alela *A* dokáže vyprodukovat přes 50 % funkčního hemoglobinu. Jedinci s genotypem *SS* ale trpí silnou anémií, která se projevuje bolestivými stavy způsobenými hromaděním defektních buněk v cévách, kloubech, slezině a dalších orgánech. Bez rozsáhlé lékařské péče jedinci *SS* většinou umírají před dosažením reprodukčního věku.

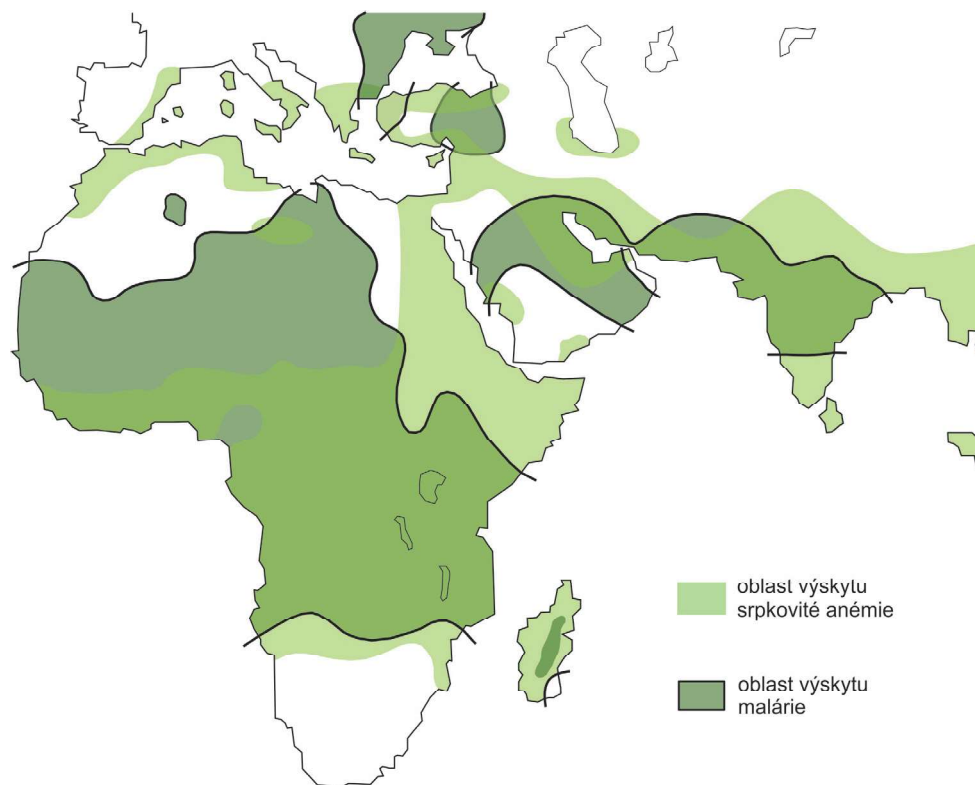
Vzhledem k letálnosti genotypu *SS* a tudíž silnému selekčnímu tlaku proti alele *S* by se dalo očekávat, že tato porucha bude z lidské populace přírodním výběrem odstraněna. Přesto se zejména v tropických oblastech vyskytuje v poměrně vysokých frekvencích (celkově přibližně 13 %). Důvodem je rezistence mutantní alely vůči malárii (obr. III. 2). Malárie, dříve známá také jako bahenní zimnice, je vážné onemocnění, charakteristické periodicky se opakujícími horečnatými stavy doprovázenými zimnicí. Původcem jsou prvoci zimničky rodu *Plasmodium*. Nejvážnější typ malárie způsobuje zimnička tropická (*P. falciparum*), vyvolávající každodenní těžké záchvaty doprovázené dávením, bolestí kloubů, horečkou a křečemi, které při neléčení končí smrtí následkem srdečního selhání nebo šoku. Životní cyklus těchto parazitů vyžaduje mezipostitele, kterým jsou komáři rodu *Anopheles* (např. *A. gambiae*).

Rezistence alely *S* vůči malárii je způsobena rychlejším rozpadem srpkovitých erytrocytů napadených zimničkami v porovnání s normálními krvinkami, takže prvoci nemají dostatek času k dokončení svého pomnožení během fáze erytrocytární schizogonie, a jsou proto z krevního oběhu eliminováni. V oblastech nejvíce postižených malárií tak dochází k rovnováze mezi dvěma protichůdnými selektivními faktory. Výsledkem této rovnováhy je vyšší reprodukční zdatnost heterozygotů v porovnání s oběma homozygoty: hodnoty relativní fitness ( $w$ ) genotypů *AA*, *AS* a *SS* byly pro oblasti Afriky s vysokým výskytem malárie odhadnuty následovně:  $w_{AA} = 0,89$ ,  $w_{AS} = 1,00$  a  $w_{SS} = 0,20$  (jedinci *AA* netrpí anémií, ale nejsou rezistentní vůči malárii, naopak genotyp *SS*, přestože obsahuje dvě rezistentní alely, má nízkou fitness v důsledku vysoké úmrtnosti silně anemických jedinců).

Jestliže se v populaci vyskytují více než dvě alely, může záležet nejen na relativní selektivní výhodnosti každé z nich, ale také na pořadí, ve kterém se v populaci objevily. Za příklad nám může posloužit právě případ superdominance heterozygotů pro srpkovitou anémii. V populacích s vysokou frekvencí alely *S* se totiž v nízké četnosti vyskytuje



Obr. III. 2 Oblasti výskytu malárie ve 20. letech minulého století v Africe, jižních oblastech Evropy a Asie a na Blízkém východě před masivní aplikací DDT na populace komárů rodu *Anopheles*, kteří jsou přenašeči původců choroby, zimničků rodu *Plasmodium* (tmavě zelené, černě ohraničené oblasti). Světle zelené jsou vyznačeny oblasti zvýšeného výskytu srpkovité anémie. Rozsáhlý překryv obou oblastí byl prvním ukazatelem, naznačujícím kauzální vztah mezi oběma selekčními faktory. Upraveno podle Cavalliho-Sforzy (1974). (Grafika MM)



i třetí alela, *C*, která je rovněž rezistentní vůči malárii, ale nezpůsobuje anémii. Vůči alele *S* je však recesivní, takže pouze jedinci *CC* jsou rezistentní. Hodnoty relativní míry přežívání jednotlivých genotypů, odhadnuté na základě studia více než 32 000 jedinců ze 72 populací západní Afriky, jsou  $w_{AA} = 0,9$ ;  $w_{AS} = 1,0$ ;  $w_{SS} = 0,2$ ;  $w_{AC} = 0,9$ ;  $w_{SC} = 0,7$ ;  $w_{CC} = 1,3$ . Z uvedených hodnot je patrný paradox: genotyp *CC* má sice nejvyšší fitness, přesto je četnost alely *C* nízká. Důvodem je pořadí, ve kterém jednotlivé alely vznikaly. Alela *A* je nesporně původní – s největší pravděpodobností se v populaci vyskytovala ještě před příchodem zemědělců jazykového okruhu bantu do vlhkých tropických oblastí, kde bylo v důsledku kultivačních zásahů vytvořeno vhodné prostředí i pro komáry *A. gambiae*. V populacích, kde malárie představovala silný selekční faktor, měli heterozygotní jedinci *AS* vyšší fitness a mutantní alela *S* tak dosáhla rovnovážné frekvence přibližně 1:8 v poměru k původní alele *A*. Průměrná fitness populace byla  $w = 0,911$ . Předpokládejme nyní výskyt (ať už v důsledku mutace, nebo imigrace z jiné populace) třetí alely, *C*. Protože je vzácná, nachází se téměř výhradně jako heterozygot *AC* (s pravděpodobností 8/9), nebo *SC* (s pravděpodobností 1/9). Průměrná fitness obou heterozygotů je proto 0,878, tedy nižší než průměrná fitness populace. Četnost alely *C* v populaci tak klesá a tato varianta nutně spěje k extinkci bez ohledu na to, že je v malarické oblasti výhodnější než alela *S*. Alela *C* tak za dané situace nemá šanci dostat se do populace s polymorfismem *A/S*, dokud není její počáteční četnost dostatečně vysoká (v našem případě by její počáteční frekvence musela být minimálně 0,073). Pro úplnost je třeba dodat, že alely *S* a *C* nejsou jediné, které poskytují částečnou rezistenci vůči malárii: v oblasti Afghánistánu a sever-

ního Pákistánu se vyskytuje hemoglobin označený jako D a v jihovýchodní Asii, Turecku a jihozápadním Španělsku hemoglobin E.

Navzdory tomu, že selektivní zvýhodnění heterozygotů je klasickým (a historicky nejstarším) modelem balancující selekce, v praxi byla jeho existence prokázána pouze v několika málo případech. Jedním z nich je, kromě zmíněného případu srpkovité anémie, relativně vysoká rovnovážná frekvence mutace způsobující cystickou fibrózu (CF), smrtelnou lidskou dědičnou chorobu postihující převážně dýchací a trávicí soustavu. Neléčení jedinci mají střední délku života jen několik let a i při moderní léčbě jsou postižené osoby zpravidla neplodné. Přesná příčina relativně vysoké četnosti CF mutace v Evropě (odhaduje se, že každý 25. člověk v populaci je nositelem této alely) není dosud spolehlivě vysvětlena, jedna z hypotéz předpokládá, že důvodem je rezistence vůči tuberkulóze, kterou tato mutace poskytuje.

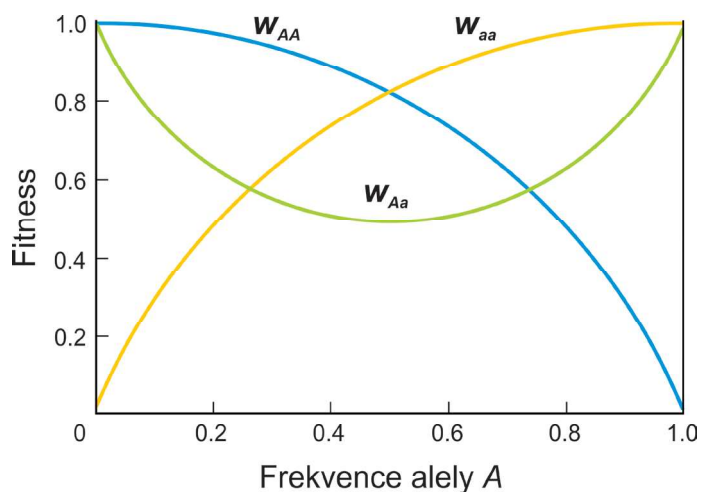
Jestliže je jedna populace vystavena vlivům prostředí, které je proměnlivé buď v čase, nebo prostoru, může selekce podporovat v jejím rámci různé genotypy. V případě kvantitativního znaku, jako je výška postavy, bude tímto způsobem docházet k postupné divergenci znaku, takže původní Gaussova křivka se bude postupně zplošťovat, nebo se dokonce objeví dva vrcholy (v prvním případě bude křivka platykurtická, ve druhém dvounormální). Proto se taková selekce označuje jako **disruptivní**. Přestože se divergenci u kvantitativních znaků v přírodě setkáváme poměrně často a existence polymorfismu udržovaného **selekcí působící v heterogenním prostředí** se zdá logická, ve skutečnosti bude variabilita u jednotlivých genů zachována jen za určitých, v některých případech poměrně striktních podmínek. Pravděpodobnost vzniku balancovaného polymorfismu bude vyšší, pokud se jedinec setká s určitým stavem prostředí během svého života pouze jedenkrát (např. rostlina rostoucí na určitém typu půdy nebo parazit žijící na jednom hostiteli) a jestliže šance jedince na přežití je ovlivňována kompeticí s ostatními jedinci v populaci.

**Selekce antagonistická** může mít například podobu výběru působícího rozdílně na obě pohlaví, na různá vývojová stadia nebo na gametickou a zygotickou fázi. Na rozdíl od antagonistické selekce mezi pohlavími nemusí ovšem selekce působící rozdílně na jednotlivá vývojová stadia nevyhnutelně v populaci udržovat proměnlivost. Příkladem protichůdného působení selekce v gametické a zygotické fázi je posunutí segregáčního poměru u některých genetických elementů (SD geny u octomilky, *t* haplotyp u myši domácí). Navzdory intuitivní přitažlivosti existuje jen několik dokumentovaných příkladů, kdy heterogenní prostředí nebo antagonistická selekce udržují stabilní genetickou variabilitu. I v časově či prostorově proměnlivém prostředí je přírodní výběr většinou mnohem složitější a působí spíše ve formě frekvenčně závislé selekce.

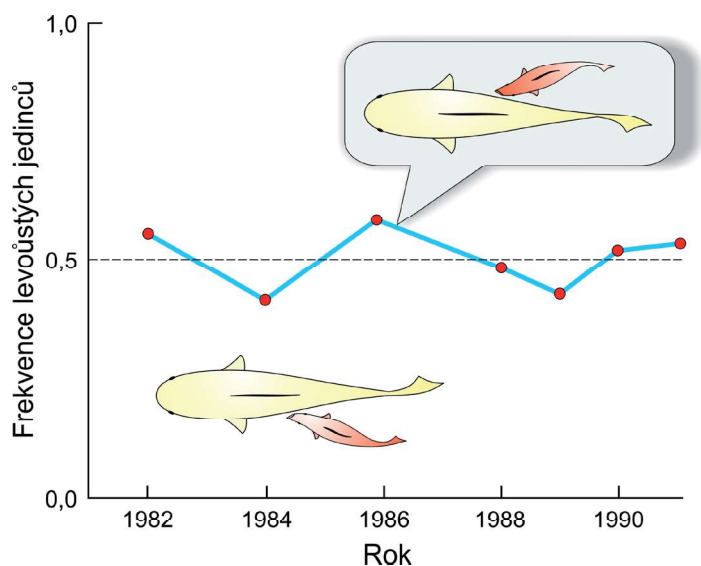
Ve všech dosud uvažovaných případech byla fitness každého genotypu konstantní, bez ohledu na to, zda tyto genotypy byly vzácné nebo rozšířené. Často je ovšem reprodukční zdatnost genotypu závislá na jeho frekvenci i na frekvencích ostatních genotypů. Pokud je reprodukční zdatnost vyšší u alely či genotypu, který je v populaci méně četný, jde o **negativní frekvenčně závislou selekci**. Příklady tohoto typu selekce existuje celá řada. Při tomto selekčním režimu fitness genotypu *AA* proporcčně klesá s rostoucí frekvencí alely *A*. Tato závislost může být i nelineární (obr. III. 3) a někdy dokonce i poměrně komplikovaná.

Působení negativní frekvenčně závislé selekce si můžeme ilustrovat na tzv. batesovském mimikry (obr. III. 5a, b). Jde o jev, kdy neškodný druh napodobuje výstražné zbarvení druhu jedovatého nebo pro potenciálního predátora jinak nebezpečného (např.

Obr. III. 3 Negativní frekvenčně závislá selekce působí tehdy, jestliže s růstem frekvence alely klesá její reprodukční zdatnost. Tato závislost nemusí být lineární - jako v tomto případě, kde hodnoty fitness pro jednotlivé genotypy jsou  $w_{AA} = 1 - p^2$ ,  $w_{Aa} = 1 - 2pq$  a  $w_{aa} = 1 - q^2$ ;  $p$  a  $q$  jsou frekvence alely  $A$  resp.  $a$ . Stabilní rovnováha nastává při  $p = q = 0,5$ . (Grafika MM)



Obr. III. 4 Negativní frekvenčně závislá selekce u cichlidy *Perissodus microlepis*. Tento druh okusuje šupiny jiným druhům ryb a k tomu má uzpůsobený asymetrický ústní otvor. Graf ukazuje kolísání frekvence „levoústé“ formy na dvou lokalitách jezera Tanganika. Obrázek zpracován podle Horiho (1993) a Futuymy (2005). (Grafika MM)



pestřenka-vosa, korálovka-korálovec, širohlavec arabský-kobra indická). Díky negativní zkušenosti s nebezpečnou kořistí se predátoři vyhýbají i kořisti, která pro ně neznámá žádné riziko (v tomto případě jde ve skutečnosti spíše o selekci závislou na *hustotě*, nikoli na frekvenci, ale pro ilustraci to nevadí). Jestliže je výskyt neškodného druhu řídký, budou se mu predátoři vyhýbat, protože pravděpodobnost, že se již v životě setkali s jedovatým druhem, je vyšší než pravděpodobnost setkání s neškodnou kořistí s podobným výstražným zbarvením. Naopak s rostoucí četností jedinců napodobujícího druhu roste i pravděpodobnost jejich střetu s predátorem a tedy toho, že ti se přestanou takto zbarvenému druhu vyhýbat. Tento argument ovšem má širší platnost: je-li pravděpodobnost predace dána pravděpodobností střetu s kořistí, predáčnický tlak bude samozřejmě silnější vůči více frekventovanému typu.

Zajímavý příklad působení negativní frekvenčně závislé selekce můžeme vidět u cichlid rodu *Perissodus* žijících v jezeře Tanganika. Některé druhy (např. *P. microlepis*) se živí



okusováním šupin z boku jiných ryb. K tomuto účelu se u nich vyvinula asymetrická ústa, která jsou vychýlena buď vpravo, nebo vlevo. Tato adaptace je geneticky jednoduše podmíněna, a proto se dá snadno studovat. Jedenáctiletý výzkum ukázal, že četnost výskytu „pravoústých“ a „levoústých“ ryb byla v dlouhodobém průměru přibližně stejná, avšak jejich zastoupení oscilovalo s pětiletou periodou (obr. III. 4). Tyto oscilace byly způsobeny tím, že kořist byla vždy méně ostražitá vůči rybám, útočícím ze strany pro ně méně



Obr. III. 5 Příklad batesovských mimikry: na obrázku a) je jedovatá žába druhu *Ameerega hahneli* z centrálního Peru, kterou svým zbarvením napodobuje neškodný druh *Lithodytes lineatus* (b). Tento typ mimikry je u žab poměrně vzácný, častějším případem jsou tzv. müllerovské mimikry, kdy dva nebo více jedovatých či jinak nebezpečných druhů sdílí stejné výstražné zbarvení. Žáby druhu *Ranitomeya imitator* (d, f) z Peru napodobují několik druhů, vyskytujících se ve stejné oblasti, například *R. variabilis* z podhůří východních And (c) nebo *R. ventrimaculata* z Borja Ridge (e) v Peru; d) *R. imitator* z Alto Caynaradi Valley, f) tentýž druh z Baja Hualaga (obě Peru). Všechny druhy kromě *L. lineatus* patří do čeledi Dendrobatidae (pralesničkovití) a jsou prudce jedovaté. Amazonští indiáni (např. Janomamové) do jejich jedu namáčejí hroty svých šípů, a proto se tyto žáby někdy označují jako šípové. (Foto © a, c-f) Mark Pepper; b) Mauro Texeira Jr.)



obvyklé, a naopak se dokázala častěji a účinněji vyhnout útoku ze strany těch cichlid, se kterými přicházela častěji do styku.

Negativní frekvenčně závislá selekce často působí i v případech týkajících se pohlaví a pohlavního rozmnožování. Samičky některých druhů octomilek dávají přednost samečkům se vzácnějším genotypem, například samečci *Drosophila pseudoobscura* se vzácnějším typem chromozomové inverze (tj. s částí chromozomu otočenou o 180°) mají vyšší reprodukční úspěšnost než samečci s více frekventovanými typy inverzí. Negativní frekvenčně závislou selekcí lze vysvětlit i existenci vyrovnaného poměru pohlaví 1 : 1 u mnoha druhů živočichů.

Balancovaný polymorfismus na molekulární úrovni je typický pro geny MHC komplexu. Jak jsme viděli dříve, je často udržován asortativní samičí preferencí, vzhledem ke své imunitní funkci však může být i důsledkem selekce závislé na frekvenci, kdy vyšší fitness budou mít alely či genotypy poskytující rezistenci vůči frekventovanějšímu patogenu. S tím, jak se bude tento genotyp či alela šířit, bude zvýhodněn méně rozšířený patogen, jehož četnost tak začne růst. S tím nabude na důležitosti dříve vzácný typ MHC a tento proces se bude periodicky opakovat.

Jestliže tento typ přírodního výběru působí ve prospěch *čtenější* alely, označuje se jako **pozitivní frekvenčně závislá selekce**. Jeho konečným důsledkem je fixace této alely. I v tomto případě přírodní výběr vede k ustavení rovnováhy, ta však spočívá v existenci jediné alely v populaci, v protikladu k důsledku negativní frekvenčně závislé selekce. Příkladem jsou tzv. müllerovské mimikry, kdy se dva či více jedovatých nebo jinak škodlivých druhů napodobují navzájem (obr. III. 5c-f). Důvodem je zesílení negativní zkušenosti predátorů, kteří se setkávají s jedním typem výstražného (aposematického) zbarvení místo s několika různými typy. Přírodní výběr bude v populaci fixovat takové zbarvení, které je na počátku více rozšířené.

## Náhodné procesy v populacích

### NÁHODNÝ GENETICKÝ POSUN

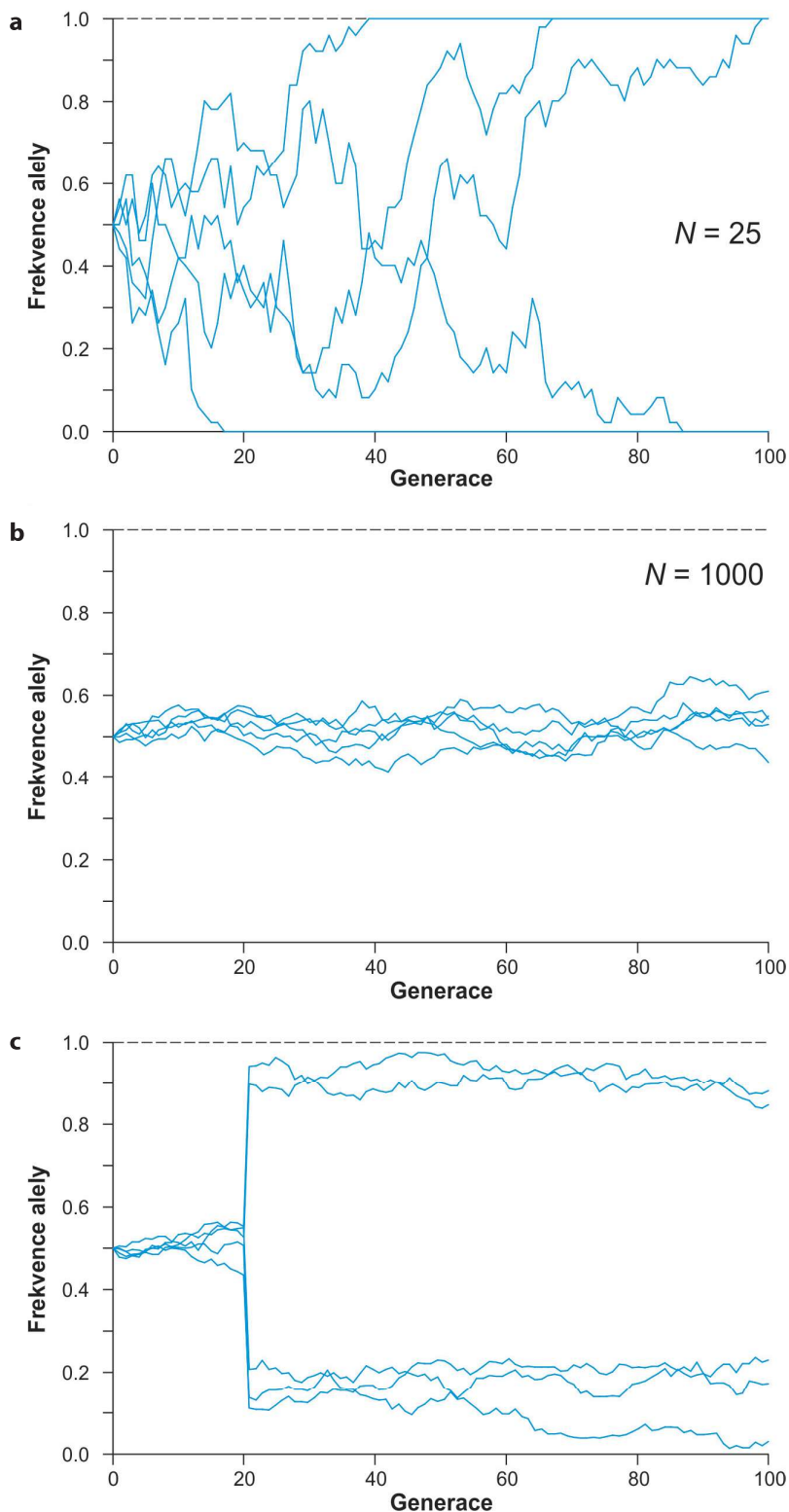
Jedním ze základních předpokladů platnosti Hardyho-Weinbergovy rovnováhy je velmi velká populace. V reálném světě jsou však populace co do velikosti zpravidla omezené. Proto i množství gamet, které se budou dostávat do následující generace, bude tvořit jen malou část celkového počtu gamet vyprodukovaných v každé generaci příslušníky populace. Jestliže je tento výběr náhodný (tj. jednotlivé gamety se neliší svou reprodukční zdatností), budou frekvence alel z generace na generaci kolísat. Tento proces se nazývá **náhodný genetický posun** neboli **genetický drift**.

Podstatu a důsledky driftu si můžeme nejlépe ilustrovat na příkladu opilého námořníka jdoucího po úzkém molu. Vzhledem k opilosti je chůze námořníka klikatá, stejně jako je rozkolísaná frekvence alely v čase. Jestliže molo bude dostatečně dlouhé, dříve nebo později námořník spadne do vody, přičemž předem nevíme, na kterou stranu. Můžeme pouze předpokládat, že pokud se právě nachází blíž pravému kraji mola, s větší pravděpodobností spadne právě doprava. Podobně nemůžeme říci, kdy k pádu dojde, ale logicky čím je molo užší, tím dříve to bude.

Uvedený příklad nám perfektně znázornil *stochastičnost* tohoto evolučního mechanismu. V žádném okamžiku sice nedokážeme předpovědět následující krok, ale pokud bychom

nechali tento náhodný proces běžet mnohokrát nezávisle na sobě, mohli bychom poměrně přesně odhadnout *pravděpodobnosti* jednotlivých jevů. Sice nemůžeme s určitostí říci, jestli daná alela dospěje k fixaci či extinkci, její fixaci však budeme více předpokládat při její 90% četnosti než při 10% (námořník se nachází blíž jednému okraji mola). Ve skutečnosti je pravděpodobnost fixace rovna právě její frekvenci v daném čase. Čím je populace menší, tím bude kolísání alelových frekvencí výraznější (námořník je opilejší) a tím dříve k fixaci/extinkci dojde (molo je užší) (obr. III. 6a, b). Tato doba se samozřejmě může případ od případu výrazně lišit, pro nově vzniklou alelu je ale *v průměru* rovna čtyřnásobku tzv. efektivní velikosti populace,  $N_e$  (ta bývá zpravidla menší než skutečná populace, protože ne všichni jedinci se rozmnožují, poměr pohlaví může být vychýlený od 1 : 1 apod.). Co se týče genetické proměnlivosti, je důsledek driftu dvojitý: z hlediska jedné populace se s postupnou extinkcí jednotlivých alel bude variabilita snižovat, ovšem vezmeme-li v úvahu více populací, povede tento proces k rozrůznění frekvencí alel, případně k odlišným fixacím v jednotlivých lokálních populacích, a tedy k jejich *divergenci*.

> **Obr. III. 6** Srovnání náhodného kolísání frekvencí alel v pěti populacích haploidních jedinců o  $N = 25$  (a) a  $N = 1000$  (b): v malých populacích je toto kolísání výraznější a dříve dojde buď k fixaci, nebo k extinkci alely; protože je tento genetický posun (drift) náhodný, nelze budoucí osud alely předvídat, pravděpodobnost její fixace je však tím větší, čím vyšší je její frekvence v populaci. Na obrázku c) je ukázán vliv náhlého drastického zmenšení velikosti populace z 1000 jedinců na 4 ve 20. generaci; v důsledku rychlého návratu na původní velikost jsou genetické změny, ke kterým došlo během populačního poklesu, „zmrazeny“: (Grafika MM)



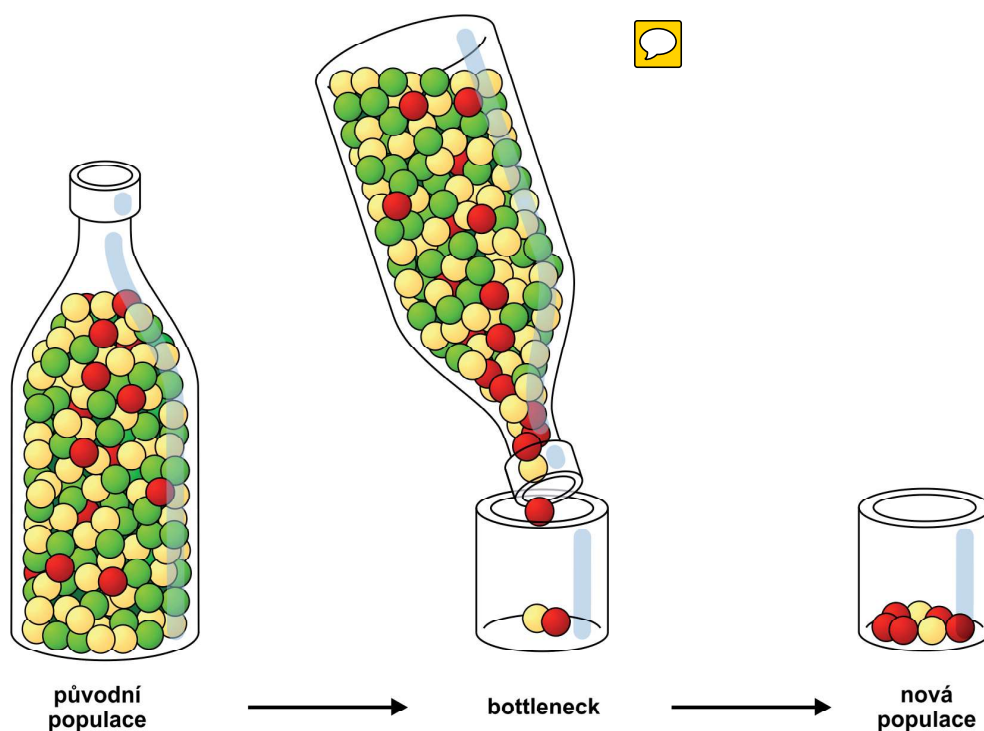
Proces divergence lokálních populací bude tím rychlejší a výraznější, čím vzájemně izolovanější tyto populace budou. Míru této izolace vyjadřuje další z indexů F-statistiky, tzv. fixační index  $F_{ST}$ . Divergence bude naopak snižována **tokem genů** (migrací) mezi populacemi, který vede k jejich genetické homogenizaci. *Tok genů má tedy opačný efekt než náhodný genetický posun.*

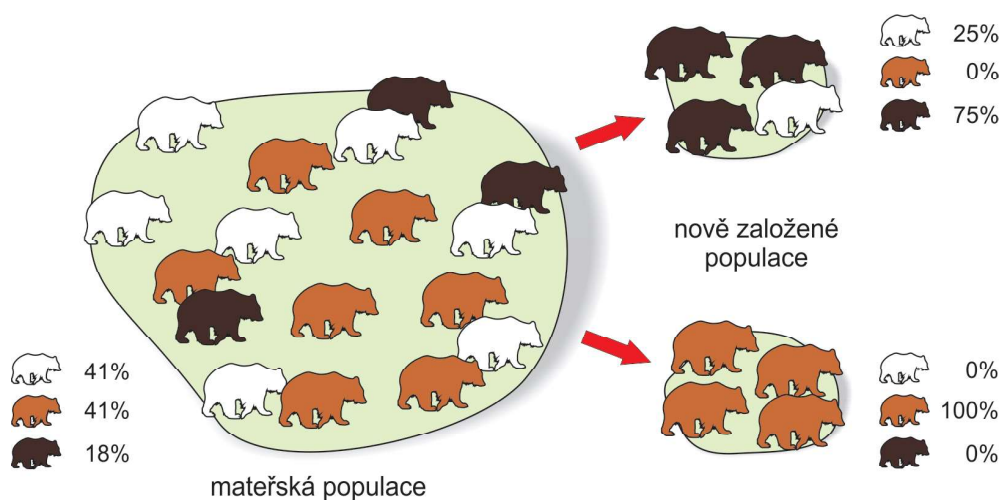
Dosud jsme uvažovali pouze alely, které byly z hlediska selekce neutrální, takže jejich osud nebylo možno odhadnout na základě jejich relativní fitness. Náhodné fluktuace četnosti se však neomezují jen na neutrální variabilitu. Protože reálné populace nejsou nekonečně velké, budou se stochastické procesy uplatňovat i v případě selektovaných alel. Platí, že čím je populace menší a selekce slabší, tím více budou převládat náhodné procesy a naopak.

### HRDLO LÁHVE A EFEKT ZAKLADATELE

Jak bylo ukázáno v předchozím textu, náhodný genetický posun způsobuje nejvýraznější změny ve frekvencích alel ve velmi malých populacích. Ale i velké populace mohou čas od času projít dramatickou redukcí své velikosti, a tím být vystaveny účinkům driftu. Jestliže poté dojde k rychlému populačnímu růstu, jeho vliv bude opět minimalizován a změny, ke kterým došlo v období nízké početnosti, tak budou „zmrazeny“. Tento proces je ukázán na obr. III. 6c, který ukazuje výsledek pěti nezávislých simulací kolísání frekvence jedné alely v populaci o velikosti  $N = 1000$  a s počáteční frekvencí 50 %. Ve 20. generaci došlo ke snížení velikosti na  $N = 4$  a hned v následující generaci se populace opět vrátila na původní velikost. Na obrázku je patrná dramatická změna frekvence

Obr. III. 7 Princip hrdla láhve (u bottlenecku). V důsledku silného poklesu populační hustoty dochází k náhodnému výběru z genofondu původní populace, takže alely, které byly dříve vzácné, se nyní nacházejí ve vysoké frekvenci (červené kuličky), kdežto jiné zcela zmizely (zelené kuličky). (Grafika MM)





Obr. III. 8 Dva příklady efektu zakladatele. Podobně jako v případě bottlenecku se zastoupení variant v malých zakladatelských skupinách od mateřské populace výrazně liší (především je to patrné v populaci vpravo nahoře), navíc genetická variabilita je v nich zpravidla snížena – extrémním případem je populace vpravo dole, kde se vyskytuje jen světle hnědá forma. (Grafika MM)

v důsledku silného driftu během nízké početnosti mezi generacemi 20 a 21. Změna je následně zakonzervována rychlým populačním růstem. Tento stav potom může přetrvávat poměrně dlouho.

Simulace na obr. III. 6c je příkladem jevu, který se nazývá **efekt hrdla láhve** neboli **bottleneck** (obr. III. 7). Účinek bottlenecku bude tím výraznější, čím větší bude redukce početnosti a čím déle bude tento stav trvat. Tento vliv však nebude na všechny genetické elementy stejně silný: bereme-li v úvahu diploidní organismy, pak největší důsledky bude mít bottleneck na mitochondriální DNA (mtDNA) a chromozom Y, které mají oproti autozomům čtyřikrát nižší  $N_e$  (důvodem je jejich uniparentální dědičnost a haploidní stav). O něco méně budou ovlivněny geny na chromozomu X ( $N_e = 3/4$  efektivní velikosti pro autozomy). Efektu hrdla láhve je podobný **efekt zakladatele** (*founder effect*), při kterém dochází k založení nové populace malou skupinou tvořící náhodný a omezený vzorek z velké populace ancestrální (mateřské). Protože je tato skupina pouze malým a náhodně vybraným vzorkem původního genofondu, může dojít ke změně alelových frekvencí a k citelnému snížení variability (obr. III. 8). V extrémním případě může být zakladatelská skupinka tvořena jedinou březí samicí.

Typickým příkladem účinků bottlenecku je gepard (*Acinonyx jubatus*). Genetický výzkum ukázal, že u 30 jedinců východoafrického poddruhu *A. j. reineyi* byly ze 49 proteinových genů pouze dva geny polymorfnní (4% polymorfismus) a průměrná heterozygotnost byla pouze jednocentní. Podle stejné studie byl u 98 jedinců jihoafrického nominálního poddruhu *A. j. jubatus* polymorfismus dokonce 2% a heterozygotnost pouze 0,004%! Extrémně nízká úroveň proměnlivosti byla potvrzena i výsledky transplantačních experimentů, které ukázaly, že jihoafričtí gepardi bez problémů přijímají kožní transplantáty východoafrického poddruhu. To ukazuje na monomorfnost MHC genů, tedy genů zpravidla charakteristických velmi vysokou variabilitou. Předpokládá se, že toto razantní snížení genetické proměnlivosti v obou poddruzích geparda bylo způsobeno silným bottleneckem. Podobným příkladem snížené variability je křeček zlatý (*Mesocricetus auratus*). Molekulární analýzy ukázaly, že všichni v zajetí chovaní jedinci jsou potomky jediné samice, pravděpodobně té, kterou i s mláďaty v roce 1930 v syrském Aleppu odchytil Israel

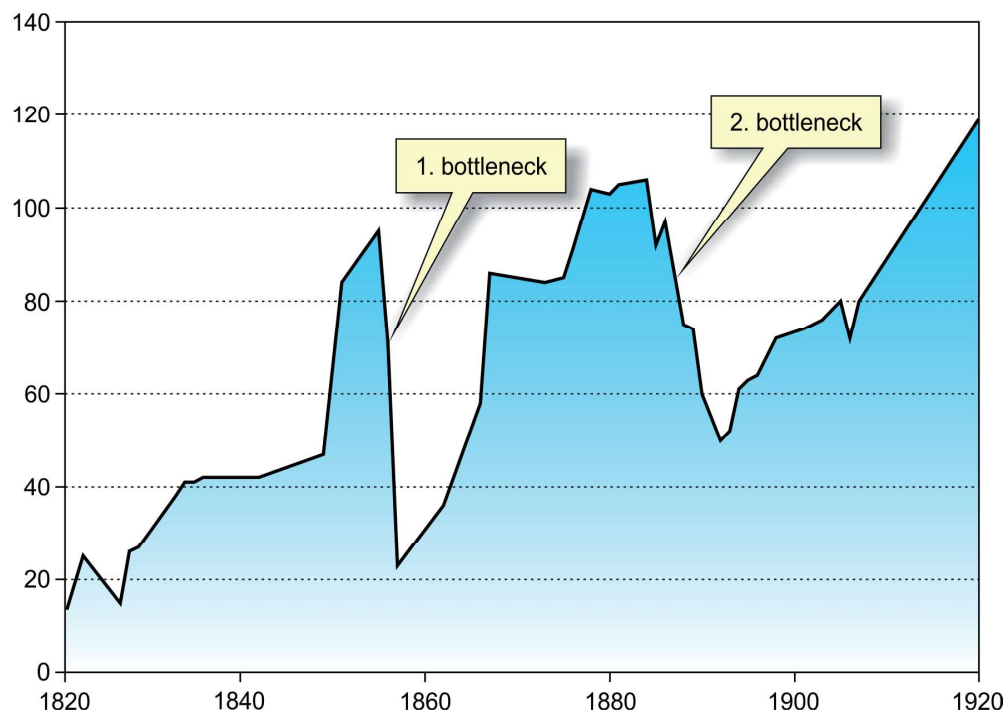


Aharoni z Hebrejské univerzity v Jeruzalémě. V tomto případě ale spíš než o bottleneck jde o extrémní efekt zakladatele.

Efekt zakladatele je známý i u člověka. S některými příklady jsme se už setkali v části věnované inbreedingu (např. u anabaptistů z Velkých plání v USA). Ještě názornější ilustrací je výskyt mutace v genu pro enzym 5- $\alpha$ -reduktázu 2 v městečku Las Salinas, které se nachází v odlehlé horské oblasti Dominikánské republiky. Tato mutace spočívá v záměně tyminu za cytozin, jejímž důsledkem je substituce aminokyseliny tryptofanu za arginin na 246. pozici proteinového řetězce. Enzym katalyzuje přeměnu testosteronu na dihydrotestosteron a jeho snížená aktivita u jedinců homozygotních pro tuto mutaci způsobuje, že chlapci sice mají v břišní dutině testes, ale jejich sekundární pohlavní znaky zůstávají ženské (základní vývojový stav) a jsou proto vychováváni jako dívky. Teprve v pubertě se díky zvýšené produkci testosteronu postižení jedinci mění v muže. V první polovině 19. století bylo Las Salinas poměrně malou vesnicí. Mezi jejími zakladateli byla i jistá Altagracia Carrasco, která měla několik potomků minimálně se čtyřmi muži. Vzhledem k velmi malé početnosti populace tvořily její alely podstatnou část celého genofondu vesnice. A protože Altagracia byla nositelem jedné mutantní alely genu pro 5- $\alpha$ -reduktázu 2, tato mutace je dodnes ve vesnici natolik rozšířená, že lidé z města mají pro tyto „dívky“ měnící se v chlapce zvláštní termín *guedoces* (v literatuře se zpravidla uvádí překlad „penis ve dvanácti“, ale přesnější je „koule ve dvanácti“).

Jak naznačil případ zlatého křečka, účinky efektu zakladatele a bottlenecku se často vzájemně kombinují. Příkladem může být lidská populace na ostrově Tristan da Cunha, izolovaném uprostřed jižního Atlantského oceánu. V souvislosti s deportací císaře Napoleona na přibližně 2500 km severně ležící Svatou Helenu byla na Tristanu založena

Obr. III. 9 Vývoj velikosti populace na ostrově Tristan da Cunha v letech 1820–1920. Převzato z [https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Edinburgh\\_of\\_the\\_Seven\\_Seas\\_-\\_Tristan\\_da\\_Cunha\\_-\\_Population\\_%281821-1923%29.svg#filelinks](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Edinburgh_of_the_Seven_Seas_-_Tristan_da_Cunha_-_Population_%281821-1923%29.svg#filelinks). (Grafika MM)



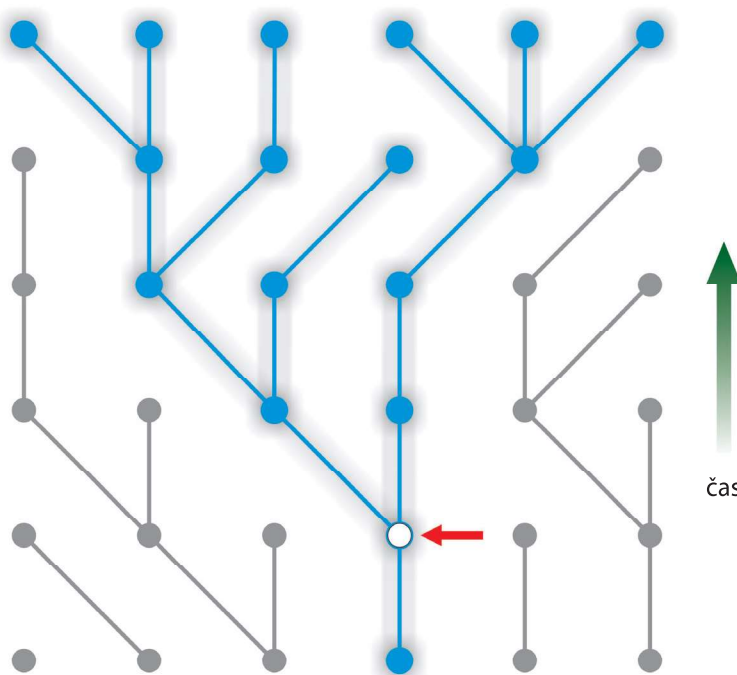
britská vojenská posádka, ta však byla hned následujícího roku zrušena. Skotský desátník William Glass admirality požádal, aby tam směl se svou ženou a dvěma dětmi zůstat. S nimi zůstala další hrstka lidí, ke které se posléze přidali další osadníci, kteří se na ostrově usadili buď dobrovolně, nebo v důsledku ztroskotání. Celkově zakládající populace čítala 20 lidí. Díky pečlivě vedenému rodokmenu můžeme historii obyvatel ostrova sledovat velmi podrobně. Počáteční růst populace byl vystřídán její dramatickou redukcí v letech 1855–1857, kdy se počet obyvatel snížil ze 103 na 33 (obr. III. 9) v důsledku odjezdu 25 Glassových potomků do Ameriky (Glass zemřel roku 1853) a dalších 45 lidí, kteří ostrov opustili pod vlivem misionáře (na ostrově od 1851). Tento exodus způsobil výrazné změny v genetickém složení populace, které byly konzervovány prudkým růstem počtu obyvatel v letech 1857–1884. Tento vývoj byl opět přerušen v roce 1884, kdy na moři utonulo 15 dospělých mužů. Na ostrově zůstali pouze čtyři muži, z nichž dva byli velmi staří (Tristanu se v té době začalo říkat „Ostrov vdov“). V důsledku tohoto neštěstí Tristan opustilo mnoho pozůstalých žen se svými dětmi. Počet obyvatel se tak snížil ze 106 v roce 1884 na 59 v roce 1891. Tento druhý bottleneck měl podobné účinky na genofond jako první z let 1855–1857 a i v tomto případě byly genetické změny „zmrazeny“ následným stálým růstem početnosti na současných 264 (stav k r. 2010). Vliv efektu zakladatele a opakovaných bottlenecků se odrazil i ve zvýšeném stupni inbreedingu *navzdory přísně dodržovanému tabu incestu*.

### KOALESCENCE

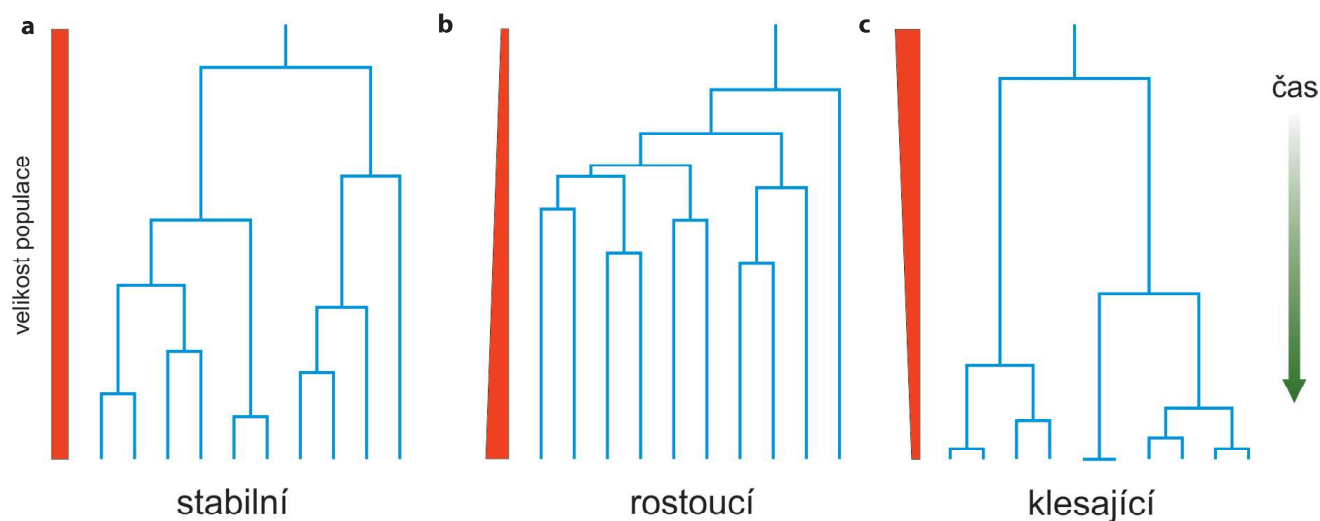
Všechny evoluční procesy a tedy i fluktuace alelových frekvencí běží v reálném čase kupředu. My ale můžeme o celém procesu uvažovat také ve zpětném pohledu: tak jako vlivem driftu v populaci postupně ubývá počet alel (tj. různých kopií genu), až v ní nakonec zůstane jen jedna, stejně tak můžeme při virtuální cestě zpět v čase pozorovat postupné „splývání“ vždy dvou stejných kopií do jejich společného předka. Tímto předkem je opět genová kopie, nikoli jedinec, ve kterém se geny nacházejí. Splynutí genových kopií při pohybu zpět v čase se nazývá **koalescence**. Jak postupujeme dál, s každou další koalescenční událostí dochází ke snížení počtu kopií o jednu, až dospějeme k jedinému společnému předkovi všech současných kopií daného genu (obr. III. 10). Tato kopie se označuje jako nejbližší společný předek (*most recent common ancestor*, MRCA). Stejně jako v případě driftu bude ve větší populaci trvat delší dobu, než dojde k fixaci jedné z alel (a tedy vymizení všech ostatních), tak i při zpětném pohybu v čase budou při větší populační velikosti intervaly mezi jednotlivými koalescencemi delší a naopak, v malých populacích budou tyto intervaly kratší. Z toho také vyplývá, že intervaly mezi koalescencemi se budou s klesajícím počtem genových kopií směrem k nejbližšímu společnému předkovi prodlužovat.

Teorie koalescence má svoje kořeny v modelech statistických demografů první poloviny 20. století, kteří se zabývali dynamikou příjmení v lidských populacích, a ve studiích populačních genetiků zaměřených na procesy větvení a třídění linií (*lineage sorting*). S pomocí této teorie můžeme nejen modelovat genealogie (rodokmeny) genových kopií, ale lze do ní začlenit i další parametry, které tyto genealogie mění (mutace, rekombinace, migrace, demografické změny, selekce). Například s rostoucí velikostí populace se budou intervaly mezi jednotlivými koalescencemi postupně prodlužovat (obr. III. 11b), zatímco populační pokles se projeví „zahušťováním“ koalescenčního stromu směrem k současnosti (obr. III. 11c). Podobným způsobem se na tvaru genealogie projeví i působení pří-

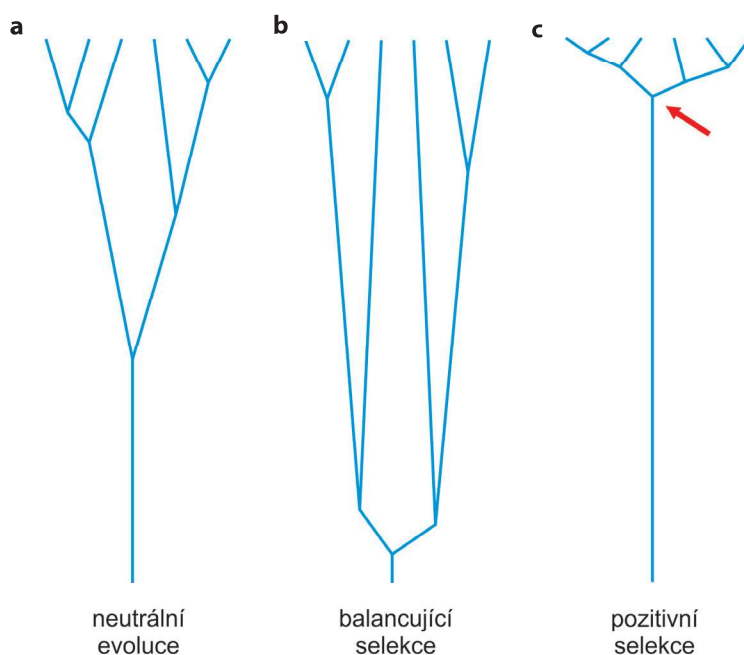
Obr. III. 10 V důsledku náhodného výběru postupně dochází v populaci k extinkci jednotlivých genových variant a konečně fixaci jediné z nich. Tento proces můžeme sledovat v čase zpět: linie vedoucí od šesti současných kopií se při zpětném pohybu postupně „slévají“. Tento proces se označuje jako koalescence. Nakonec dojdeme až k nejbližšímu (nejrecentnějšímu) společnému předkovi (na obrázku označen šipkou). (Grafika MM)



rodního výběru. Protože balancující selekce bude mít tendenci udržovat v populaci více než jednu alelu, koalescenční strom bude mít „svícnovitý“ tvar s velmi dlouhými větvemi (obr. III. 12b). Naopak objeví-li se v populaci výhodná alela, selekce ji velice rychle zafixuje na úkor ostatních, takže strom bude mít spíše „hvězdicovou“ podobu (obr. III. 12c).



Obr. III. 11 Tvar koalescenčního stromu v případech stabilní (a), rostoucí (b) a zmenšující se (c) populace. Z obrázků je patrné, že jakmile se populace zvětšuje, koalescenční proces se zpomaluje, což se projeví prodlužováním větví; naopak jestliže se populace zmenšuje, koalescence se zrychlují a větve se postupně zkracují. (Grafika MM)



Obr. III. 12 Účinky různých typů selekce na tvar koalescenčních stromů: balancující selekce udržuje v populacích polymorfismus, takže jednotlivé větve genealogie jsou dlouhé a strom má „svícnovitý“ tvar (b). Naopak pozitivní selekce bude rychle fixovat výhodnou variantu (její vznik je na obrázku označen šipkou) a eliminovat ostatní, což se projeví rychlými koalescencemi a „hvězdicovitým“ tvarem stromu (c). (Grafika MM)

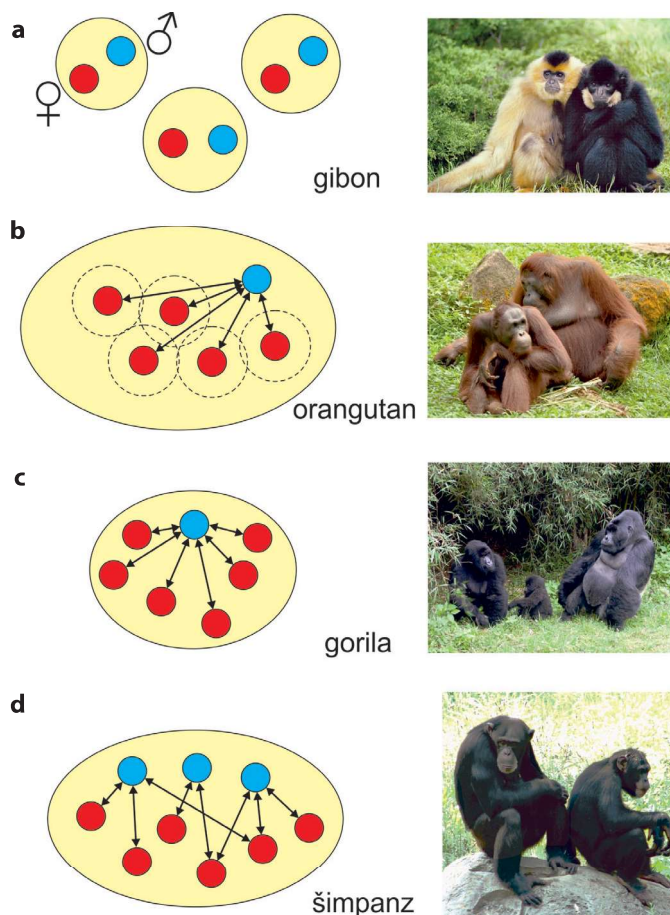
## Pohlavní výběr

Jak bylo uvedeno v kapitole II, Darwin si byl vědom toho, že jeho teorie přírodního výběru nedokáže vysvětlit evoluci znaků, které svému nositeli zjevně nepřinášejí žádný užitek, nebo jsou pro něho dokonce škodlivé: ptáci s pestrým zbarvením a dlouhými ocasními pery jsou v přírodě nápadní a nedokážou utéct před predátorem, každoroční „výroba“ jeleních parohů vyžaduje až pětkrát vyšší přísun vápníku atd. Přišel proto s alternativním vysvětlením, kterým byla teorie pohlavního výběru. Poprvé se o něm zmiňuje v *Původu druhů*, kde ho popisuje jako „boj mezi samci o vlastnictví samic“, podrobně ho však rozpracoval v knize *Původ člověka a pohlavní výběr* (1871). Spojení dvou na první pohled nesourodých témat, pohlavního výběru a evoluce člověka, bylo pro Darwina logické, protože se domníval, že mnoho lidských znaků (např. barva kůže, absence ochlupení) se vyvinulo právě tímto způsobem. Představa aktivní samičí volby však byla až do nedávné doby odmítána (nebyl to jen odraz mužského šovinismu Darwinových viktoriánských současníků, např. evoluční role ženského orgasmu je předmětem diskusí i v současnosti). Odpor proti samičímu výběru byl zčásti způsoben i tím, že Darwin předpokládal u samic existenci určitého vědomého estetického smyslu a to nejen u člověka, ale i u jiných živočichů. Ve skutečnosti však samičí preference prostě znamená jakýkoli znak (nebo znaky), který způsobí, že samice se spáří s některým samcem s větší pravděpodobností než s jiným.

Přestože samci a samice mají (alespoň někdy) společný cíl, tj. zplození potomstva, proč jsou nejen jejich role, ale často i jejich zájmy tak odlišné? Za všechny rozdíly je zodpovědná skutečnost, že samice produkují relativně malý počet velkých, a tedy nákladných vajíček, kdežto samci velké množství malých a levných spermií. Tato nerovnost znamená, že zatímco pro samce je limitující počet oplozených samic, pro samice je to počet vajíček. Mezi oběma pohlavími tak existuje konflikt reprodukčních zájmů. Díky pohlavnímu



výběru je rozpětí rozmnožovací úspěšnosti u samců většinou vyšší než u samic. Výběr partnera ovšem nemusí být záležitostí pouze samic: u některých druhů jsou role obou pohlaví obrácené, například u lyskonoha úzkozobého (*Phalaropus lobatus*) jsou to samice, které usilují o samce, soupeří o teritorium a agresivně hájí svoje hnízdo i partnera. Jakmile nakladou vajíčka, začnou migrovat na jih a samce zanechají, aby seděli na vejcích



Obr. III. 13 Sociální struktura a pohlavní dimorfismus u čtyř druhů lidoopů. Giboni (a) jsou sociálně monogamní a samci se od samic svou velikostí neliší (na obrázku gibbon žlutolící, *Nomascus gabriellae*, vpravo samec, vlevo samice). Samci orangutanů obhajují velká teritoria, ve kterých se vyskytuje několik samic s mláďaty, z nichž každá má svoje teritorium; samičí teritoria se mohou překrývat (b). Tento sociální systém je některými považován za variantu polygynie, tzv. rozloženou polygynii (*exploded polygyny*), kde samci brání skupinu samic, se kterými se páří, ty však nežijí ve společné skupině (na obrázku orangutan sumaterský, *Pongo abelii*, v ZOO Philadelphia). Gorily žijí v typicky polygynních skupinách s jedním samcem a několika samicemi (c). Samci svůj harém brání proti jiným samcům a jsou výrazně větší než samice (na obrázku samec a samice gorily horské, *Gorilla beringei*, s mláďetem ve Volcans National Park ve Rwandě). U šimpanzů a bonobů, kteří žijí promiskuitně (d), je rozdíl ve velikosti mezi samcem a samicí minimální. Jejich sociální struktura je označována jako polygynandrie: ve skupině se vyskytuje několik samců, kteří se mohou pářit s kteroukoli samicí – promiskuita a sexuální chování je velmi výrazná především u bonobů (na obrázku šimpanz, *Pan troglodytes*, v Jackson ZOO). Foto © Dave Watts (a), Philadelphia ZOO (b), Richard A. Muller (c), Jackson ZOO (d). (Grafika MM)

a starali se o mláďata. Podobně je to i u lyskonoha ploskozobého (*P. fulicarius*) a lyskonoha dlouhozobého (*P. tricolor*). V souladu s predikcí Darwinovy teorie jsou tyto samice větší a pestřejší než samci. Pohlavní výběr není u všech druhů stejně silný: obecně bude slabší u monogamních druhů a silnější u druhů polygamních, proto u polygamních druhů existuje výraznější pohlavní dimorfismus (obr. III. 13). Ale i u monogamního druhu se může pohlavní výběr projevit: například atraktivnější samci se mohou pářit dříve a můžou tak zplodit více potomků než samci méně atraktivní. K pohlavnímu výběru ovšem nemusí být obě pohlaví nutně oddělená – typické je to například u jednodomých rostlin, produkujících jak pyl, tak vajíčka.

### SAMČÍ KOMPETICE

Jestliže pro samce je limitujícím faktorem přístup k samicím a pro samice počet vajíček, které jsou schopny během svého života vyprodukovat (navíc pro samice není důležitý jen počet potomků, ale i jejich kvalita), bude platit, že samci jsou *kompetitivní*, kdežto samice jsou *vybíravé*.

Jak mohou samci o samice soupeřit? Především může jít o přímý souboj. Typickým příkladem jsou souboje jeleních samců – tvrdé střety, které občas končí smrtí jednoho ze soupeřů, vzácně i obou. Vítězný samec se podle principu „vítěz bere vše“ spáří se všemi přítomnými laněmi. Přímá kompetice může mít i podobu předvádění se před samicemi: samci staví na odív své ozdoby (často viditelné jen při námluvách) a svoje představení zpravidla doprovázejí složitými svatebními tanci. U některých druhů dochází k těmto námluvám na hromadných tokaništích (tyto samčí agregace se anglicky označují jako *lek*), kde dominantní samci zauímají nejvýhodnější místo, většinou uprostřed tokaniště. Hromadný tok je typický pro tetřívky (např. pro našeho tetřívka obecného, *Tetrao tetrix*), rajky, kolibříky, pipulky a řadu dalších ptačích druhů. Toto chování se však neomezuje jen na ptáky, vyskytuje se i u některých ryb, ze savců například u buvolce modrého (*Damaliscus lunatus*), vodušky kob (*Kobus kob*) nebo některých kaloňů a dokonce i u hmyzu (motýl hrotnokřídllec chmelový, *Hepialus humuli*, některé druhy dvoukřídlého hmyzu aj.).

Zajímavým způsobem si samičky namlouvají australské lemčící (Ptilonorhynchidae), kteří staví loubí z trávy, větviček nebo listů a tyto stavby potom (zpravidla modře) zdobí. Mohou buď stěny loubí potírat šťávou z bobulí, nebo jeho vchod zdobit kamínky, lesklými krovkami brouků, ulitami, skleněnými střepy, peřím, květy nebo třeba víčky od limonád. Tyto ozdoby neustále přeskupují tak, aby na ně dopadalo co nejvíce světla, a hlídají je před svými soky. Že je chování lemčičků ovlivněno pohlavním výběrem, je zřejmé nejen z toho, že samičky se spáří jen s nejúspěšnějšími staviteli loubí, ale i z negativní korelace mezi zbarvením samečků a složitostí stavby: zatímco samečci pestře zbarvených druhů staví jen jednoduchá loubí, stavitelé více propracovaných loubí se od samiček příliš neliší.

Je zřejmé, že do přímých střetů s jinými samci se nemohou odvážit všichni dospělí jedinci. Například jelení samci dosahují pohlavní dospělosti ve dvou letech, ale soubojům s dominantními samci se vyhýbají až do čtvrtého roku a největší úspěšnost se pohybuje kolem osmého roku života. Mladým nebo fyzicky méně zdatným samcům proto nezbyvá, než se uchýlit k alternativní strategii: zatímco dominantní samec svádí souboj s vyzývatelem, snaží se kopulovat s některou z laní. U leguánka pestrého (*Uta stansburiana*) jsou odlišné strategie permanentní: samečci s oranžovým hrdlem jsou největší, obhajují velké teritorium a snaží se získat co nejvíce samiček na úkor samečků s modrým hrdlem, kteří

jsou menší, produkují méně testosteronu a jsou proto méně agresivní, což jim umožňuje vytváření pevných párových vazeb vždy s jednou samičkou. U tohoto druhu se však vyskytuje i třetí typ, který má žluté hrdlo, je nejmenší a svou reprodukční strategii založil na „kladení“ kopulací se samičkami oranžovohrdlých samečků v okamžiku jejich zaneprázdnění. Přístup k samičkám je usnadněn tím, že tito samečkové se jim podobají. Všechny tři strategie připomínají hru „kámen-nůžky-papír“ (oranžová přebíjí modrou, modrá žlutou a žlutá oranžovou), jejich úspěšnost a tedy i početnost kolísá přibližně v desetiletých cyklech (každá z těchto strategií převládá 4–5 let, potom její frekvence opět klesá).

Výše popsané alternativní strategie neteritoriálních samců (*sneakers*) jsou poměrně rozšířené. Stejně jako u leguánků je jejich úspěch zvýšen napodobováním vzhledu samiček, například u okounkovité ryby slunečnice obecné (*Lepomis macrochirus*) jsou takoví satelitní samečci od samiček k nerozeznání. Podobná situace se vyskytuje u cichlid, například u vrubozubce *Lamprologus callipterus* z jezera Tanganika, u kterého dominantní sameček nashromáždí co největší množství prázdných ulit, do kterých potom láká samičky k naklazení jiker. Svoji sbírku ulit s jikrami musí silou bránit proti nájezdům skupinek menších samců, kteří se svoji nevýhodou snaží vyvážit početností. Kromě nich se však v okolí trdlišť pohybují malí solitérní samečci, kteří svým zbarvením napodobují samičky. Tato kamufláž je odhalena ve chvíli vypuštění mlíčí, přesto se těmto jedincům zpravidla podaří několik jiker oplodnit.

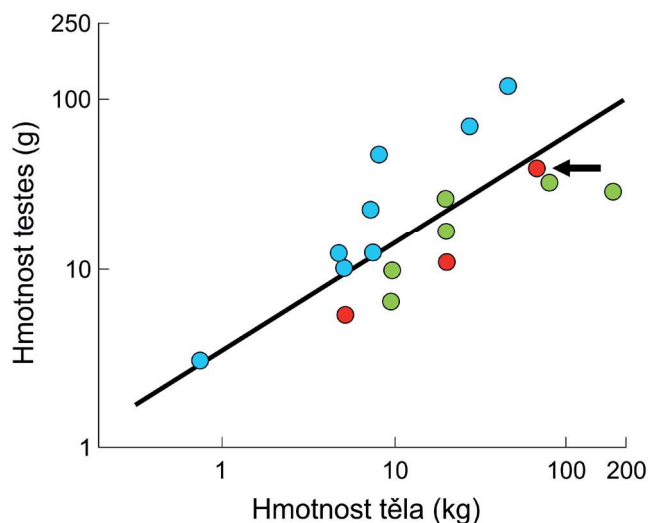
Jaké jsou důsledky existence neteritoriálních samců? Pro teritoriální (dominantní) samce je jejich přítomnost pochopitelně negativní – každá „uloupená“ kopulace (nebo obecně pohlavní akt) může snížit jejich reprodukční úspěšnost. Z hlediska samic může reprodukce se subordinovaným samcem také vést ke snížení jejich fitness, v řadě případů však může mít naopak pozitivní efekt: tímto způsobem například může samice zvýšit počet oplozených vajíček (i když jsou spermie „levné“, jejich počet není neomezený, takže s nimi dominantní samci polygynních druhů mohou šetřit, což je pochopitelně v rozporu se zájmem samic). Kromě toho kopulace s více samci může vést ke zvýšení genetické variability potomstva. Jedna z potenciálních výhod páření s neteritoriálním samcem už byla zmíněna v souvislosti s disasortativním párováním, kdy samice preferuje samce s odlišnými alelami hlavního histokompatibilního komplexu, a tím zvyšuje buď jeho variabilitu, nebo kompatibilitu mezi alelami. Může tak dojít k na první pohled nepochopitelné situaci, kdy například u hořavky očkaté (*Rhodeus ocellatus*) některé samičky nepreferují velké dominantní samečky (přitom jejich potomci by po nich měli zdědit jejich zdatnost), ale dávají přednost menším neteritoriálním samečkům.

Kompetice mezi samci může probíhat i nepřímou, například hlídáním samice po kopulaci, nebo pomocí prodlouženého pokopulačního spojení (psovitě šelmy). U řady druhů se vyskytují tzv. kopulační zátky (u hmyzu nazvané sfragmata); mezi savci se tyto zátky vyskytují u některých primátů nebo hlodavců. Jak ukázaly studie řady živočišných skupin, tento prostředek není příliš účinný (o samicích hlodavců je např. známo, že si zátky mohou aktivně odstraňovat a pářit se tak s více samci). Samci štíra *Vaejovis punctatus* proto používají zátky s různými výstupky a zpětnými háčky, které brání jejich odstranění. Zvláštní typ zátky používá pavouk *Tidarren argo*: samci tohoto druhu si před dosažením dospělosti odlomí jednu z pedipalp (makadel). Při kopulaci je pak i zbylé makadlo odlomeno a zůstává v pohlavním traktu samice přichyceno k pohlavní destičce (epigyne) přibližně čtyři hodiny. Ztráta jediného funkčního makadla samečka mrzet nemusí, pro-

tože je ihned po kopulaci samicí sežrán. Sperma samců octomilek a některých druhů hadů obsahuje speciální repelent, který na několik hodin sníží sexuální přitažlivost samice. Samci šidel (především motýlic a šidílek) mají pohlavní orgány většinou upravené tak, aby samec přenášející vlastní spermatofor do pohlavního otvoru samice mohl jako bagrovou lžící odstranit spermatofor svého předchůdce. Extrémním způsobem oplození je tzv. traumatická inseminace, známá u štěnic. V tomto případě samec probodne membránu spojující články zadečku samice nebo kopuluje do uzavřeného orgánu samice umístěného daleko od vulvy a způsobí tak samici zranění. Samec současně produkuje nadměrné množství spermií, z nichž velká část slouží jako výživa samice. Traumatická inseminace byla zjištěna i u řásníků (Strepsiptera), drápkovců (Onychophora) nebo některých druhů ploštěnek.

Jiným rozšířeným způsobem nepřímého soupeření samců o reprodukci je **kompetice** jejich **spermií**. V tomto případě se samci snaží zvýšit pravděpodobnost oplození vajíček vlastními spermiemi tím, že zvýší objem ejakulátu. Polygamní (polygynní) samci mají proto větší testes než samci druhů monogamních a největší testes pak mají samci promiskuitní. Relativní velikost varlat tak klesá od promiskuitního šimpanze a bonoba, přes člověka (sociální monogamie se silným sklonem k promiskuitě), gorily (polygynie) po gibony (monogamie) (obr. III. 14). Pravděpodobnost oplození se může zvýšit i spojováním spermií do tzv. „vláček“ (např. u některých druhů myšic rodu *Apodemus*) – díky synchronizovanému pohybu bičíků dosahují tyto vláčky vyšší rychlosti, takže spojené spermie (před dosažením vajíčka se rozpojí) dosáhnou cíle dříve než spermie solitérní.

Samci mohou vlastní fitness zvýšit i zabíjením mláďat cizích samců. Tato **infanticida** je známa u mnoha druhů, například u kočkovitých šelem včetně kočky domácí. Když se lví smečky zmocní cizí samec (nebo dva samci, většinou bratři), dojde k usmrcení všech nedospělých mláďat. I když je prospěch nového samce zřejmý, jde o strategii výhodnou i pro samice, které tak zabrání pozdější infanticidě, a tím zbytečné investici do mláďat. Infanticida se vyskytuje i u primátů včetně člověka. Například Martin Daly a Margo Wilsonová ve své známé studii z poloviny 70. let uvádí, že v USA je dítě žijící s oběma nevlastními rodiči vystaveno stokrát vyšší pravděpodobnosti usmrcení než dítě, které mělo oba biologické rodiče. Podobná studie z Kanady udává sedmdesátkrát vyšší riziko usmrcení u dětí mladších dvou let žijících pod jednou střechou s jedním nevlastním rodičem. I když ne vždy dochází k usmrcení dítěte, pravděpodobnost infanticidy ze strany náhradního rodiče (většinou muže) nebo biologického rodiče (většinou matky) žijícího s náhradním partnerem není rozhodně zanedbatelná (nehledě na zabíjení neduživých novorozenců ve Spartě, dívek v Číně nebo jiné příklady infanticidy nevyvolané pohlavním výběrem). K infanticidě může dojít i nepřímo, vyvoláním abortu u březí samice vystavené pachu cizího samce. Tento jev, nazvaný **efekt Bruceové**, byl pozorován u některých hlodavců (potkan, laboratorní myš, hraboš pensylvánský, křečci, lumíci) a platí pro něho totéž co pro přímou infanticidu.



Obr. III. 14 Závislost hmotnosti testes na hmotnosti těla u promiskuitních druhů (znázorněny modře), polygynních druhů (zeleně) a monogamních druhů (červeně). Člověk je označen šipkou; obě osy jsou v logaritmickém měřítku. Upraveno podle Harcourta et al. (1981). (Grafika MM)



### SAMIČÍ VÝBĚR

Jestliže jsou samice vybíravé, jaké samčí znaky preferují? Podle jakých kritérií si vybírají? V zásadě existují tři možnosti: přímý užitek, sensorická úchylka a nepřímý užitek.

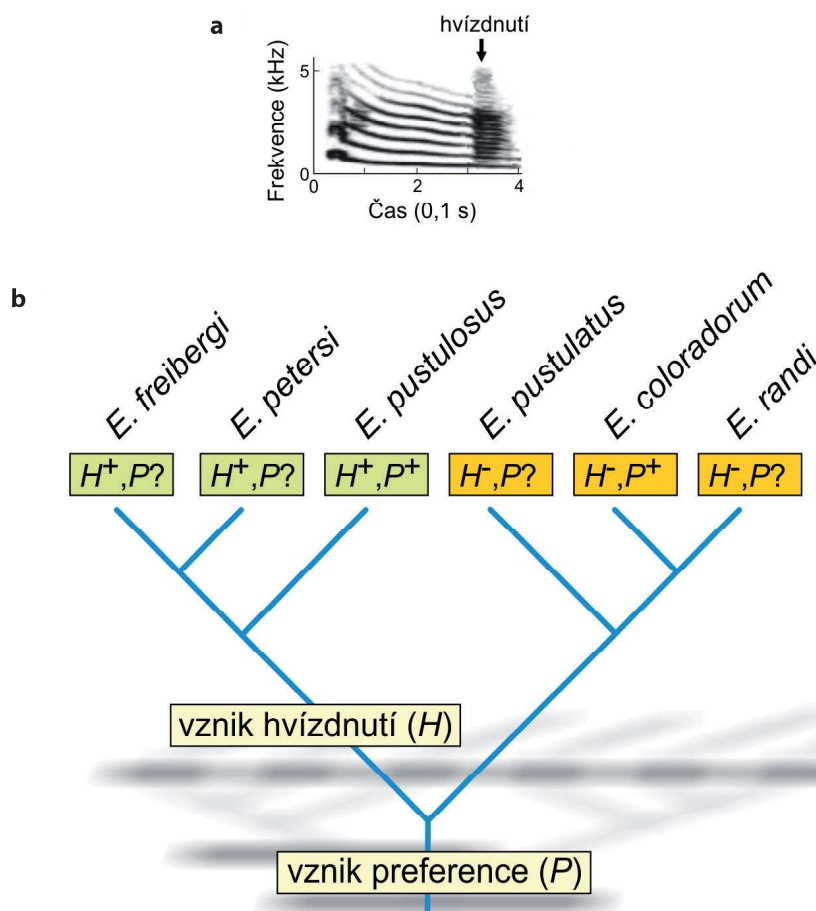
Nejjednodušším vysvětlením samičí preference je **přímý užitek**, který samice od samce získává. Tato selekce se vyskytuje u druhů, kde se samec stará o potomstvo. Preferování jsou například samci s větším teritoriem (na větším území mohou samice získat více potravy, a tím vyvést více mláďat) nebo samci schopní obstarat dostatek potravy. Proto třeba samci mořských ptáků samicím přinášejí ryby, aby dokázali, že jsou zdatnými lovci. Přinášený dar nemusí mít pro samici přímý nutriční užitek, u řady druhů je toto chování pouze ritualizované. Například u některých pavouků sameček samicě předává jen smotek pavučiny (původně obsahoval ulovenou kořist), u některých ptáků zase kamínek. Sameček našeho moudivláčka lužního (*Remiz pendulinus*) musí napřed samicě dokázat, že umí postavit hnízdo. Nejprve postaví základ, ke kterému se snaží samicíku přilákat, a pokud uspěje, samicíka mu pomáhá hnízdo dokončit. Jestliže neuspěje, stavbu opustí a začíná jinde znovu. Protože je hnízdo moudivláčků velice komplikovanou a propracovanou stavbou, ne každý sameček je schopen vytvořit stabilní základ hnízda, bez kterého by případné hnízdění mohlo skončit katastrofou. Samicíky jiných druhů ptáků mohou preferovat silné samce, kteří je dokážou ochránit před obtěžováním ze strany jiných samců, nebo samce, kteří jim dokážou poskytnout dostatečné množství spermií.

Jak si samicíka může zajistit, že ji sameček po kopulaci neopustí? Jednou z možností je oddalování pohlavního aktu. Tato strategie je založena na tom, že pokud sameček investuje dost času do čekání, opustit po spáření samicíku může pro něho být riskantní, protože už nemusí najít jinou volnou samicíku. Je proto pro něho výhodnější zvýšit svou reprodukční zdatnost péčí o potomstvo (tím spíš, jestliže během čekání nosí samicíce dary nebo staví hnízdo). Richard Dawkins tomuto principu říká „the Concord falacy“ (tento termín odkazuje na historii konstrukce prvního nadzvukového dopravního letadla Concord – sériová výroba se neustále odkládala a celý britsko-francouzský projekt se prodražoval, nicméně bylo rozhodnuto v něm pokračovat, aby už vložené investice nepřišly nazmar; u nás bychom mohli použít termín „temelínský princip“).

**Senzorická úchylka** (*sensory bias, sensory exploitation*) znamená, že u samic se vyskytuje preference určitého znaku ještě předtím, než se tento znak u samců objeví. Příkladem tohoto jevu jsou akvarijní živorodky čeledi Poeciliidae. Pro samce některých druhů, například mečovky zelené (*Xiphophorus helleri*), je typické výrazné prodloužení spodní části ocasní ploutve (tzv. mečík). Tento znak je samicíkami preferován, takže samečci s nejdelší ozdobou zplodí nejvíce potomků. Ovšem u příbuzné živorodky modrooké (*Priapella intermedia*) byla zjištěna stejná preference, i když se u samců tohoto druhu „mečík“ nevyskytuje.

Podobná sensorická úchylka byla zjištěna i u žab hvízdalek rodu *Engystomops*. U některých druhů (např. *E. pustulosus*, *E. freibergi* a *E. petersi*) samečci v závěru svého kvílivého volání (*whine*) používají zvláštní hlasité „hvízdnutí“ (*chuck*). Tento zvuk zvyšuje energetické nároky, je nápadný a přitahuje pozornost predátorů, zejména netopýra listonosa žábožravého (*Trachops cirrhosus*). Samicíky *E. pustulosus* však preferují právě samečky s nejvýraznějším hvízdnutím. Ukázalo se však, že tento behaviorální znak preferují i samicíky *E. coloradorum*, jejichž samečci hvízdnutí nepoužívají. Fylogenetická analýza ukázala, že mutace pro preferenci musela vzniknout dříve, než se objevil samotný znak





Obr. III. 15 Fylogenetický důkaz senzorycké úchylky u hvízdalek rodu *Engystomops*. U samečků *E. pustulosus*, *E. freibergi* a *E. petersi* se v závěru jejich akustické produkce vyskytuje zvláštní hlasité „hvízdnutí“ (H). Tento zvuk zvyšuje energetické nároky, je nápadný a přitahuje pozornost predátorů, přesto samičky *E. pustulosus* dávají přednost právě samečkům s nejvýraznějším hvízdnutím. Fylogenetická analýza ukázala preferenci tohoto behaviorálního znaku i u samiček *E. coloradorum*. Samečci tohoto druhu však hvízdnutí nepoužívají, takže samičí preference musela vzniknout dříve, než se objevil samotný znak. Upraveno podle Rona (2007). (Grafika MM)

(obr. III. 15). Různé laboratorní experimenty, například se samičkami stehlíka amerického (*Carduelis tristis*) nebo koljušky tříostné (*Gasterosteus aculeatus*) ukázaly největší preferenci znaků, které se u samečků normálně nevyskytují, a naznačují tak, že senzorycká úchylka může být poměrně rozšířeným jevem.

Jestliže samec samici neposkytuje žádné dary, nestaví hnízdo ani nepečuje o potomstvo, ale pouze předává svoje spermie, jediné, co samice od něho může získat, je vyšší fitness jejich potomků. Toto vysvětlení, založené na **nepřímé výhodě**, je kontroverznější než předchozí dvě, současně však v posledních dvaceti letech stimulovalo rozsáhlý teoretický i empirický výzkum. V zásadě existují dvě základní teorie vysvětlující kritéria samičího výběru z hlediska nepřímých zisků: teorie sexy synů a teorie dobrých genů.

**Teorii sexy synů** poprvé formuloval R. A. Fisher v roce 1930. Jejím základem je selekce mezi pohlavími (*intersexual selection*), kdy samička preferuje samečky mající určitý znak (někdy je obtížné určit, jestli tomu tak skutečně je: např. u roháče obecného, *Lucanus cervus*, není jasné, zda se samička spáří se samečkem proto, že se jí líbí jeho velká kusadla, nebo prostě proto, že přemohl ostatní samečky). Představme si, že samice páva korunkatého (*Pavo cristatus*) preferují samce s co nejdelším a nejpestřejším „ocasem“ (ve skutečnosti nejde o ocasní pera, ale o prodloužené vrchní ocasní krovky). V příští generaci

budou mít proto samci pera o něco delší než v generaci předchozí. Protože ale samičí preference spočívá ve výběru nejdelšího a nejpestřejšího ocasu a ne ocasu o konkrétní délce, selekce povede k postupné akceleraci jak preference pro daný ornament, tak změny preferovaného znaku. Fisher tento proces označuje jako **neřízený** (*runaway process*). Jeho výsledkem bývá vznik velmi nápadných až extravagantních struktur a ornamentů. Je zřejmé, že takový proces nemůže pokračovat do nekonečna: čím větší nebo nápadnější znak, tím silněji působí přírodní výběr proti jeho nositelům – samec páva by se ve volné přírodě stal snadnou kořistí predátorů. Jakmile se selekční tlak z vnějšího prostředí vyrovná tlaku pohlavního výběru, neřízený proces se zastaví.

Podle Fishera je preference určitého znaku čistě arbitrární. Jestliže synové atraktivního samce po něm zdědí jeho ozdoby, budou i oni úspěšní při reprodukci. Důvodem, proč určitá samice preferuje daný znak a ne jiný, je to, že ho preferují i ostatní samice. Kdyby se nepodřídila „diktátu módy“, její synové by byli pro samičky neatraktivní a jejich fitness (a tím i fitness jejich nekonformní matky) by byla nízká. Působí zde tedy pozitivní frekvenčně závislá selekce. Aby Fisherův neřízený proces mohl fungovat, musí mezi genem pro ornament a genem pro jeho preferenci existovat genetická vazba. Jak ukázaly matematické modely Marka Kirkpatricka a Russella Landeho z 80. let, tato vazba musí být velmi silná. Proč si ale samičky začnou vybírat samečky s určitým znakem a ne s jiným? Darwin se domníval, že u lidí je preferován většinou takový znak, který je v dané skupině rozšířený, například barva kůže. Přestože barva kůže nesouvisí s pohlavním výběrem, Darwinův příklad naznačuje jinou možnost: samice mohou začít preferovat znak, který původně svým nositelům přinášel určitou výhodu z hlediska přírodního výběru. Jinou možností je preference znaku, který napomáhá druhové identifikaci.



Druhou teorií vysvětlující nepřímý zisk samičí preference je **teorie dobrých genů**. Tato teorie říká, že samicemi preferované znaky indikují vysokou genetickou kvalitu svých nositelů. Například samičky sýkory koňadry (*Parus major*) dávají přednost samečkům se širokým podélným černým pruhem na hrudi a bříše. Bylo prokázáno, že synové těchto samečků lépe přežívají zimu. Podobně velikost parohů jeleního samce koreluje s množstvím sušiny v mléce jeho dcer a hmotností jejich potomků při narození. U samečků vlaštovky obecné (*Hirundo rustica*), kterým byla uměle prodloužena ocasní pera, byla zjištěna kratší předkopulační fáze, častější druhé snůšky a celkově vyšší počet vyvedených mláďat. Jiným indikátorem genetické kvality může být symetrie párových znaků (jelení parohy, ocasní pera apod.).

Na přenosu výhodných alel je založena **handicapová teorie** Amotze Zahaviho. Podle této teorie musí preferovaný znak samce znevýhodňovat, aby tak mohl spolehlivě demonstrovat svou genetickou kvalitu. Pokud by tomu tak nebylo, nebyla by tato demonstrace spolehlivá. Například samečci koljušky získávají v době rozmnožování sytě červenou barvu (nejrudější samečci jsou při reprodukci neúspěšnější), tím se však stávají nápadnějšími a tedy častější kořistí pstruhů. Samečci stopkoočky Dalmannovy (*Teleopsis dalmanni*) mají oči umístěny na koncích dlouhých stopek. Samičky dávají přednost samečkům s nejdelšími stopkami a kompetice mezi samečkami probíhá tak, že si vzájemně poměřují rozpětí svých očí, které někdy ještě zdůrazní širokým rozkročením předních končetin. Laboratorní experimenty ukázaly, že geneticky kvalitním samečkům se dlouhé stopky vyvíjejí i ve stresujících podmínkách. Spáření s takovými samečkami tak samičky získávají pro svoje potomstvo kvalitní genetický materiál. Vývoj dlouhých stopek pochopitelně vyžaduje

zvýšené energetické náklady, stejně jako každoroční tvorba jeleních parohů, které rostou rychlostí až 1,8 cm za den. Podle Zahaviho není náhodou, že většina samčích ornamentů je takového charakteru, aby mohla být snadno odhalena každá odchylka od optimálního stavu. Například antilopa vodouška velká (*Kobus ellipsiprymnus*) má v okolí řitního otvoru bílou obrubu, která má u zdravých a dobře živěných kusů pravidelný oválný tvar, zatímco u jedinců podvyživených má tvar nepravidelný a jejich špatná kondice je tak očividná.

Opakující se samičí preference pro určitý samčí znak by však vedla k vyčerpání genetické variability tohoto znaku a tím ke ztrátě výhodnosti volby (přičemž volba by zůstala stejná). Tento problém se anglicky nazývá *lek paradox*. Kdyby ale selekční optimum nebylo v čase stabilní, genetická proměnlivost by mohla zůstat zachována. Taková změna vnějšího prostředí by mohla být zprostředkována například měnícími se genotypy parazitů. Tuto **parazitickou hypotézu** (známou také jako hypotéza zářivých samců, *bright males hypothesis*) publikovali v roce 1982 William Hamilton a Marlene Zuková. Jejím základem je předpoklad, že jedinci se „špatnými geny“ nemohou účinně vzdorovat patogenům. Pohlavní výběr proto bude zvýhodňovat takové znaky, které spolehlivě indikují zdravotní stav nositele. Mezi takové znaky patří pestré peří, pravidelné ornamenty nebo prokrvené struktury (např. krční laloky a hřeben kohouta). Mezi primáty patří k nejbarvenějším druhům mandril (*Mandrillus sphinx*), z hlediska parazitické hypotézy je ale zajímavější uakari šarlatolící (*Cacajao calvus*), žijící v tropických pralesích Brazílie, Peru a Kolumbie. Tato opice má lysý obličej bez pigmentu s hustou sítí krevních vlásečnic těsně pod povrchem kůže. Čím červenější má samec obličej, tím je zdravější a tím vyšší je i jeho reprodukční úspěšnost. Naopak samci postižení malárií, která je v Amazonii běžná, mají obličej nažloutlý. Uakariové žijící v oblastech, ve kterých se malárie nevyskytuje (*C. melanocephalus*, *C. hosomi*), mají celou hlavu černou.

Hypotéza Hamiltona a Zukové je v podstatě variací Zahaviho handicapové teorie, vzhledem k často se měnícímu genetickému složení populací parazitů však nemusí nutně trpět problémem potenciálního vyčerpání variability v populaci hostitele. Podmínkou je úzký vztah mezi geny parazita a geny hostitele (*gene-to-gene relationship*) a cyklické oscilace genotypových frekvencí. Z parazitické hypotézy vyplývá testovatelná predikce, že samci více parazitovaných druhů nebo populací budou zbarvení pestřeji než samci druhů (populací), které jsou ohroženy patogeny méně. Tato hypotéza byla skutečně potvrzena u severoamerických a evropských pěvců i ptáků Nové Guineje a Jižní Ameriky, jiné studie však tento vztah nepotvrdily.

### MIMOPÁROVÉ KOPULACE

Problém monogamních druhů je v tom, že počet dostupných samců s vysokou fitness je omezený. Mít potomstvo s méněcenným samcem je sice lepší, než nemít žádné (totéž platí i pro samce, pokud existuje samčí výběr), přesto by měl přírodní výběr podporovat strategie zvyšující zdatnost potomků. Takovou strategií jsou mimopárové kopulace (*extra-pair copulations*, EPC). Výsledkem je to, že partner se stará o potomstvo, které má jiného biologického otce. Mimopárové kopulace byly nejprve zjištěny u kachen a jiných ptáků, s rozmachem molekulárněgenetických metod se však ukázalo, že rozsah tohoto jevu je poměrně vysoký. Přestože kolem 90 % ptačích a 3 % savčích druhů je sociálně monogamních, zhruba u 90 % druhů byly zjištěny individuální případy EPC. Partnerské nevěry se dopouštějí samci i samice, přesto je ale mezi samčími a samičími EPC rozdíl: samcům jde



o zvýšení *počtu* oplozených samic (zjednodušeně řečeno, každá samice znamená další kopie vlastního genomu v následující generaci), kdežto samicím jde o zvýšení *kvality* potomstva se samcem geneticky kvalitnějším, než je jejich sociální partner. Jinými slovy zatímco samec se EPC dopouští s kteroukoli dostupnou samicí, z hlediska samice by páření s méněcenným samcem postrádalo smysl. Například u rákosníka velkého (*Acrocephalus arundinaceus*) je šířka zpěvního repertoáru korelována s fitness samců; analýzou paternity bylo zjištěno, že u všech pozorovaných EPC měli biologičtí otcové širší repertoár zpěvu než podvedení sociální partneri. Samice tak mimopárovými fertilizacemi zvýšily reprodukční zdatnost svých potomků.

Odhadnout frekvenci mimopárových paternit u člověka je obtížné a výsledky různých studií se liší. Například ve studii z University of Western Australia 28 % mužů a 22 % žen přiznalo mimopartnerský sex. Údaje z Francie, Velké Británie a USA se pohybují mezi 5 a 52 % mimopárových kopulací. Frekvence mimopárových paternit jsou však v západních zemích díky účinné antikoncepci zřejmě o mnoho nižší, kolem 2 %. Rozpětí odhadů je ale poměrně vysoké: například v Michiganu se tato hodnota pohybuje kolem 1,5 % u bělochů, ale více než 10 % u černochů. U amazonských Janomamů byla relativní četnost mimopárových paternit odhadnuta na 10 %, u kmene Himba ze severozápadní Namíbie 17 %. V některých oblastech však toto procento může být mnohem vyšší. Jde zejména o případy, kdy jsou mimopárové paternity podporovány kulturně. Například u indiánů obývajících rozsáhlé území od střední a východní Brazílie (Mehinaku, Kaingang, Araweté, Curripaco, Tapirapé) po Venezuelu na severu (Janomamo, Bari), Peru na západě (Matis) a Paraguay na jihu (Aché) panuje přesvědčení, že každé dítě vzniká v děloze matky kombinací spermií několika otců. Tato představa se označuje jako rozdělitelná paternita (*partible paternity*). Sarah Hrdyová uvádí, že u středobrazílských indiánů Canelů má prakticky každé narozené dítě více než jednoho potenciálního otce. Těchto teoreticky možných otců zpravidla bývá více než 12. Podobně u kmene Aché 60 % mužů ve svém životě strávilo krátkodobá období v polyandrickém svazku, a proto většina žen má děti se dvěma a více otci. Ve všech těchto případech jsou však polyandrické svazky veřejné (často je soulož s více muži součástí veřejného rituálu) a nelze je považovat za klasické EPC. Nicméně bylo ukázáno, že potomci, u kterých bylo známo více potenciálních otců, měli signifikantně vyšší procento přežití než potomci s jedním otcem.

Je zřejmé, že geny samce, který se vzorně stará o cizí potomky, se v následující generaci neobjeví. Je proto logické, že se u samic vyvinula řada strategií, jak dosáhnout EPC (např. bylo zjištěno, že se ženy v období ovulace nápadněji líčí) a u samců, jak jim zabránit (např. hlídáním, trestáním samice, infanticidou). Rozdíl mezi levnými spermii a drahými vajíčky se u člověka promítá i do rozdílu v žárlivosti: ženy budou více náchylné tolerovat fyzickou nevěru partnera než muži a naopak jim bude více vadit duševní spříznění s cizím mužem (které může vést k jejich odchodu). Smysl je zřejmý: zatímco pro ženy je důležité zajistit si stabilní přísun dostatečného množství zdrojů ze strany partnera, muži se snaží maximalizovat pravděpodobnost, že jsou biologickými otci dětí v jejich péči, protože péče o cizí potomky je pro ně evoluční „sebevraždou“.

## POHLAVNÍ VÝBĚR U ČLOVĚKA

Jak už bylo zmíněno, Darwin považoval celou řadu znaků odlišujících člověka od ostatních živočichů nebo různé skupiny lidí (považované za rasy) navzájem za výsledek působení

pohlavního výběru. Šlo například o barvu kůže, bezsrstost, relativně malou obličejovou část lebky (*splanchnocranium*), mužský vous a dokonce i hýždě khoisanských žen (které, mimochodem, Darwin považoval za nejkrásnější). Barva kůže bývala tradičně používána pro definování lidských ras, ale její odstín má ekologické příčiny. Fylogeneticky původním (ancestrálním) stavem je s největší pravděpodobností tmavá barva, jednak protože ostatní primáti ji také mají a jednak protože je rozšířená v Africe, odkud člověk pochází (kapitola IV). Tmavá kůže chrání proti škodlivým účinkům UV záření, ultrafialové světlo je ale nezbytné pro syntézu vitamínu D, takže ve větších zeměpisných šířkách, kde je množství UV záření méně, trpí lidé s tmavší pleť nedostatkem tohoto vitamínu. Je proto pravděpodobné, že světlá pokožka se vyvinula jako odpověď na tento selekční tlak. Barva kůže má u člověka složitý genetický základ, nicméně korelace s množstvím UV záření je vysoká. Také absence husté srsti má jinou příčinu, přesto nelze říci, že by se u člověka pohlavní výběr nevyskytoval.

Určitou komplikací při studiu pohlavního výběru u člověka je jeho vysoká míra samčích rodičovských investic (*male parental investment*, MPI), v důsledku kterých dochází k výběru i ze strany mužů. Příkladem může být rozšířená preference žen s velkými prsy, štíhlým pasem a širokými boky. Všeobecně se má za to, že štíhlý pas ve srovnání s obvodem hrudníku a boků indikuje mládí (tento poměr se vyskytuje během krátkého období přibližně mezi 15 a 35 lety), zdraví (mužská postava s úzkými boky a tukem na břichu je u žen projevem typicky mužských poruch, například srdečních chorob, naopak velké prsy naznačují dostatek mléka pro potomstvo) a schopnosti bezproblémového porodu (mozek lidského novorozence je relativně k tělu velký). Přestože se ideál ženské krásy v různých kulturách liší a navíc se mění v čase (gotický ideál byl zcela jiný než ideál barokních žen „rubensovského“ typu), relativně štíhlý pas je univerzálním kritériem. Podle některých názorů je i typický ženský způsob ukládání tuků v prsou a na bocích adaptivní odpovědí na výběr ze strany mužů: jde v podstatě o „podvod“, který má muže přesvědčit, že žena je mladá, zdravá a plodná. Výběr partnerky je dále komplikován použitím různých umělých pomůcek (šněrovačky, vycpávky, líčidla), nicméně stále platí, že pro ženu po přechodu bude mnohem těžší přesvědčit muže o svém mládí.

Tento závěr nás vrací k handicapové teorii. Zahavi uvádí jako příklad handicapu pistolníka, který se postaví protivníkovi se založenýma rukama, i když by tasil rychleji, pokud by měl ruce volně spuštěné podél těla, poblíž pouzdra s revolverem. Svým postojem však svému soupeři dává najevo svou nadřazenost a schopnost rychle tasit (pohrdavý úsměv na tváři tento dojem ještě zesílí). Jde o chování analogické „provokacím“ timálie šedé a „stottingu“ gazel (str. 61). K handicapu u mužů můžeme počítat i soutěže s konzumací alkoholu nebo riskování v boji. Sem patří i různé riskantní hry, například hra „na kuře“, kdy proti sobě velkou rychlostí jedou dvě auta – za „kuře“ je považován ten z řidičů, který dříve strhne volant na stranu (alternativní variantou této hry je soutěž, kdo v plné jízdě zastaví auto blíž okraji útesu). Tyto projevy jsou ještě zesilovány sklonem k vychloubačnému líčení vlastních loveckých úspěchů nebo hrdostí na utržená zranění.



### Selekce ve skupině, nebo skupinová selekce?

Často se říká, že evoluce člověka je skupinová. Co to ale znamená? Že člověk a pravděpodobně i jeho předkové žili ve skupinách? Například zebry nebo makrely žijí také ve skupi-

nách a málokoho by napadlo jejich evoluci označovat za skupinovou. Lidská společnost je sice sofistikovanější než hejno makrel, ale society eusociálního hmyzu jsou v tomto ohledu ještě dál. „Sociálnost“ nám sama o sobě příliš neříká. Je proto nezbytné striktně rozlišovat mezi samotným faktem, že populace daného druhu jsou strukturovány do skupin, a evolucí, ve které jsou *skupiny, nikoli jednotlivci, cílem působení přírodního výběru*.

Až do první poloviny 60. let minulého století nebyl tento rozdíl pro evoluční biology příliš zřetelný. Například Darwin předpokládal, že pokud je pro jedince výhodnější žít ve skupině než samotářsky, selekce bude zvýhodňovat (individuálně prospěšné) vlastnosti s tímto způsobem života spojené (tendence ke shlukování, vzájemná pomoc při hledání potravy, obraně nebo péči o mláďata atd.) stejně jako může zvýhodňovat celé skupiny jedinců, kteří se obětují pro dobro celku, na úkor skupin, ve kterých se takoví jedinci nevyskytují. Také pro generace tvůrců neodarwinismu nebyl zásadní rozdíl mezi oběma situacemi patrný nebo se jím zabývali jen okrajově.

Změnu přinesla až kniha britského biologa V. C. Wynne-Edwardse *Disperze živočichů ve vztahu k sociálnímu chování* (*Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*) z roku 1962. Autor v ní přichází s myšlenkou, že vzorce chování, které přinášejí výhodu celé skupině na úkor jednotlivců, se mohly vyvinout pouze tak, že přírodní výběr působí na celé skupiny spíše než na jednotlivé organismy. Jestliže například hrozí přemnožení populace a vyčerpání zdrojů, dochází ke zvýšené emigraci (většinou mladých) jedinců do méně vhodných oblastí, kteří se tak vystavují zvýšenému riziku úhynu nebo snížené pravděpodobnosti úspěšné reprodukce. Podobně organismy většinou nevyužívají celý reprodukční potenciál (tj. mají méně potomků, než jsou teoreticky schopni vyprodukovat) proto, aby bylo minimalizováno riziko přemnožení. V případě akutního ohrožení ze strany predátora vůdčí jedinec varuje ostatní, případně na predátora sám zaútočí a obětuje se tak ve prospěch celé skupiny. Chování těchto jedinců se označuje jako altruistické. Z hlediska reprodukční zdatnosti je **altruismus** definován jako chování, které zvyšuje fitness příjemce (recipienta) a současně snižuje fitness altruistického jedince (donora). Skupiny kooperujících jedinců jsou podle Wynne-Edwardse podporovány selekcí, přestože pro jednotlivé členy je takové chování škodlivé, kdežto skupiny jedinců sledujících pouze svoje individuální zájmy pravděpodobně zaniknou následkem vyčerpání potravních zdrojů nebo jiných důsledků nekooperativního chování. Takový typ přírodního výběru se nazývá **skupinový** (*group selection*) a přestože je původní Wynne-Edwardsova interpretace z dnešního hlediska poněkud idealistická, diskuse o významu skupinové selekce v evoluci dosud nevymizely. Skupinově-selekcionistický přístup je dodnes patrný v tvrzeních, že určitá adaptace se vyvinula „ve prospěch druhu“.

### PŘÍBUZENSKÝ VÝBĚR

Jedním z alternativních vysvětlení vzniku altruistického chování je sdílení společných alel mezi altruistickými jedinci. Přestože je koncepce **příbuzenského výběru** (*kin selection*) nejčastěji spojována s Williamem D. Hamiltonem, Georgem Pricem a Johnem Maynardem Smithem, kteří ji zpopularizovali a matematicky rozpracovali v letech 1963–1964, poprvé se touto myšlenkou zabývá už Darwin ve svém *Původu druhů* a první matematické formalizace se objevily ve 30. letech v pracích R. A. Fishera a J. B. S. Haldaneho.

Princip příbuzenského výběru je jednoduchý: jestliže z rozvodněné řeky zachráníme své dva sourozence, z genetického hlediska je to stejné, jako bychom zachránili sami

sebe. Podle stejné logiky bychom dosáhli téhož záchranou čtyř bratranců nebo sestřenic. Důvodem je skutečnost, že se svým sourozencem (předpokládáme-li, že sdílíme oba rodiče a nejde o jednovaječné dvojče) máme společnou přibližně polovinu alel, se svým bratrancem či sestřenicí čtvrtinu atd. Reprodukční zdatnost zahrnující nejen dotyčného jedince, ale i jeho příbuzné, se nazývá **inkluzivní fitness**.

Příbuzenská selekce byla studována především u tzv. eusociálního hmyzu. Jako eusociální se označuje sociální systém charakterizovaný vysokou mírou dělby práce a nenáhodným rozložením reprodukční úspěšnosti mezi kastami (tj. jen někteří jedinci se rozmnožují). K eusociálním organismům patří zejména blanokřídlý hmyz (Hymenoptera) – mravenci, včely, vosy nebo čmeláci. Pro tuto skupinu je typický tzv. haplodiploidní systém určení pohlaví, kdy samice jsou diploidní (mají dvě sady chromozomů), kdežto samci jsou haploidní (mají jednu sadu chromozomů). Díky této asymetrii je příbuznost mezi dělnicemi 75%, kdežto mezi dělnicemi a trubci pouze 25% (královna sdílí se svými potomky 50 % genů). V této situaci je pro dělnici výhodnější starat se o svoje sestry, než mít vlastní potomstvo. (Ve skutečnosti je královna oplodněna více trubci, takže příbuznost mezi dělnicemi je v průměru nižší než 3/4 a „dobrovolná“ rezignace na vlastní reprodukci je u dělnic vynucována královnou pomocí speciálních feromonů; u některých druhů se dokonce občas některá z dělnic pokusí o naklazení vlastních vajíček, jakmile je však odhalena, je ostatními dělnicemi potrestána.) Nerovnost ve stupni příbuznosti má ještě jeden zajímavý evoluční důsledek: vede ke konfliktu zájmů mezi královnou a jejími potomky, protože dělnice budou mít tendenci alokovat větší péči svým sestrám (tj. na úkor bratrů – trubců), kdežto královna má zájem na alokaci rovnoměrnější. U některých druhů včel a vos existují smíšené kolonie, ve kterých se vyskytuje více královen a všechny dělnice tak nejsou příbuzné. V těchto případech můžeme předpokládat, že pokud dělnice dokážou spolehlivě rozeznávat vlastní sestry, budou jim pomáhat více než dcerám cizí královny. Současné molekulárněgenetické analýzy tuto hypotézu skutečně potvrdily.

Eusocialita se však neomezuje jen na haplodiploidní blanokřídlé. Pravděpodobně nejznámějším příkladem jsou termiti (Isoptera), u kterých jsou obě pohlaví diploidní. Stejně je tomu u dalších eusociálních druhů, například u brouka nosatce *Austroplatypus incompertus* nebo hlodavců rypoše lysého (*Heterocephalus glaber*) a rypoše damarského (*Fukomys damarensis*), jediných známých eusociálních zástupců savců. Socialita je však v živočišné říši poměrně rozšířená.

Podmínky, za kterých bude příbuzenský výběr podporovat altruismus, jsou definovány tzv. **Hamiltonovým pravidlem**, které je dáno nerovností  $rb > c$ . Vyjádřeno slovy, altruismus bude výhodný tehdy, jestliže součin výhody, kterou toto chování přináší celé skupině ( $b$ ), a míry příbuznosti mezi jejími jednotlivými členy ( $r$ ) bude větší než ztráta fitness altruistického jedince ( $c$ ). Například u floridské sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*) mladí jedinci 2–3 roky pomáhají krmit svoje mladší sourozence, pátrat po predátorech a bránit kolonii před sousedními rodinami sojek. Výhoda chování těchto tzv. pomocníků (*helpers*) byla vyčíslena na 14 % a individuální ztráta na 7 %. Při předpokládané příbuznosti mezi sourozenci  $r = 0,5$  se tedy náklady i benefity rovnají, altruismus však může být podporován dalšími ekologickými okolnostmi jako například nedostatkem hnízdních dutin, nízkou populační hustotou snižující pravděpodobnost nalezení vhodného sexuálního partnera apod.



### SKUPINOVÝ VÝBĚR

Příbuzenský výběr je omezen na skupiny jedinců, kteří spolu sdílejí společné geny (přesněji řečeno společné alely). Může selekce působit i ve prospěch skupin jedinců, kteří nejsou vzájemně příbuzní? Tato otázka se v tomto okamžiku nevztahuje na případy vzájemné kooperace při získávání potravy, péči o potomstvo, obraně proti predátorům nebo vetřelcům stejného druhu.

Byla popsána spousta případů, kdy se jedinec chová způsobem, který mu zjevně neprospívá nebo dokonce škodí, zatímco ostatním příslušníkům skupiny toto chování přináší zisk. Typickým příkladem je hlídkující jedinec, který místo aby se spolu s ostatními věnoval hledání potravy nebo odpočinku, sleduje okolí a v případě nebezpečí varuje ostatní, čímž na sebe upoutá pozornost predátora. Gazelí samec, místo aby se dal na útěk, začne vyskakovat současně všemi končetinami do výšky, čímž zjevně zvyšuje riziko, že se stane predátorovou kořistí. Podobně se zachová hlídkující alfa samec timálie šedé (*Turdoides squamiceps*), který letí vstříc letícímu dravci.

S těmito a mnoha dalšími příklady „sebeobětování“ se můžeme setkat v řadě publikací. Je toto chování skutečně tak nesobecké? Vezměme si jako příklad hejno vrabců, které se krmí na zemi. Jakmile některý z ptáků zpozoruje nebezpečí, vydá hlasitý signál a hejno se ukryje na nejbližším stromě. Jaká jsou rizika pro varujícího jedince? Pro letícího dravce bude pravděpodobně obtížné přesně lokalizovat zdroj zvuku, nehledě na obtížnost vytipování potenciální kořisti v letícím hejnu. Jestliže hlídač při hlídce sedí na stromě, je na tom ještě lépe, protože je vlastně už předem v bezpečí.

Tim Clutton-Brock se svými spolupracovníky mnoho let sledoval několik skupin surikat (*Suricata suricatta*) v africké poušti Kalahari. Surikaty jsou drobné promykovité šelmy, které žijí v soustavě nor ve skupinách průměrně o 20 jedincích. Tím, že se v kolonii většinou rozmnožuje pouze dominantní pár (mláďata jiných samic jsou zpravidla zabita nebo je březí samice z kolonie vyhnána) se surikaty blíží eusociálnímu způsobu života. Typické je pro ně hlídkování některých jedinců v době, kdy ostatní hledají potravu, odpočívají nebo si hrají. Clutton-Brockův výzkum ukázal, že u surikat se strážci střídají, ale na hlídku jde vždy pouze ten jedinec, který se už dostatečně nasytil a při strážení vlastně pouze tráví. Kromě toho vždy hlídkuje v blízkosti nory a při spatření nebezpečí sice varuje ostatní, ale sám reaguje jako první a je tak oproti ostatním ve výhodě.

Zcela jiná situace existuje u timálie šedé z Arabského poloostrova. Timálie jsou vysoce sociální a většinu činností provádějí společně, vzájemně se čistí, dávají si dary a někdy spolu dokonce soupeří o výsadu pomáhat jiné timálii. Obvykle se rozmnožuje pouze dominantní pár a ostatní pomáhají sedět na vejcích a krmit mláďata. Po většinu času je skupina střežena alfa samcem, jen občas nahrazeným beta samcem, který je ovšem ze svého místa vyhnán hned, jak se vedoucí jedinec nasytí. Mnohaletý výzkum A. Zahaviho z univerzity v Tel Avivu ukázal, že fyzikální vlastnosti varovného křiku hlídkujícího samce (varování odlišuje nebezpečí přicházející ze země a ze vzduchu) umožňují přesnou lokalizaci jeho zdroje. Jestliže letící dravec na tento křik nereaguje, samec timálie se mu často dokonce rozletí vstříc.

Podobné „sebevražedné“ chování můžeme pozorovat u některých druhů gazel, například u gazely Thomsonovy (*Gazella thomsonii*) a gazely skákavé (*Antidorcas marsupialis*), jelence ušatého (*Odocoileus hemionus*) či vidloroha amerického (*Antilocapra americana*). Při ohrožení ze strany predátora u těchto druhů často dochází ke zvláštnímu typu skáka-

vého pohybu, při kterém se jedinec odráží vysoko všemi čtyřmi končetinami najednou. Toto chování, anglicky označované jako „stotting“, bylo tradičně vysvětlováno jako akt altruismu, protože skákající jedinec na sebe upozorní predátora a dá tak příležitost ostatním příslušníkům stáda uprchnout do bezpečí. Jedním z prvních, kdo poukázal na výhodu skákavého chování pro skákajícího jedince, byl Richard Dawkins, který ho vysvětlil jako demonstraci vlastní kondice. Je všeobecně známo, že predátoři loví přednostně slabé a nemocné kusy. Například pro geparda je lov gazel energeticky velmi náročný. Při lovu dosahuje rychlosti až 120 km/h a jeho tělo se při tom silně ohřívá, takže většinou nemůže běžet déle než minutu. Proto i po úspěšném lovu gepard často nejprve odpočívá. Úspěšnost lovu se pohybuje kolem 50 %. Několik po sobě jdoucích neúspěšných pokusů může pro něho mít fatální následky. Je zřejmé, že zaměřit se na dospělé a zdravé kusy je kontraproduktivní a každá gazela demonstrující výbornou kondici tak snižuje pravděpodobnost, že se stane objektem zájmu predátora.

Zahavi ukázal na další důsledek zdánlivě altruistického chování timálie šedé, skákajících gazel a dalších druhů. Signál, který příslušný jedinec vysílá, není namířen jen směrem k predátorovi (vně populace), ale i *dovnitř* populace: dává na odiv svou převahu nad ostatními samci a samicím se prezentuje jako vhodný potenciální sexuální partner. Obecně říkáme, že samec demonstruje tzv. „dobré geny“. Jde o další příklad handicapové teorie (str. 54). V uvedených případech je tímto znevýhodněním riziko predace.

Handicapový princip se týká především pohlavního výběru, nicméně všechny výše zmíněné příklady ukazují, že toto zdánlivě altruistické chování ve skutečnosti svému nositeli pomáhá zvýšit jeho vlastní fitness, v souladu s předpoklady individuální selekce. Proti skupinové selekci však mluví i následná teoretická úvaha. Představme si populaci altruistických jedinců, kteří se různými způsoby obětují pro blaho celku. Ve srovnání s populací sobeckých jedinců má naše populace výhodu a bude podporována skupinovou selekcí. Co se však stane, jestliže se do této skupiny dostane sobecký jedinec? Protože svým chováním zneužívá ostatní příslušníky populace, jeho reprodukční zdatnost bude vyšší než jejich a v důsledku toho se jeho geny (přesněji alela či alely nealtruistického chování) budou v populaci šířit na úkor alel altruistických, až zcela převládnu. Protože jedinci se reprodukují mnohem rychleji a mají vyšší heritabilitu (dědivost) než je tomu u celých populací, individuální selekce bude mít většinou silnější vliv než selekce skupinová. Ta se může výrazněji projevit jen za zvláštních podmínek, například při rychlém střídání extinkce lokální populace a vzniku nové (např. u tzv. „fíkových vosiček“, fíkovnic čeledi Agaonidae) nebo při prakticky nulové migraci – zjednodušeně řečeno, bude-li prospěch skupiny v porovnání se ztrátou jedince vyšší než průměrný počet migrantů v každé generaci.

Na závěr je třeba znovu zdůraznit rozdíl mezi evolucí ve skupině a skupinovou selekcí. Jestliže chování jedince přináší skupině, ve které žije, výhodu, neznamená to automaticky, že je toto chování altruistické, tedy že svému nositeli snižuje fitness. Navíc i v případech, kdy se jedinec v daném okamžiku skutečně altruisticky chová, může být jeho osobní profit pouze posunut na pozdější dobu. To je případ mladých ptáků-pomocníků, kteří pomáhají krmit mláďata *cizích* rodičů. Na rozdíl od sojky křovinné krmící vlastní sourozence zde nejde o zvyšování inkluzivní fitness, ale o výhodu, která se projeví až po určité době, například tím, že mladý jedinec získá teritorium starých ptáků. Jiným vysvětlením může být získání zkušenosti pro budoucí vlastní zahníždění nebo zvýšení sociálního statutu

a kreditu coby vhodného partnera pro reprodukci. Altruistické chování také může být podmíněno tím, že bylo v minulosti nebo bude v budoucnosti opětováno. Takový typ chování se nazývá reciproční altruismus.

### RECIPROČNÍ ALTRUISMUS

Na rozdíl od příbuzenského altruismu, v případě **recipročního (vzájemného) altruismu** je altruistické chování směřováno vůči jedincům, kteří nejsou s altruistou příbuzní. Jak bylo vysvětleno výše, skupinová selekce není příliš pravděpodobným vysvětlením tohoto chování. Jak se tedy mohlo vyvinout a snižuje skutečně zdatnost altruistického jedince? Jestliže se mladý šimpanz věnuje vybírání parazitů ze srsti jiného šimpanze, jde z jeho strany jistě o altruistické chování, byť se snížení jeho fitness může zdát poměrně iluzorní (daný čas by ale třeba mohl věnovat shánění potravy nebo kopulaci). Jeho ochota však není neomezená. Jestliže by se mu ze strany příjemce (nebo obecně jiného příslušníka tlupy) nedostalo v budoucnu stejné pomoci, přestal by se chovat altruisticky. Pokud by tomu tak nebylo, alela pro takovýto bezpodmínečný altruismus by byla záhy z populace vytlačena alelou „sobeckou“.

Jak se může alela pro reciproční altruismus v populaci rozšířit, jestliže v okamžiku svého vzniku se v populaci vyskytují jen původní alely, které takové chování neumožňují? Počítačové simulace ukazují, že jednoduchá strategie spočívající v opakování chování druhého subjektu při předchozím setkání (přičemž počáteční krok je vždy vstřícný), tzv. **půjčka za oplátku** (*tit-for-tat*), je v porovnání s jinými strategiemi velice úspěšná. Nicméně tím, že její první krok je vždy vstřícný, pokud by takovýto jedinec byl v populaci osamocen, jeho altruistické chování by se v konfrontaci s ostatními, sobeckými jedinci nemohlo rozšířit. K tomu je nutná určitá základní prahová frekvence recipročně-altruistické alely v populaci. Té lze dosáhnout například náhodným posunem (driftem) v malé populaci, příbuzenským výběrem (v rodinných skupinkách) nebo tzv. sociální kohezí, při které mají jedinci s podobným (v tomto případě altruistickým) chováním tendenci se sdružovat při současném vyloučení jedinců s jiným (sobeckým) chováním.

Podle počítačových simulací je tedy při dosažení určité prahové četnosti šíření altruistické alely velmi pravděpodobné. Teoretické předpoklady však ukazují, že pokud daný jedinec předem neví, jak se jeho protějšek zachová, je pro něho výhodnější sobecké chování. (I kdybychom vzali v úvahu *vědomé* lidské chování, ani předběžná domluva obou „hráčů“ by je neochránila od pokušení dohodu porušit – historie všech mezistátních či vojenských paktů hovoří sama za sebe.) Tyto závěry jsou podporovány výsledky sociologických testů, při kterých mají testovaní jedinci, pokud odstraníme další vlivy (přítomnost jiných osob, opakování testu atd.), většinou tendenci k nealtruistickému chování. Situace se však může výrazně změnit, jestliže vzájemné altruistické chování oběma „hráčů“ přináší v celkovém součtu neproporční výhodu. Jestliže altruistické chování definujeme jako ztrátu pro dárce a zisk pro příjemce, při recipročním altruismu by se konečné zisky a ztráty obou jedinců měly vynulovat. Takovou situaci označujeme jako hru s nulovým součtem. Při **hře s nenulovým součtem** bude celková bilance obou hráčů buď nižší (tak je tomu např. při rozvodu – i když se v klidu domluvíme na rozdělení majetku a péči o děti, stejně oba ztratíme díky nákladům na soudní poplatek, právníky atd.), nebo naopak vyšší než nula.

Představme si situaci, kdy se šimpanzimu samci podařilo ulovit guerézu (pro náš účel předpokládáme, že ji ulovil sám, přestože lov opic je u šimpanzů kolektivní záležitostí)

a rozdělí se s jiným příslušníkem tlupy, který shodou okolností trpí citelným hladem. Z definice se dárce chová altruisticky, jeho oběť však není příliš citelná, protože celou guerézu by nedokázal zkonzumovat a její zbytek by musel nechat na místě. Předpokládejme dále, že za nějaký čas se situace obrátí a dříve obdarovaný šimpanz nyní pohostí předchozího dárce. I kdybychom uvažovali, že přijatý i darovaný kus potravy budou naprosto identické, přesto bude celkový součet ztrát a zisků nenulový. Proč? Ona asymetrie či nenulovost součtu je dána kontextem: jestliže přijímám v nouzi (kdy mi dar může v krajním případě zachránit i život) a dávám při relativním nadbytku, vzájemně altruistické chování je výhodné.

Dalším faktorem podporujícím reciproční altruismus je čas. I když bude z krátkodobého hlediska nesobecké chování nevýhodné, pokud budeme konfrontováni stále se stejnými „hráči“, přičemž nikdo nebude znát konec „hry“, dříve či později pravděpodobně dojde k tomu, že změníme strategii, aniž bychom se na tomto kroku jakkoli předem domluvili (zopakujme, že předem nikdy nevíme, jak se náš protějšek zachová). Tato situace je podobná strategii „žít a nechat žít“, která je známá především z období Vánoc 1914 na západní frontě 1. světové války. Přestože se velitelství obou zneprátelených táborů tomuto pro ně nežádoucímu chování snažilo zabránit (např. pravidelnou výměnou jednotek z různých bojišť), tato strategie někde přežila i masové nasazení bojových plynů (které ochotu ke strategii žít a nechat žít pochopitelně citelně oslabilo) a udržela se až do změny rovnováhy sil v důsledku vstupu USA do války. (Průběh 2. světové války logicky takovou strategii neumožňoval.)



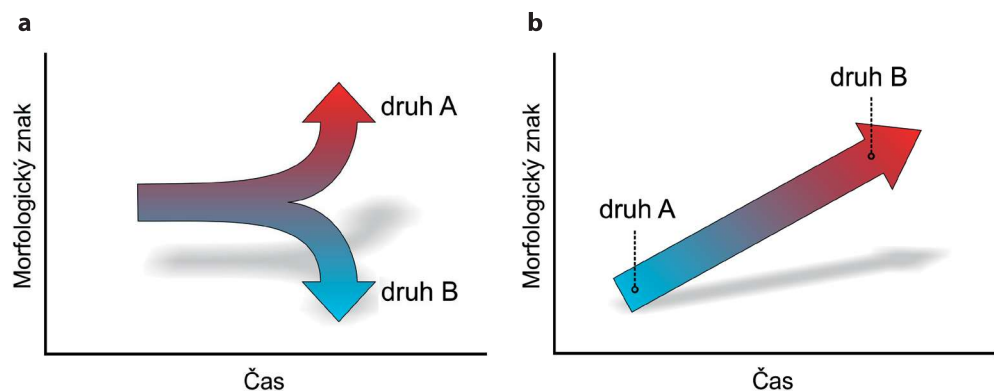
## IV.

# speciace a evoluce na vyšších úrovních

Jedním z nejnápadnějších důsledků evoluce je vývoj druhů neboli **fylogeneze** (z řec. *fylé* = kmen a *genesis* = zrození). Základem fylogenetického vývoje je štěpení evolučních linií – kladogeneze (obr. IV. 1a). Tím se liší od anageneze, při které dochází k vývoji v rámci dané linie bez jejího štěpení (obr. IV. 1b). Vznik nových druhů se nazývá **speciace**. Tento proces tvoří jakési rozhraní mezi dvěma základními evolučními úrovněmi, mikroevolucí a makroevolucí. V tomto tradičním pojetí mikroevoluce zahrnuje procesy a mechanismy probíhající v populacích, makroevoluce probíhá na úrovni druhů a vyšších. Speciační proces začíná v populaci, tj. v rámci stávajícího druhu, s jeho dovršením, tj. vznikem nových druhů, pak ke slovu přicházejí procesy makroevoluční.

### Druh a speciace

Abychom mohli zkoumat, jakým způsobem druhy vznikají, musíme si nejprve říci, co druh vlastně je. Můžeme si také položit otázku, zda druhy vůbec reálně existují. Spory o reálnou existenci druhů měly širší filozofický kontext. Pro **realisty** (z lat. *res* – věc) jsou skutečné jen univerzálie (obecniny – např. člověk, dub, muchomůrka) a jednotlivosti jsou od nich odvozené, jsou pouze jejich konkrétní projekcí. Naopak **nominalisté** (z lat. *nomen* – jméno) považují za skutečnou pouze existenci jednotlivého (např. každého konkrétního člověka, dubu, muchomůrky), kdežto univerzálie jsou jen pouhými jmény,



Obr. IV. 1 Rozdíl mezi kladogenezí (a) a anagenezí (b); při kladogenezi je ancestrální populace rozdělena na dvě populace dceřiné, kdežto při anagenezi dochází pouze k postupné změně bez štěpení linie. Jestliže bychom hodnotili vzorky ze dvou časových úrovní, mohli bychom tuto linii považovat za odlišné druhy. Takové „druhy“ se zpravidla označují jako chronospecies. (Grafika MM)

kterými označujeme skupiny podobných jedinců – proto druhy existují pouze v naší mysli.

Jako argument ve prospěch reálné existence druhů jsou často uváděni Karamové z Nové Guineje. K překvapení amerických ornitologů tito domorodci dokázali rozlišovat téměř stejný počet druhů ptáků, které se v jejich okolí vyskytovaly, jako erudovaní taxonomové. Tato skutečnost nám ale v podstatě neříká nic jiného, než že mozek novoguinejských domorodců je uzpůsoben stejně jako mozek vědců. Navíc taxonomické schopnosti Karamů se omezují pouze na ptáky, které aktivně loví kvůli jejich peří, nehledě na to, že kasuára (*Casuarius casuarius*) považovali za savce, kdežto netopýry naopak za ptáky (tento pohled nepostrádá svou logiku: přestože je kasuár pták, nelétá, zatímco netopýři, byť savci, naopak létají). Podobné selektivní rozlišování druhů nalezneme i u dalšího novoguinejského kmene, u Rufaifů, kteří mají pro savce jen dva pojmy: Hunembe pro malé a Hefa pro velké. Přesto se prakticky všichni systematičtí biologové shodnou, že druhy jsou skutečně existující přirozené organizační jednotky biodiverzity. Hlavní argument je v podstatě stejný jako jeden z argumentů pro existenci biologické evoluce. Ta totiž vytváří hierarchii. S tím, jak vznikají nové druhy, nebude míra odlišnosti mezi nimi stejná – člověk a šimpanz jsou si podobnější než člověk a vlk nebo šimpanz a vlk, protože sdílejí společného předka, který současně není předkem vlka. Společný předek všech tří potom není současně předkem hlemýždě atd. Druhy proto vytvářejí hierarchicky uspořádané shluky, které jsou odrazem postupného vzniku nových druhů. Britský evoluční biolog John Maynard Smith a maďarský teoretický evoluční biolog Eörs Szathmáry nabízí další vysvětlení existence druhů: 1) druhy jsou diskrétními „stabilními stavy“ vytvářenými samoorganizačními vlastnostmi živé hmoty; 2) druhy existují, protože vyplňují diskrétní ekologické niky; a 3) druhy existují proto, že reprodukční izolace mezi nimi je nevyhnutelným důsledkem evoluční divergence.

#### CO JE TO DRUH?

Počet dosud publikovaných druhových definic už dosahuje několika desítek. Problém je v tom, že definice druhu musí být současně *univerzální* i *operační* (tj. prakticky použitelná), přičemž platí, že čím je univerzálnější, tím hůř se dá v praxi použít a naopak.

Historicky nejstarším vědeckým pojetím druhu je **typologický druh**, který vychází z Platonovy představy existence světa idejí. Podle tohoto pojetí je druh třídou jedinců majících stejnou podstatu neboli esenci (proto se někdy nazývá esencialistický druh). Je neměnný v čase a je zřetelně oddělen od jiných druhů. Problémy tomuto pojetí přináší vnitrodruhová proměnlivost a naopak nebere v úvahu existenci druhů, které lze vzájemně jen obtížně odlišit (takové druhy se nazývají kryptické nebo podvojně). Svou podstatou je typologický druh neevoluční. Z těchto důvodů byl postupně nahrazen jinými, evolučními definicemi. Přesto toto pojetí dosud přetrvává v nomenklatorické praxi, založené na přesně daných pravidlech kodifikovaných v mezinárodních nomenklatorických kódech *International Code of Zoological Nomenclature* (ICZN, živočichové), *International Code of Botanical Nomenclature* (ICBN, rostliny) a *International Code of Nomenclature of Bacteria* (ICNB, bakterie a archea). Součástí těchto pravidel je i popis daného (živočišného nebo rostlinného) druhu založený na tzv. typovém exempláři neboli holotypu (určitým ústupkem existenci vnitrodruhové variability je popis typové série, která ji může částečně zachytit).

Pohled na druhy se změnil se vznikem neodarwinismu, kdy na ně začalo být nahlíženo jako na sdílený genofond (*gene pool*), tj. jako na společenství jedinců reprodukčně oddělené od ostatních. Toto pojetí, jehož největšími propagátory byli dva američtí evoluční biologové ruského, resp. německého původu Theodosius Dobzhansky a Ernst Mayr, se označuje nejčastěji jako **biologický druh**. Z mnoha definic biologického druhu je nejznámější Mayrova definice, vymezující druhy jako *skupiny vzájemně se křížících přírodních populací, které jsou reprodukčně izolovány od jiných takových skupin*. Uvnitř druhů tedy probíhá volný tok genů, zatímco mezi druhy k přenosu genetického materiálu nedochází.

Jakkoli je Mayrova definice zejména mezi zoology rozšířená, trpí některými omezeními. Především ji lze aplikovat jen na pohlavně se rozmnožující organismy. Dalším potenciálním problémem je alopatrický výskyt dvou populací (tj. situace, kdy se areály obou populací nepřekrývají, ani nedotýkají). Východiskem by mohlo být umělé zkřížení příslušníků obou populací – tento postup je však problematický, protože řada druhů má v zajetí problémy s reprodukcí nebo naopak se v umělých podmínkách zkříží i s druhy, se kterými by se ve volné přírodě nekřížily. Dalším problémem biologického druhu je jeho omezení na současné populace. Fosilní nálezy, které od sebe dělí statisíce nebo miliony let, nám samy o sobě neřeknou, zda mezi nimi existovala reprodukční izolace. Tím spíše, že zpravidla máme k dispozici pouze neúplné kostry nebo schránky. V těchto situacích jsou proto používána pomocná morfologická nebo genetická kritéria vycházející z předpokladu, že síla reprodukční bariéry mezi druhy roste s jejich genetickou, případně morfologickou divergencí.

Posledním problémem může být hybridizace mezi druhy, které jsou všeobecně považovány za skutečně odlišné (tzv. „dobré druhy“). Tato situace je zvláště nápadná u rostlin, ale ani u živočichů není výjimkou. Současné odhady ukazují, že mezidruhová hybridizace se vyskytuje nejméně u 25 % druhů cévnatých rostlin a 10 % druhů živočichů. Tyto odhady jsou však pravděpodobně podhodnocené, protože hybridní jedinci jsou často detekováni pouze morfologicky, a tedy většinou jen u nápadných druhů (např. kachny, rajky nebo motýli). U rostlin dokonce občas dochází ke křížení jedinců odlišných rodů (např. hloh, muchovník, jablonoň a jeřáb z podčeledi Maloideae). Požadavek absence jakékoli hybridizace je z tohoto pohledu příliš striktní, na druhou stranu připuštění možnosti omezeného toku genů mezi druhy otevírá dveře subjektivním soudům.

Reprodukční bariéry (dříve nepřesně označované jako reprodukčně izolační mechanismy, RIM) mezi druhy můžou mít různou formu. Zpravidla se rozdělují do dvou skupin, buď podle toho, jestli působí před vznikem zygoty nebo po něm (prezygotické a postzygotické), nebo jestli se projevují před kopulací nebo po ní. **Prezygotické** (předkopulační) **bariéry** mohou být buď ekologické (různé habitaty) či sezonní (v obou případech se jedinci vůbec nesetkají), etologické (partneři se setkají, ale nedojde ke kopulaci) nebo mechanické (např. různý tvar genitálií). K prezygotickým bariérám patří i gametická inkompatibilita, která působí po kopulaci (dochází k přenosu gamet, ale ne k oplození vajíčka). **Postzygotické bariéry** se projevují v první filiální generaci nebo v generacích následných ( $F_2$ , zpětná křížení) snížením životaschopnosti nebo plodnosti. S postzygotickou reprodukční izolací je spojeno **Haldaneovo pravidlo**, které říká, že snížená fertilita nebo životaschopnost hybridů se projevuje především u heterogametického pohlaví (u savců samci, u ptáků samice).

Výše zmíněným problémům biologického druhu se snaží vyhnout pojetí **evolučního druhu**, které poprvé formuloval v roce 1961 americký paleontolog G. G. Simpson a v 80. letech modifikovali E. O. Wiley a A. R. Templeton. Jejich definice považuje druh za skupinu populací, které sdílejí společný evoluční osud, popřípadě za linii populací vedoucí od předků k potomkům, která si v čase zachovává mezi ostatními vlastní identitu. Toto pojetí se snaží druhy chápat *vertikálně*, jako linie vyvíjející se v čase. Není proto omezeno na pohlavně se rozmnožující organismy a na druhy, které sdílejí společný čas i prostor. Biologický druh pak může být považován za speciální případ druhu evolučního. Simpsonova, Wileyho i Templetonova definice je tedy univerzálnější, současně ale také hůř prakticky aplikovatelná.

Přestože konkrétní podoba definic jednotlivých autorů evolučního druhu je takřka stejná, mezi Simpsonem na jedné straně a Wileym a Templetonem na straně druhé existuje zásadní rozdíl v pohledu na způsob vymezení druhů a charakter speciace. Simpson připouští existenci tzv. fyletické speciace, jevu spojeného s anagenezí. V důsledku anagenetického vývoje bude současná populace morfologicky i geneticky odlišná od populace na počátku, takže ji někteří budou považovat za odlišný druh (viz obr. IV. 1b). Takový druh se označuje jako *chronospecies*. S *chronospecies* se většinou setkáváme v paleontologii, protože ve fosilním záznamu můžeme zřídka pozorovat nepřerušenu anagenetickou sekvenci. Toto pojetí bylo dříve typické pro studium evoluce člověka, v současnosti však bylo nahrazeno kladistickým přístupem (kapitola V).

#### JAK DRUHY VZNIKAJÍ?

Často se říká, že kdybychom měli stroj času, mohli bychom přímo sledovat fylogenetický vývoj organismů. Tato představa je však mylná. I kdybychom dokázali cestovat v čase, tento vývoj bychom pozorovat nemohli. Sice bychom se setkali s jinými druhy, než jaké známe dnes, ale i ty by nám připadaly neměnné. Důvodem je to, že evoluce a tedy i speciální procesy jsou z hlediska lidského života většinou příliš pomalé, abychom mohli jejich průběh přímo sledovat. Na druhou stranu z geologické perspektivy jsou speciální události příliš epizodické. Vznik reprodukční bariéry mezi dvěma populacemi jejich divergenci urychlí, takže vývoj neprobíhá zcela pozvolně, což některé biology vedlo k představě diskontinuální evoluce.

Způsoby, jakými mohou vznikat nové druhy, můžeme rozdělovat podle různých kritérií, například podle toho, zda ke speciaci dochází náhodně (vlivem genetického driftu), působením darwinovské selekce, pohlavního výběru nebo v důsledku hybridizace. Bouřlivé diskuse byly vedeny i o relativním významu různých typů genetické proměnlivosti, která stojí u zrodu genetické bariéry mezi vznikajícími druhy, především genových *vs.* chromozomových mutací (stazipatrická speciace, speciace polyploidizací). Jinou možností je dělit speciaci podle geografické situace, ve které druhy vznikají. Základním rozdělovacím kritériem je, zda ke speciaci dochází v důsledku rozdělení populace geografickou bariérou, nebo je zachován tok genů. Tyto způsoby pak mohou nabývat různé specifické podoby.

Všeobecně se má za to, že nejrozšířenějším typem je **alopatrická speciace** (z řec. *allos* = jiný; *patris* = vlast, otcina), lépe řečeno její tradiční model, ve kterém je ancestrální populace nejprve rozdělena na dvě nebo více částí geografickou bariérou. Ta zabrání toku genů mezi izoláty, které vlivem náhodných mutací, driftu nebo přírodního výběru postupně



divergují. Vedlejším produktem tohoto procesu je vytvoření reprodukční bariéry mezi vznikajícími druhy. Tento scénář je podobný původní Darwinově představě postupné ekologické divergence – už Darwin však musel řešit otázku, jak může selekce podporovat vznik mezičlánku mezi starým a novým druhem. Tento mezičlánek musí mít nutně nižší reprodukční zdatnost, aby oba dceřiné druhy zůstaly odděleny i po případném opětovném kontaktu. Dnes bychom mohli tento paradox vyjádřit v genetických pojmech: jestliže z původního homozygotního genotypu  $AA$  (druh A) má vzniknout nový druh B, charakterizovaný genotypem  $BB$ , musí populace projít „adaptivním údolím“ s heterozygotním genotypem  $AB$ , který má nižší fitness.

Řešení poskytli T. Dobzhansky a americký genetik Hermann Muller, kteří svůj model založili na vytvoření genetické inkompatibility nejméně dvou genů. Ancestrální druh s genotypem  $aabb$  je nejprve rozdělen geografickou bariérou. V jedné takto vzniklé dceřiné populaci dojde k mutaci  $aAbb$  a později ke vzniku homozygota  $AAbb$ . Protože nová alela  $A$  je plně kompatibilní jak s alelou  $a$ , tak s alelou  $b$ , ke snížení fitness v populaci nedochází. Podobně ve druhém izolátu vzniká nová alela  $B$ , která je také kompatibilní s  $a$  i  $b$ . Díky geografické separaci nemohlo dojít ke kontaktu mezi alelami  $A$  a  $B$ , jestliže se však obě dceřiné populace znovu setkají, budou obě alely vzájemně nekompatibilní a hybridi tak budou mít sníženou fitness a vzniká postzygotická reprodukční bariéra.

Alopatrická speciace je většinou pomalá, existují však výjimky. Při vzniku reprodukční izolace například může hrát zásadní roli pohlavní výběr, protože znaky ovlivňující rozmnožování v alopatrii většinou podléhají rychlé divergenci. V poslední době se také množí důkazy, že podobná divergence a výsledná nekompatibilita mohou vzniknout i v důsledku konfliktu mezi geny. Tento konflikt vede k tzv. závodům ve zbrojení (*arms race*), podobně jako vztah mezi parazitem a hostitelem nebo mezi predátorem a jeho kořistí. Dochází tak k rychlé divergenci stejně jako v případě působení pohlavního výběru. Pokud jsou populace odděleny dostatečně dlouho, může postupně dojít i k rozrůznění jejich ekologických nároků, takže při jejich eventuálním opětovném styku se mohou areály nově vzniklých druhů částečně nebo úplně překrýt.

Jestliže není reprodukční izolace mezi vznikajícími druhy kompletní, jejich případný opětovný kontakt povede ke vzniku **hybridní zóny** (protože k setkání dochází podruhé, po jejich předchozí geografické separaci, označujeme tuto zónu jako sekundární). Přestože nedostatečná reprodukční bariéra umožňuje vznik hybridního potomstva, bude mít toto sníženou fertilitu nebo životaschopnost, a tím bude selekčně znevýhodněno ve srovnání s geneticky čistými příslušníky obou rodičovských populací. Aby nedocházelo ke zbytečným rodičovským investicím do méněcenného potomstva, bude selekce podporovat vznik jakékoli prezygotické bariéry (např. etologické), která takovému nevhodnému křížení zamezí. Původní postzygotická bariéra tak bude zesílena vznikem bariéry prezygotické. Tento jev se proto označuje jako zesílení (*reinforcement*) nebo také Wallaceův efekt a celý model jako **aloparapatriká speciace** nebo speciace zesílením.

Zvláštním typem alopatrické speciace je i **speciace peripatriká**. Stejně jako v případě klasické alopatrie i při peripatrikém způsobu vzniku druhu nedochází k toku genů mezi geograficky oddělenými populacemi. Rozdíl je v tom, že místo rozdělení areálu se z původní populace oddělí malá skupina, která osídlí nové území, například ostrov. Podobně může dojít ke geografické izolaci na okraji areálu druhu v důsledku zmenšení jeho rozsahu. Vzhledem k omezené velikosti této skupiny může dojít k efektu zakladatele

(str. 43) – proto se tento způsob vzniku druhu někdy označuje jako speciace skrze efekt zakladatele (*founder effect speciation*). Jestliže se tato skupina dostane do prostředí, ve kterém je nadbytek potravy a současně absence přirozených nepřátel, selekční tlaky budou zanedbatelné. Představme si malou skupinku „banánových mušek“ octomilek, která se dostane na ostrov plný hnijících banánů. Vzhledem k obrovskému nepoměru mezi velkým množstvím potravy a malým počtem nových konzumentů bude v počáteční fázi síla přírodního výběru prakticky nulová. Za této situace nebudou náhodné změny vyvolané snížením efektivní velikosti populace selekcí eliminovány a mohou tak být v populaci fixovány. Tento stav se následně zakonzervuje rychlým populačním růstem (viz historii ostrova Tristan da Cunha, str. 44). Genetické změny v důsledku efektu zakladatele mohou být rychlé, a proto je tento způsob speciace většinou znatelně rychlejší než klasická alopatriká speciace. Proto bývá často zmiňován v souvislosti s teorií přerušovaných rovnovah. Peripatriká speciace je typická pro ostrovní organismy, například pro octomilky rodu *Drosophila* na Havajských ostrovech. Přestože peripatriká i alopatriká speciace sdílí stejnou prostorovou dispozici (geografickou separaci), zásadně se liší svým dopadem na fylogeografickou historii populací: zatímco peripatriká speciace je spojena s *disperzí* populací, alopatriký typ je v podstatě *vikariantní* (tj. mateřská populace se rozpadá na dvě dceřiné bez populačních migrací).



Vznik nových druhů vyvolaný gradientem vnějšího prostředí se označuje jako **parapatriká speciace**. Protože k němu dochází bez fyzické separace divergujících populací, je tento typ v podstatě sympatriký (viz dále). Jestliže je areál původní populace ekologicky heterogenní, v jedné části areálu bude selekce podporovat jednu alelu (popř. jeden genotyp) a v druhé části jinou alelu (genotyp), takže i přes neustálý vzájemný kontakt bude tok genů mezi oběma částmi omezený. Ekologický gradient tak vyvolává gradient genetický. V místě nejstrmějšího sklonu gradientu (např. v místě ekotonu, tj. na styku dvou biotů – třeba mezi lesem a loukou) vzniká primární hybridní zóna. V případě, že je gradient prostředí velmi strmý, může celý proces vyústit až ve vznik odlišných druhů.

Nejvíce diskutovaným způsobem speciace je vznik nového druhu *uvnitř* stávajícího areálu druhu, aniž by došlo k jeho rozdělení geografickou bariérou nebo gradientem prostředí. Právě existence volného toku genů byla příčinou časté kritiky. V poslední době však přibývají teoretické i empirické důkazy, že tato **sympatriká speciace** (z řec. *syn* = spolu, *s*; *patris* = vlast, otcina) není tak nepravděpodobná, jak se dříve soudilo. Jedním z nejméně kontroverzních způsobů, jak mohou vzniknout nové druhy za stálého kontaktu s ostatními příslušníky populace, je **polyploidizace**. Jestliže u některých jedinců dojde ke zdvojení původní diploidní sady chromozomů, vznikne tetraploidní genom. Zmnožené chromozomy mohou pocházet od jednoho druhu – v tom případě jde o autopolyploidii, nebo od dvou různých druhů – potom jde o alopolyloidii. Křížením tetraploidů s původními diploidními jedinci vznikne triploidní potomstvo. Protože tři sady chromozomů nelze během meiózy rozdělit přesně na polovinu, hybridy jsou v důsledku rozsáhlých aneuploidii svých gamet sterilní. Reprodukční bariéra tak vzniká velmi rychle, během jedné generace. Tento jev se vyskytuje zejména u rostlin, kde je důsledek polyploidizace často zesílen jejich fakultativní nebo obligatorní samosprašností, která usnadňuje šíření nové formy v populaci. Mezi živočichy se s polyploidizací setkáváme ve skupinách s nediferencovanými pohlavními chromozomy nebo partenogenetickým způsobem rozmnožování (ryby, obojživelníci).

Mimo polyploidizaci je vznik reprodukční izolace tváří v tvář toku genů složitější. Jednou z možností, jak toho dosáhnout, je změna druhu hostitelské rostliny u fytofágního hmyzu. Nejznámějším příkladem tohoto jevu je vrtule jablečná (*Rhagoletis pomonella*). Navzdory svému jménu vrtule původně parazitovaly na hlohu, ale poté co v první polovině 19. století došlo v Severní Americe k masovému vysazování jabloní, byly některé populace zjištěny také na tomto druhu. Kolem roku 1960 byl zaznamenán další přechod na třešeň, v současnosti parazituje i na hrušni, švestce, růži a dalších rostlinách. Protože jablka dozrávají dříve než plody hlohu, mezi hlohovými a jabloňovými populacemi existuje sezonní (ekologická) izolace. Laboratorní experimenty a molekulární analýzy navíc ukázaly existenci asortativního rozmnožování i některé genetické rozdíly mezi oběma skupinami. Vzhledem ke krátkému časovému intervalu ekologického oddělení populací vrtule se však mezi nimi nestačily vytvořit postzygotické reprodukční bariéry.

K sympatrické speciaci může také docházet v souvislosti s adaptivními radiacemi v novém prostředí. Typickým příkladem takového procesu jsou galapážské Darwinovy „pěnkavy“. V současnosti se na Galapágách vyskytuje 13–14 těchto druhů (ve skutečnosti nejde o pravé pěnkavy, ale o strnadům příbuzné pěnkavky). Už Darwin se domníval, že všechny tyto formy, jakkoli morfologicky i ekologicky odlišné, vznikly pravděpodobně z jednoho druhu, který v novém prostředí postupně začal zaplňovat volné ekologické niky.

Ještě pozoruhodnějším příkladem adaptivní radiace jsou cichlidy z velkých afrických riftových jezer (Malawi, Tanganika, Viktoriino). V každém z těchto jezer se vyvinula obrovská diverzita druhů lišících se potravním chováním, morfologií i systémem párování. Na rozdíl od ostatních dvou jezer je Viktoriino jezero mladší a mělčí (maximální hloubka nepřesahuje 80 m). Vzniklo před 400 000 lety, když byly řeky tekoucí západním směrem zablokovány vzhůru tlačnou deskou zemské kůry. Přesto je toto jezero domovem více než 300 endemických druhů cichlid. Jezero však ve své historii několikrát zcela vyschlo, naposledy před 17 300 lety, takže ke vzniku všech současných druhů cichlid muselo dojít až po jeho novém zalití před 14 700 lety (některé prameny uvádějí dokonce 12 000 let). Tento extrémní scénář byl zpochybněn s tím, že některé druhy přežily v satelitních tůních, navíc molekulární analýzy datují nejstaršího společného předka dnešních cichlid kolem 100 000 let. I tak je tempo speciací u této skupiny velmi vysoké.

Na rozdíl od cichlid z velkých riftových jezer, kde se pravděpodobně kombinovaly různé způsoby speciace, cichlidy z malých západoafrických jezer Barombi Mbo (4,2 km<sup>2</sup>) a Bermin (0,6 km<sup>2</sup>) v Kamerunu pravděpodobně vznikly čistě sympatricky. Tato jezera se vytvořila v cylindrických kráterech vyhaslých sopek a v současnosti jsou zcela izolována od okolního říčního systému. Oba krátery jsou homogenní a kolísání hladiny nemohlo vést k rozdělení rybích populací. Přesto Barombi Mbo obývá 11 a Bermin devět druhů cichlid. Tyto druhy jsou monofyletické a jejich společný předek žil přibližně před 10 000 lety. V obou případech se nejprve oddělily druhy pelagické, živící se planktonem, od bentických, hledajících potravu v substrátu.

I u jiných druhů ryb dochází, navzdory absenci vnitřních geografických bariér, k rozdělení populace na formy žijící u dna a formy žijící poblíž hladiny. Toto ekologické odlišení postupně vede i k morfologické divergenci a reprodukční izolaci. Popsaný proces může probíhat podobným způsobem současně ve více jezerech a bývá proto někdy označován jako **paralelní speciace**. Při adaptivních radiacích hraje tedy důležitou roli přírodní výběr, ten ale může být dále zesílen působením pohlavního výběru. To je případ právě afrických

cichlid. Bohužel se zvyšujícím se znečištěním Viktoriina jezera a z něho plynoucím zkalením vody dochází k tomu, že samice nedokážou spolehlivě identifikovat samce svého druhu a protože vzhledem k extrémně krátké existenci všech druhů se mezi nimi nestačila vytvořit účinná postzygotická bariéra, většina druhů se může vzájemně křížit za vzniku plodného potomstva.

Nové druhy mohou vznikat také křížením mezi dvěma blízkce příbuznými druhy. Hybridní genom takto vzniklých jedinců může svým nositelům přinášet výhodu, která jim umožní kolonizovat nové habitaty. U rostlin je tato **hybridní speciace** zpravidla spojena s alopolyploidizací. Odhaduje se, že 2–4 % všech druhů kvetoucích rostlin a 7 % kapradin vzniklo tímto způsobem. Z hlediska lidské historie stojí za zmínku, že mnoho zemědělských plodin (např. pšenice) je hybridního původu. Jestliže hybridizací nedojde ke zvýšení počtu chromozomů, hovoříme o homoploidní hybridní speciaci. Tímto způsobem vznikla například řada druhů slunečnic (*Helianthus*), typičtější je však u živočichů, především u hmyzu a ryb. Mezi příklady prokazaného nebo domnělého hybridního původu patří motýli rodu *Lycaeides* a *Heliconius*, některé cichlidy, pravděpodobně i chaluha velká (*Stercorarius skua*), ze savců křížením vlka a kojota zřejmě vznikl americký poddruh vlka *Canis lupus rufus*.

## Tempo makroevoluce

### VZTAH MIKROEVOLUCE A MAKROEVOLUCE

Podle neodarwinistické teorie také evoluce na vyšších úrovních probíhá postupnou akumulací drobných změn, nikoli náhlým vznikem zcela nových forem. Makroevoluční procesy lze proto vysvětlovat na základě stejných principů jako procesy na úrovni populací. Tento názor byl některými biology – především paleontology – kritizován. Podle nich je syntetická teorie příliš úzká, extrapolacionistická a redukcionistická. Makroevoluce je ve skutečnosti od mikroevoluce oddělena a řídí se vlastními zákonitostmi. Stephen Jay Gould dokonce prohlašoval, že neodarwinismus je „svržen z trůnu“ a je „efektivně mrtvý“. Podle něj stejně jako jsou jednotlivé organismální úrovně vzájemně hierarchicky uspořádány – podobně jako ruské dřevěné panenky „matrjošky“ – tak i každá z těchto úrovní je svým způsobem autonomní a řídí se vlastními mechanismy.

Vyžadují skutečně makroevoluční změny vlastní mechanismy, kvalitativně odlišné od mikroevolučních? Podívejme se například na notoricky známou evoluci koní. Tato evoluce je velice dobře doložena rozsáhlým fosilním záznamem. Vývoj této skupiny byl tradičně zmiňován jako příklad trendu od malých druhů (*Eohippus*) ke stále větším formám až po současné koně, osly a zebry. Tento trend byl vyvolán vznikem rozsáhlých stepí, a tím i přechodem ke spásání trávy (*grazing*). Kromě prodlužování končetin a redukce prstů tak docházelo i ke zvyšování korunek molárů, protože trávy obsahují vysoké procento křemičitanů, které silně obrušují zubní sklovinu. Ovšem jak už poukazoval G. G. Simpson, během evoluce této skupiny docházelo k opakovaným přechodům od spásání trávy zpět ke konzumaci měkkých listů a ovoce (*browsing*). Vztah mezi velikostí zubů a přijímanou potravou nám umožňuje vyjádřit tempo evoluce koní jako rozdíl logaritmu velikosti stoliček vztažený na časový interval oddělující srovnávané druhy. Jestliže budeme brát v úvahu působení usměrňující selekce, k vysvětlení morfologických změn stoliček stačí frekvence výhodných mutací způsobující v každé generaci dvě selektivní



smrti na milion jedinců. (Podle teorie přírodního výběru vede nová výhodná mutace ke snížení relativní fitness ostatních příslušníků populace, které se může projevit tím, že se někteří méně zdatní jedinci nerozmnoží a z genetického pohledu tak vlastně zemřou.) Dokonce i pouhý náhodný genetický drift by tento vývoj dokázal vysvětlit, pokud by efektivní velikost populace nepřesahovala  $10^4$  jedinců.

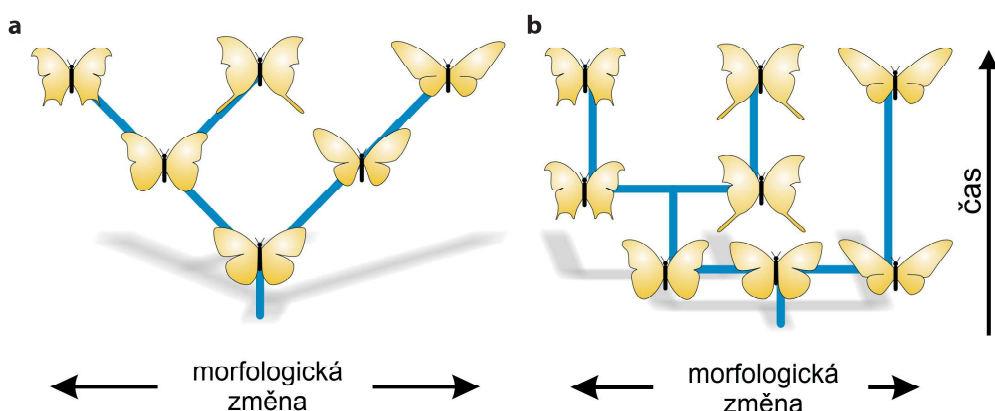
Uvedený příklad není zdaleka ojedinělý, k podobným závěrům bychom mohli dojít i u jiných, méně známých fosilních skupin. Podobně i evoluci všech druhů Darwinových pěnkav můžeme, při známém stáří Galapág, vysvětlit běžnými mikroevolučními mechanismy. Aniž bychom *a priori* odmítali existenci specifických makroevolučních mechanismů (např. poněkud kontroverzní druhové selekce), přinejmenším u nejnámějších skupin probíhal jejich vývoj v souladu s neodarwinistickými principy.

### PŘERUŠOVANÉ ROVNOVÁHY

Jednotkou evolučního tempa odhadnutého z paleontologického záznamu je 1 darwin. Ten je definován jako změna znaku mezi dvěma časovými horizonty,  $x_1$  a  $x_2$  ( $\ln x_1 - \ln x_2$ ), o faktor  $e$  za 1 milion let. Z hlediska rychlosti Simpson evoluci rozděloval na tachytelickou (rychlou), horotelickou (střední, např. zmínění koně) a bradytelickou (pomalou). Podle něho horotelické tempo v evoluci naprosto převládá (kolem 90 %). To znamená, že extrémně rychlé změny i případy, kdy po dlouhá období u některého druhu nezaznamenáváme žádné změny, jsou vzácné a v evoluci nemají zásadní význam.

Proti tomuto názoru vystoupili američtí paleontologové Niles Eldredge a S. J. Gould, kteří v roce 1972 publikovali svou **teorii přerušovaných rovnovah**. Podle ní se druhy po většinu své existence prakticky nemění a tato období, označovaná jako **stáze**, jsou jen občas přerušena geologicky velmi krátkými periodami rychlých speciací spojených s výraznými morfologickými změnami (obr. IV. 2b). Eldredge s Gouldem postavili svou teorii do protikladu k pozvolné a kontinuální evoluci probíhající konstantním tempem, kterou označovali jako **fyletický gradualismus** (obr. IV. 2a) a kterou spojovali s Darwinovou teorií. S takovým charakterem evoluce se podle nich nikde ve fosilním záznamu nesetkáváme a tento nesoulad teorie s reálnými daty nelze vysvětlit jejich fragmentaritou.

Teorie přerušovaných rovnovah si rychle získala mnoho příznivců (zejména paleontologů), ale i odpůrců (hlavně evolučních genetiků). Široká publicita, které se teorii dostalo – především díky Gouldovým popularizačním schopnostem –, vedla i k některým chybným interpretacím a nejasnostem, které okolo ní vládly. Týkalo se to například rychlosti přerušování stází, mechanismů ovlivňujících obě evoluční fáze i vztahu přerušovaných rovnovah ke kontroverzním teoriím, jako byl Goldschmidtův saltacionismus. Americký genetik německého původu Richard Goldschmidt propagoval myšlenku velkých mutací (makromutací), které vedou ke vzniku tzv. „nadějných monster“, a tedy k rychlým změnám mezi velkými skupinami organismů. Právě dočasný příklon k této teorii byl příčinou toho, že punktualistická změna stáze byla často považována za náhlý skok probíhající naráz, v jediné generaci. Z tohoto důvodu byla proto Eldredgeova a Gouldova teorie kreacionisty interpretována jako popření darwinovské teorie evoluce (tento závěr je poněkud kuriózní, vezmeme-li v úvahu, že Gould patřil k nejagilnějším zastáncům evolucionismu). Punktuacionismus sice přesně nespecifikuje, jak dlouho trvá přechod z jedné stáze ve druhou, ale jeho zastánci většinou uvádějí rozmezí 50 až 100 tisíc let. Přestože jsou přechodné formy na úrovni druhů poměrně vzácné, na vyšších úrovních jsou běžné.

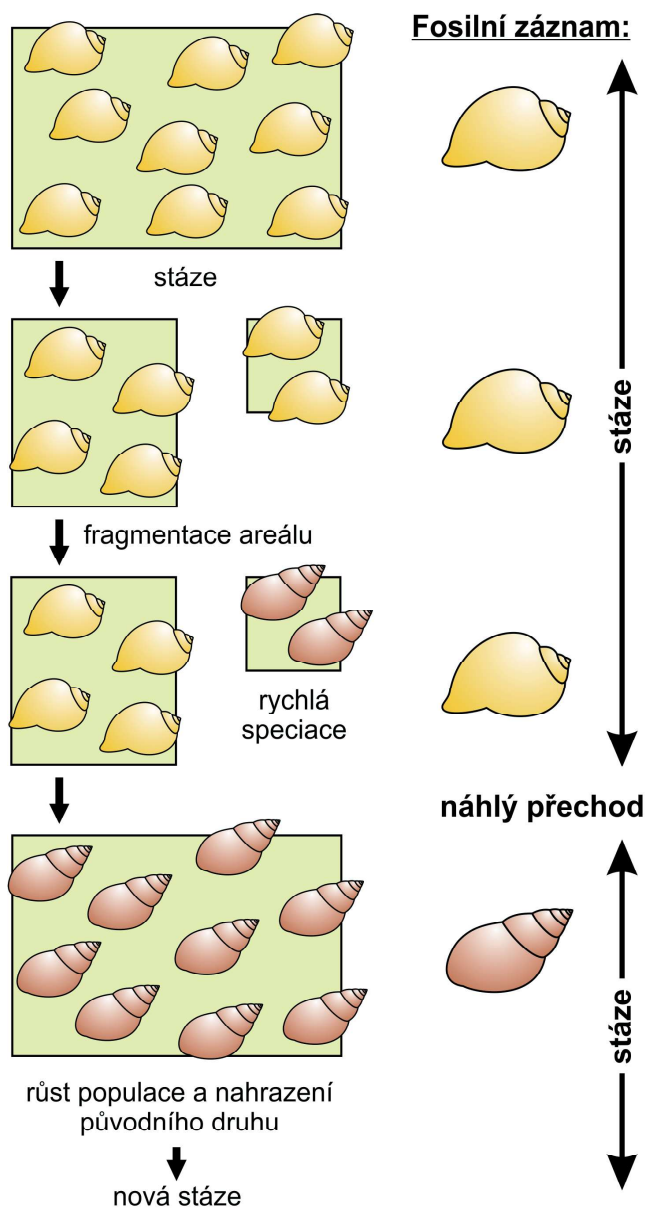


Obr. IV. 2 Schematické znázornění fyletického gradualismu (a) a přerušovaných rovnovah (b). Na rozdíl od gradualistického vývoje se podle puntuacionistického modelu druhy po většinu své existence nacházejí v období stáze, kdy se prakticky nemění. Tyto stáze jsou čas od času „přerušeny“ rychlými genetickými a morfologickými změnami doprovázenými vznikem nových druhů. (Grafika MM)

Někteří kritikové přerušovaných rovnovah poukazují na to, že je obtížné tuto teorii jako celek hodnotit, protože postupně prošla několika změnami. Týká se to především vysvětlení příčin a mechanismů „přerušovaného“ charakteru evoluce. Teorie původně vycházela z tehdy převládající představy alopatrické speciace, při jejím zveřejnění modifikované na speciaci peripatrickou. Protože podle tohoto modelu nové druhy vznikají rychle v malé izolované populaci, je pravděpodobnost zachycení tohoto vývoje ve fosilním záznamu velmi malá. Průběh tohoto procesu je ilustrován na obr. IV. 3. Jestliže v důsledku redukce populační hustoty dojde na okraji areálu druhu k oddělení malé skupinky jedinců, může v ní dojít k rychlé genetické změně. Protože se tento proces odehrává na velmi malém území mimo hlavní areál druhu, ve fosilním záznamu se s největší pravděpodobností neobjeví. Jakmile se vlivem zlepšených podmínek začne izolovaná populace nově vzniklého druhu rozrůstat, může nahradit druh ancestrální na jeho původním území. Tento proces, z geologického hlediska sice velmi rychlý, přesto postupný a trvající mnoho generací, se v paleontologickém záznamu projeví náhlým přechodem jednoho druhu ve druhý (viz obr. IV. 3 vpravo).

Když byl koncept peripatrické speciace podroben kritice ze strany populačních genetiků jako málo pravděpodobný, Gould se začal přiklánět k makromutacím. Tyto změny teorie kritizuje mj. filozof vědy Daniel Dennett, který poukazuje na Gouldovy časté přechody mezi revolučními a tradičními neodarwinistickými postoji. Richard Dawkins ve své knize *Slepý hodinář* (*The Blind Watchmaker*) rozebírá jiný problém teorie přerušovaných rovnovah. Fyletický gradualismus, jak je jejími zastánci prezentován, je podle něho jen „karikaturou darwinismu“. Je pravda, že Darwin, ve snaze vymezit svou teorii vůči kreacionismu a katastrofismu, zdůrazňoval evoluci kumulací drobných změn bez skoků, přičemž tato kumulace pokračuje kontinuálně i na vyšších úrovních. Avšak už v prvním vydání *O původu druhů* Darwin píše, že „[d]ruhy různých rodů a tříd se neměnily stejným tempem nebo ve stejné míře“, a jako příklad uvádí existenci živočichů fosilií starých přes 500 milionů let. Ve čtvrtém vydání z roku 1866 pak uvádí, že období, během kterých se druhy měnily, byla krátká ve srovnání s obdobími, během nichž zůstaly nezměněny. Tím se Darwinova teorie v zásadě neliší od přerušovaných rovnovah. Podle Dawkinse kromě neexistujícího *zcela konstantního* evolučního tempa existuje pouze jediná alternativa, tempo proměnlivé. To se může měnit buď v diskrétních krocích (puntuacionismus), nebo pozvolna. Zastánci druhého přístupu se domnívají, že evoluční rychlosti mohou být značně proměnlivé,

Obr. IV. 3 Model peripatrické speciace. Z populace je díky fragmentaci areálu oddělena malá skupina jedinců, izolovaná od ostatních. Díky malé velikosti a geografické izolaci dojde v periferní populaci k rychlé speciaci. Jakmile se vnější podmínky opět zlepší, populace mohou opět expandovat, takže se oba izoláty dostanou do kontaktu. Jestliže je nový druh kompetičně zdatnější než druh původní, může ho v jeho původním areálu nahradit. Protože je tento proces z geologického hlediska velmi rychlý a navíc omezený na malou lokální populaci mimo hlavní areál druhu, v paleontologickém záznamu ho s velkou pravděpodobností budeme vnímat jako dvě statická období bez výrazných změn, přerušena rychlou záměnou jednoho druhu za jiný. (Grafika MM)



od velmi rychlých po velmi pomalé až nulové. Stáze jsou tedy pouze extrémním případem velmi pomalé evoluce. Paleontologická data skutečně obsahují jak případy graduálního vývoje, tak vývoje, jehož charakter je spíše přerušovaný. U některých linií dokonce vidíme střídání obou způsobů. Debata je však stále vedena o relativním rozsahu a evolučním významu stází. Za moderní genetickou variací puntuacionistického konceptu stáze lze považovat teorii zamrzlé evoluce pražského parazitologa Jaroslava Flegra.

Vztah mezi přerušovanými rovnovahami a pozvolnou evolucí si můžeme ilustrovat na následujícím příkladu. Představme si, že se mozek předchůdců člověka zvětšil za 200 tisíc let o 100 cm<sup>3</sup> (pro jednoduchost dále předpokládejme, že tento trend byl lineární).

Tato změna je velmi výrazná, tím spíš, že z geologického hlediska je uplynulé období zanedbatelné. Jestliže budeme uvažovat generační čas 25 let, pak toto období odpovídá v průměru 8 000 generací. Lidský mozek by tedy rostl rychlostí  $0,0125 \text{ cm}^3$  za generaci. Lidský mozek by tedy rostl rychlostí  $0,01 \text{ cm}^3$  za generaci, přestože ve fosilním záznamu bychom pravděpodobně zachytili pouze náhlý přechod k druhu s větším mozkem.

Teorie přerušovaných rovnovah byla aplikována i na evoluci lidského jazyka. Pomocí fylogenetických metod bylo zjištěno, že puntuacionistické změny hrají důležitou roli v obdobích odštěpení nového jazyka z jazyka původního. Novozélandský antropolog Quentin Atkinson se svými kolegy analyzoval slovní zásobu u tří hlavních jazykových skupin, bantuské, indoevropské a austronéské, a ukázal, že 10–33 % celkových rozdílů ve slovníku mezi nimi vzniklo náhlými změnami spojenými s jazykovým štěpením. Tento výzkum odhalil obecnou tendenci ke zrychlenému tempu evoluce u rodících se jazyků, pravděpodobně v důsledku lingvistické varianty efektu zakladatele nebo snahy vybudovat odlišnou sociální identitu.

Přestože přinejmenším některé aspekty přerušovaných rovnovah zůstávají kontroverzní, tato teorie vyvolala mnoho zajímavých otázek o makroevoluci. Především je to problém stáze: zatímco vysvětlit rychlou evoluci zpravidla není těžké, objasnit, proč je evoluce někdy tak pomalá, je obtížnější. K vysvětlení stáze uvnitř druhových linií byly navrženy tři hypotézy. Ve své původní práci z roku 1972 Eldredge a Gould navrhovali existenci **vnitřních genetických** nebo **ontogenetických omezení**, která by se projevila nedostatkem genetické proměnlivosti nebo příliš silnými genetickými korelacemi, které by znemožnily nezávislý přechod znaků na nová optima (na podobném principu je založena i výše zmíněná Flegrova teorie „zamrzlé evoluce“). Přestože tato omezení mohou v evoluci hrát důležitou roli, nedokážou vysvětlit stázi mnoha kvantitativních znaků, které jsou téměř vždy geneticky variabilní a pouze slabě vzájemně korelované.

Může se zdát, že selekce nemůže podporovat stejný stav znaku miliony let, kdy se abiotické i biotické faktory prostředí mohou radikálně měnit. Tak tomu bylo například při střídání glaciálů a interglaciálů během pleistocénu, kdy docházelo k opakovaným změnám areálů druhů i interakcí mezi nimi. Avšak „efektivní prostředí“ druhů mohlo být mnohem konstantnější, než bychom očekávali, v důsledku areálových posunů ve směru změny prostředí. Tento jev se nazývá **sledování habitatu** (*habitat tracking*). Příkladem mohou být masové přesuny střeoevropských druhů do jižních refugií během zalednění a zpětný pohyb v dobách meziledových. Druhy jsou tak vystaveny stálému vlivu stabilizující selekce, která znaky udržuje beze změn.

Třetí hypotézou snažící se vysvětlit existenci stázi je **krátkodobá místní divergence**: k velké adaptivní změně může dojít v lokální populaci – protože je ale příliš rychlá a prostorově omezená, nemusí se ve fosilním záznamu projevit. Z toho vyplývá, že dlouhodobá evoluční změna je pravděpodobnější v relativně stabilním prostředí než v prostředí, které podléhá častým změnám. Tento kontraintuitivní závěr je v souladu s řadou paleontologických nálezů a především se skutečností, že dramatické klimatické fluktuační období pleistocénu bránilo speciaci a stálým adaptivním fenotypovým změnám. Například přestože před pleistocénem došlo k enormní diverzifikaci mnoha skupin brouků, fosilní čtvrtohorní druhy jsou díky sledování habitatu takřka identické s dnešními (naopak u savců vedla izolace v jižních glaciálních refugiích ke vzniku nových druhů).



## Vznik makroevolučních novinek

Vyšší taxonomické jednotky (vyšší taxony), například kmeny, jsou většinou charakterizovány zásadními rozdíly v celkovém stavebním plánu (něm. *Bauplan*). Jak k takovým změnám může dojít? Může přírodní výběr podporovat vznik složitých adaptivních systémů postupnými drobnými kroky, jestliže každá změna znamená ztrátu jeho funkčnosti? Biologové už dlouho vědí, že změny v raných fázích individuálního vývoje mají větší dopad než změny pozdější. To ukazuje na zásadní význam ontogenetických procesů pro vznik evolučních novinek. Nejprve se však soustředme na otázku, jak mohly přírodním výběrem vzniknout složité znaky, jako jsou komorové oči obratlovců a hlavonožců.

### EVOLUCE SLOŽITÝCH ORGÁNŮ

Jedním z hlavních argumentů odpůrců evoluční teorie je existence strukturně složitých znaků. Podle nich je těžké si představit postupný vývoj 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 podporovány přírodním výběrem. Jestliže například plně vyvinuté křídlo slouží ptákům k letu, pouhý náznak křídla nemůže přinášet žádnou výhodu. Jiným problémem je zdánlivá nutnost současné změny mnoha interagujících součástí nebo okolních tkání. Například jestliže se má prodloužit krk žirafy, musí se současně prodloužit krční obratle, svaly, cévy, nervy atd. To by vyžadovalo vznik mnoha simultánních mutací. Tento názor je samozřejmě z dnešního pohledu naivní, přesto nám ilustruje problém, jak vysvětlit vznik evolučních novinek, které vyžadují koordinovanou změnu mnoha součástí.

Snad nejznámějším příkladem je lidské oko. Především je třeba říci, že inverzní komorové oko člověka se ničím podstatným neliší od očí ostatních primátů. Všechny jeho základní komponenty jsou sdíleným odvozeným znakem (tzv. synapomorfii, viz kapitola V) všech obratlovců, přičemž přechodný stav neznáme. Za druhé, toto oko není svou stavbou zdaleka optimální. Zrakové buňky v sítnici jsou totiž obráceny směrem k jeho povrchu, tj. od zdroje světla, které tak 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. Tyto pohyby jsou nezbytné i kvůli eliminaci tzv. slepé skvrny, která se nachází v místě, kde z oka vystupuje zrakový nerv a kde tudíž světelný paprsek dopadající do tohoto místa nevidíme. Přesto platí, že u systémů vyžadujících interakci mezi mnoha nezávislými komponentami existuje velká pravděpodobnost, že změna některé z nich vyvolá zhroucení celého systému. Je těžké si představit, jak může takový systém vzniknout postupným složením jeho jednotlivých součástí.

Nejprve se vraťme k Mivartově námitce, že částečná forma znaku nemůže svému nositeli přinášet žádnou výhodu, takže tento znak musel vzniknout celý naráz. Jak ale poznamenal J. Maynard Smith, i částečná funkce může poskytnout silnou výhodu ve srovnání s tím, co bylo předtím. Příkladem může být právě lidské oko: i člověk, který je takřka slepý, může stále vnímat světlo a tmu, případně pohyb objektů ve svém okolí, a je tedy na tom lépe, než zcela slepý člověk žijící ve tmě (vzhledem ke své silné krátkozrakosti si toho byl Maynard Smith pochopitelně velmi dobře vědom). Stejně tak jednotlivé kroky evoluce komorového

oka byly výhodné. Některé složky oka, například zrakové pigmenty, vznikly pouze jednou, před radiací živočichů. Složitější formy oka, schopné vnímat objekty, se však vyvinuly 50–100× nezávisle – nejstarší doklady o jejich existenci pochází z období tzv. kambriické exploze před 540 miliony let, kdy došlo k mohutné radiaci mnohobuněčných organismů.

Nejjednodušším zrakovým orgánem je skupina světločivných buněk obsahujících fotoreceptor rodopsin detekující světlo (světločivná nebo oční skvrna). Rodopsiny se dodnes vyskytují a mají stejnou funkci u mnoha druhů, které nemají oči. Biochemická funkce těchto proteinů je tedy velmi konzervativní a jejich odlišné role ve fungování oka jsou dány spíše tkáňovým kontextem než biochemickými rozdíly. V dalším vývoji došlo k obklopení světločivných buněk pigmentovými buňkami schopnými pohlcovat světlo a umožňujících svému nositeli určit, odkud světlo přichází. Fotoreceptorová oblast se postupně vchlípila dovnitř a vytvořila pohárek zaplavený nejprve vodou, potom uzavřený průhlednou rohovkou a vyplněný komorovou vodou a později sklivcem. Nakonec došlo ke vzniku čočky, duhovky a k oddělení rohovky od okolních tkání. Rodopsinové proteiny prošly divergencí a umožnily tak barevné vidění. Všechna tato stadia můžeme nalézt u vymřelých i současných organismů. To samozřejmě nemůže být důkazem, že evoluce oka probíhala popsáním způsobem (oko vzniklo mnohokrát nezávisle na sobě, navíc u některých druhů se vyskytuje současně více typů očí), ale sama existence jednotlivých typů zrakových orgánů u reálných organismů ukazuje, že i „primitivní“ oko přináší vizuální výhodu.

Jestliže se oko vyvinulo tolikrát nezávisle, může to znamenat buď 50–100× silnější argument proti jeho vzniku, nebo naopak to, že jeho vývoj nemusí být tak nepravděpodobný, jak se kritikové evoluční teorie domnívají. Evoluci komorového oka počátkem 90. let 20. století simulovali na počítači D.-E. Nilsson a S. Pelger. Ve svém experimentu vyšli z jednoduchého světločivného orgánu složeného z vrstvy fotoreceptorových buněk uzavřené mezi tmavou vrstvou vespod a průhlednou ochrannou vrstvou nad ní. Kritériem funkčnosti byla zraková ostrost neboli schopnost systému rozlišovat objekty v prostoru. Oko se k tomuto účelu výborně hodí, protože optické vlastnosti mohou být snadno kvantifikovány. V každé generaci byla umožněna náhodná, maximálně 1% změna. Taková změna je dostatečně malá, aby korespondovala s představou evoluce probíhající drobnými postupnými kroky. Jakékoli změny zlepšující ostrost byly zachovány, kdežto změny vedoucí ke zhoršení stavu byly ze systému vyřazeny. Výsledky experimentu byly překvapující. Přibližně po 1000 krocích se objevilo váčkové oko. Potom se začal zvyšovat refrakční index horní průhledné vrstvy, původně sloužící pouze k ochraně, a postupně tak vznikla čočka, jejíž ohnisková vzdálenost nakonec dosáhla světločivné vrstvy na obvodu oční koule. Stadia komorového oka bylo dosaženo přibližně po 2000 krocích. Co vypadalo jako nemožnost, se ukázalo jako možné během relativně krátkého časového úseku. Jak je tento úsek dlouhý? Nilsson a Pelger využili odhady dědivosti a síly selekce a došli k odhadu 400 000 generací. U člověka by to odpovídalo 10 000 000 roků, ale třeba u sýkory koňadry méně než půl milionu let. V každém případě jde o dobu z geologického hlediska extrémně krátkou.

Viděli jsme, že k evoluci složitých orgánů nejsou nutné simultánní změny všech jeho částí. Drobná změna některé z nich vyvolává odpovídající změny jiných částí, podobně jako během ontogeneze růst některé z částí neurální trubice, povrchového ektodermu i mezenchymu indukuje růst v některé ze sousedících tkání atd. Tento evoluční proces se nazývá **koadaptace** (s koadaptací se setkáváme i na jiných úrovních, např. u mutua-

listického typu symbiotického vztahu nebo u skupiny genů, jejichž určitá kombinace alel svému nositeli přináší selektivní výhodu).

Koadaptace však nemůže vysvětlit vznik jiných orgánů či struktur, jako jsou končetiny čtvernožců nebo křídla ptáků. Může zárodek křídla poskytnout ve srovnání s předchozím stavem nějakou výhodu? Tradiční vysvětlení vycházelo z analogie s druhy schopnými plachtit na dlouhé vzdálenosti z jednoho stromu na druhý (např. australské vakoveverky, asijské letuchy nebo velká skupina poletuch). Podle této tzv. arboreální hypotézy předkové ptáků jako například prapták *Archaeopteryx* šplhali pomocí drápů do korun stromů a odtud se klouzavým letem spouštěli dolů. Alternativní, tzv. kurzoriální hypotéza předpokládá opačný vývoj. Podle ní byli předkové dnešních ptáků malé dravé formy běžající po zemi podobně jako kukačka kohoutí (*Geococcyx californianus*), která používá přední končetiny k udržování rovnováhy při pronásledování kořisti. Tomu by odpovídala i skutečnost, že maniraptorři, ze kterých se ptáci vyvinuli, byli rychlími běžci. Mávání předními končetinami mohlo také usnadnit výskoky při lovu nízko letící kořisti. Jiná verze této hypotézy předpokládá, že letky se vyvinuly v důsledku pohlavního výběru, který vedl k vývoji stále delších per a silnějších předních končetin. Proč ale vůbec vzniklo peří? Tradičně se předpokládalo, že původní funkcí peří byla termoregulace. Kromě dromeosaurů, u kterých bylo peří běžné, se primitivní prachové peří vyskytovalo i u mláďat tyranosaura a dokonce i u některých dospělých příbuzných tyranosaurů (např. *Yutyrannus huali* ze spodní křídly). Termoregulační hypotéza byla nedávno zpochybněna s tím, že u některých vymřelých skupin existovala nedokonalá endotermie a současně peří a schopnost letu. Byly proto navrženy alternativní hypotézy, například sociální signalizace (hlavně peří na hlavě a předních končetinách), odstraňování toxických látek pravidelným přepeřováním, pomoc při lovu kořisti nebo při péči o mláďata. Dosud je známo více než 40 druhů opeřených neptačích dinosaurů, tento počet však stále narůstá. Navíc díky velmi nízké pravděpodobnosti zachování peří ve fosilním nálezu lze předpokládat, že existence peří byla alespoň u teropodních dinosaurů velmi rozšířeným jevem.

Změna funkce znaku, který původně sloužil k jinému účelu, se označuje jako **preadaptace (exaptace)**. Například končetiny čtvernožců původně sloužily lalokoploutvým rybám k pohybu po dně, kutikula hmyzu nejprve sloužila jen jako integument a jejím zesílením vznikla vnější kostra, na kterou se upínají svaly, mléčné žlázy savců jsou modifikované potní žlázy atd. Uvádí se také, že k životu ve městech se snáze přizpůsobí druhy adaptované k životu ve skalách (např. kuna skalní, holub skalní).

### OBECNÉ ZÁKONITOSTI VZTAHU ONTOGENEZE A EVOLUCE

Je všeobecně známo, že embrya různých druhů jsou si podobnější než dospělí jedinci. Navíc jak už v roce 1828 upozornil estonský embryolog Karl Ernst von Baer, *znaky charakteristické pro vyšší taxony* (např. skupina Vertebrata – obratlovci) *se během embryonálního vývoje objevují dříve než znaky specifické pro nižší taxony* (např. Mammalia – savci). Například u lidského zárodku se nejprve objevují žaberní štěrby, struna hřbetní (notochord), segmentace a ploutvovité základy končetin, které jsou teprve později nahrazeny nebo modifikovány a objevují se plíce, páteř a pětiprsté končetiny. Tyto poznatky interpretoval německý biolog Ernst Haeckel tak, že „ontogeneze rekapituluje fylogenezi“, tj. že *při individuálním vývoji organismu se opakuje evoluční historie adultních forem jeho předků* (biogenetický zákon neboli zákon rekapitulace). Už na konci 19. století ale bylo zřejmé,

že Haeckelův „zákon“ v příliš mnoha případech neplatí. Přesto však tyto a mnoho dalších embryologických studií odhalily některé obecné evoluční rysy.

**Modularizace a individualizace.** Těla nebo jejich části u mnoha organismů jsou složeny z modulů, které mají odlišný genetický základ, ontogenetické vzorce, umístění a interakce s jinými moduly. Jestliže moduly nemají samostatnou identitu, jsou označovány jako seriálně homologní (jsou-li rozmístěny za sebou podél tělní osy, jako např. obratle), nebo homonymní (pokud nejsou). Důležitým evolučním jevem takovýchto znaků je jejich individualizace. Například zatímco zuby většiny plazů jsou stejné, během evoluce savců došlo k jejich diferenciaci na řezáky, špičáky, zuby třenové (premoláry) a stoličky (moláry). Vznikl tak heterodontní chrup, který se u kytovců sekundárně navrátil k původnímu homodontnímu stavu.

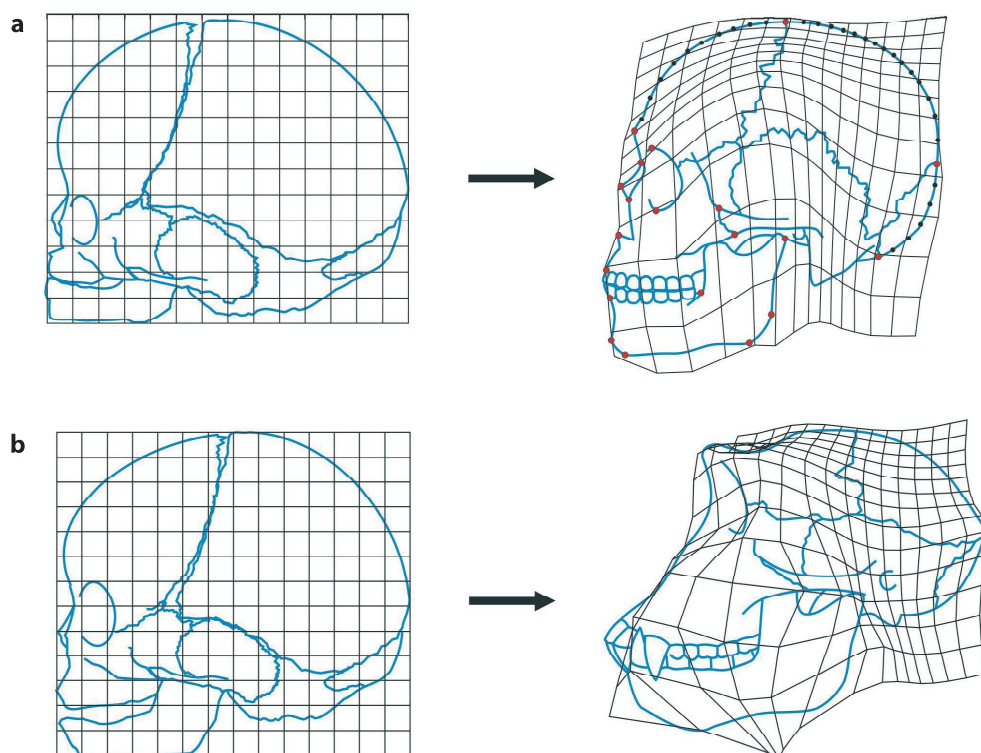
**Heterochronie a alometrie.** Jako heterochronie se označuje změna v časování nebo tempu ontogenetických procesů. Pro heterochronii je důležitý vztah vývoje gonád a somatických tkání. Výsledkem může být buď zvýraznění adultních rysů (**peramorfóza**), nebo zachování juvenilního vzhledu (**pedomorfóza**). K peramorfóze může dojít buď zpomalením vývoje gonád (**hypermorfóza**), nebo naopak zrychlením vývoje somatických znaků (**akcelerace**). Výsledkem hypermorfózy bylo například mohutné paroží vyhynulého obřího jelena *Megaceros giganteus*. Podobně pedomorfí vzhled může organismus získat buď zrychlením vývoje pohlavních žláz (**progeneze**), nebo zpomalením vývoje somatických tkání (**neotenie**). Typickým příkladem neotenie je mlok axolotl mexický (*Ambystoma mexicanum*), který neprodělavá metamorfózu a rozmnožuje se v larválním stadiu. Axolotl je dravý vodní živočich s vnějšími žábry. K metamorfóze u něho ve volné přírodě dochází jen výjimečně, uměle ji však lze vyvolat. Také člověk bývá často považován za výsledek neotenie. K mnoha znakům uváděným jako neotenní patří vysoká, široká a okrouhlá mozkovna bez nadočnicových oblouků, krátká (ortognátní) obličejová část, zahnutá lebeční báze a vertikální pozice *foramen magnum* (obr. IV. 4). V některých případech však bylo neotenicke vysvětlení odmítnuto (např. bezsrstost), navíc u některých znaků člověk vykazuje opačný, peramorfózní trend (relativně dlouhé končetiny, velký nos). Jednotlivé typy heterochronie a způsob jejich vzniku jsou ukázány v tabulce:

|             |              | somatické znaky | gonády     |
|-------------|--------------|-----------------|------------|
| peramorfóza | hypermorfóza | beze změny      | zpomalení  |
|             | akcelerace   | zrychlení       | beze změny |
| pedomorfóza | progeneze    | beze změny      | zpomalení  |
|             | neotenie     | zpomalení       | beze změny |

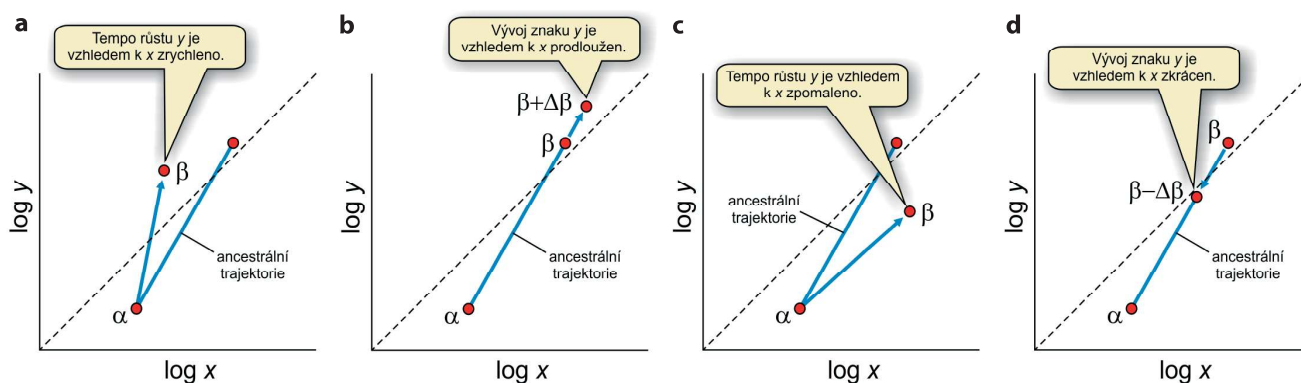
Heterochronie mezi různými tkáněmi téhož organismu vyvolává alometrický růst. Alometrie je definována jako odlišná rychlost růstu různých částí organismu. Vztah alometrie a heterochronie je schematicky znázorněn na obr. IV. 5. Předpokládejme, že parametr  $x$  představuje velikost těla a  $y$  velikost určité tělesné struktury, která začíná růst ve věku  $\alpha$  a končí ve věku  $\beta$ . Peramorfóza i pedomorfóza může vzniknout jak evoluční změnou rychlosti vývoje, tak délkou jeho trvání.

**Heterotopie.** Heterotopie je evoluční změna pozice v organismu, kde dochází k expresi fenotypového znaku. Podobné změny mezi druhy jsou poměrně časté. Například některé





Obr. IV. 4 Srovnání morfologických změn na lebce během ontogenetického vývoje člověka (a) a šimpanze (b). Tyto transformace jsou znázorněny jako tvarové změny pravouhlé sítě superponované na lebku embrya deformovaná tak, aby odpovídala tvaru lebky dospělého jedince. Morfologické změny jsou kvantifikovány pomocí série 20 geometricky homologních bodů (*landmarks*; červené kroužky). Protože tyto body nedokážou zachytit změny na kalvě (lebeční klenbě), byly doplněny o 30 posuvných bodů (*sliding semilandmarks*; černé body). Landmarks i semilandmarks jsou ukázány jen na lebce dospělého člověka. V obou případech je patrný růst obličejové části a relativní zmenšení mozkovny, u člověka je však tento trend méně výrazný než u šimpanze. (Grafika MM)



Obr. IV. 5 Různé případy alometrie vyvolané heterochronickými změnami. Vývoj znaku  $y$  může být ve vztahu ke znaku  $x$  urychlen (a), prodloužen (b), zpomalen (c) nebo zkrácen (d). Výsledkem je buď peramorfóza (a, b), nebo pedomorfóza (c, d); podrobnosti v textu. Upraveno podle Futuymy (2005). (Grafika MM)

druhy hlubinných krakatic mají specializované orgány obsahující svítící bakterie. Toto světlo prochází skrze malé čočky tvořené stejnými proteiny jako oční čočky. Heterotopie je častá u rostlin. Například přestože hlavními fotosyntetickými orgány jsou listy, fotosyntéza může probíhat i v povrchových buňkách stonku kaktusů a dalších sukulentů. U obratlovců se s heterotopií setkáme u tzv. sezamských kostí. U člověka je největší a nejznámější sezamskou kostí česka (*patella*), mnoho dinosaurů mělo osifikované šlachy v ocasu, panda velká (*Ailuropoda melanoleuca*) je zase známá svým „palcem“, který ve skutečnosti není pravým prstem, ale sezamskou kostí, která pandě pomáhá loupat její oblíbený bambus.

### VZNIK MAKROEVOLUČNÍCH NOVINEK

Jednou z klíčových otázek makroevoluce je, jakým způsobem evoluční novinky vznikají, jaký druh genetických změn vyžadují a jakým způsobem se při jejich vzniku uplatňují evoluční mechanismy, jako je například přírodní výběr (čím je makroevoluční novinka složitější, tím méně je pravděpodobné, že při jejím vzniku hrály zásadní roli náhodné procesy). Nejjednodušším způsobem vzniku evoluční novinky je změna funkce genového produktu, který přímo ovlivňuje nějakou důležitou fenotypovou vlastnost organismu jednou nebo několika málo mutacemi. Například změna v biosyntéze enzymu produkujícího určitý pigment může přímo vyvolat změnu zbarvení peří nebo srsti, mutace genu kódujícího trávicí enzym může vést k posunu potravních zvyklostí apod.

Podobně se na vzniku evoluční novinky může podílet i ztráta funkce. Například u některých patogenů se vyvinuly geny, které potlačují vlastní škodlivé účinky na hostitelský organismus. Proč by patogeny měly potlačovat vlastní vliv na hostitele? Jestliže například přenos viru závisí na přežití jeho hostitele, je snížení vlastní patogenity v jeho zájmu. Příkladem evoluce vedoucí k redukci letálnosti je virus králičí myxomatózy. Inaktivace supresorových genů může vést k evoluci nového patogenu. Naopak delece hostitelského proteinu rozeznávaného patogenem může hostiteli poskytnout rezistenci, jako je tomu u delece CCR5-Δ32 poskytující rezistenci vůči viru HIV. HIV využívá protein CCR5 jako koreceptor pro proniknutí do cílové buňky. Delece v genu *CCR5* má sice negativní dopad na funkci T buněk, ale poskytuje ochranu proti viru neštovic i HIV. Důvodem je to, že ztrátou segmentu o délce 32 bp (párů bází; *base pairs*) vzniká nefunkční receptor znemožňující proniknutí viru. Tato alela se vyskytuje u 5–14 % Evropanů, kdežto u Afričanů a Asiatů je vzácná.

Makroevoluční změny mohou vznikat především změnami v regulaci genů. Tyto evoluční změny se ale nemusí omezovat jen na nukleové kyseliny. Příkladem může být nesprávná terminace procesu translace u prionů. Normální formy prionových proteinů (PrP<sup>C</sup>) se vyskytují v nervových buňkách savců, kde pravděpodobně hrají významnou roli při odpočinku a spánku. Priony (PrP<sup>Sc</sup>) jsou aberantními formami těchto bílkovin, které mají odlišnou konformaci. Ta jim poskytuje mimořádnou odolnost vůči různým fyzikálním vlivům i enzymům, které normálně defektní proteiny odstraňují. Druhou důležitou vlastností prionů je jejich schopnost měnit normální proteiny na prionové. Výsledkem je, že priony jsou exprimovány s nejrůznějšími přídatnými sekvencemi, a tím vytvářejí širokou fenotypovou variabilitu. Mezi nejznámější choroby, které způsobují, patří bovinní encefalopatie (BSE) krav, scrapie ovcí a kuru a nová varianta Creutzfeld-Jakobovy choroby u člověka.

Získání nové funkce genu je usnadněno jeho duplikací – protože alespoň jedna genová kopie zachovává původní funkci, můžou se na druhém genu kumulovat změny, aniž by byly eliminovány selekcí. K duplikaci může docházet nejen na úrovni jednotlivých genů,

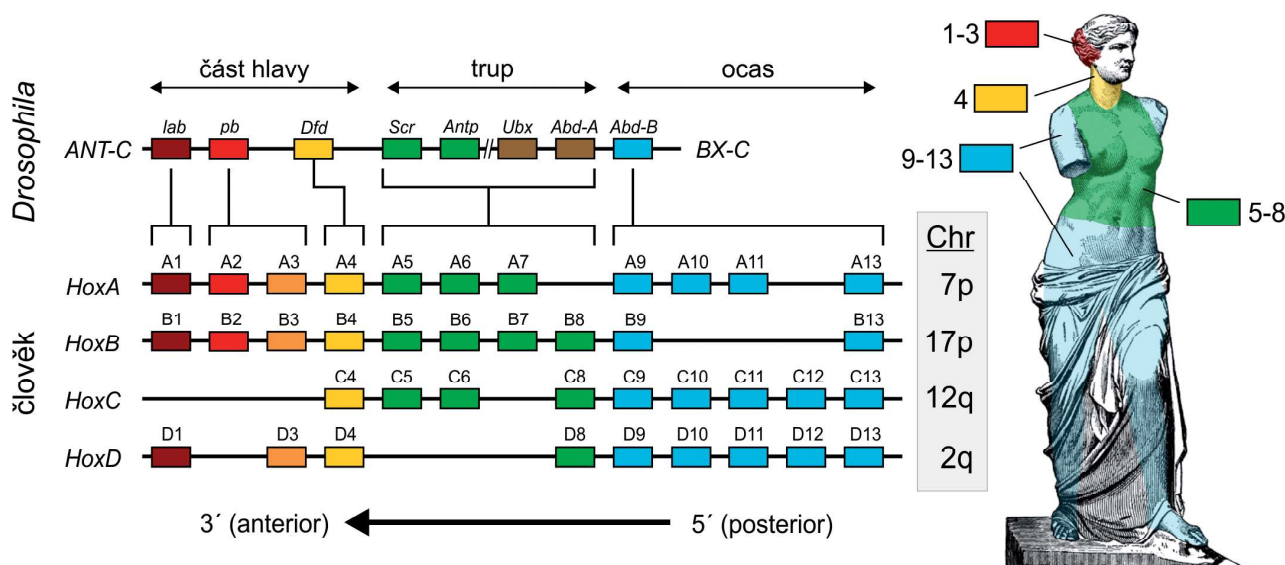
ale i u větších částí chromozomu, celých chromozomů nebo dokonce celého genomu (polyploidizace). Konečně nové znaky mohou vznikat i v důsledku symbiózy mezi organismy nebo pomocí přenosu genetického materiálu z nepříbuzných organismů (zpravidla pomocí retrovirů) – takto získaná podobnost mezi sekvencemi se nazývá xenologní. Klíčovou roli v ontogenetických procesech a zřejmě i v makroevoluci hrají tzv. homeotické geny, které jsou popsány v následující části.

### HOMEOTICKÉ GENY

Jako homeotické se označují geny zodpovědné za základní segmentaci mnohobuněčných živočichů. Termín *homeosis* poprvé použil v roce 1894 britský genetik William Bateson, který jím nazval přirozeně se vyskytující anatomické změny velkého rozsahu, například výskyt krčního obratle místo hrudního, vývoj nadpočetného prstu nebo výskyt končetiny v nesprávné (ektopické) pozici. Bateson sice nepozoroval genetické mutanty, ale pouze anomálie vyvolané vývojovými poruchami, nicméně došel k závěru, že mnoho živočichů je složeno z opakujících se jednotek, které se postupně během ontogenetického vývoje vzájemně rozrůžňují. Přibližně půl století nato studoval Edward Lewis sérii mutací u octomilky obecné (*Drosophila melanogaster*), které měnily jednu část těla v druhou. Důležité je, že tyto mutace neměnily celkový počet segmentů, ale jejich identitu. Příkladem je mutace v genu *Ultrabithorax (Ubx)*, která mění třetí hrudní článek octomilky ve druhý. Třetí hrudní článek u dvoukřídlého hmyzu, kam octomilky patří, nese místo křídel pouze paličkovité výběžky zvané haltery neboli kyvadélka. Mutantní muška má tedy dva páry křídel místo jednoho. Lewis dále zjistil, že geny tohoto typu tvoří shluk (*BX-C*) na jednom chromozomu a nazval je v souladu s Batesonovým termínem **homeotické geny**. Nakonec byl na stejném chromozomu objeven ještě další genový shluk, odpovědný za kraniální část těla, který dostal název *Antennapedia (ANT-C)*. Tento název je odvozen od další známé homeotické mutace, která způsobí, že mušce na hlavě vyroste místo tykadla pár končetin. Celkově se u octomilky v obou klastrech vyskytuje osm genů, pět v *ANT-C* a tři v *BX-C* (obr. IV. 6). Důležitou vlastností těchto genů je to, že jejich pořadí na chromozomu přesně odpovídá pořadí segmentů těla, které jsou jejich mutacemi ovlivněny.

Homeotické geny neprodukují stavební proteiny, ale regulační faktory, které kontroly, přímo či nepřímo, transkripci dalších genů (například gen *Ubx* reguluje stovky cílových genů). Exprese homeotických genů probíhá postupně od prvního po poslední, přičemž účinek každého z nich (kromě prvního) je ovlivněn projevem genu předchozího. Tímto způsobem je určena základní segmentace vyvíjejícího se embrya. Jinými slovy, homeotické geny „říkají“ buňkám v různých částech těla, zda se mají vyvinout v tykadla, končetiny, oči, ústní segmenty nebo pohlavní orgány. Každý z těchto genů obsahuje vysoce konzervativní sekvenci o délce 180 bp, tzv. **homeobox**, podle kterého oba klastry dostaly název – homeoboxové geny, zkráceně **Hox geny** (další skupinou jsou např. *ParaHox* geny, u rostlin pak MADS-box geny). Homeobox kóduje specifickou, 60 aminokyselin dlouhou oblast proteinu, která se nazývá **homeodoména**. Ta zajišťuje vazbu proteinu na řetězec DNA, a tím umožňuje regulaci exprese dalších genů.

Vzhledem k jejich společné roli v ontogenezi octomilek nepřekvapuje velká sekvenční podobnost všech *Hox* genů, překvapivější je ale vysoká podobnost homeoboxových sekvencí i u fylogeneticky tak vzdálených organismů, jako jsou moucha a člověk. Dnes už víme, že geny obsahující homeobox jsou velmi rozšířené a mají velmi různé funkce v on-



togenezi a genové regulaci všech organismů, jak živočichů, tak rostlin. Jen u octomilky je známo na 150 těchto genů. Přesto existuje řada důkazů o tom, že specifické geny vykonávají vysoce konzervativní funkce dokonce napříč různými živočišnými kmeny. Proto i když embrya druhů z různých živočišných kmenů vypadají velmi odlišně (srovnej např. housenku mouchy a embryo člověka), co do exprese jejich *Hox* genů jsou si velmi podobná. Homeotické geny jsou tak pozoruhodným příkladem evolučního zakonzervování funkce některých genů uplatňujících se během ontogeneze.

V některých liniích došlo během evoluce k rozsáhlejším přestavbám komplexu *Hox* genů, například u pláštěnců tyto geny přestaly být uspořádány do shluků a u hlístů byly některé z nich zcela ztraceny. V linii vedoucí k obratlovcům naopak *Hox* geny prodělaly dvě kola duplikací (u kostnatých ryb existuje dokonce osm samostatných skupin *Hox* genů), přičemž některé z takto duplikovaných genů byly následně ztraceny. *Hox* geny člověka, jejich uspořádání, příslušnost k vazbovým skupinám (chromozomům) a části těla, které ovlivňují, jsou ukázány na obr. IV. 6.

Pokud je struktura a funkce *Hox* genů tak konzervativní i mezi fylogeneticky vzdálenými organismy, jak je možné, že jsou tyto organismy morfologicky tak odlišné? Nebo naopak, proč bychom měli čekat, že změna struktury nebo funkce *Hox* genů by se měla podílet na morfologických změnách během evoluce živočichů? Bylo ukázáno, že změny v expresi genu *Ultrabithorax* (*Ubx*) se u dvoukřídlého hmyzu podílely na přeměně jednoho páru křídel na haltery. Tento gen si sice zachoval diferencovanou expresi ovlivňující způsob, jakým se vyvine první a druhý pár křídel, ale změnila se odpověď „podřízených“ (*downstream*) genů na tuto expresi. V tomto případě tedy evoluce nepůsobila na samotný gen *Ubx*, ale změny v morfologii hmyzích křídel byly vyvolány změnami ve vazebných místech *Ubx* proteinů v cílových genech. Podobně se změny genu *Ubx* podílely na evoluci počtu končetin u hmyzích larev nebo na počtu a rozmístění štětín na končetinách.

Všechny druhy korýšů mají stejnou základní strukturu hlavových segmentů a hlavových výrůstků. Liší se však počtem hrudních segmentů, od 6 u klanonožců přes 8 u humra

**Obr. IV. 6** Struktura *Hox* genů u octomilky (*Drosophila melanogaster*) a člověka. V rámečku jsou uvedena označení chromozomových ramen nesoucích jednotlivé genové shluky. (Grafika MM)



po 11 u žábronožky. Morfologicky se většina hrudních článků liší od čelistních a většinou slouží k pohybu. Například všech 11 hrudních končetin žábronožky solné (*Artemia salina*) je podobných a slouží k plavání. U některých koryšů se však první pár (případně několik prvních párů) končetin podobá čelistním výrůstkům a označuje se jako maxillipedy. Předozadní rozhraní exprese *Ubx* určuje místo přechodu od maxilliped k lokomočním končetinám, například u vidlonožců čeledi Mysidae je tato hranice na druhém hrudním článku, u krevet na čtvrtém. Existuje několik důkazů, že ancestrální stav se podobal současným žábronožkám, tj. bez maxilliped, takže během evoluce se rozhraní exprese *Ubx* posunulo kaudálně. K tomuto posunu došlo nezávisle u klanonožců a rakovců, navíc je pravděpodobné, že byl spojen s morfologickou změnou. Protože je ale regulace genu *Ubx* velmi propracovaná, jeho exprese se u koryšů vyvíjela spíše postupnou akumulací regulačních mutací za vzniku série drobných variant než náhlým vznikem „naděného monstra“. Příkladem přechodného článku může být druhá hrudní končetina vidlonožců, která tvoří přechod mezi maxillipedou prvního článku a lokomoční končetinou třetího článku.

### EVOLUČNÍ OMEZENÍ

V kapitole III jsme si ukázali, jak mutace, přírodní výběr, genetický drift, tok genů i další mechanismy dávají vzniknout obrovské rozmanitosti organismů. Tyto mechanismy nám však nic neříkají o tom, proč některé formy organismů nebo některé znaky *nevznikly*. Stejně tak se můžeme ptát, proč některé znaky nejsou přírodním výběrem „vyladěny“ do optimální podoby. V části věnované přerušovaným rovnováhám jsme se setkali s pojmy genetická a ontogenetická omezení, existují však i jiné typy evolučních „mantinelů“.

**Fyzikální omezení.** Některá omezení jsou celkem pochopitelná a univerzální. Sem patří například zemská přitažlivost působící během morfogeneze. Jiná jsou více lokalizovaná – například u hmyzu, který používá k transportu kyslíku a oxidu uhličitého vzdušnice (tracheje), je schopnost difuze limitujícím faktorem omezujícím maximální velikost hmyzího těla.

**Časové zpoždění.** Některé znaky se nevyvinuly prostě proto, že dosud nevznikla žádoucí mutace. Jak bylo zmíněno v kapitole III, vznik konkrétních mutací cíleně vyvolaných vnějším prostředím je přinejmenším u mnohobuněčných organismů nemožný. V pralesích Jižní Ameriky se vyskytují druhy stromů, které jsou adaptovány na rozšiřování svých semen velkými savci (např. *Crescentia alata* a *Annona purpurea*). Ti však vyhynuli koncem pleistocénu a malé druhy, které přežily do současnosti, nedokážou ve svém trávicím traktu narušit pevný obal semen, navíc se zpravidla nepohybují na velké vzdálenosti. Tyto stromy proto bývají označovány za „neotropické anachronismy“.

**Genetická omezení.** S problémem genetického omezení jsme se setkali v předešlé kapitole v případě superdominance (selektivního zvýhodnění heterozygotů). Jestliže má heterozygotní genotyp vyšší fitness než oba homozygoti, bude polovina potomstva suboptimální, protože v důsledku mendelovské dědičnosti heterozygot dává v další generaci vzniknout čtvrtině homozygotů pro jednu alelu a čtvrtině homozygotů pro druhou alelu. Pojem „suboptimální“ ovšem může nabýt fatálnější podoby, například u čolka velkého (*Triturus cristatus*) se vyskytuje mutantní forma chromozomu 1, která v heterozygotním stavu poskytuje svému nositeli selektivní výhodu, v homozygotním stavu je však letální. Jiným typem genetického omezení je pleiotropie, tj. situace, kdy jeden gen ovlivňuje více

fenotypových projevů. Jestliže tedy bude přírodní výběr optimalizovat jeden z těchto projevů, velmi pravděpodobně se zhorší stav jiného znaku. Výsledkem je kompromis mezi oběma fenotypy. Podobný kompromis může vzniknout i následkem selekce působící protichůdně na různých úrovních. Například u myši domácí se vyskytuje mutantní část chromozomu 17, tzv. *t*-haplotyp, která se dokáže dostat do další generace s vyšší než 50% pravděpodobností, jak by vyplývalo z Mendelova zákona o segregaci. Tomuto jevu se říká deformace transmisního poměru neboli **meiotický tah** (*meiotic drive*). Na úrovni jednotlivých genů je šíření *t*-haplotypu zjevně podporováno selekcí. Avšak v homozygotním stavu tento element způsobuje samčí sterilitu a navíc v sobě obsahuje skupinu genů s letálními účinky, takže se vývoj embrya zastaví. Jiný kompromis vzniká při konfliktu mezi různými potřebami organismu (např. hadi, kteří nemají sekundární patro, nemohou současně dýchat a přijímat potravu; podobně existuje konflikt mezi tendencí snížit věk první reprodukce a schopností produkce životaschopného potomstva).

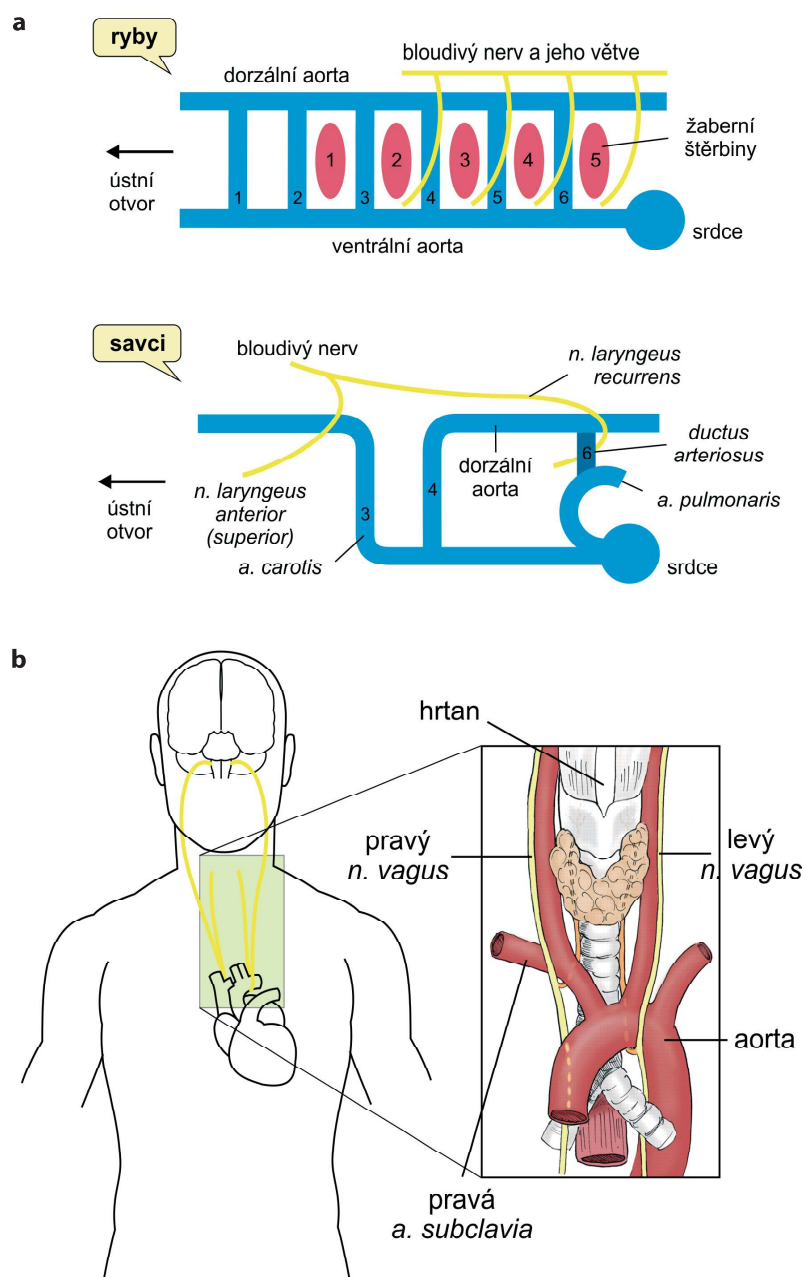
**Historická omezení.** O problémech inverzního oka obratlovců už bylo pojednáno v předchozím textu. Orientace světločivných buněk (tyčinek a čípků) směrem od zdroje světla je historickou náhodou, a protože evoluce nedokáže plánovat jako lidský konstruktér a pouze optimalizuje stávající stav, výsledkem jsou „konstrukční vady“ podobné zmíněnému inverznímu oku. Stejným neblahým důsledkem historické náhody je hrtanový nerv. Jde o jednu z větví bloudivého nervu (*nervus vagus*), který patří k 12 hlavovým nervům (*nervi craniales*). Hrtanový nerv (přesněji řečeno jedna z jeho dvou větví, *nervus laryngeus recurrens*) však nemíří rovnou k oblasti hrtanu, kterou inervuje, ale běží nejprve dolů k aortě, stáčí se pod ní a teprve potom míří zpět. Protože u savců je zachován pouze levý oblouk aorty (u ptáků naopak pravý), pravý *n. laryngeus recurrens* se obtáčí kolem pravé tepny podklíčkové (*arteria subclavia dextra*). „Nesmyslnost“ tohoto uspořádání nejlépe vynikne u žirafy, u které přestože je hrtan od mozku vzdálen jen pár centimetrů, hrtanový nerv musí projít dlouhým krkem tam a zpátky. Jakkoli se průběh hrtanového nervu může z dnešního pohledu zdát nelogický, je to jen důsledek anatomických změn během evoluce obratlovců. Předkové dnešních obratlovců se svou stavbou podobali přibližně současnému kopinatci (*Branchiostoma lanceolatum*). U těchto živočichů inervovaly větve bloudivého nervu jednotlivé žaberní oblouky, které během milionů let prodělaly sérii redukcí (obr. IV. 7). Výsledkem jedné z těchto redukcí byl vznik aorty (levá větev *ductus arteriosus* u savců, pravá větev u ptáků), která tak rekurentní hrtanový nerv „uvěznila“. Původně optimální adaptace se změnou podmínek stala suboptimální. Vyjádřeno geneticky, došlo ke změně adaptivní krajiny a znak zůstal „uvězněn“ na lokálním, nižším vrcholu (obr. IV. 8).

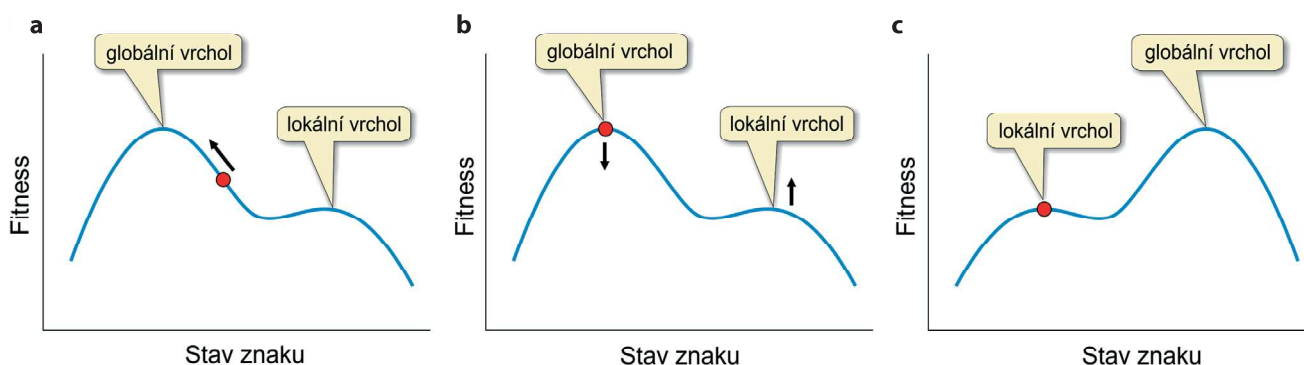
Jiným příkladem vlivu počáteční pozice v adaptivní krajině je přechod homininů k bipedii (kapitola VII) a jejich srovnání s dalšími savanovými primáty, především pavíány. Stejně jako člověk a další hominini, také pavíáni žijí ve skupinách a příležitostně loví – kromě hmyzu ryby, hlodavce, ptáky a dokonce i kočkodany a malé druhy antilop. Přesto zůstali kvadrupední. Vysvětlením mohou být odlišné „startovní pozice“, ve kterých se nalézali zástupci těchto linií na konci miocénu. Předkové pavíánů se podobali spíše dnešním kočkodanům a mangabejům, kdežto nejstarší hominini byli anatomicky bližší dnešním lidoopům s jejich schopností občasně chůze po zadních končetinách. Obě linie potom v důsledku klimatických změn sledovaly odlišné evoluční trajektorie. Na změnu prostředí reagoval přírodní výběr v obou případech odlišným způsobem: v závislosti

na jejich počáteční pozici v adaptivní krajině obě skupiny postupně „táhl“ k různým adaptivním vrcholům.

**Vývojová omezení.** Jako vývojové (ontogenetické) omezení se označuje vychýlení produkce různých fenotypů nebo omezení fenotypové variability způsobené strukturou, charakterem, složením nebo dynamikou vývojového systému. Redukce či dokonce absence variability může být například způsobena nedostatkem buněk, proteinů nebo

Obr. IV. 7 Schematické znázornění anatomického uspořádání ryb (horní obrázek) a savců (dole) s vyobrazením průběhu bloudivého nervu a jeho větví (a); průběh rekurentního hrtanového nervu u člověka. (Grafika MM)





**Obr. IV. 8** Adaptivní krajina a změny její topologie: přírodní výběr „táhne“ populaci směrem k vyšší fitness (a); jakmile je dosaženo vrcholu (b), populace se dále nemění, dokud nedojde ke změně prostředí. Jakmile se v adaptivní krajině objeví nový, vyšší vrchol, selekce bude populaci stále udržovat na původním vrcholu, protože z principu nemůže fitness snižovat. Populace je tak „polapena“ v oblasti nižšího adaptivního vrcholu a daný znak je proto suboptimální. Příkladem je průběh rekurentního nervu u současných savců (viz obr. IV. 7b). (Grafika MM)

genů nezbytných pro vývoj určité struktury. Vývoj může být také „kanalizován“ složitou interakcí mezi tkáněmi, která způsobuje silnou korelaci mezi znaky. Omezení může dále plynout z toho, že v různých morfogenetických procesech jsou zapojeny tytéž geny nebo se v nich uplatňují stejné vývojové dráhy.

Zajímavé výsledky ilustrující rozdíly v ontogenetických procesech přinesl dnes již klasický experiment s účinky mitotického jedu kolchicinu na vývoj zadní končetiny dvou druhů obojživelníků, axolotla (*Ambystoma mexicanum*) a žáby drápatky vodní (*Xenopus laevis*). U obou druhů kolchicin způsobil ztrátu jednoho prstu, v případě žáby to však byl vždy *preaxiální* prst, zatímco u mloka vždy prst *postaxiální*. Tyto rozdíly odrážejí odlišné pořadí diferenciací prstů (vůči kolchicinu byl nejcitlivější prst, který se zakládal jako poslední). Přestože v tomto případě šlo o umělý zásah do ontogenetického procesu, experiment názorně ukazuje, jak může být proměnlivost vývojových systémů omezena vnitřními druhově specifickými ontogenetickými programy. Například výsledky popsání pokusu s kolchicinem korespondují s rozdíly v evolučních trendech mezi bezocasými a ocasatými obojživelníky: u žab během evoluce došlo opakovaně ke ztrátě *preaxiálního* prstu, zatímco pokud k redukci prstů došlo u mloků, jednalo se o prst *postaxiální*.



## V.

# člověk v zrcadle taxonomie a molekulární genetiky

**N**ež se budeme věnovat postavení člověka a jeho příbuzných v systému živočichů, měli bychom si nejprve říci, jakým způsobem se takový systém tvoří. V hierarchii živých organismů je náš druh vymezen vědeckým názvem *Homo sapiens* Linnaeus, 1758. Toto binominální označení (z lat. *binomen* = dvě jména) nám říká, že patříme do rodu *Homo*, druhovým jménem *sapiens* jsme potom odlišeni od ostatních druhů stejného rodu. Jméno a datum za vědeckým názvem znamená, že tento druh roku 1758 poprvé popsal Linné (většinou se uvádí v latinizované podobě; tam, kde je zřejmé, o koho jde, se někdy používá pouze zkratka L.). Jestliže chceme odlišit člověka anatomicky moderního typu, použijeme druhový název *Homo sapiens* (donedávna se pro moderního člověka používal poddruhový název *Homo sapiens sapiens*). Rodová, druhová, případně poddruhová vědecká jména se uvádějí kurzivou, všechny ostatní názvy normálním písmem.

Vědecké názvosloví, které dnes používáme, v základních rysech vytvořil v 18. století švédský botanik Carl Linné, který kromě binominální nomenklatury vymezil i hlavní kategorie: říše, kmen, třída, řád, čeleď, rod, druh. Dosah Linného „revoluce“ v klasifikaci rostlin a živočichů si nejlépe uvědomíme při srovnání s názvy používanými v předlinné-ovské praxi. Například latinský název jednoho druhu trnovníku dříve zněl takto: *Acaciae quodammodo accedens, Myrobalano chebulo Veslingii similis arbor Americana spinosa, foliis ceratoniae in pediculo geminatis, siliqua bivalvi compressa corniculata seu cochlearum vel arietinorum cornuum in modum incurvata, sive Unguis cati* (americký trnitý strom poněkud připomínající akát, podobný Veslingovu vrcholáku *Myrobalanus chebula*, s párovými listy rohovníku *Ceratonia* na řapíku, stlačenou šešulí o dvou chlopních, zahnutou jako tykadla hlemýždě nebo rohy berana nebo jako kočičí drápy). Nebo včela medonosná (*Apis mellifera*): *Apis pubescens, thorace subgriseo, abdomine fusco, pedibus posticis glabris utrinque margine ciliatis* (ochlupená včela, s tmavě šedou hrudí, tmavohnědým zadečkem a holýma, po obou stranách obrvenýma zadními nohama). Každý druh byl tedy nazván výčtem jeho vlastností. Navíc pro jeden druh existovalo zpravidla několik jmen, například pro zubra (*Bison bonasus*) se používaly termíny buffle (buvol), bubalus (buvol), urus (pratur), theur (tur), catoblephas (mytický černě zbarvený kopytník připomínající buvola nebo obřího kance), Belonův buvol nebo skotský bizon. V některých případech proto panovala nejistota, který druh ten který autor pod daným názvem skutečně myslí, například není jasné, jestli Aristotelův bonasus představuje stejné zvíře, jako je současný zubr, nebo jiný druh. Linného systém tuto nepřehlednou situaci dramaticky zjednodušil, navíc postupně vznikla soustava rigorózních nomenklatorických pravidel kodifikovaných zvlášť pro živočichy, rostliny a prokaryotické organismy v mezinárodních kodexech (str. 65).

Jakkoli znamenal Linného systém revoluční pokrok, jeho slabinou bylo to, že byl v podstatě arbitrární. Organismy (a obecně jakékoli entity) můžeme pochopitelně klasifikovat

podle jakýchkoli kritérií, třeba podle abecedy, velikosti nebo barvy. S Darwinovou evoluční teorií však zoologové i botanici začali cítit, že systém živočichů a rostlin by měl nějakým způsobem odrážet fylogenetický vývoj těchto organismů. Okamžitě však vyvstala otázka, jak.

## Systematika a taxonomie

Ještěliže mají být organismy tříděny „přirozeným způsobem“, tj. jejich klasifikace by měla reflektovat jejich historii, musíme tuto historii nejprve znát. To však není možné – skutečnou fylogenezi v drtivé většině případů neznáme a poznat nemůžeme. Můžeme ji pouze odhadnout. K tomuto účelu můžeme použít různé typy znaků. Jejich společným jmenovatelem by mělo být, že jsou mezi srovnávanými taxony (např. druhy) **homologické**. Za homologické ovšem bývají považovány i znaky vyskytující se na témže organismu (např. nohy a tykadla hmyzu). Takováto homologie se zpravidla označuje jako biologická, na rozdíl od předchozí historické (fylogenetické) homologie. Biologická homologie může být různá – kromě seriální (tělní výrůstky) například ontogenetická nebo sexuální (např. klitoris bývá považován za homologický penis, Skeneho žlázy [*glandulae vestibulares minores*] prostatě – v současnosti se proto stále častěji mluví o ženské prostatě, Bartholiniho žláza [*glandula vestibularis maior*] je homologická mužské Cowperově žláze [*glandula bulbourethralis*]).

I na molekulární úrovni může homologie nabývat různých podob. Představme si například skupinu globinových genů. Tyto geny vznikly opakovanou genovou duplikací. Odpovídající si sekvence duplikovaných genů u odlišných jedinců, druhů atd. se nazývají ortologní. Například sekvence  $\alpha$ -globinu jedinců A a B jsou ortologní, kdežto sekvence  $\alpha$ - a  $\beta$ -globinu jsou vzájemně paralogní. Xenologní jsou sekvence přenesené horizontálně (většinou pomocí virů) mezi různými organismy. Podobně jako může být duplikován konkrétní gen, může být duplikován celý genom (polyploidizace). Pro odpovídající si geny z obou takto zmnožených sad byl navržen termín ohnologie (na počest objevitele genové duplikace, amerického genetika a evolučního biologa japonského původu Susumu Ohna). Posledním typem molekulární homologie je gametologie neboli homologie genů v nerekombinujících oblastech samčího a samičího pohlavního chromozomu (např. savčí geny *Srx* a *Sry*).

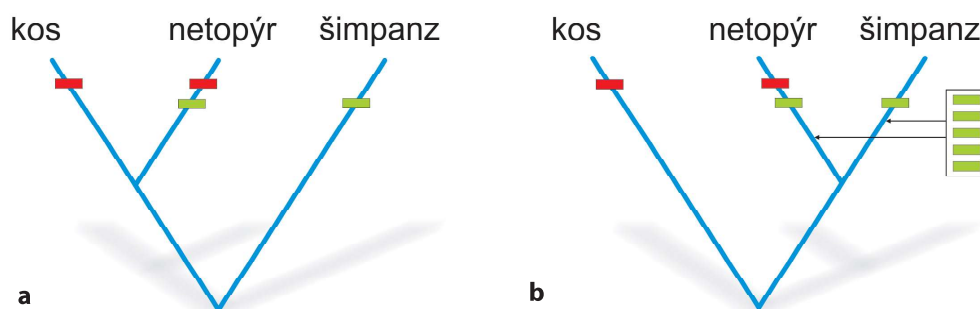
Panuje rozšířený názor, že homologie znaků by měla být stanovena *a priori*, ještě před vlastní fylogenetickou analýzou. Mezi příslušná kritéria, která nám mají pomoci homologii identifikovat, patří speciální podobnost, poloha v organismu a sdílené ontogenetické dráhy. Znaky, které nespĺňují podmínku homologie, jsou označovány jako analogické neboli **homoplazie** (*homoplasy*). Homoplastické znaky mohou vzniknout buď konvergentním, nebo paralelním vývojem, popř. reverzí k původnímu stavu. Problém je v tom, že jmenovaná kritéria nám nemusí vždy umožnit rozlišení homologií od nehomologií. Vezměme například speciální podobnost: nohy hmyzu a tykadla považujeme za homologické, protože jsou segmentované, stejně jako nohy a kusadla, přestože kusadla segmentovaná nejsou (ztratila distální segmenty). Končetiny a (nesegmentovaná) křídla hmyzu ovšem za homologické považovány nejsou. Požadavek stejné polohy vychází z toho, že homologické orgány by měly vyrůstat ze stejného místa na těle. Přední končetinu mloka, ještěrky a člověka považujeme za homologické, přesto u mloka tato končetina vzniká z 2.–5. tělního článku, u ještěrky z 6.–9. a u člověka z 13.–18. článku. Konečně i v případě

sdíleného ontogenetického vývoje můžeme narazit na problém. Například oční čočka vzniká z ektodermu, ale regeneruje z duhovky, která má mezodermální původ. Můžeme si představit situaci, kdy v jedné evoluční linii bude vývoj čočky o něco opožděn a ta vznikne až z diferencované duhovky. Bude čočka v této linii homologická čočce v ostatních liniích se zachovaným původním vývojem z ektodermu?

Z uvedených problematických aspektů identifikace homologií a jejich přesné demarkace od homoplazií vyplývá, že jedinou adekvátní metodou je aposteriorní zhodnocení shody neboli kongruence (*congruence*) znaků, kterou můžeme označit jako **metodu operativní homologie**. Vychází z předpokladu, že to, zda je daný znak homologní nebo není, můžeme zjistit až *a posteriori* na základě projekce znaků na odhadnutý fylogenetický strom. Vezměme si například kosa, netopýra a šimpanze. Netopýr i kos mají křídla – jsou tyto orgány homologické? Pokud je budeme brát z hlediska jejich anatomické stavby coby přední končetiny, pak jsou homologické nejen navzájem, ale jsou homologické i s přední končetinou šimpanze. Oba okřídlené druhy také sdílejí funkci přední končetiny (nástroj létání), což by kosa i netopýra řadilo do téže skupiny s vyloučením šimpanze. Ten však s netopýrem sdílí jiný znak – mléčné žlázy, které oba řadí mezi savce. Oba znaky (křídlo jako nástroj létání, mléčné žlázy) jsou tak v rozporu (obr. V. 1a). Ve prospěch společného původu šimpanze a netopýra však svědčí i řada dalších znaků, například srst, stavba dolní čelisti (tvořena jen jednou kostí – *dentale*), levá aorta, heterodontní chrup nebo erythrocyty bez buněčného jádra (obr. V. 1b). Anatomickou modifikaci přední končetiny ve funkční křídlo u kosa a netopýra tak nepovažujeme za homologickou.

Do 2. poloviny 20. století byly fylogenetické vztahy mezi organismy odhadovány takřka výhradně na základě morfologických, případně embryologických a fyziologických dat. Kromě výše zmíněného problému s rozlišením homologických a homoplastických znaků také nebylo jasné, které znaky jsou k tomuto účelu vhodnější a které méně vhodné. Intenzivní diskuse byly vedeny zejména o významu adaptivních a neadaptivních znaků. Kritéria pro výběr znaků a jejich vážení byla subjektivní a nejasná. Mezi taxonomy se vyskytovaly dvě tendence. Jedna skupina, tzv. rozdělovači (*splitters*), se snažili každou morfologickou varietu popsat jako nový druh bez ohledu na to, jestli mezi nimi probíhá volná výměna genetické informace. Naopak tzv. scelovači (*lumpers*) tyto tendence odmítali a odlišné variety považovali za projevy vnitrodruhové variability. Tím však mohli ignorovat existenci skutečných, vzájemně oddělených druhů, reprezentujících odlišné evoluční linie. Tento neutěšený stav vedl k tomu, že pojem *taxonomie* začal být nahrazen termínem *systematika*. Přestože se oba pojmy často používají jako synonyma, je mezi nimi rozdíl. Systematika je obor věnující se studiu vztahů mezi organismy, kdežto taxonomie je definována jako teorie a praxe klasifikace.

Na subjektivnost soudobé evoluční systematiky reagovaly dva nové proudy. V roce 1957 založil americký entomolog Charles D. Michener, rakousko-americký statistik Robert R. Sokal a britský mikrobiolog Peter H. A. Sneath novou taxonomickou školu, kterou nazvali **numerická taxonomie**. Podle nich nedokážeme nikdy s jistotou rekonstruovat pořadí vzniku jednotlivých druhů a tedy zjistit jejich fylogenetické vztahy, můžeme je pouze odhadnout na základě celkové podobnosti. Stejně tak nemá smysl subjektivně rozlišovat znaky na vhodné a nevhodné, nebo jim dávat různou váhu. Naopak celkovou podobnost je třeba odhadovat z co největšího počtu stejně vážených znaků. Subjektivní hodnocení je nahrazeno výpočtem morfologických nebo genetických distancí, na jejichž základě



Obr. V. I Metoda aposteriorní identifikace homologie (operativní homologie). Lze považovat anatomickou přeměnu přední končetiny kosa a netopýra za homologickou? a) Přítomnost tohoto znaku naznačuje, že oba druhy sdílí bližšího společného předka, kdežto šimpanz, který křídla nemá, bude považován za fylogeneticky vzdálenější; jiný znak, např. přítomnost mléčných žláz, však ukazuje na příbuznost netopýra a šimpanze, oba znaky tak nejsou kongruentní. b) Další znaky (např. srst, jediná kost dolní čelisti, levý oblouk aorty, heterodontní chrup a bezjaderné erythrocyty) jsou však v souladu s hypotézou o bližším společném předkovi netopýra a šimpanze, a proto vznik křídel kosa a netopýra považujeme za analogii (homoplazii) vzniklou v důsledku konvergentního vývoje. Podle Zrzavého (1997). (Grafika MM)

jsou – zpravidla použitím shlukové analýzy – zrekonstruovány vztahy mezi taxony. Protože v numerické taxonomii jsou vztahy mezi organismy odvozovány ze vztahu jejich fenotypů, vžil se pro ni název **fenetika**. Její filozofie vychází z předpokladu, že se zvyšující se fylogenetickou vzdáleností mezi druhy či vyššími taxony se bude stejným způsobem zvyšovat i genetická (morfologická) vzdálenost. Takový vztah ovšem může platit jen tehdy, jestliže evoluce probíhá podél jednotlivých linií konstantní rychlostí, jinými slovy pokud platí tzv. molekulární hodiny. Problém proto nastává, pokud tento předpoklad neplatí.

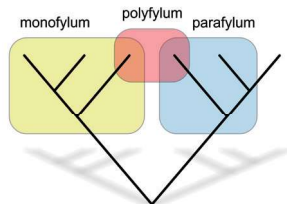
#### ZÁKLADY FYLOGENETICKÉ SYSTEMATIKY

Druhou reakcí na nedostatky evoluční systematiky byla **fylogenetická systematika** neboli **kladistika**. Jejím duchovním otcem byl německý entomolog Willi Hennig, který v roce 1966 vydal knihu *Fylogenetická systematika (Phylogenetic Systematics)*, která předtím vyšla r. 1950 v německém originále jako *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. V ní formuloval kritéria pro rozlišení znaků z hlediska jejich aplikovatelnosti při fylogenetické analýze.

Na rozdíl od numerické taxonomie pro kladistiku jediné, na čem při klasifikaci organismů záleží, je *genealogie* (rodokmen), tj. pořadí štěpení jednotlivých fylogenetických linií, kdežto míra jejich vzájemného rozrůznění či podobnosti je irelevantní. Systém by měl tvořit soustavu vzájemně hierarchicky uspořádaných **monofyletických skupin** neboli **kladů** (*clade*). Jako monofyletická je definována taková skupina, která zahrnuje společného předka a všechny jeho potomky. Pokud v ní některý z žijících nebo ancestrálních taxonů chybí, jde o **parafylum**, zatímco uměle vytvořená skupina nepříbuzných taxonů se označuje jako **polyfylum** (obr. V. 2).

Ukázkou parafyletické skupiny jsou plazi, z nichž je vyčleněna samostatná třída Aves (ptáci). Podle četných paleontologických i biologických důkazů jsou ptáci potomky ma-



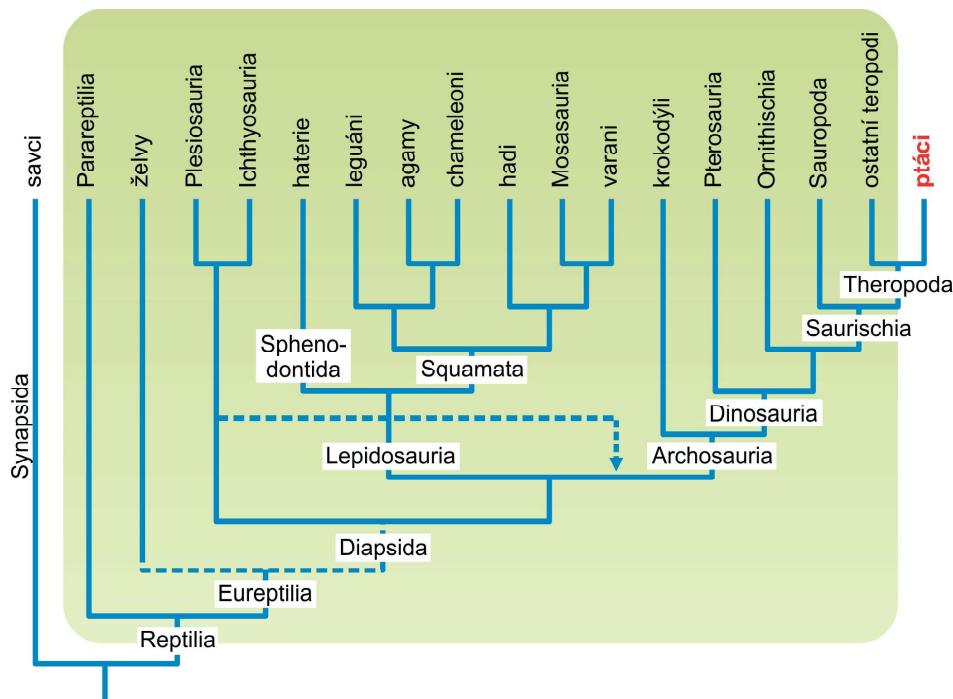


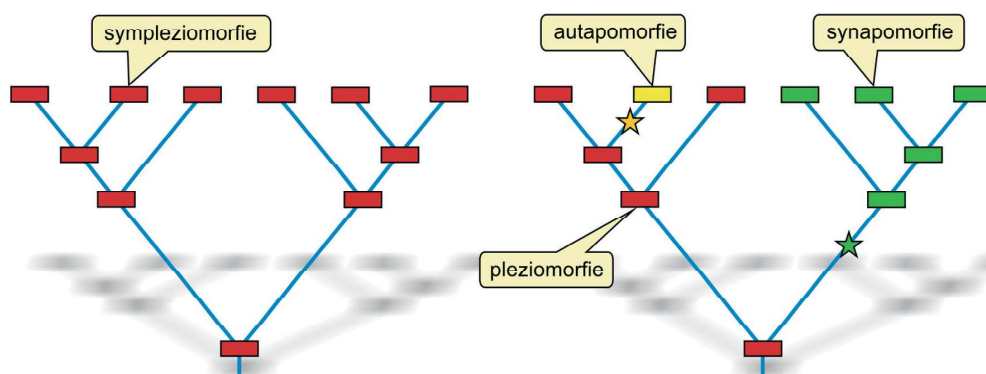
Obr. V. 2 Příklad monofyletické, parafyletické a polyfyletické skupiny. (Grafika MM)

niraptorů, jedné ze skupin teropodních dinosaurů, do které patří například i dromeosauři a oviraptorů. Přestože se objevily i alternativní hypotézy, například že ptáci nevznikli ze saurischijních (plazopánvých) plazů, kam teropodi patří, ale z ornithischijních (ptakopánvých) plazů, nebo že se odštěpili z bazálních archosaurů ještě před vznikem dinosaurů, převážná většina znaků ukazuje na to, že ptáci jsou skutečně teropodními dinosaury. Nejbližšími žijícími příbuznými ptáků jsou krokodýli, se kterými sdílejí řadu shodných znaků (např. sekundární tvrdé patro, téměř oddělené srdeční komory, stavba mozku, rozvinutá péče o potomstvo). Proto jestliže ptáky z celé skupiny vyčleníme a vytvoříme pro ně samostatný taxon, i když příbuzný plazům, vytvoříme z plazů parafyletickou, a tedy umělou skupinu (obr. V. 3). Pro takové skupiny navrhnul Julian Huxley termín *grady*. **Grad** (*grade*) je definován jako skupina druhů, ze které vznikla jiná skupina, jejíž rozrůznění od ancestrální dosáhlo vysokého stupně. Příkladem jsou právě plazi, ze kterých se vyvinuli ptáci a savci lišící se od nich celou řadou skutečných nebo domnělých znaků. Jinými *grady* byly například tradičně definované ryby, ještěři nebo dinosauri. Podobně jestliže jsou nejbližšími příbuznými člověka šimpanz a bonobo, jakmile pro člověka vytvoříme samostatnou čeleď Hominidae a všechny ostatní lidoopy zařadíme do sesterské čeledi Pongidae (orangutani, gorily, šimpanzi), budou Pongidae parafyletickou skupinou a klasifikace celé skupiny nebude odrážet skutečné fylogenetické vztahy.

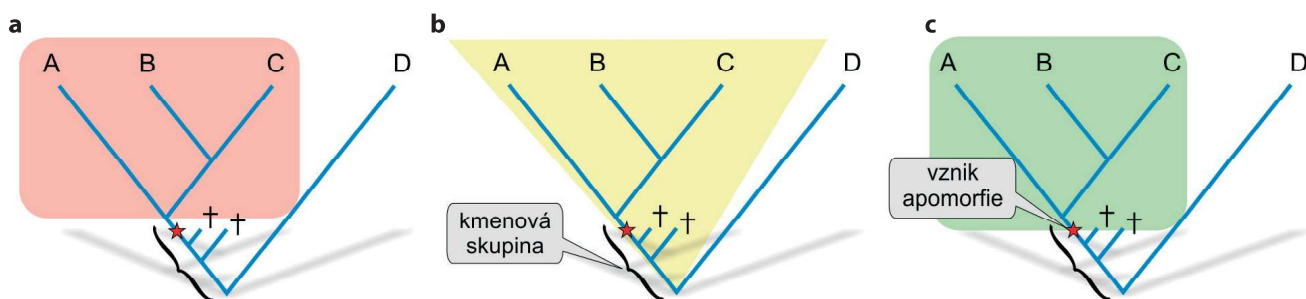
Charakteristickým rysem fylogenetické systematiky je fylogenetická polarizace znaků, tj. rozlišování znaků **pleziomorfních** (původních, ancestrálních) a **apomorfních** (odvozených). Protože je pleziomorfní stav zděděn po společném předkovi, z hlediska vyvozování fylogenetických vztahů nám nijak nepomůže. Jeho krajním případem je **sympleziomorfie**, tj. stav, který nalezneme u všech členů kladu (obr. V. 4). Takový znak neprodělal

Obr. V. 3 Fylogenetický vývoj plazů. Ptáci jsou jednou z bazálních linií teropodních dinosaurů, a proto jakmile bychom je vyjmuli do samostatné třídy Aves, třída Reptilia tvořená zbývajícími skupinami plazů (rámeček) by byla parafyletická. (Grafika MM)





**Obr. V. 4** Rozdíl mezi pleziomorfními a apomorfními znaky; vznik synapomorfního a autapomorfního znaku je označen hvězdičkou. Pouze synapomorfní znaky mohou definovat monofyletickou skupinu neboli klad. (Grafika MM)



u dané skupiny žádnou změnu – je invariantní. Apomorfní znaky se rozdělují na autapomorfie a synapomorfie. **Autapomorfie** (unikátní odvozené znaky) jsou znaky vyskytující se vždy jen u jednoho ze studovaných taxonů, zatímco **synapomorfie** (sdílené odvozené znaky) se vyskytují alespoň u dvou taxonů a jejich společného předka (obr. V. 4). Proto pouze synapomorfie definují monofyletické skupiny (klady), kdežto všechny ostatní typy znaků jsou fylogeneticky neinformativní. Fylogenetický strom konstruovaný podle zásad fylogenetické systematiky se nazývá kladogram.

Z topologie kladogramu jsou následně definovány jednotlivé taxony. Jak je vidět na obr. V. 5, klady mohou být definovány různým způsobem. Výše uvedené definici monofyletické skupiny odpovídají klady založené na uzlech (*node based*) – ty obsahují společného předka, tj. nejvíce bazální uzel a všechny taxony nad ním (obr. V. 5a). Takové klady se nazývají **korunové taxony** (*crown taxa*). Podél větve vedoucí ke společnému předkovi kladu se ale většinou vyskytují vymřelé linie, které nejsou do korunového taxonu zahrnuty. Tyto taxony se nazývají **kmenové** (*stem taxa*). Příkladem jsou vymřelí předkové ptáků (*Archaeopteryx* a další). Přestože jsou kmenové taxony parafyletické, s jejich pomocí lze klasifikovat fosilní taxony, které z hlediska systematiky založené na žijících organismech představují problém. Jestliže kmenové taxony přiřadíme ke korunovému taxonu, vytvoříme celkovou kmenovou skupinu (panmonophylum), tj. klad založený na větvích (*branch based clade*; obr. V. 5b).

Klady můžeme definovat i jako skupiny, jejichž bazální skupinu netvoří společný předek korunového kladu, ale linie fylogeneticky nejbližší vzniku apomorfie (*apomorphy based clade*; obr. V. 5c). Samozřejmě pokud bychom klasifikovali pouze žijící organismy, jednotlivé způsoby definování kladů nebudou mít na výsledek vliv.

**Obr. V. 5** Taxony můžou být definovány jako korunové, tj. na základě společného předka všech současných druhů v kladu (a), nebo mohou zahrnovat i všechny vymřelé formy (označeny křížkem), které se odštěpily z větve vedoucí k dané korunové skupině (b); tyto vyhynulé formy se označují jako kmenové taxony. Poslední možností je definování taxonů vznikem apomorfí (c); její vznik je vyznačen hvězdičkou. (Grafika MM)

### KLADISTIKA A ÚSPORNÉ STROMY

Mezi výše zmíněnými zásadami kladistické metodologie nám chybí ještě **princip úspornosti** neboli **parsimonie** (*parsimony*). Tento princip říká, že pokud existuje několik alternativních fylogenetických stromů, dáváme přednost tomu, který vyžaduje nejmenší počet evolučních změn (např. mutací). Vychází z myšlenky anglického scholastického filozofa přelomu 13. a 14. století Williama z Ockhamu, že „entity nemají být zmnožovány víc, než je nutné“, jinými slovy že nejjednodušší vysvětlení je nejlepší. Tato tzv. Occamova břitva je většině biologů dobře známa, což je pravděpodobně jedním z důvodů široké obliby, které se metody parsimonie dosud těšily.

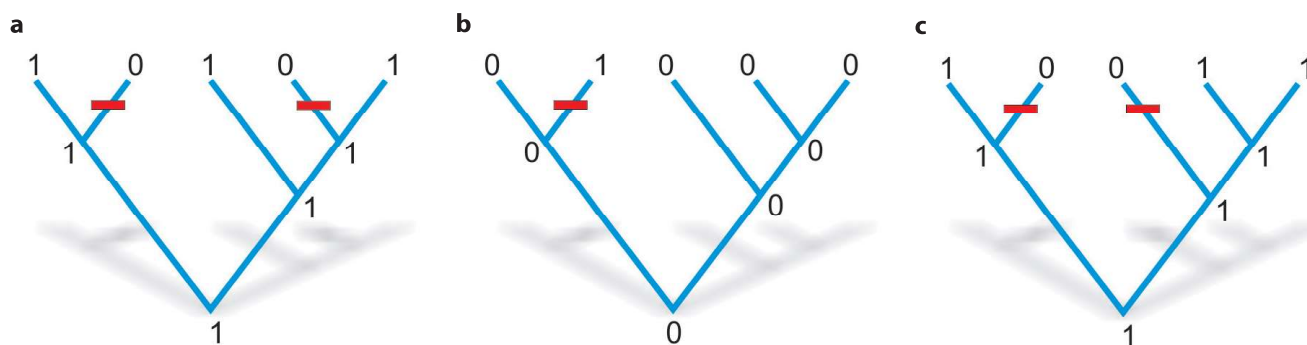
Princip úspornosti si můžeme ilustrovat na následujícím triviálním příkladu pěti taxonů, u kterých byla zjišťována přítomnost (stav 1) nebo absence (stav 0) znaků X, Y a Z. Rozložení stavů znaků je ukázáno v následující tabulce:

| taxon | znak |   |   |
|-------|------|---|---|
|       | X    | Y | Z |
| A     | 1    | 0 | 1 |
| B     | 0    | 0 | 1 |
| C     | 1    | 0 | 0 |
| D     | 0    | 1 | 0 |
| E     | 1    | 0 | 1 |

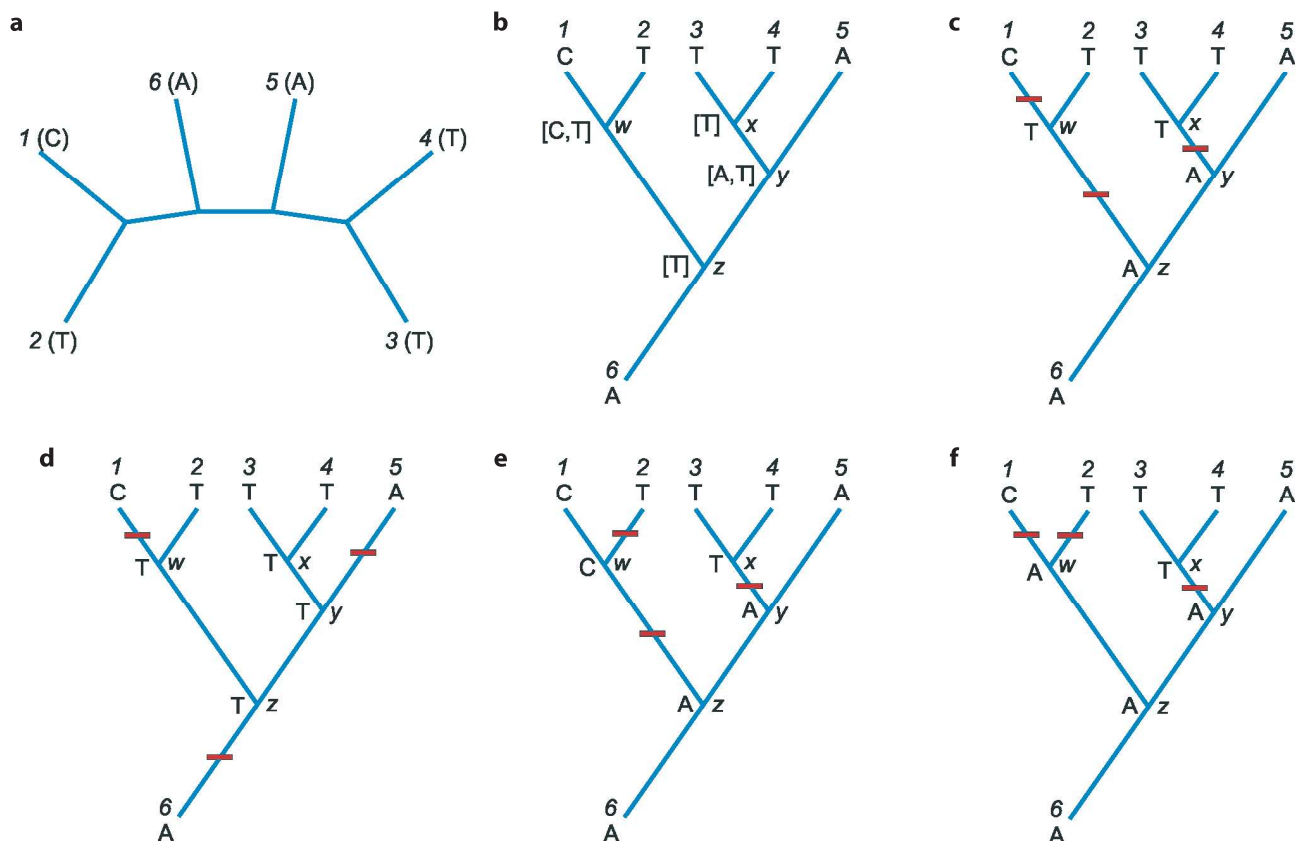
Předpokládáme, že pravděpodobnost změny 0 → 1 je stejná jako pravděpodobnost změny 1 → 0. Nejúspornější rozložení stavů pro jednotlivé znaky je ukázáno na obr. V. 6a-c. Vidíme, že strom V. 6a vyžaduje dva kroky, V. 6b jeden krok a V. 6c opět dva kroky. Celkem k vysvětlení nejjúspornějšího stromu konstruovaného na základě těchto tří znaků proto potřebujeme minimálně pět evolučních změn. Počet *skutečných* kroků je tedy vyšší než jejich *minimální možný* počet (ten je roven počtu znaků, tj. 3). Nadbytečné kroky vysvětlujeme *ad hoc* homoplazií. Princip parsimonie proto můžeme chápat i jako snahu minimalizovat počet těchto analogických stavů. Praktický postup je ovšem složitější, než jsme si ukázali na tomto zjednodušeném příkladu.

Vyjděme ze sekvence DNA pro šest taxonů, dlouhé 60 párů bází (obr. V. 7 nahoře). Pro nukleotidy v sekvenci je typické, že pravděpodobnost změny kteréhokoli z nich v jiný

Obr. V. 6 Nejúspornější fylogenetické stromy s kořenem pro pět hypotetických taxonů, konstruované na základě tří znaků. (Grafika MM)



1 AGATTTGGGTACCACCCAAGTATTGACCCACCCATCAACAACCGCTATGTATATCGTACA  
 2 AGATTTGGGTACCACCCAAGTATTGACTCACCCATCAACAACCGCTATGTATATCGTACA  
 3 AGATTTGGGTAGCACCCAAGTATTGACTCACCCATCAACATCCGCTATGTATTTTCGTACA  
 4 AGATTTGGGTACCACCCAAGTATTGACTCACCCATCGACACCCGCTATGTATTTTCGTACA  
 5 AGATTTGGGTACCACCCAAGTAATGACACACCCATCAACAACCGCTATGTATTTTCGTACA  
 6 AGATTTGGGTACCACCCAAGTATTGACACACCCATCAACAACCGCTATGTATTTTCGTACA



**Obr. V. 7** Postup konstrukce stromu pro šest taxonů metodou maximální úspornosti (parsimonie) na základě jednoho znaku. V tomto případě vycházíme z jedné pozice v seřazených sekvencích DNA (vyznačena žlutě) a jednotlivé taxony jsou definovány přítomností bází A, C a T na této pozici. Všechny stromy na obrázcích c)-f) vyžadují stejný počet kroků, jsou tedy stejně úsporné. (Grafika MM)

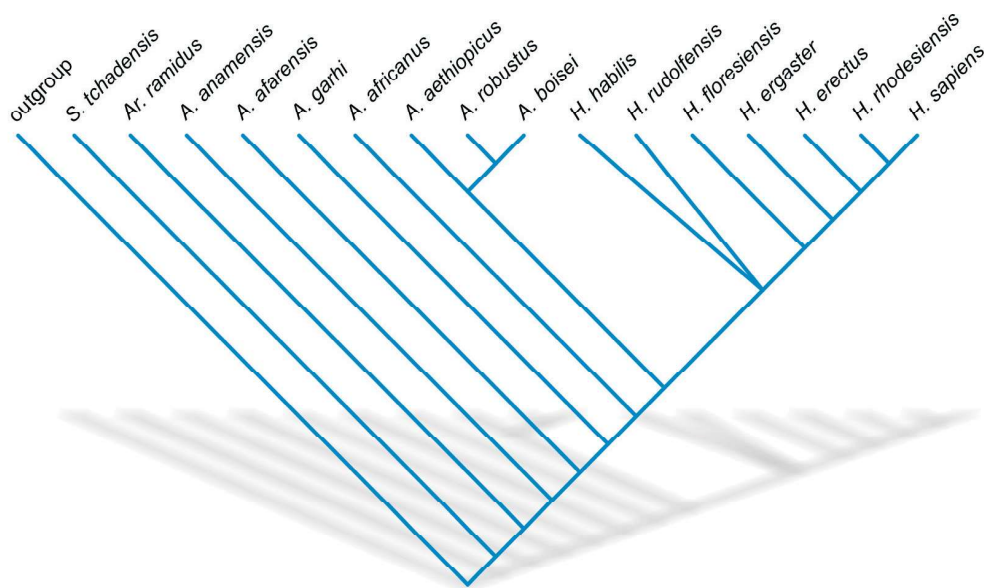
je stejná (pro jednoduchost předpokládáme i stejnou frekvenci zpětných mutací). Nejprve uvažujeme pouze jeden znak, tj. jednu nukleotidovou pozici (na obrázku označena žlutě), stavy znaku (báze) pro jednotlivé taxony jsou následující: 1 = C, 2 = T, 3 = T, 4 = T, 5 = A a 6 = A (obr. V. 7a). Nejprve musíme odhadnout minimální počet mutačních kroků vysvětlujících tento strom. Zpravidla je výhodné arbitrárně stanovit jeho kořen – v tomto případě zvolíme například taxon 6. Potom postupujeme od jednoho z terminálních uzlů směrem ke kořeni. Začneme u taxonu 1, který má na dané pozici cytozin (C), a pokraču-



jeme k vnitřnímu uzlu  $w$ , který ho spojuje s taxonem 2, charakterizovaným tyminem (T). Jakou nukleotidovou bázi můžeme předpokládat u jejich společného předka  $w$ ? Teoreticky jakoukoli, ale pokud vycházíme z principu parsimonie, musíme předpokládat buď C, nebo T. Protože oba stavy jsou stejně parsimonní, ponecháme prozatím obě báze. U společného předka taxonů 3 a 4 (uzel  $x$ ) je to jednoduché: protože oba mají na této pozici stejnou bázi (T), bude nejúspornější vnitřnímu uzlu  $x$  přiřadit rovněž T. Předek taxonů 3 a 4 je spojen s taxonem 5 vnitřním uzlem  $y$ , u kterého stejně jako v případě uzlu  $w$  ponecháme oba stejně pravděpodobné ancestrální stavy, A i T. Tím se dostáváme k uzlu  $z$ , spojujícím uzly  $w$  a  $y$ . Prvnímu z nich jsme přiřadili „buď C, nebo T“, druhému „T, nebo A“, mají tedy společný tymin. Přiřazení T proto vyžaduje nejmenší počet mutací.

Tím jsme dospěli ke kořeni stromu, tj. k taxonu 6, u kterého se vyskytuje adenin (A). Algoritmus nyní postupuje od tohoto kořene zpět vzhůru k terminálním uzlům. Protože uzel  $z$  nemá s taxonem 6 společný stav, bude přiřazení jeho stavu arbitrární, nicméně můžeme předpokládat dvě stejně pravděpodobné alternativy: buď mezi uzly 6 a  $z$  zůstal stav A, nebo došlo k mutaci  $A \rightarrow T$ . V prvním případě bychom předpokládali mutaci  $A \rightarrow T$  mezi uzly  $z$  a  $w$  a stejnou substitucí mezi uzly  $x$  a  $y$ . Celkový počet evolučních kroků bude 3 (obr. V. 7c). Při druhém scénáři máme u všech vnitřních uzlů  $w$ ,  $x$ ,  $y$ ,  $z$  stejnou bázi T, musíme ale předpokládat mutace  $T \rightarrow C$  mezi uzly  $w$  a  $l$  a  $T \rightarrow A$  mezi  $y$  a 5. I tento strom vyžaduje celkový počet tří kroků (obr. V. 6d). Kromě těchto dvou alternativních stromů jsou možné ještě další dva stejně úsporné stromy (IV. 6e-f). V použitém příkladu jsme vycházeli pouze z jedné topologie, ve skutečnosti bychom však museli uvažovat všech 105 potenciálních možností a z nich vybrat tu, která vyžaduje nejmenší počet kroků. Stejným způsobem musíme pokračovat i na ostatních 59 nukleotidových místech sekvence. Maximálně úsporný potom bude strom vyžadující nejmenší počet změn. Říkáme, že tento strom má nejmenší délku. Ten je většinou nutno vybrat z velmi velké množiny alternativních stromů. Konstrukce nejúspornějšího stromu je tedy dvoufázová: v první

**Obr. V. 8** Fylogenetické vztahy mezi recentními a fosilními zástupci rodu *Homo* a jeho nejbližšími příbuznými. Tento kladogram je většinovým konsensuálním stromem výsledků čtyř fylogenetických analýz založených na 198, 109, 99 a 60 kraniálních, dentálních a postkraniálních znacích (Strait et al. 2004; Smith a Grine 2008; Argue et al. 2009). (Grafika MM)



fázi je použit určitý algoritmus, ve druhé hledáme nejúspornější alternativu. Zatímco algoritmy se stále zdokonalují, kritérium parsimonie zůstává stejné.

Je třeba si uvědomit, že všechny počítačové programy poskytují výsledky ve formě stromů bez kořene. I my jsme ve svém příkladu konstrukce úsporného stromu ze sekvence DNA šesti druhů vyšli z topologie, která neměla kořen. Ten jsme pouze arbitrárně vytvořili z taxonu 6, tento krok však neměl na výsledek vliv. Jak určíme polaritu vývoje (technicky řečeno, kam umístíme kořen stromu)? U převážné většiny znaků nemůžeme říci, který stav je ancestrální a který odvozený. Například jestliže se na určité pozici v sekvenci DNA vyskytuje u jednoho druhu A a u sesterského druhu T, nevíme, jestli jejich společný předek měl na této pozici A, nebo T (z principu parsimonie vyplývá, že u společného předka nepředpokládáme existenci ani C, ani G a následné dvě mutace u jeho potomků). K určení polarity stromu se proto používá vhodně zvolená **vnější skupina** (*outgroup*). Tento taxon by měl být studované skupině organismů fylogeneticky blízký, současně ale musí ležet *vně* této „vnitřní“ skupiny (*ingroup*). Při tomto kroku předpokládáme, že stavy znaků sdílené s vnější skupinou jsou pleziomorfní, naopak stavy přítomné pouze ve vnitřní skupině, které mimo ni chybí, jsou pravděpodobně apomorfní. Doporučuje se jako outgroup použít více než jeden druh.

Příklad kladogramu pro recentní i fosilní zástupce rodu *Homo* a jeho nejbližších příbuzných je ukázán na obr. V. 8. Jde o konsenzuální strom vytvořený na základě čtyř morfologických datových soborů 60, 99, 109 a 198 kraniálních a dentálních znaků.

Konsenzuální strom je kombinací dvou a více stromů lišících se svou topologií. K nejpoužívanějším typům patří striktní a většinový konsensus. Striktně konsenzuální strom (*strict consensus*) zachovává pouze klady přítomné u všech kombinovaných stromů, všechny ostatní pak vytváří shluky s nevyřešenou topologií (obr. V. 9b). V některých případech však kombinací dvou třeba i velmi podobných stromů dostaneme zcela nevyřešený (hvězdicový) strom (obr. V. 10). Není těžké ukázat, že takový strom může vzniknout striktním sloučením dvou takřka identických stromů, lišících se pouze pozicí jednoho taxonu. Tento typ konsensu proto není příliš výhodný. Vhodnější a častěji používanou variantou konsensu je většinový konsensus (*majority-rule consensus*), který zachovává skupiny přítomné u většiny kombinovaných stromů (obr. V. 9c). Tento typ je používán při odhadu spolehlivosti jednotlivých částí fylogenetického stromu metodou tzv. bootstrapu.

Některé ze synapomorfii sdílených jednotlivými formami rodu *Homo* jsou následující:

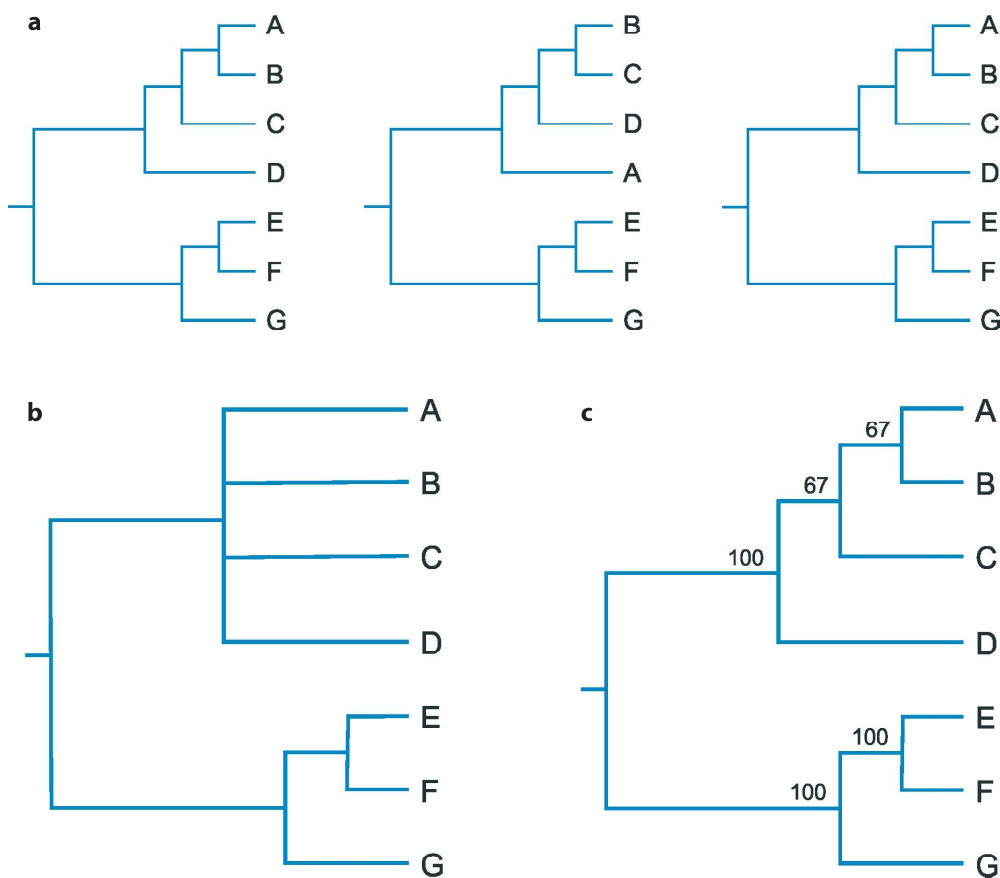
- Projekce nosních kostí nad frontomaxilárním švem: nevystupují
- Objem lebky: střední až velmi velký
- Přítomnost šípového hřebene alespoň u samců: ne
- Složený temporo-nuchální hřeben přítomný alespoň u samců: ne
- Postorbitální konstrikce: střední až slabá
- Pozice bukálních a linguálních hrbolů ve vztahu k okraji korunky: linguální hrboly se blíží okraji, bukální mírně linguálně
- Parietální hrbol: přítomný

Některé autapomorfie *H. sapiens*:

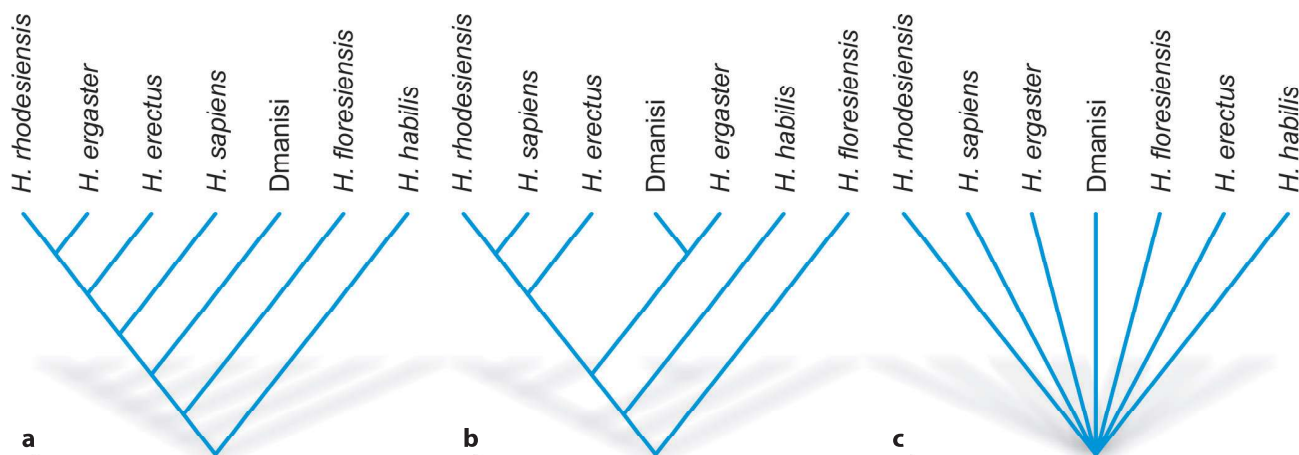
- Absence nadočnicového valu
- Horní povrch okraje očníce přechází hladce v šupinu kosti čelní (*squama frontalis*)
- Přední stěna kloubní jamky ramenního kloubu (*fossa glenoidalis*) je téměř vertikální
- Výrazná torze pažní kosti

- Plný rozvoj dlaně
- Tenké/gracilní tělo dolní čelisti
- Přítomnost bradového výběžku
- Absence příčných (transverzálních) týlních valů

V diskusích mezi zastánci různých metod odhadu fylogenetických vztahů – tedy konstrukce fylogenetických stromů – se ve prospěch parsimonie často uvádí, že tento princip



Obr. V. 9 a) Tři různé fylogenetické stromy se stejným počtem taxonů, ale s odlišnou topologií. b) Striktní konsensus: klad ((E, F), G) je přítomen u všech tří stromů na obr. a), a proto je zachován i na striktně konsenzuálním stromu, zatímco klad (((A, B), C), D) se nevyskytuje u prostředního stromu a výsledkem je tedy polytomie – fylogenetické vztahy v tomto případě jsou nevyřešené. c) Většinový konsensus: protože je klad (((A, B), C), D) přítomen u dvou ze tří, a tedy většiny stromů, objeví se i na konsenzuálním stromu; čísla u jednotlivých vnitřních uzlů udávají procento případů, ve kterých se příslušné skupiny za těmito uzly vyskytly (například skupina ABCD se v původních stromech objevila ve všech třech případech, kdežto ABC jen ve 2/3 případů). Jestliže tento postup použijeme v rámci metody bootstrapu, uvedená čísla se nazývají bootstrapová podpora (*bootstrap support*) a udávají, do jaké míry můžeme reálné existenci těchto skupin důvěřovat. (Grafika MM)



**Obr. V. 10** V některých případech může striktně konsenzuální kombinace dvou fylogenetických stromů vyústit v tzv. hvězdicový strom, který postrádá jakoukoli hierarchickou strukturu; čím více různých stromů srovnáváme, tím je tento výsledek pravděpodobnější. Obrázky a) a b) jsou částmi dvou nejúspornějších stromů vytvořených na základě 60 morfologických znaků (Argue et al., 2009: obr. 1), „Dmanisi“ označuje vzorek tří jedinců z naleziště homininů v gruzínském Dmanisi na Kavkaze, kteří zde žili před 1,85–1,78 milionu let. (Grafika MM)

má oproti pravděpodobnostním metodám (maximální věrohodnost, bayesovská analýza) tu výhodu, že nevyžaduje žádné evoluční či mutační modely, ani počáteční předpoklady. Protože ty jsou vždy nutně značně zjednodušující a omezující, a protože fylogenezi tak jako tak nebudeme skoro nikdy s určitostí znát, parsimonie je vhodnější. Musíme si však uvědomit, že jestliže ze dvou fylogenetických hypotéz dáváme přednost té, která vyžaduje menší počet evolučních změn, současně implicitně předpokládáme, že *evoluční tempo* je *pomalé*, tj. frekvence mutací jsou nízké. Proč? Čím více mutací se objeví podél určité evoluční linie, tím je pravděpodobnější, že pozdější mutace změní fenotypový projev mutace předchozí, a ten tak pro nás zůstane neznámý. Nejlépe si tento jev a jeho důsledky představíme na příkladu sekvence DNA. Jestliže na jedné a téže pozici sekvence dojde nejprve k substituci A → T a potom T → G, stav „T“ nám z historie sekvence vlastně zmizí a zaznamenali bychom pouze jednu mutaci místo dvou. Jestliže by došlo ke zpětné mutaci T → A, danou pozici bychom dokonce považovali za invariantní. Tento jev se označuje jako saturace sekvencí. Vztah mezi genetickou vzdáleností a časem přestává být lineární. Výsledkem je podhodnocení genetických rozdílů mezi fylogeneticky vzdálenějšími taxony.

Čím vyšší je četnost mutací, ke kterým dochází podél dané větve stromu, tím vyšší je pravděpodobnost, že se stejný stav znaku objeví ve dvou liniích nezávisle na sobě (tj. je konvergentní). To může vést k tomu, že taxony na koncích velmi dlouhých větví budou mít tendenci se vyskytovat v těsné blízkosti (tj. mít společného nejbližšího předka). Tento jev, označovaný jako přitažlivost dlouhých větví (*long branch attraction*, LBA), bude ještě zesílen v případě, že mezi jednotlivými fylogenetickými liniemi existují výrazné rozdíly v evolučním tempu. Čím více je těchto konvergencí, tím silnější bude tendence k nesprávnému spojení dvou fylogeneticky nepřibuzných taxonů – tato tendence bude (možná poněkud kontraintuitivně) sílit s rostoucím počtem analyzovaných znaků (např. s rostoucí



délkou sekvenovaného úseku DNA) a v této situaci je tedy metoda pozitivně zavádějící (*positively misleading*). Říkáme, že je *nekonzistentní*.

Vytvoření kladogramu je ovšem jen prvním krokem klasifikace organismů. Podle principů fylogenetické systematiky při každém odštěpení evoluční linie vznikají dva zcela nové taxony, kterým je třeba přiřadit název. Navíc s každou touto událostí se dostáváme na nižší taxonomickou úroveň, například jakmile se z čeledi Hominidae odštěpila linie vedoucí k dnešním orangutanům, vznikly dvě podčeledi, Ponginae a Homininae, oddělením goril vznikají opět nižší kategorie (triby) atd. Linnéův systém, rozeznávající pouze sedm kategorií, je proto dnes nedostatečný. Protože ale v současné době existuje okolo dvou milionů popsaných druhů, nevystačíme ani s kategoriemi, které byly na základě linnéovské hierarchie vytvořeny později (např. říše, nadřád, podčeleď, tribus). To vedlo některé kladisty k odmítnutí stávající nomenklatury a vytvoření nového systému, který nazvali PhyloCode a který zavádí zásadně nové principy, opouští binomické názvosloví i kategorii druhu. Striktní aplikace této nomenklatury by však v podstatě zamezila použití klasifikace jakožto univerzálního referenčního a informačního systému, a proto ji většina současných systematiků neakceptuje.

#### MORFOLOGICKÉ, NEBO MOLEKULÁRNÍ ZNAKY?

Základní postupy klasifikace organismů i konstrukce fylogenetických stromů jsou stejné bez ohledu na to, jestli používáme anatomické, embryologické, molekulární nebo jiné znaky. Ve srovnání s molekulárními analýzami je však pro morfologii typický větší důraz na hodnocení nezávislosti znaků a způsob jejich dalšího zpracování. Jedním z problémů morfologických znaků je existence vnitrodruhového polymorfismu, která často vede k tomu, že daný znak je z analýzy vyřazen. Tyto znaky však mohou obsahovat důležitou fylogenetickou informaci, která bude tímto krokem ignorována. Bylo ukázáno, že i když studie zahrnující i polymorfní znaky vykazují zvýšenou úroveň homoplazie, poskytují přesnější výsledky než studie založené pouze na znacích fixovaných uvnitř druhů. Lze říci, že fylogenetický signál poskytovaný vnitrodruhově variabilními znaky šum, který touto variabilitou vytvářejí, více než kompenzuje. Stejných výsledků bylo dosaženo i pro vyšší taxony. Podobně jsou často z analýzy zbytečně vyřazovány znaky, u kterých není pro některé taxony znám jejich stav (např. pro jeden z druhů máme k dispozici pouze fragment čelisti). Počítačové simulace ukázaly, že pro široké spektrum podmínek přidání znaků s chybějícími údaji průkazně zvýšilo přesnost vyvozeného fylogenetického stromu. Dokonce i při 95 % buněk s chybějícím údajem ve vstupní matici vedlo přidání příslušného znaku k signifikantnímu zlepšení.

Diskuse jsou také vedeny o tom, zda je vhodnější používat diskrétní (kvalitativní) znaky než znaky s kontinuální proměnlivostí (kvantitativní). Použití kvantitativních znaků pro fylogenetickou analýzu bylo kritizováno z nejrůznějších důvodů, například protože 1) tyto znaky nejsou z teoretického hlediska pro kladistickou analýzu vhodné; 2) vymezení hranic mezi jednotlivými stavy je arbitrární; 3) neexistuje shoda ohledně nejvhodnější metody kódování kvantitativních znaků; 4) některé typy kontinuální proměnlivosti je obtížné objektivně charakterizovat; 5) přesnost výsledků, které tyto znaky poskytují, je nižší než u znaků diskrétních.

Je pravda, že kladistické metody fylogenetické analýzy byly původně navrženy pro diskrétní morfologické znaky. Nicméně pomineme-li skutečnost, že neexistuje žádný

objektivní důvod pro apriorní odmítnutí kvantitativních znaků, měli bychom mít na paměti, že oba typy vlastně tvoří pouze dva extrémy určitého kontinua a často je obtížné tyto kategorie odlišit. Mnoho tzv. „diskrétních“ znaků má totiž ve skutečnosti kvantitativní povahu, například kategorie „chybějící–malý–středně velký–velký“ nebo „rovný–zaokrouhlený–hranatý“. Dokonce i stavy jako „přítomný“ a „chybějící“, které většinou považujeme za objektivní, mohou být problematické, protože není jasné, kdy už lze drobný náznak znaku považovat za skutečnou přítomnost. Je zřejmé, že rozhodnutí, zda ho kódovat jako „0“ nebo „1“, bude v hraničních případech arbitrární. Navíc proměnlivá velikost či tvar znaku může být fylogeneticky informativnější než pouze jejich přítomnost, resp. absence. Konečně skutečnost, že neexistuje shoda ohledně metod kódování kvantitativních znaků, sama o sobě automaticky neznamená, že by diskrétní znaky měly být preferovány, protože ani pro jejich kódování neexistuje žádná univerzálně používaná metodika.

Největší výhodou morfologických znaků patří potenciální šíře taxonomického pokrytí včetně vymřelých druhů a muzejních exponátů, u kterých způsob konzervace, vysoké stáří nebo jiné příčiny neumožňují extrakci DNA. Reprezentativní zastoupení dostatečného počtu taxonů je důležité jak pro taxonomické revize, tak pro vyvozování fylogenetických vztahů a klasifikaci organismů. Důležitou výhodou morfologických znaků je to, že každý je zpravidla kódován jiným genem, kdežto nukleotidové nebo proteinové sekvence často reprezentují pouze jeden gen (např. přestože mitochondriální nebo chloroplastová DNA obsahuje několik genů, absence rekombinace z nich prakticky dělá gen jediný). V případě kvantitativních znaků je navíc každý z nich kontrolován několika nebo i mnoha různými geny.

Častým argumentem zastánců vhodnosti molekulárních znaků a jejich nadřazenosti nad morfologickými je to, že reprezentují buď přímo genotyp, nebo jeho fenotypový projev jen minimálně ovlivněný vnějším prostředím. Proto je u nich pravděpodobnost konvergencí menší než u znaků morfologických. Ty jsou často výsledkem složitých interakcí mnoha genů a navíc jsou většinou ovlivněny přírodním výběrem. Jednou z největších výhod molekulárních dat je také jejich obrovské množství. V typické podobě jsou analyzovány stovky až tisíce párů bází, v poslední době se stále častěji můžeme setkat s rekonstrukcí fylogeneze založenou na složených sekvencích mnoha genů, představujících desítky až stovky tisíc znaků. S rozmachem nových sekvenačních technik (viz dále) můžeme relativně snadno získat dokonce sekvence celých genomů. Důležitou podmínkou pro použití *jakýchkoli* znaků je jejich vzájemná nezávislost. Tato podmínka byla dlouhou dobu jedním z argumentů ve prospěch molekulárních dat, protože evoluce na jednotlivých nukleotidových nebo aminokyselinových pozicích byla považována za nezávislou. Avšak s tím, jak se množí a prohlubují naše znalosti o evoluci na molekulární úrovni, je stále více jasné, že se jednotlivé pozice v sekvencích nevyvíjejí zcela nezávisle. Nicméně tento problém je mnohem vážnější u znaků morfologických, u kterých navíc v převážné většině případů neznáme jejich genetickou podstatu.

Za výhodnou vlastnost molekulárních znaků lze považovat i široké spektrum evolučních rychlostí, které reprezentují. To umožňuje zkoumat fylogenetické vztahy jak mezi blízkce příbuznými druhy (které mohou být morfologicky nerozlišitelné), tak i hluboké divergence fylogeneticky velmi vzdálených taxonů (které nemusí sdílet žádné morfologické znaky). Tato výhoda má ale omezenou platnost u fosilního materiálu, u kterého, jak uvidíme dále, existuje určitá horní hranice jeho stáří, kdy je ještě možno získat na-

tivní DNA. Určitou výhodou v porovnání s morfologickými znaky je relativní přímočarost a objektivita při výběru i analýze molekulárních dat. Naopak výběr morfologických znaků může být zatížen subjektivností, která je dále prohloubena výběrem způsobu kódování, takže celá morfologická fylogenetická analýza bývá do určité míry arbitrární. Často se proto stává, že jsou z analýzy vyřazovány znaky, které jsou v rozporu s preferovanou hypotézou autorů. Při práci s fosilním materiálem, včetně studia evoluce člověka, je však určitá míra subjektivnosti dána především jeho fragmentárností. Molekulární analýza tohoto materiálu může tento problém minimalizovat, bohužel rozpětí stáří použitelných vzorků je omezené.

## Metody molekulární systematiky

Až do druhé poloviny 20. století byli systematičtí biologové odkázáni pouze na anatomické, histologické a embryonální, tedy v zásadě morfologické znaky. Zvláště patrné je toto omezení u vymřelých taxonů, kde jsme často odkázáni pouze na fragmenty kostry a zubů. Postupně se však pozornost začala obracet k sekvencím aminokyselin v proteinových makromolekulách a především k DNA jakožto nositelce dědičnosti. Tento vývoj byl rámován několika výraznými technologickými posuny, z nichž nejzásadnější bylo zavedení elektroforézy proteinů a nukleových kyselin a polymerázové řetězové reakce.

### ELEKTROFORÉZA PROTEINŮ A NUKLEOVÝCH KYSELIN

Princip elektroforézy (název pochází z řečtiny a znamená „transport pomocí elektřiny“) je znám již od konce 19. století, ale skutečný rozmach využití této metody v genetice byl umožněn až od 2. poloviny 50. let. V té době byly zavedeny dvě významné inovace, které znamenaly celkové zjednodušení a současně mnohem širší uplatnění elektroforézy. Především původní kapalné médium bylo nahrazeno pevným nosičem, kterým byl zpočátku papír, později celulózoacetát, agaróza, škrob a polyakrylamid. V roce 1957 byly zavedeny histochemické metody barvení *in situ*, které využívají katalytických vlastností enzymů. To umožnilo z nepurifikovaného surového extraktu, obsahujícího tisíce nejrozličnějších proteinů, identifikovat několik molekul se stejnými katalytickými vlastnostmi.

Základní postup elektroforézy je jednoduchý. Jestliže je ke gelu či jinému nosiči nesoucímu soubor vzorků připojen zdroj elektrického napětí, molekuly proteinů se budou pohybovat buď ke kladnému pólu (anodě), nebo k zápornému pólu (katodě). V závislosti na velikosti pórů nosného média je jejich pohyb určen buď pouze jejich celkovým nábojem, nebo i jejich velikostí a tvarem. Rozdíly ve velikosti jednotlivých molekul téhož proteinu jsou určeny prostorovým uspořádáním bočních řetězců aminokyselin, jejichž vlastnosti (elektrický náboj, přítomnost hydrofilních nebo hydrofobních skupin, přítomnost atomů síry apod.) určují sekundární a terciární strukturu daného proteinu vzájemným odpuzováním nebo naopak přitažlivostí jednotlivých částí molekuly, tvorbou disulfidických můstků atd.

Po obarvení se na gelu objeví řada barevných skvrn, které představují jednotlivé **izozymy** (jako izoenzymy, zkráceně izozymy, se označují všechny funkčně podobné formy daného enzymu včetně všech polymerů složených z podjednotek, kódovaných buď různými geny, nebo různými alelami téhož genu). Ze systematického hlediska jsou důležité

**alozymy**, tj. ty části izozymů, které jsou variantami polypeptidů představujících různé alelické varianty jednoho genu.

Elektroforéza nukleových kyselin je v principu stejná jako elektroforéza proteinů s tím rozdílem, že pentózofosfátová kostra DNA má silný záporný náboj, takže všechny fragmenty se budou pohybovat k anodě pouze v závislosti na své velikosti (čím menší fragment, tím rychlejší pohyb médiem). K vizualizaci pozice jednotlivých fragmentů můžeme použít radioaktivní značení pomocí izotopů  $^{32}\text{P}$  a  $^{35}\text{S}$ , barviva vázající se na DNA (ethidium bromid, dusičnan stříbrný atd.) nebo různá fluorescenční barviva.

### ANALÝZA RESTRIKČNÍCH FRAGMENTŮ

Významným pokrokem v metodách analýzy DNA bylo zavedení restričních endonukleáz (restriktáz), což jsou enzymy, které štěpí dvouřetězcovou DNA na specifických restričních místech, daných tzv. rozpoznávací sekvencí, dlouhou zpravidla 4–6 bp. Jestliže je celá DNA nebo její část rozštěpena, vzniká několik fragmentů o různé délce. Tyto fragmenty potom lze od sebe oddělit běžnou elektroforézou.

Nejčastěji používanou metodou využívající restriktázy je **Southernova transferová hybridizace** (*Southern blotting*). Po rozštěpení DNA jedním nebo několika restričními enzymy jsou vzniklé fragmenty podrobeny elektroforéze. Potom jsou dvouřetězcové štěpy denaturovány a výsledné jednořetězcové fragmenty jsou pak spolu s roztokem nasávány z gelu silnou vrstvou filtračního papíru či jiného absorpčního materiálu přes nitrocelulóзовou nebo nylonovou membránu, na které se zachytí („blotting“). Membrána s fragmenty se potom ponoří do roztoku, jenž obsahuje molekuly značené sondy. Jako sonda je označován segment jednořetězcové DNA o sekvenci, která je komplementární částí studovaných fragmentů, a proto s nimi může přímo na membráně tvořit dvouřetězcové molekuly (tj. hybridizovat). Fragmenty se sondou lze nakonec identifikovat přiložením fotografického filmu na membránu (při radioaktivním značení nebo chemoluminiscenci), nebo barvením (u biotinových sond).

Jestliže se dvě sekvence liší přítomností/absencí restričního místa, na gelu se objeví v případě jeho přítomnosti dva rychlejší proužky, v případě absence jeden pomalý proužek a u heterozygotního jedince všechny tři fragmenty. Rozdíly v délce fragmentů, podléhající v populaci mendelovské segregaci, se označují jako **polymorfismus délky restričních fragmentů**, zkráceně **RFLP** (*restriction fragment length polymorphism*). Metoda RFLP sehrála ve studiu genetické proměnlivosti v populacích i fylogenetických vztahů mezi druhy významnou roli. Restriční enzymy a Southernova hybridizace našly uplatnění i při určování paternity a při forenzních analýzách. K těmto účelům se používaly speciální hypervariabilní úseky zvané **minisatelity**. Jsou to krátké sekvence DNA o délce nejčastěji 15–35 bp, jejichž sekvence je velmi konzervativní, obklopená lemujícími sekvencemi DNA, které se mezi různými lokusy liší. Celé minisatelitové jednotky jsou dlouhé přibližně 200 bp a jsou tandemově mnohonásobně opakovány, přičemž velká variabilita minisatelitů spočívá právě v proměnlivém počtu těchto repetitivních jednotek. Proto se zpravidla označují zkratkou **VNTR** (*variable number of tandem repeats*, variabilní počet tandemových repetací). Extrahovaná DNA je nejprve rozštěpena restriktázami a vzniklé fragmenty jsou potom rozděleny elektroforézou, přeneseny na nylonovou membránu a hybridizovány se značenými sondami. Některé sondy dokážou odhalit současně více lokusů – v tom případě se u každého jedince objeví větší počet proužků (u některých



sond i více než 50) a můžeme ho tak spolehlivě identifikovat. Výsledku takové analýzy se proto někdy říká molekulární otisk prstů (*fingerprint*) a celá metoda se označuje jako **DNA fingerprinting**. Tato technika byla zavedena Sirem Alecem Jeffreysem z univerzity v Leicesteru počátkem 80. let a do zavedení novějších metod hrála klíčovou roli při tzv. DNA profilování. Tyto metody se využívají k identifikaci osob (např. po živelných, vlakových, leteckých katastrofách, teroristických útocích nebo etnických masakrech), při určování paternity, příbuzenských vztahů nebo pachatelů násilných činů.

### POLYMERÁZOVÁ ŘETĚZOVÁ REAKCE

Jednou z nejdůležitějších molekulárněgenetických metod je bezesporu **polymerázová řetězová reakce, PCR** (*polymerase chain reaction*). Tato metoda umožňuje syntetické namnožení požadovaného množství DNA teoreticky i z jediné molekuly. Ačkoli byl její základní princip znám již od počátku 70. let, v dnešní podobě se používá od roku 1983. Extrémní pH i vysoké teploty, při kterých dochází k denaturaci dvouřetězcové DNA, totiž současně inaktivují polymerázu, enzym nezbytný pro syntézu nukleotidového řetězce. To dříve vyvolávalo nutnost dodávat v každém cyklu vždy nový enzym. Převrat přineslo až použití polymerázy gramnegativní bakterie *Thermus aquaticus*, žijící v horkých prameňech. Tento enzym (známý dnes jako *Taq* polymeráza) je vysoce tepelně stabilní a lze ho tedy použít i při vysokých teplotách.

Roztok pro PCR obsahuje mimo templátové DNA, směsi nukleotidů a *Taq* polymerázy i dva krátké fragmenty DNA (každý pro jeden z řetězců templátu), které polymeráza využívá jako počátek syntézy nového řetězce. Tyto oligonukleotidy se nazývají primery a ohraničují oblast DNA, kterou chceme amplifikovat. Hlavní část PCR sestává ze tří opakujících se kroků. V první fázi se v důsledku zahřátí roztoku na 94 °C dvouřetězcová DNA rozpojí na jednotlivé řetězce. Následným snížením teploty přibližně na 55 °C (tzv. zchlazení neboli *annealing*) dojde k navázání primerů na jednotlivé řetězce DNA. Teplota zchlazení je poměrně proměnlivá. Protože jsou primery kratší než fragmenty templátové DNA a jsou v roztoku v nadbytku, budou se s templátovými řetězci spojovat dříve, než dojde k jejich vzájemné reasociaci. Během poslední fáze cyklu (72 °C) polymeráza k primerům napojuje jednotlivé nukleotidy tak, aby byly komplementární s templátovým řetězcem. Protože v následujícím cyklu slouží jako templát i nové řetězce vytvořené v cyklu předchozím, počet kopií se pokaždé zdvojnásobí. Začneme-li tedy se dvěma templátovými řetězci, po 25 cyklech jich dostaneme  $2^{25} = 33\,554\,432$  (ve skutečnosti bude tento počet nižší, protože enzym se postupně vyčerpává).

Metoda PCR znamenala revoluci nejen v molekulárněgenetických analýzách, ale i v dalších biologických oborech včetně antropologie. Její autor, Kary Mullis z kalifornské firmy Cetus Corporation, dostal později za její objev Nobelovu cenu.

### ANALÝZA MIKROSATELITŮ

Jednou z velkých výhod polymerázové řetězové reakce je možnost selektivního namnožení zcela určitého úseku DNA, který chceme analyzovat. To umožňuje například jednoduchou detekci přítomnosti/absence molekulárních markerů nebo obecněji rozlišení jedinců s odlišnou genetickou výbavou. Princip PCR využívá i analýza **mikrosatelitů**, která postupně nahradila DNA fingerprinting. Mikrosatelity jsou velmi krátké, tandemově se opakující sekvence (repetice) o délce nejčastěji 2–4 bp, roztroušené po celém genomu.

Například dvounukleotidová sekvence  $(CA/GT)_n$  (kde  $n = 20-60$ ) se v genomu eukaryot vyskytuje v desítkách tisíc kopií. Podobně jako minisatelity se i mikrosatelity vyznačují vysokou frekvencí mutací, které způsobují proměnlivost jejich délky, a proto se někdy označují jako krátké tandemové repetice (*short tandem repeats*, STR) nebo jednoduché repetice (*simple sequence repeats*, SSR). Na rozdíl od minisatelitů však u této metody odpadá štěpení DNA endonukleázami, Southernův transfer i používání značené sondy. Alelovou formu zkoumaného mikrosatelitového lokusu lze zjistit elektroforézou. Dnes se mikrosatelity analyzují pomocí automatických sekvenátorů (viz dále). Pro forenzní analýzy včetně určení paternity se používají standardní sady mikrosatelitových markerů, které usnadňují vzájemné srovnání výsledků a odstraňují nutnost hledání a optimalizaci vhodných primerů.

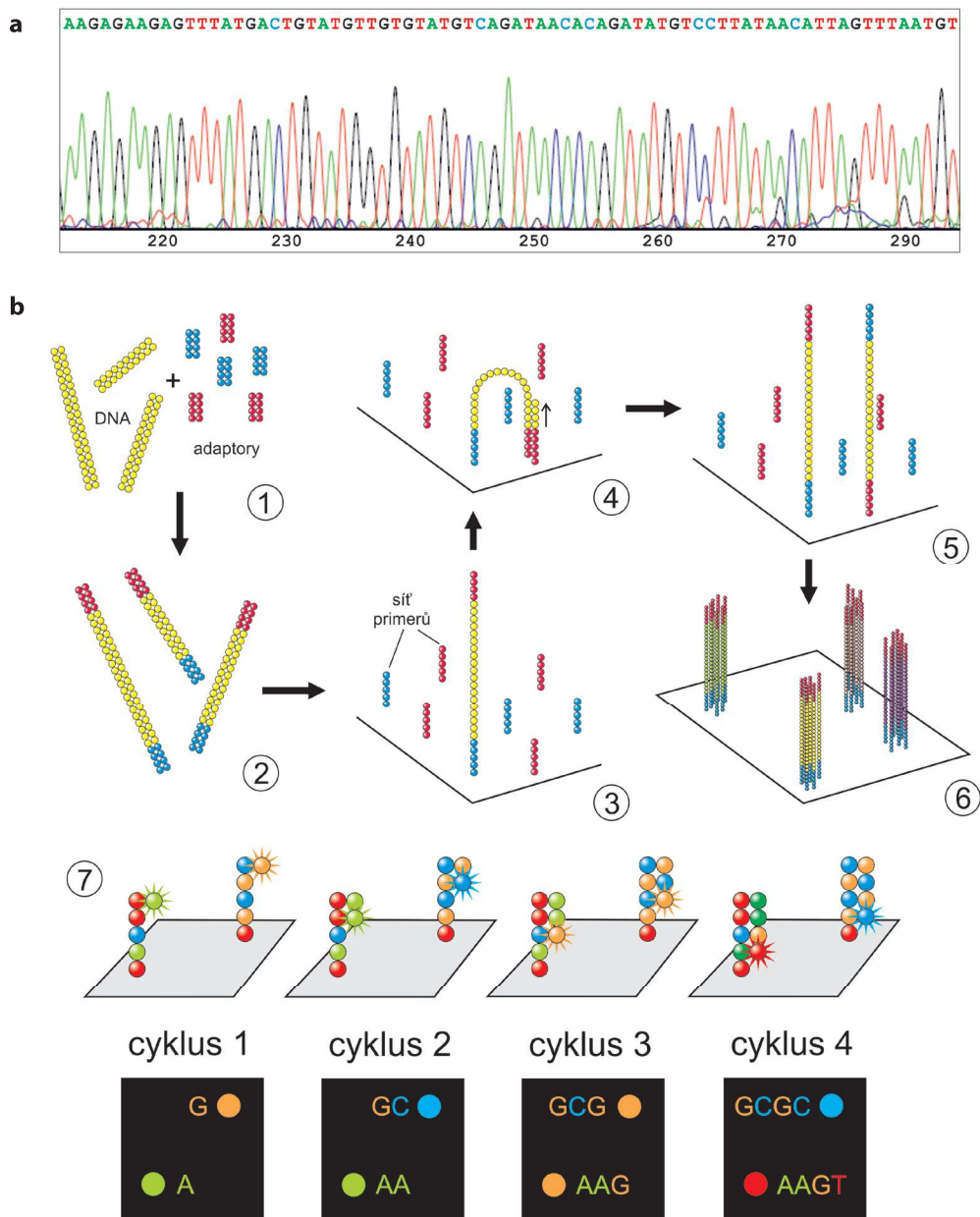
### SEKVENOVÁNÍ DNA

Tato metoda umožňuje zjistit přímo sekvenci nukleotidů v řetězci DNA. Dostatečné množství materiálu je zajištěno buď klonováním, nebo pomocí PCR. „Klasické“ sekvenování je v současnosti založeno výhradně na Sangerově dideoxynukleotidové metodě. Jejím principem je ukončení syntézy nového řetězce v místě, kde se místo běžného nukleotidu náhodně naváže dideoxynukleotid (ddNTP), který má na 3' uhlíku místo OH-skupiny kyslík, a proto zde nemůže dojít k navázání dalšího nukleotidu a syntéza řetězce se zastaví. Jestliže dideoxyribonukleotidy vhodně označíme, můžeme jejich pozici v sekvenci identifikovat. Protože k navázání ddNTP místo normálních nukleotidů dochází náhodně, v reakční směsi se vyskytují fragmenty o různé délce, které se následně rozdělí elektroforézou. V současné době se k sekvenování používají výhradně automatické sekvenátory, které „ruční“ čtení nahradily detekcí značených ddNTP při průchodu laserovým čidlem. Typický výsledek sekvenační analýzy pomocí automatického sekvenátoru je ukázán na obr. V. 11a.

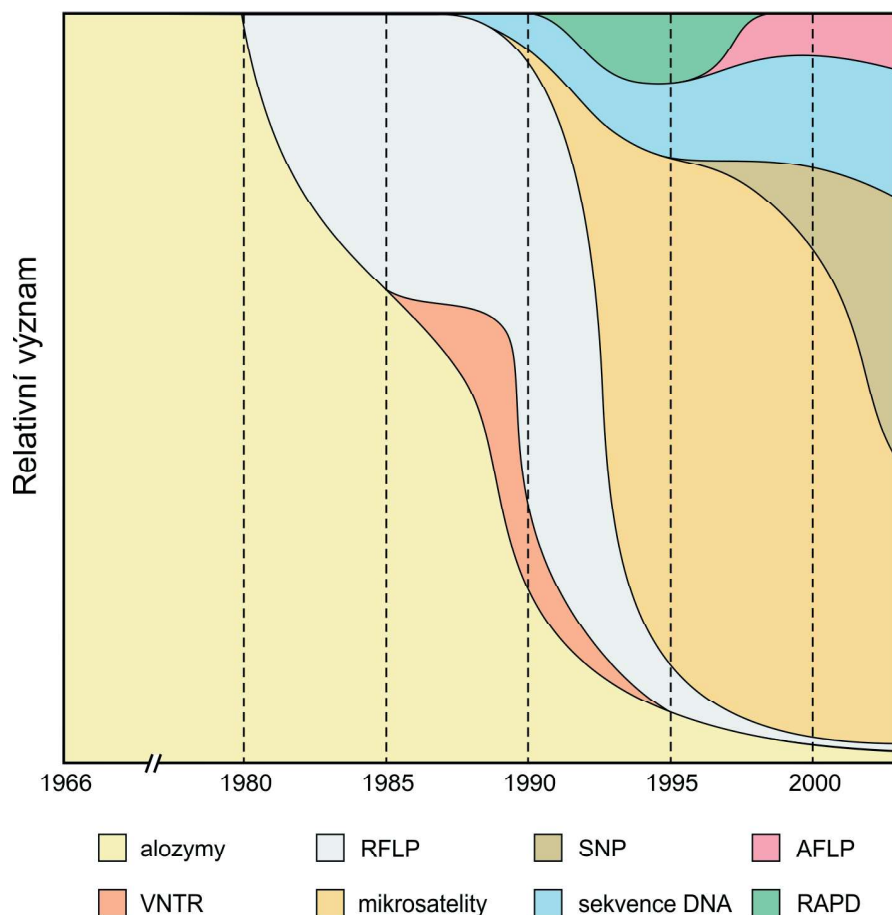
Některé „klasické“ sekvenátory mají až 96 nebo dokonce 384 kapilár, čímž je doba sekvenování vzorků výrazně zkrácena. Jestliže budeme s pomocí 96-kapilárového sekvenátoru sekvenovat fragmenty o délce 1000 bp, za jeden den získáme přibližně milion párů bází. I takto vysoký výtěžek je ovšem ve srovnání s novými metodami sekvenování nízký. Tyto metody, které se souhrnně označují jako sekvenování příští generace (*next generation sequencing*, NGS), jsou schopné za jediný den poskytnout více než 1000× větší počet párů bází. V současnosti existuje několik systémů, které se v technických parametrech liší (Solexa, SOLiD, Ion Torrent atd.) všechny jsou však založeny na simultánním sekvenování obrovského množství krátkých fragmentů DNA (obr. V.11b). Například fragmenty syntetizované systémem Solexa (Illumina) jsou dlouhé v závislosti na použitém přístroji od 50 do 600 pb. Výhodou tohoto systému je jeho nízká cena: v současnosti udávané ceny se pohybují od 0,05 po 0,15 dolarů za milion bází.

Jednotlivé osekvenované fragmenty jsou nakonec sestaveny do výsledné sekvence. Aby bylo „čtení“ sekvence spolehlivé, měly by se jednotlivé fragmenty vzájemně mnohokrát překrývat podobně jako cihly ve zdi. Průměrný počet bází čtených na jedné pozici v sekvenci se nazývá pokrytí (*coverage*). Čím je tato hodnota vyšší, tím je určení sekvence spolehlivější. Sestavení celé sekvence z velkého množství malých fragmentů pochopitelně vyžaduje výkonný počítač. Technický vývoj stále pokračuje a už dnes existují metody poskytující vyšší výtěžek než NGS, a tím zlevňující sekvenační analýzy (např. využitím nanopórů). Změny relativního využití jednotlivých molekulárních metod během nedávné doby (1966–2004) jsou zachyceny v grafu na obr. V. 12.

Obr. V. 11 a) Ukázka výstupu z automatického sekvenátoru. Každá báze je označena jinou barvou; sekvence se objevuje v horním řádku, čísla dole označují pozici v celé sekvenci, vždy po 10 nukleotidech.



b) Postup sekvenování metodou firmy Illumina (Solexa). Nejprve se připraví knihovna fragmentů DNA s navázanými krátkými specifickými sekvencemi, tzv. adaptory (1-2). Jednořetězcové fragmenty s adaptory se navážou na povrch sekvenační komůrky (*flow cell*) s hustou vrstvou primerů (3). Fragmenty potom vytvoří můstky, na kterých dochází k amplifikaci komplementárního řetězce (4). Dvouřetězcová DNA je denaturována a uvolněné řetězce se opět přichytí k povrchu (5) a celý proces se mnohokrát opakuje. Výsledkem jsou shluky klonů různých fragmentů DNA (6). Vlastní sekvenování probíhá postupně s tím, jak se vytváří nový komplementární řetězec (7). Navázání více než jednoho nukleotidu v každém cyklu je chemicky zablokováno, takže fluorescenční signál je zaznamenán vždy jen pro jednu bázi. Celý proces se opakuje, dokud není dosaženo konce fragmentu. Tím je dosaženo vysoké přesnosti „čtení“ sekvence.



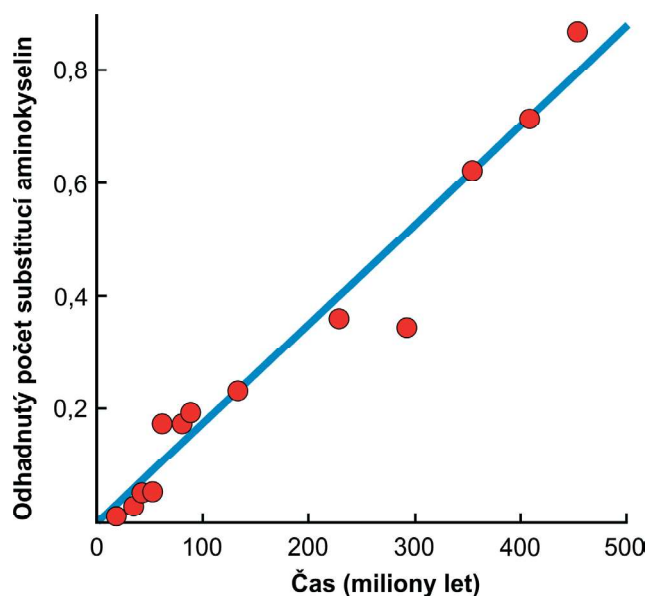
**Obr. V. 12** Relativní význam různých molekulárních metod v posledních desetiletích. Využití jednotlivých metod a markerů je v každém časovém řezu upraveno tak, aby celkový rozsah zůstal stejný. V prvních dvou desetiletích, počínaje rokem 1966, kdy byly poprvé publikovány práce o rozsahu genetické variability v přírodních populacích člověka a octomilky *Drosophila pseudoobscura*, byla převládající metodou elektroforéza enzymů a neenzymatických bílkovin. V současné době (graf končí rokem 2004) patří k nejvyužívanějším metodám sekvenování DNA a analýza mikrosatelitů a jedolokusových polymorfismů (SNP). Upraveno podle Schlöttera (2004). (Grafika MM)

### MOLEKULÁRNÍ HODINY

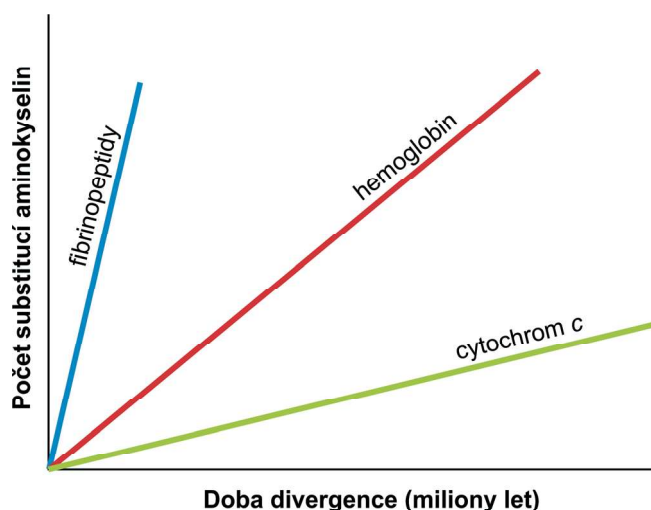
Použitím vnější skupiny sice získáme informaci o směru evolučního vývoje, ale ne o absolutním datování jednotlivých fylogenetických událostí. Tuto informaci můžeme získat zpravidla pouze z fosilního záznamu, méně často z datování geologických jevů (vznik oceánských ostrovů, zánik pevninského mostu apod.). Jen ojediněle máme k dispozici historické záznamy (např. u viru HIV). Paleontologická data jsou však většinou fragmentární a taxonově omezená, a nejsou proto vždy k dispozici. Řešením je extrapolace časových údajů z taxonů, pro které tuto informaci máme k dispozici, na taxony, u kterých nám chybí. Takový postup je ale možný pouze tehdy, jsou-li evoluční rychlosti srovnávaných taxonů přibližně stejné.

V roce 1962 si Emile Zuckerkandl a Linus Pauling všimli, že u hemoglobinu se počet rozdílů v aminokyselinách mezi různými druhy mění s časem, odhadnutým z fosilního záznamu, zhruba lineárně. O tři roky později toto pozorování zevšeobecnili v hypotéze **molekulárních hodin**. Podle ní tempo změny jakéhokoli proteinu je u různých organismů v čase přibližně konstantní (obr. V. 13). K podobnému závěru dospěl v roce 1963 E. Margoliash při studiu cytochromu *c*. V roce 1968 získala hypotéza molekulárních ho-





Obr. V. 13 Závislost mezi odhadnutým počtem záměn aminokyselin v řetězci  $\alpha$ -globinu mezi páry druhů obratlovců na čase, který uplynul od jejich odštěpení od společného předka. Přímka znázorňuje vztah při rovnoměrném tempu substitucí. Podle Kimury (1983). (Grafika MM)



Obr. V. 14 Ukázka různého evolučního tempa pro funkčně různě důležité proteiny. Volně zpracováno podle Hartla a Clarka (1997). (Grafika MM)

din logický základ v **neutrální teorii molekulární evoluce** japonského evolučního biologa Motoo Kimury. Ta kromě konstantnosti evoluce daného proteinu v různých liniích říká, že většina mutací, které se v evoluci projeví, je selekčně neutrální a že evoluční tempo bude rychlejší u méně důležitých proteinů (např. fibrinopeptidy, které mají pouze stavební funkci) než u proteinů funkčně významných (např. histony, některé hormony a enzymy; obr. V. 14). Podobně bude evoluce rychlejší u méně důležitých částí proteinu (např. vazebné místo enzymu bude konzervativnější než zbytek makromolekuly) a na 3. pozici kodonu, kde substituce nukleotidu díky degenerovanosti genetického kódu často nevedou k záměně jedné aminokyseliny za jinou (naopak všechny substituce na 2. pozici jsou nesynonymní, tj. vedou k záměně aminokyseliny). Mezi nejrychleji se vyvíjející části genomu patří nekódující sekvence a pseudogeny.

Jestliže říkáme, že rychlost molekulárních hodin je v čase konstantní, musíme současně rozlišovat absolutní čas, měřený v rocích, a relativní čas, měřený v generacích. Výsledky různých studií ukazují, že v některých případech jsou hodiny závislé na absolutním čase. To je poněkud překvapivé, protože u organismů s kratší generační dobou by se měly mutace vyskytovat častěji. Příčinou kompenzace vlivu kratší generační doby by mohla být skutečnost, že tyto organismy jsou většinou malé a jejich populační velikosti bývají naopak vysoké, takže neutrální nebo slabě selektované mutace se zafixují pomaleji. Nicméně ukazuje se, že pro substituce v pseudogenech a na 3. pozici kodonu, které jsou často synonymní (nevedou k záměně aminokyseliny) jsou molekulární hodiny závislé spíše na generačním čase, zatímco frekvence fixovaných nesynonymních substitucí jsou závislé spíše na absolutním čase. To by odpovídalo i pozorování, že proteinové hodiny „tikají“ spíše v absolutním rytmu a hodiny DNA častěji v tempu generačním.

Proč jsou pro nás molekulární hodiny tak důležité? Jak už bylo zmíněno, pokud by pro daný protein platilo, že jeho molekulární evoluce je pro různé druhy víceméně stejně rychlá, mohli bychom odhadnout absolutní čas divergence mezi jednotlivými liniemi. Vezměme jako příklad sekvenci mitochondriálního genu kódujícího cytochrom *b*, dlouhou 1140 bp. Srovnáním této sekvence u člověka a šimpanze zjistíme, že počet párových rozdílů mezi nimi je 118, počet rozdílů pro stejný úsek mtDNA

mezi myší a potkanem je 182. Tím jsme však získali pouze relativní odhady ( $118/1140 = 0,104$  v prvním případě,  $182/1140 = 0,160$  ve druhém). Molekulární hodiny proto musíme *nakalibrovat*. K tomu nám pomůže znalost stáří nejbližšího společného předka myši a potkana, který žil v jihovýchodní Asii zhruba před 12,5 milionu let. Jednoduchá trojčlenka nám ukáže, že mitochondriální linie vedoucí k člověku a k šimpanzovi se oddělily přibližně před 8 miliony let.

Uvedený příklad nám poskytl odhad, který je o něco vyšší než známá doba divergence mezi člověkem a jeho šimpanzími příbuznými. Rozdíl může být způsoben například nepřesným datováním fosilního materiálu; musíme si také uvědomit, že náš odhad byl založen pouze na jediném genu. Příčina nadhodnocení našeho výsledku je ovšem hlubší. Molekulární hodiny totiž nejsou zdaleka tak konstantní, jak se dříve myslelo (a jak bychom si přáli). Například průměrné evoluční tempo mezi člověkem a šimpanzem je  $1,3 \times 10^{-9}$  substitucí na nukleotidové místo za rok, kdežto tempo mezi potkanem a myší je  $2,2 \times 10^{-9}$  substitucí na nukleotidové místo za rok. Pokud bychom tento rozdíl vzali v úvahu, náš předchozí odhad divergence člověk-šimpanz by se snížil přibližně na 5 milionů let (jak uvidíme dále, srovnáním celogenomových sekvencí rodičů a jejich potomků bylo zjištěno, že u člověka je mutační tempo ve skutečnosti asi dvakrát nižší, než se původně předpokládalo, přibližně  $0,5 \times 10^{-9} \text{bp}^{-1} \text{rok}^{-1}$  a doba divergence mezi člověkem a šimpanzi se z původních 5–6 milionů let posunula na 7,5 milionů). Rozdíly v evolučním tempu existují i mezi jinými, často příbuznými druhy savců, například lidské tempo je pomalejší než u ostatních lidoopů a ještě pomalejší než u opic Starého světa, sudokopytníci se vyvíjejí rychleji než kytovci (hroši jsou fylogeneticky bližší kytovcům než ostatním sudokopytníkům – proto jsou dnes v souladu s výše popsanými zásadami fylogenetické systematiky kytovci a sudokopytníci řazeni do společné skupiny Cetartiodactyla). Ještě větší rozdíly existují mezi vzdálenějšími taxony (např. hmyz, bakterie, viry). Přes tato omezení zůstávají molekulární hodiny významnou pomůckou při datování fylogenetických událostí.

### ANALÝZA FOSILNÍ DNA

Jak už bylo uvedeno, výzkum fosilních forem se většinou omezuje na morfologická kritéria. Avšak současný rozvoj molekulárních metod umožňuje extrakci i genetickou analýzu stále staršího materiálu. Dnes výzkum **archaické DNA** (*ancient DNA*, aDNA) prožívá rozmach a stal se jedním ze stěžejních proudů současné paleontologie včetně paleoantropologie.

Na rozdíl od zpracování běžných vzorků je získání aDNA nalezených fosilií podstatně složitější. S přibývajícím časem totiž dochází k degradaci molekul DNA na menší fragmenty. Degradace bývá dále urychlena vyššími teplotami nebo přítomností vody. Podle současných odhadů fragmenty autentické DNA ve fosilním materiálu mizí přibližně po čtvrt milionu let. Za ideálních podmínek, tj. jestliže je vzorek uložen v permafrostu nebo v ledu, může být horní hranice posunuta až na jeden milion let. Další komplikací při izolaci aDNA je vysoké riziko kontaminace materiálu. Jestliže předmětem studia nejsou fosilní pozůstatky člověka a jeho blízkých příbuzných, nemusí to být velký problém, v případě našeho vlastního druhu se ale musí práce se vzorky řídit velmi striktními podmínkami (viz obr. 1.5). Současná DNA totiž při nedostatečně kontrolované práci v terénu, v laboratoři a v depozitáři velmi snadno proniká dovnitř kosti v podstatě při jakémkoli nechráněném dotyku. Překvapivé je, jak hluboko do kostní tkáně současná DNA pro-

niká (blíže viz Macholán 2014a). V posledních 15 letech proto bylo zřejmě publikováno mnoho výsledků paleogenetických výzkumů, které zaměnily archaickou a současnou DNA. Díky příznivým podmínkám se archaická DNA člověka zachovala především v pozůstatcích uchovaných v ledu (např. u tzv. Ötziho), přirozených mumii z jihoamerických And i uměle vytvořených mumii ze starověkého Egypta. Spektrum nálezů poskytujících aDNA se však neomezuje jen na tyto vzorky a stále se rozšiřuje (např. neandertálci, lidé z Denisovy jeskyně).



### PRVNÍ GENETICKÁ ANALÝZA PLEISTOCÉNNÍCH LIDÍ Z DOLNÍCH VĚSTONIC

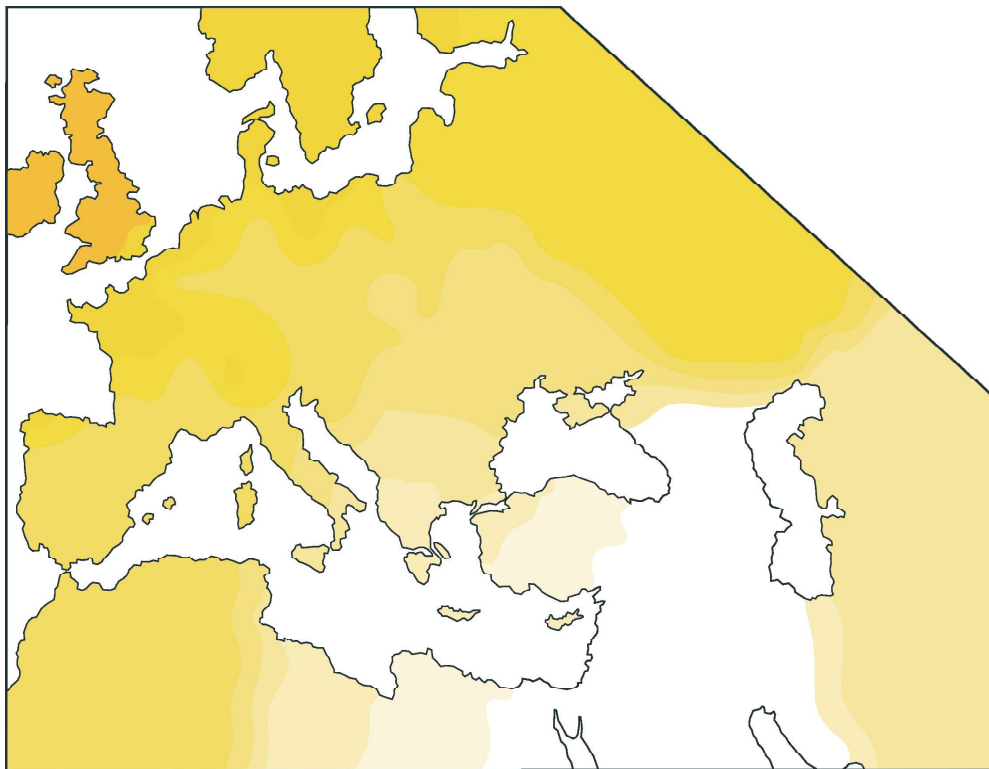
V letech 1986–1987 byl v Dolních Věstonicích a Pavlově objeven dobře zachovalý soubor kompletních lidských skeletů z doby počátečních lidských imigrací do Evropy. Do nedávné doby bylo zpracování tohoto materiálu omezeno pouze na morfologické analýzy. Až současné pokroky molekulární genetiky umožnily také analýzu DNA. Vzhledem k dobré zachovalosti kostí, spolehlivému datování i archeologickému kontextu mají totiž věstonické nálezy značný informační potenciál. Ale protože se v tomto případě jedná o DNA anatomicky moderních lidí, je velmi obtížné odlišit původní DNA od současných kontaminací. Teprve díky spolupráci Ústavu antropologie MU v Brně s týmem švédského evolučního genetika Svanteho Pääba z Institutu Maxe Plancka pro evoluční antropologii v Lipsku a zavedení nových metodologických postupů bylo možno v roce 2009 přistoupit k odběru vzorků a extrakci aDNA.

Zachovalost autentické aDNA byla nejprve testována na materiálu z trojhrobu v Dolních Věstonicích. Byl odebrán vzorek 100 mg kostěného prášku ze stehenních kostí všech tří jedinců (DV13, DV14 a DV15). Před odběrem byla z každé kosti odstraněna povrchová vrstva, aby se zamezilo kontaminaci DNA lidí, kteří se kosti v poslední době dotýkali. K odběru byl použit sterilní zubařský vrták a vše proběhlo v čisté místnosti maximálně chráněné proti kontaminaci. Následně byla z kostního prášku izolována DNA a do každé molekuly fosilní DNA bylo přidáno malé množství specifických, uměle vytvořených krátkých úseků DNA, tzv. adaptorů. Tyto oligonukleotidy umožňují amplifikovat i velmi malá množství DNA. Většina DNA nalezené v pravěké kosti však není lidská, ale náleží mikroorganismům, které se tam dostaly až po smrti daného jedince, takže zemřelému patří pouze asi 5 % izolované DNA. Lidská mtDNA byla z takto komplexní směsi získána pomocí nově vyvinuté techniky zachycení krátkých amplifikovaných genomových fragmentů (*primer extension capture*, PEC). Nejprve byly syntetizovány cílové úseky fosilní DNA a potom byly do vzorku přidány magnetické částice, které získané fragmenty vytěsnily. Takto zachycené kousky DNA byly nakonec sekvenovány pomocí NGS systému Solexa. Tímto postupem se podařilo získat 8842 fragmentů mtDNA jedince DV13, 925 fragmentů DV14 a 461 DV15.

K potvrzení autentičnosti získané aDNA byly použity tři ověřovací postupy. Nejprve byla pozornost zaměřena na úseky, v nichž se každý z věstonických jedinců lišil o více než 99 % od současné lidské mtDNA, které tak s velkou pravděpodobností byly jejich vlastní. To se podařilo prokázat, avšak počet pozorování byl v tomto testu nízký. Proto byla hledána mtDNA haploskupiny R0 (pre-HV), která je přítomna u téměř 50 % všech současných Evropanů, a její přítomnost by tak signalizovala kontaminaci moderní DNA. Ani při tomto testu nebyla kontaminace zjištěna. Posledním krokem bylo sledování charakteru degradace fragmentů DNA. Jejich průměrná délka byla poměrně krátká, kolem

70 bp. Ve 30–35 % případů došlo u 5'-konce k nahrazení cytozinu tyminem, kdežto u 3'-konce se vyskytly komplementární substituce nahrazující guanin za adenin (tento jev je pro aDNA typický). Na pozicích sousedících s těmito fragmenty jsou s vysokou četností zastoupeny puriny (adenin a guanin). Uvedené charakteristiky opět potvrzují, že získaná DNA byla skutečně původní. Protože získaná aDNA pochází vždy od jednoho nositele, nemá znaky většiny moderních lidských populací a svým složením je typická pro pleistocenní DNA, s největší pravděpodobností reprezentuje autentickou DNA původních obyvatel Dolních Věstonic. Nakonec byly z krátkých úseků mtDNA za pomoci příslušného softwaru rekonstruovány delší sekvence. Pro jedince DV13 byl dokonce získán kompletní mitochondriální genom, který je teprve druhou sekvencí celé mtDNA anatomicky moderního člověka z pleistocénu (první známý genom patřil pleistocennímu muži z Kostěnek v Rusku). U jedince DV14 byla rekonstruována asi polovina genomu a u jedince DV15 zhruba třetina. Tyto výsledky představují zatím největší databázi DNA pro časně moderní lidi.

Všichni tři analyzovaní jedinci se lišili minimálně v pěti pozicích a nebyli tedy přímými příbuznými v mateřské linii. Jejich mtDNA náleží k haploskupině U, stejně jako genom muže z Kostěnek. V populaci současné Evropy frekvence tohoto typu nepřesahuje 11 %. Haploskupina U se vyčlenila přibližně před 55 tisíci lety ze skupiny R. Před 45 tisíci lety, kdy začala migrace moderních lidí do Evropy, zřejmě byla její frekvence mnohem vyšší než dnes. Lidé nesoucí tento typ mtDNA jsou totiž považováni za první kolonizátory našeho kontinentu. Genetické studie z pozdně mezolitických hrobů prokázaly, že tento



**Obr. V. 15** Šíření neolitických alel do Evropy démovou difuzí. Upraveno podle Cavalliho-Sforzy a Cavalliho-Sforzy (1995) a dalších zdrojů. (Grafika MM)





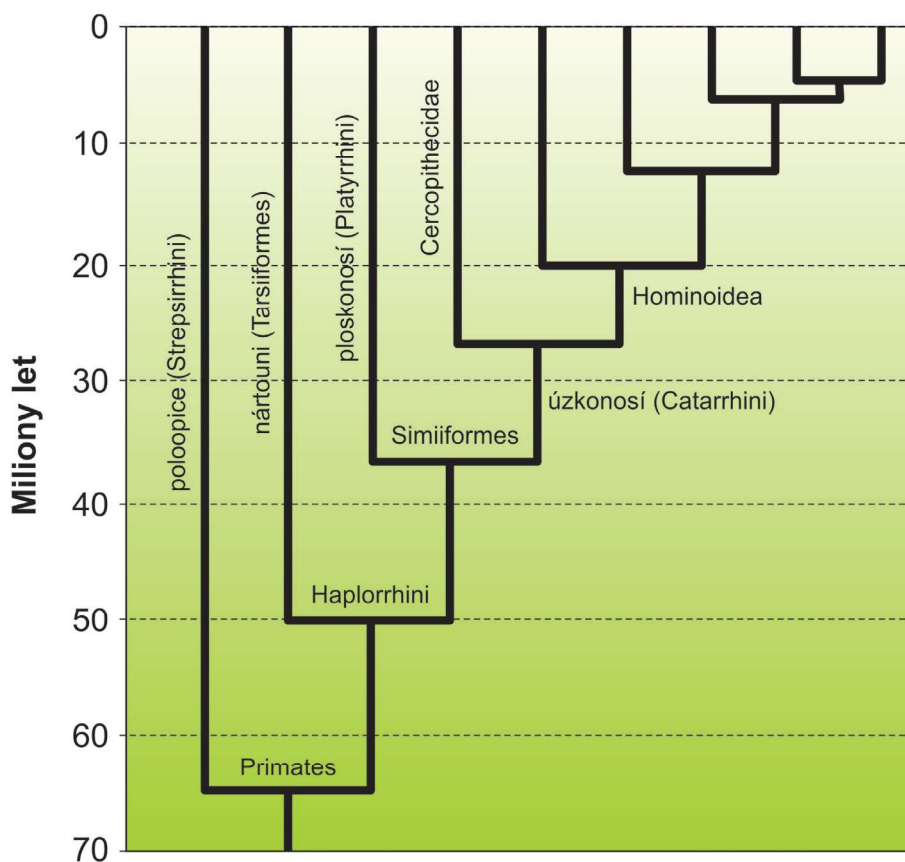
typ byl ještě v mezolitu relativně čtenější než v následném neolitu. Varianty zjištěné přinejmenším u jedinců DV13 a DV14 tak s největší pravděpodobností postupně vymizely spolu s původní pleistocenní populací, která byla nahrazena anebo smíchána s dalšími migračními vlnami, které postupně kolonizovaly evropský kontinent. Haploskupina U se dodnes vyskytuje s vysokou frekvencí u skandinávských Sámů (Laponců). Díky nové metodice se časně moderní lidé z Dolních Věstonic stávají jedinečným zdrojem genetických informací. Sekvence mtDNA získané pro jedince DV14 a DV15 je však vzhledem k fragmentární povaze materiálu nutno posuzovat jen jako předběžné. Kompletní mtDNA u těchto dvou a postupně i u dalších jedinců z Dolních Věstonic a Pavlova nám umožní sledovat velikost populace časně moderních lidí. To bude přínosné pro aktuální a živě diskutované otázky zániku neandertálců, nástupu moderních lidí a tzv. „lidské revoluce“. Pouze u velkých populací anatomicky moderního člověka totiž dochází k takové akumulaci poznatků, technologií a kulturních zvyklostí, jakou u neandertálců neznáme. Lidské pozůstatky z Dolních Věstonic a Pavlova jako jedna z největších kolekcí moderních lidí z pleistocénu budou nesporně hrát v budoucích studiích klíčovou roli – tím spíše, že analýza prvních tří vzorků naznačuje, že aDNA těchto pozůstatků je vysoce zachovalá.

## Člověk a jeho místo na stromu života

Ať už si myslíme o vztahu člověka k ostatním organismům cokoli, naše místo je v blízkosti hlodavců a zajíců (skupina Glires) v rámci skupiny Euarchontoglires. Jako primáti sdílíme „naši“ část tohoto kladu (Euarchonta) s tanami (Scandentia) a letuchami (Dermoptera). Předpokládá se, že první primáti se na scéně objevili asi před 65 miliony let. Některé molekulární studie datují původ primátů dokonce až do střední křídy kolem 85 milionů let, i když nejstarší fosilie, které můžeme do této skupiny bezpečně přiřadit, jsou staré méně než 60 milionů let. První skupinou, která se odštěpila, jsou poloopice (Prosimii), často nazývané Strepsirrhini (z řec. *strepsis* = otáčející se a *rhis* = nos), protože jejich nozdry jsou součástí vlhkého rhinaria (typickým příkladem je čenich kočky nebo psa). Druhá skupina, Haplorrhini (řec. *haploús* = jednoduchý a *rhis* = nos), rhinarium postrádá a dělí se na nártouny (Tarsiiformes) a opice (Simiiformes, dříve Anthrooidea – z řec. *anthropos* = člověk), které tvoří dvě skupiny lišící se anatomií nosní přepážky: ploskonosé (Platyrrhini, podle široké nosní přepážky s nozdrami mířícími do stran) neboli opice „Nového světa“ a úzkonosé (Catarrhini, podle úzkých, svěšených nozder), tj. skupinu sestávající z opic „Starého světa“ (Cercopithecidae) a lidoopů včetně lidí (Hominoidea) (obr. V. 16).

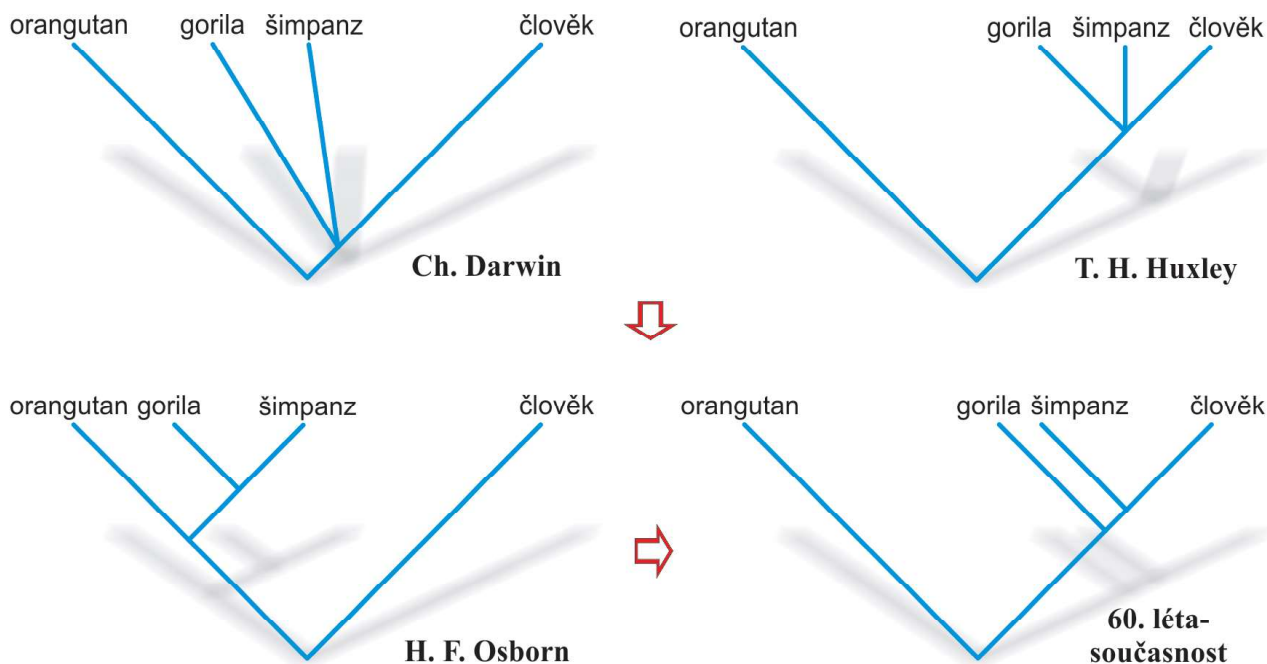
### LIDOOPI A LIDÉ

Anatomická podobnost člověka a lidoopů byla zřejmá už biologům 19. století. Existovaly dvě skupiny hypotéz: jedna předpokládala africký původ, druhá asijský. Ve 20. a 30. letech 20. století se původní Darwinova a Huxleyova hypotéza o příbuznosti člověka a afrických lidoopů dostala na okraj zájmu a všeobecně se přijímala hypotéza Henryho Fairfielda Osborna o původu člověka v oblasti náhorních plošin centrální Asie (obr. V. 17). Panoval všeobecný názor, že člověk se od lidoopů oddělil velmi dávno a že neandertálcí nebyli přímými předky *H. sapiens*. Tento názor byl zdánlivě podporován nálezem tzv. piltdownského člověka a názorně je ilustrován na fylogenetickém stromu Arthura Keitha

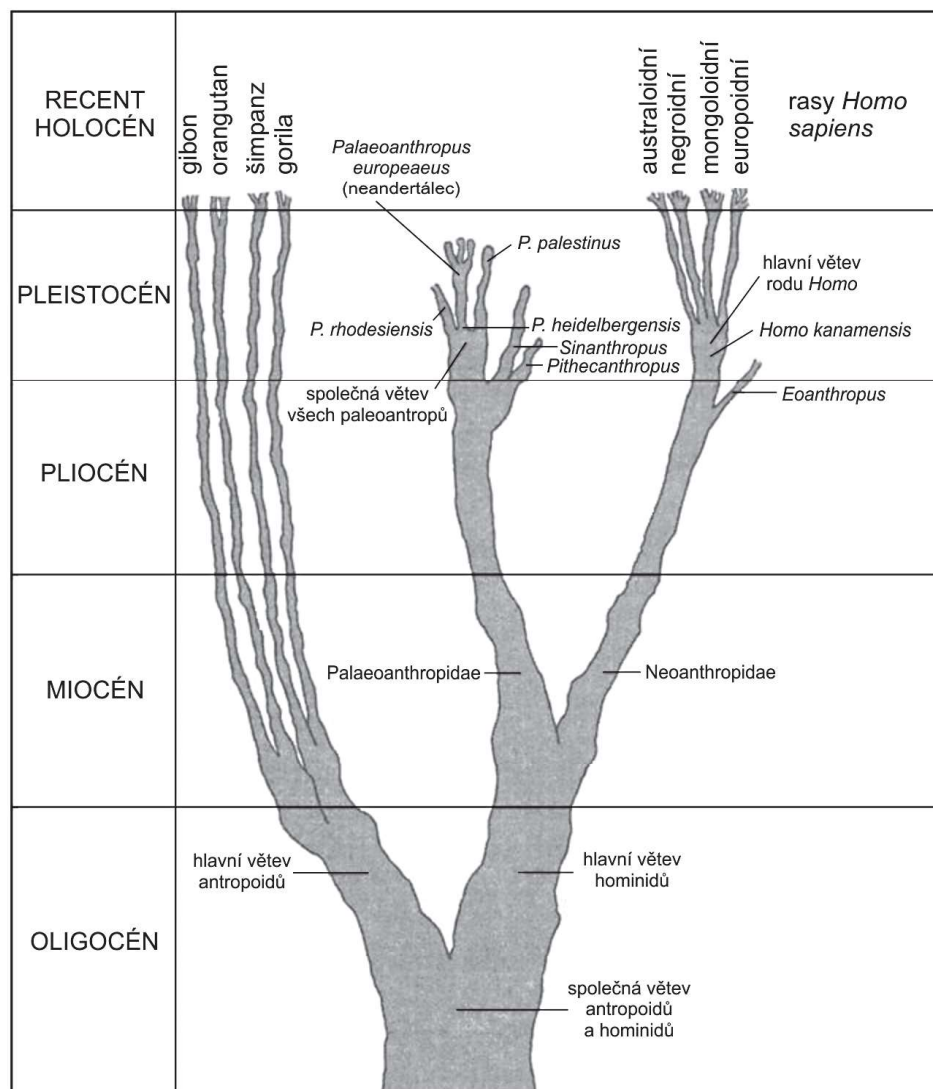


Obr. V. 16 Fylogeneze a systém současných primátů. (Grafika MM)

Obr. V. 17 Představa fylogenetických vztahů mezi velkými lidoopy a člověkem podle Charlese Darwina, Thomase Henryho Huxleyho, Henryho Fairfielda Osborna a fylogenetický strom podle molekulárních znaků. Za povšimnutí stojí rozdílný pohled dvou současníků, Ch. Darwina a T. H. Huxleyho, na starobylost společného předka člověka a obou afrických lidoopů. Pro mnoho antropologů první poloviny 20. století včetně Osborna a Keithe sahala linie člověka ještě dál do minulosti. (Grafika MM)



**Obr. V. 18** Fylogenetický strom Arthura Keitha z roku 1935, ukazující rané odštěpení linie vedoucí k současnému člověku i miocenní původ linie neandertálců i jednotlivých linií lidoopů. (Grafika MM)

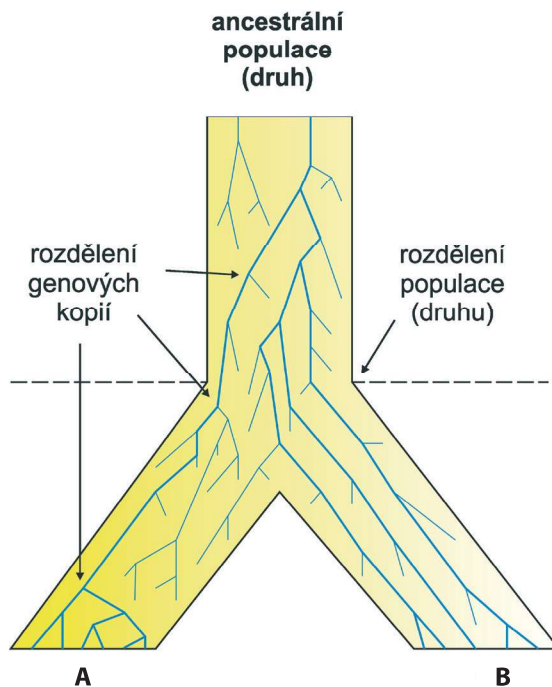


z roku 1935 (obr. V. 18). Na obrázku si můžeme povšimnout nejen raného odštěpení linie vedoucí k současnému člověku, která se od lidoopů odštěpila ve středním oligocénu, ale také miocenního původu linie neandertálců i jednotlivých linií lidoopů.

Až do 60. let 20. století byly fylogenetické vztahy člověka vyvozovány výhradně na základě morfologických a anatomických znaků. Teprve roku 1967 se americký genetik Allan C. Wilson a jeho student Vincent Sarich zaměřili na měření tzv. imunologických vzdáleností mezi vyššími primáty. Svoji studii založili na předpokladu, že blízké příbuzné druhy by měly mít podobné antigeny, a proto by jejich reakce na antigen opačného druhu měla být slabá. Naopak s rostoucí fylogenetickou vzdáleností mezi taxony bude podobnost jejich antigenů klesat, a tím se zvyšovat síla imunitní reakce na cizí antigen. Jako antigen použili lidský albumin a měřili sílu odpovědi v imunitním systému jak vlastního druhu, tak ostatních druhů lidoopů a opic Starého světa. Tato analýza při-

nesla překvapivý závěr, že lidoopi jsou příbuznější člověku než ostatním úzkonosým opicím. Navíc pokud vycházíme z předpokladu platnosti molekulárních hodin a ty kalibrujeme pomocí divergence lidoopů a opic Starého světa před 30 miliony let, doba divergence mezi africkými lidoopy a člověkem je přibližně 5 milionů let, tedy mnohem méně než tehdy předpokládaných 15 milionů. Molekulární analýzy se liší ve stanovení příbuznosti člověka, šimpanzů a goril díky rychlému oddělení všech tří linií a tím i odlišného třídění linií (obr. V. 19). Proto je mnoho lidských genů bližší gorilám než šimpanzům, jiné geny naopak ukazují na příbuznost gorily a šimpanze. Nicméně většina molekulárních analýz včetně srovnání celých genomů ukazuje na sesterský vztah člověka a dvojice šimpanzů (šimpanze a bonoba). Vezmeme-li v úvahu mutační tempo odhadnuté na základě srovnání celogenomových sekvencí DNA, jejich poslední společný předek žil přibližně před 7,5 milionu let. Tento odhad je v plném souladu s nálezy nejstarších hominů (kapitola VIII).

Nadčeleď Hominoidea (lidoopi a lidé) se rozděluje na tzv. malé lidoopy, tedy gibony (čeleď Hylobatidae), a velké lidoopy včetně člověka (čeleď Hominidae). Hovoříme-li tedy o „hominidech“, máme na mysli právě tuto skupinu (obr. V. 20). Uvedené klasifikační schéma je v rozporu s tradičním nazíráním na systém této skupiny primátů, které orangutany, gorily a šimpanze řadilo do čeledi Pongidae, kdežto čeleď Hominidae vyhrzovalo pouze člověku a jeho vymřelým příbuzným (obr. V. 21a). Podle zásad fylogenetické systematiky je však skupina Pongidae uměle vytvořená – parafyletická. Byla by typickým gradem. Čeleď Hominidae měla odrážet

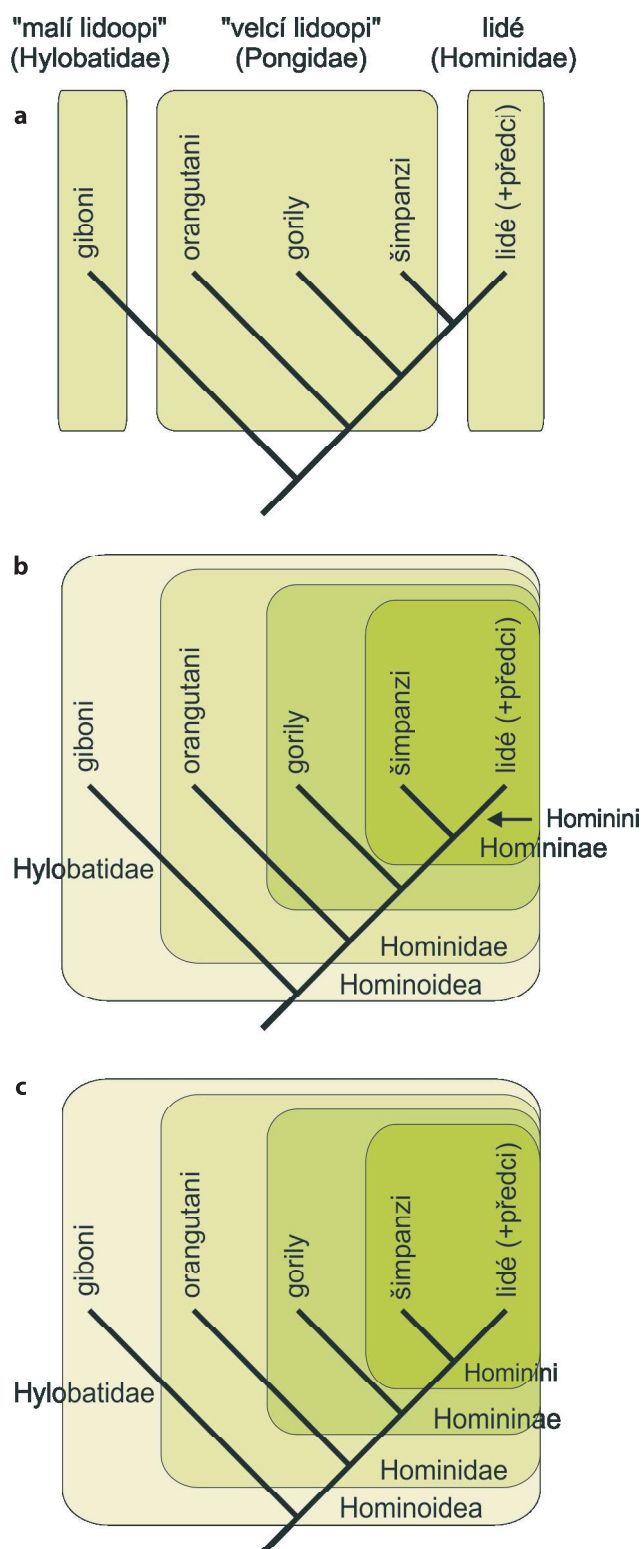


**Obr. V. 19** Vztah druhového (žlutá barva) a genového stromu (modrá barva); s postupem času dochází k extinkci jednotlivých kopií genu neboli k třídění (sortování) linií. Po nějakou dobu budou oba dceřiné druhy A i B sdílet společné genové kopie, než dosáhnou tzv. reciproční monofylie, kdy nebudou mít žádné společné kopie. Jestliže během této doby dojde k dalším speciacím, budou jednotlivé druhy mozaikami genů s odlišnými fylogenetickými historiemi. Analýzou jednotlivých genů proto můžeme dospět k odlišným závěrům. Typickým případem je vztah mezi gorilami, šimpanzi a člověkem. (Grafika MM)



**Obr. V. 20** Fylogenetické vztahy v rámci nadčeledi Hominoidea. (Grafika MM)



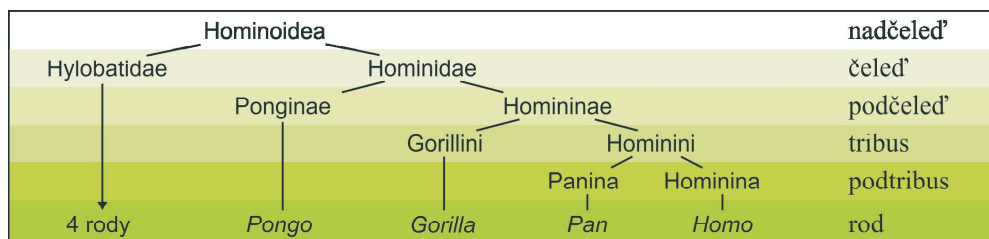


velký rozsah odlišení člověka od ostatních lidoopů. Julian Huxley dokonce navrhol, aby byl pro člověka vyčleněn samostatný kmen Psychozoa. Systém reflektující genealogii v rámci kladu Hominoidea je ukázán na obr. V. 21b, c. Každé monofyletické skupině je přiřazen samostatný název odpovídající příslušné taxonomické kategorii. Přestože jsou oba obrázky velmi podobné, liší se v přiřazení tribové kategorie: s klasifikací na obr. V. 21b se setkáme ve většině moderních zoologických učebnic, klasifikace na obr. V. 21c však přesněji odráží fylogenetický strom a není proto divu, že ho nalezneme především v evolučně biologických pracích. V prvním případě bychom člověka a jeho vymřelé příbuzné řadili do tribu Hominini a šimpanze a bonoba do tribu Panini, ve druhém případě by tribus Hominini zahrnoval všechny tyto taxony a člověku by byl přiřazen podtribus Hominina (obr. V. 22). Bez ohledu na to, zda aplikujeme na člověka tribovou nebo podtribovou kategorii, budeme v dalším textu pro člověka a jeho příbuzné používat český termín „hominini“. Do této skupiny jsou zahrnuty všechny kmenové i korunové taxony (Obr. V.5), nacházející se v linii od společného předka se šimpanzi po anatomicky moderního člověka.

#### HLEDÁNÍ CHYBĚJÍCÍHO ČLÁNKU

Už od 19. století postrádala evolucionisticky orientovaná paleoantropologie svůj mezičlánek (*missing link*) mezi primáty a lidmi. V té době už shodou okolností byli známi první neandertálci, a to z Engisu, Gibraltaru, Neanderthalu, Spy a posléze i z moravské Šipky, ale o jejich významu a smyslu se teprve diskutovalo. Ať už pochybnosti vyvěraly z neprůkazného stáří dané fosilie, její abnormality či předpokládané patologie, neandertálci dlouho zůstávali mimo evoluční teorii. Z dnešního pohledu se takový skepticismus jeví jako zpátečnický. Ale pokud se na týž problém podíváme z hlediska tehdejšího důkazního materiálu a použijeme dnešní kritickou metodu, uvažovali pochybovači oprávněně. Podle principu Occamovy britvy je totiž logičtější považovat několik prvních atypických kostí za patologické, než je použít k definici nového druhu.

**Obr. V. 21 Tradiční pojetí systému nadčeledi Hominoidea (a) a dvě varianty odrážející skutečné fylogenetické vztahy a vycházející z kladistického přístupu (b, c); podrobnosti viz text. (Grafika MM)**



**Obr. V. 22** Systém hominoidů, kde tribus Hominini zahrnuje jak člověka a jeho vymřelé příbuzné, tak šimpanze a jejich vymřelé příbuzné. Linie vedoucí od jejich společného předka k *Homo sapiens* je řazena do podtribu Hominina. (Grafika MM)

Tehdejším trendem bylo hledání ideálnější přechodné formy, než je poměrně specializovaný evropský neandertálec. Měl jím být opočlověk, který by žil spíše v tropech, a jehož konkrétní pozůstatky bylo třeba teprve objevit. Existenci tohoto mezičlánku předpokládal Charles Darwin, Ernst Haeckel i Karl Vogt, ale teprve na samém sklonku 19. století se úkolu najít jej přímo v terénu s nevšedním entuziasmem ujal Eugène Dubois. S tímto cílem se vydal na ostrovy dnešní Indonésie a na Jávě skutečně našel pozůstatky člověka s opičími znaky. O třicet let později se s podobnými záměry vypravil do Číny Davidson Black, kde přijal místo na pekingské lékařské koleji a ujal se výzkumu nově objevených fosilií z Čou-kchou-tien. Ale v téže době už ohlásil jiný, podstatně starší mezičlánek Raymond Dart z jižní Afriky a definoval jej z opačné perspektivy, tedy jako opici s lidskými znaky. A protože potřeba ideálního mezičlánku byla vyšší než dodávka nových fosilií z terénu, zrodil se v Piltdownu cílený podvrh, ona už zmíněná mechanická kombinace lidské mozkovny s dolní čelistí lidoopa (kapitola I), která dostala název *Eoanthropus dawsoni*. Je paradoxní, že tento podvrh byl tehdejšími autoritami po určitou dobu přijímán příznivěji než skutečné fosilie. Jak už to bývá, korespondoval s tehdejšími představami a očekáváním lépe než realita. V těch dobách sdíleli seriózní vědci i podvodníci představu, že chybějící článek by měl být kombinací opičích a lidských znaků. Dubois a Dart to vyjádřili vědeckými názvy *Pithecanthropus* (opočlověk, z řec. *pithecos* = opice a lat. *anthropos* = člověk), resp. *Australopithecus* (jižní lidoop, z lat. *australis* = jižní). Dnes je zřejmé, že nejde o mezičlánky mezi člověkem a zvířetem ani o jednotlivé vývojové stupně, kterými by prošlo lidstvo jako celek na své evoluční cestě vzhůru. Evoluce člověka nebyla lineárním přechodem jednoho druhu ve druhý, ale spíše bohatě rozvětveným stromem, kde v každé době současně existovalo několik druhů homininů.

Během posledních 150 let byla popsána celá řada nových taxonů. V roce 1859 byl popsán *Homo neanderthalensis*, 1894 *Pithecanthropus erectus* (*Homo erectus*), 1908 *Homo heidelbergensis*, 1921 *Homo rhodesiensis*, 1925 *Australopithecus africanus*, 1938 *Paranthropus robustus* (*Australopithecus robustus*), 1959 *Zinjanthropus boisei* (*Australopithecus boisei*), 1964 *Homo habilis*, 1975 *Homo ergaster*, 1978 *Australopithecus afarensis*, 1995 *Ardipithecus ramidus* a *Australopithecus anamensis*, 1997 *Homo antecessor*, 1999 *Australopithecus garhi*, 2001 *Orrorin tugenensis*, 2002 *Sahelanthropus tchadensis*, 2004 *Homo floresiensis*, 2008 *Australopithecus sediba* (v témže roce byla publikována studie prokazující samostatný status člověka s Denisovy jeskyně, ten však dosud nebyl popsán jako samostatný druh nebo synonymizován s některým z již popsaných druhů), 2011 *Australopithecus deyiremeda* a 2015 *Homo naledi*. Další budou bezpochyby následovat. Počet popsaných taxonů, které se neujaly, je samozřejmě mnohem vyšší. Část antropologů, k nimž patřili i někteří členové rodiny Leakeyů, se snažila každou novou a charakteristickou fosilii definovat jako nový druh. Jindy působila psychologie badatele, který přirozeně



touží stát se autorem nového taxonu nebo jej pojmenovat po „své“ lokalitě. V některých zemích a místech mohlo svou roli hrát i národní a lokálně patriotické cítění, snaha zapsat navždy do vědecké nomenklatury jméno země (*Homo georgicus*) či místa (*Homo předmostensis*). K některým dávno vymezeným taxonům se věda naopak po desetiletích hledání a kombinací vrací. V posledních letech tak byly oprášeny klasické termíny *Homo neanderthalensis*, *H. heidelbergensis* a *H. rhodesiensis*.

Práci paleoantropologů komplikuje existence sexuálního dimorfismu, který bývá u fosilních homininů velký, takže anatomické rozdíly mezi samci a samicemi byly často považovány za projev druhové odlišnosti. Jindy byly naopak dva odlišné druhy zaměňovány za různá pohlaví téhož druhu. Tak byly například v 70.–80. letech chápány rozdíly mezi druhy *Australopithecus boisei* (OH5) a *A. robustus* nebo mezi *Homo rudolfensis* (KNM-ER 1470) a *H. habilis*. V případě fosilního materiálu jsme bohužel odkázáni pouze na morfologická kritéria, která umožňují pouze nepřímé indicie o reprodukční izolaci mezi druhy (kapitola III). Fosilní nálezy jsou navíc zpravidla velmi fragmentární. V neposlední řadě je třeba si uvědomit, že evoluce člověka (a obecně všech organismů) není homogenním procesem kolineárních změn. Typickým příkladem jsou podzemní savci, u nichž dochází k redukci některých orgánů či funkcí, kdežto jiné jsou naopak rozvinuty. Takový vývoj označil francouzský biolog François Jacob jako „evoluční flikování“ (*evolutionary tinkering*).



## Genetika a evoluce moderního člověka

### NEANDERTÁLCI A DENISOVCI

Schopnost izolovat nativní aDNA umožňuje přímo analyzovat předchůdce moderního člověka a jejich příbuzné, kteří žili před desítkami tisíc let. První sekvence byly získány z fosilních nálezů *H. neanderthalensis* z klasické lokality v německém Neandertalu. Tento výzkum začal v 90. letech pod vedením S. Pääba a brzy byl rozšířen i na další klasické evropské lokality, například Krapinu v Chorvatsku nebo Spy v Belgii. Paleogenetické analýzy umožnily také jednoznačné přiřazení morfologicky sporných fosilií nalezených na periferii neandertálské oikumeny, například v Tešik Taš v Uzbekistánu a v Okladnikově jeskyni na Altaji. Genetické rozdíly mezi moderním člověkem a neandertálcem naznačují oddělení obou linií zhruba před 500–800 tisíci lety.

Analýzy aDNA neandertálců poskytly několik velmi cenných informací. Především sekvence genu *MC1R* dvou jedinců z lokality El Sidrón ve Španělsku (stáří 43 000 let) a Monti Lessini v Itálii (50 000 let) ukázaly, že alespoň někteří neandertálci měli světlou pleť a ryšavé vlasy. *MC1R* je membránový receptor, který působí jako přepínač mezi tvorbou červenožlutého pigmentu feomelaninu a černohnědému eumelaninu. Fenotypovým projevem mutace způsobující částečnou nebo úplnou ztrátu funkce tohoto receptoru je právě světlá barva kůže a ryšavé vlasy. U obou zkoumaných neandertálců byla zjištěna přítomnost bodové mutace, která se u moderních lidí nevyskytuje. Když však byla tato mutace vytvořena v kultuře lidských buněk, výsledkem byla ztráta aktivity *MC1R* receptoru. Předpokládá se, že barva kůže neandertálců mohla být stejně proměnlivá jako u moderního člověka a minimálně 1 % z nich pravděpodobně bylo „keltského“ typu, tj. se světlou kůží a ryšavými vlasy.

V porovnání se současnými lidskými populacemi byla úroveň genetické variability neandertálců zhruba třetinová, pravděpodobně v důsledku života v malých skupinách.

Podobně jako je tomu ve většině lidských kultur, byli i neandertálci patrilokální (žena následuje svého muže), s paleolitickými anatomicky moderními lidmi navíc sdíleli intoleranci k laktóze v dospělém věku.

Překvapivé výsledky přinesla analýza Pääbova týmu aDNA z Denisovy jeskyně na Altaji. Kompletní genom mtDNA, který byl získán z jediného prstního článku mladého děvčete, se lišil od všech dosud známých druhů homininů. Později byl nalezen i zub a prst dolní končetiny. Dívka z Denisovy jeskyně žila před 30 000–48 000 lety, ale od linie moderního člověka se její mitochondriální DNA oddělila už před milionem let. Tento odhad naznačuje, že denisovci jsou bazální, tj. tvoří sesterskou skupinu neandertálců a moderních lidí. Analýza jaderného genomu však ukázala, že neandertálci a denisovci sdílejí společného předka, který je datován na 640 000 let, a od lidské linie se tato dvojice oddělila před 804 000 let. Genetická analýza dále ukázala, že Denisovští lidé byli potomky některé z raných migračních vln z Afriky do Asie, která předcházela migraci neandertálců a moderních lidí.



### PŮVOD MODERNÍHO ČLOVĚKA

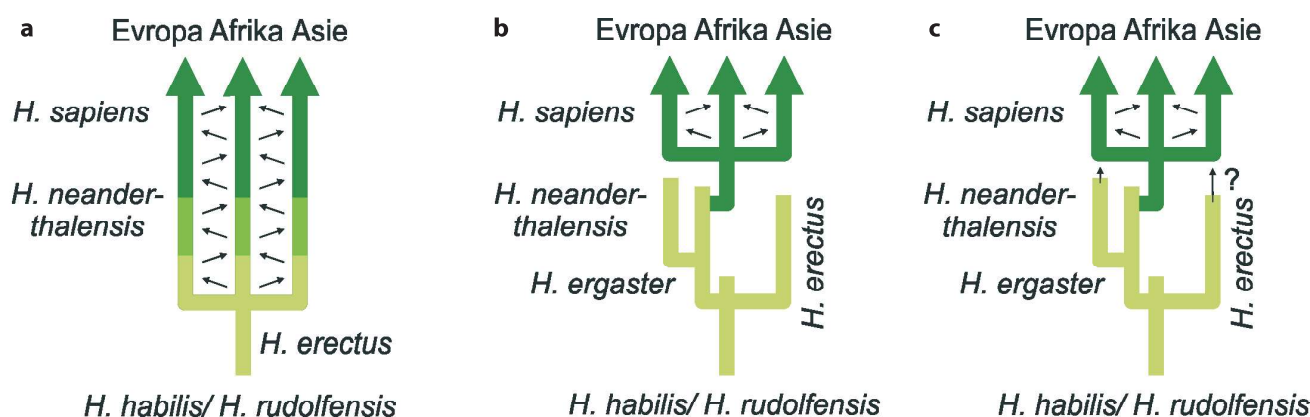
Výchozím zdrojem úvah o historii moderního člověka jsou výsledky genetických analýz současných populací a jejich interpretace v kontextu fylogenetické a fylogeografické analýzy.

Ve 2. polovině 80. let se skupina Allana C. Wilsona z Berkley zaměřila na analýzu sekvencí mtDNA z různých světových populací současných lidí. V roce 1987 ukázala Rebecca Cannová se svými kolegy, že ze 134 haplotypů pocházejících z pěti geograficky odlišných populačních vzorků mělo sedm nejstarších haplotypů africký původ. Africké vzorky navíc vykazovaly vyšší genetickou proměnlivost než populace mimo africký kontinent. Tyto výsledky vedly k závěru, že současné populace anatomicky moderních lidí pocházejí z Afriky. Podle molekulárních hodin **mitochondriální Eva**, jak byl nazván nejbližší společný předek zkoumaných vzorků mtDNA, žila přibližně před 140 000–280 000 lety.

Výsledky původních studií R. Cannové, M. Stonekinga a dalších byly postupně potvrzeny na dalších molekulárních znacích, především na chromozomu Y (**Y-chromozomový Adam**). Protože tento pohlavní chromozom se dědí paternálně, nese informaci o evoluční minulosti samců. Stejně jako mitochondriální Eva pocházel předek dnešních chromozomů Y z Afriky (pravděpodobně západní nebo střední) zhruba před 200 000–300 000 lety. Je však třeba mít na paměti, že tyto odhady se stále mění.

Výsledky molekulárních analýz se ukázaly být v rozporu s tehdy rozšířenou **multiregionální hypotézou** původu moderního člověka. Už počátkem 20. století Franz Weidenreich přišel s názorem, že moderní *H. sapiens* vznikl současně z více center. Podle této hypotézy, rozpracované později Milfordem H. Wolpoffem a dalšími, došlo nejprve k migraci *H. erectus* z Afriky do Eurasie. Mezi jednotlivými populacemi probíhal dostatečně silný tok genů, který zajistil kontinuální vývoj anatomicky moderního člověka v celém areálu druhu (obr. V. 23a). Molekulární genetické naopak předpokládali, že moderní lidé vznikli v Africe, odkud se zhruba před 100 000 lety začali šířit do Eurasie, kde nahradili místní populace *H. neanderthalensis* a *H. erectus*, aniž by se s nimi křížili. Tato hypotéza byla pojmenována **out-of-Africa** (obr. V. 23b). Tento termín není příliš šťastný, protože z Afriky migroval přinejmenším už *H. erectus* a kromě toho samotná skutečnost afrického původu neříká nic o tom, zda mezi původními a nově příchozími populacemi docházelo ke křížení. Skutečně, bylo prokázáno, že v průměru 1–2 % genomu moderních lidí mimo





Obr. V. 23 Podle multiregionální hypotézy (a) došlo nejprve k migraci *Homo erectus* z Afriky na eurasijský kontinent; díky dostatečně silnému toku genů mezi lokálními populacemi byl jejich další vývoj na druhové úrovni homogenní a vyústil ve vznik anatomicky moderního člověka; přes tuto kontinuitu se v různých oblastech vyskytovaly určité lokální morfologické odchylky (např. v Evropě *H. [sapiens] neanderthalensis*). Model „out-of-Africa“ ve své původní extrémní podobě (b) také předpokládá primární emigraci *H. erectus*, případně dalších archaických druhů, moderní člověk však vznikl v Africe nezávisle na nich a přibližně před 100 tisíci lety se začal šířit na další světadíly, kde nahradil původní formy, aniž by se s nimi křížil. Alternativní hypotéza tohoto modelu připouští částečnou hybridizaci a omezený příspěvek těchto forem do genomu současných lidí (c). Upraveno podle Futuymy (2005). (Grafika MM)

subsaharskou Afriku je neandertálského původu (obr. V. 23c). Odhaduje se, že celkem se v lidských populacích vyskytuje kolem 40 % neandertálské DNA. Zajímavé je, že ve východní Asii, kde neandertálci nikdy nežili, je tento podíl vyšší než v Evropě. Tomu odpovídají některé studie, které naznačují minimálně dvě epizody křížení mezi oběma druhy.

Jestliže oba základní modely, multiregionální i out-of-Africa, se shodují v africkém původu moderního člověka, liší se v tom, *kdy* k tomu došlo: zatímco *H. erectus* opustil Afriku zhruba před 1,7 milionu let, genetické studie se shodují, i přes určitou míru nejistoty v odhadech, v datování původu moderních lidí mezi 150 000 a 200 000 lety. Pokud by však mezi lokálními populacemi existoval velmi silný tok genů, toto datování by ztratilo smysl. Současné analýzy a počítačové simulace opřené o populačněgenetickou teorii ukazují, že studie založené na jednom markeru, jako je mtDNA nebo chromozom Y, nemusí poskytovat spolehlivý fylogeografický obraz. Je třeba mít na paměti, že odhady minulých dějů založené na takových znacích jsou velice variabilní, protože tyto děje jsou jen jednou realizací evolučního procesu. Určitá konkrétní genealogie, kterou pro daný marker získáme, je tak pouze náhodným výběrem ze statistického rozdělení všech potenciálně možných genealogií spojených s danou evoluční situací. Navíc pouze analýza více různých markerů nám může umožnit odlišit vliv náhodného driftu a přírodního výběru.

Přestože odhad toku genů mezi archaickými populacemi homininů je obtížný, můžeme se pokusit demografickou historii testovat pomocí genetických distancí. Pokud kolonizace nových území povede k izolaci lokálních populací, vztahy mezi nimi by se daly vyjádřit formou genealogického stromu stejně jako mezi druhy a vztah mezi genetickými distancemi a časem by měl být lineární. Naopak při silné migraci budou tyto distance odrážet spíše míru toku genů. Podle fosilního záznamu se člověk objevil mimo Afriku

poprvé v oblasti Levanty zhruba před 100 000 lety, v jihovýchodní Asii a Austrálii přibližně před 60 000–70 000 a v Severní Americe před 15 000–20 000 lety. I když naše informace nedovolují detailnější odhady, alespoň pro populace žijící na různých kontinentech se ukazuje, že jejich historie skutečně nebyla příliš ovlivněna následnou migrací.



V neprospěch multiregionálního modelu svědčí i mnohem mladší odhady divergencí získané analýzami mtDNA i chromozomu Y na velkém množství vzorků. Přesto ani tyto závěry nejsou zcela přesvědčivé, protože i středně silný tok genů může vést k mladším koalescencím (tj. odhadům doby existence společného předka – viz str. 45). Výrazný posun přinesla analýza aDNA. Podle multiregionálního modelu musíme předpokládat bližší genetickou příbuznost mezi současnými Evropany a předchozími populacemi, které tento kontinent obývaly před příchodem moderních lidí, než mezi současnými Evropany a současnými obyvateli jiných kontinentů. Například se můžeme ptát, jestli je podobnost mtDNA současných obyvatel Evropy a neandertálců vyšší než současných Evropanů a Asiatů, Afričanů atd. I když podle různých odhadů sdílejí moderní lidé s neandertálci 99,5–99,9 % DNA, mitochondriální i jaderná DNA neandertálců je zřetelně odlišná jak od současných evropských populací, tak od ostatních současných lidí neevropského původu. Přestože bylo zjištěno, že genom moderního člověka obsahuje část neandertálské DNA, je nepravděpodobné, že by mtDNA i většina jaderného genomu nejprve významně přispěly ke vzniku moderního člověka a potom byly náhodně ztraceny ve všech lokálních populacích. Ve světle všech těchto závěrů se proto multiregionální scénář jeví jako vysoce nepravděpodobný.

Neandertálci, moderní lidé i jejich společní předkové jsou z hlediska genetické variability velmi uniformní. Na úrovni nukleotidových sekvencí vykazují lidé jen čtvrtinu variability šimpanze. To naznačuje, že v průběhu genetické historie byla efektivní velikost této populace malá, přibližně 10 tisíc jedinců, což může souviset se stresovými podmínkami, v nichž se vyvíjela. V takové populaci převládá náhodný genetický posun. Navíc jednotlivé lokální populace mohly být do jisté míry izolované, čímž se vliv driftu dále zesiloval. Teprve kulturně podmíněné migrace mezi vzdálenými skupinami umožnily tok genů uvnitř druhu.

Současné poznatky ukazují, že anatomicky moderní člověk opustil Afriku dvakrát. První migrační vlna se odehrála před 90 000 až 120 000 let, kdy se lidské populace v důsledku zlepšených klimatických podmínek dostaly až do Levanty. Zde pravděpodobně došlo ke kontaktu a zřejmě i k hybridizaci s neandertálci (pozdější významnější tok genů během koexistence neandertálců a lidí v Evropě se dosud nepotvrdil). Pokud tomu tak skutečně bylo, měli bychom nalézt neandertálské geny v oblasti severní Afriky. Vzhledem k množství migračních vln, které se od té doby severní Afrikou přehnaly, se však důkazy nacházejí obtížně. Přesto se v této oblasti podařilo odhalit autochtonní genetickou komponentu (s největším výskytem u tuniských Berberů), která by mohla být pozůstatkem hybridizace s neandertálci během první, levantské expanze.

Následné globální ochlazení však způsobilo ústup lidí zpět na africký kontinent. Druhá vlna se započala přibližně před 85 000 lety, kdy migrující populace překročily úžinu Bab al-Mandab (Bránu nářků) mezi dnešním Džibutskem a Jemenem. Odtud pokračovaly podél pobřeží Indického oceánu na východ do západní Indonésie a posléze přes Sundy, v té době spojené s asijskou pevninou, do jižní Číny. Po rozsáhlé extinkci jihoasijských populací v důsledku obrovské exploze vulkánu Toba na Sumatře (74 000) a následném

znovuosídlení zdevastovaných oblastí zamířila expanze na sever a na jih, kde přes Timor dosáhla nakonec Austrálie a Nové Guineje, spojené do jednoho kontinentu Sahul (50 000 let). Evropa byla osídlena poměrně nedávno, před 45 000 lety (Severní Amerika byla kolonizována přes Beringovu úžinu přibližně před 25 000 lety, Jižní Amerika téměř o 10 000 let později).



Také mezi denisovci a moderními lidmi docházelo k toku genů. Denisovská DNA (až 6 %) byla zjištěna v genomu dnešních Melanésanů, Polynésanů, filipínských Negritů, novoguinejských Papuánců, australských Aboriginů a některých dalších izolovaných skupin v jihovýchodní Asii. Poslední výzkumy ukázaly, že v západní Asii došlo k introgresi alely hlavního histokompatibilního komplexu (*human leucocyte antigen*) HLA-B\*73 denisovců do populace moderních lidí a že polovinu HLA alel moderních obyvatel Eurasie představují archaické haplotypy pocházející od denisovců nebo neandertálců. Molekulární analýzy naznačují, že ke genetickému mísení denisovců a moderních lidí nedocházelo v hloubi asijského kontinentu, ale v samotné jihovýchodní Asii. Geografický areál denisovců tak zřejmě byl mnohem širší, než se předpokládalo, a obsahoval široké rozpětí ekologických oblastí, od Sibíře po tropickou Océánii.

*Homo sapiens* se tak během své expanze pravděpodobně setkával (případně křížil) s pestrá skupinou příbuzných druhů, především s „hobitem“ z ostrova Flores (*H. floresiensis*), který se zde vyskytoval přinejmenším ještě před 13 000 lety. Podle některých badatelů však tento druh mohl v některých částech ostrova přežívat až do příjezdu prvních portugalských lodí v 16. století nebo dokonce ještě déle. Pokud tomu tak skutečně bylo, floreský člověk mohl být základem mýtu o malých, chlupatých stvořeních nazývaných v místním jazyce Ebu Gogo (tj. „pramáti, která všechno sní“). Podobné pověsti kolují i na Sumatře, kde se tyto bytosti nazývají Orang Pendek („malý člověk“). Tím ale výčet homininů, se kterým anatomicky moderní lidé přišli do kontaktu, zřejmě nekončí. Každopádně se ukazuje, že svět homininů středního paleolitu se všemi interakcemi mezi nimi byl mnohem složitější, než se donedávna předpokládalo.

### EVOLUCE ŘEČI: GEN *FOXP2*

Navzdory mnohaletým diskusím o tom, co vlastně dělá člověka člověkem, kdy se vyvinuly naše kognitivní schopnosti, jaké selekční tlaky jsou za jejich vývoj zodpovědné nebo kdy a jak se vyvinula řeč, zůstávají naše znalosti těchto aspektů lidské evoluce stále velmi omezené. Podle fosilních nálezů se zdá, že zhruba před 50 tisíci lety došlo u člověka k rychlým biologickým změnám vedoucím současně k nárůstu kulturní složitosti i k demografické expanzi. Co však bylo příčinou těchto změn, není zcela jasné.

Navzdory velkým morfologickým rozdílům mezi člověkem a šimpanzem se jejich genomy liší pouze asi v 1,2 %, tj. na každých 100 bází z celkových asi 3 miliard najdeme zhruba jeden rozdíl. Proto se zdá pravděpodobné, že evoluce člověka probíhala spíše změnami v expresi genů než skrze jejich strukturní rozdíly. Jedna genetická studie například porovnávala úroveň exprese 12 000 různých genů v játrech, leukocytech a mozku mezi různými druhy primátů. I přes možné zkreslení výsledků – použité sondy byly lidské, takže u ostatních druhů mohlo dojít k podhodnocení exprese v důsledku jejich nenasazenutí – byl zjištěn nápadný rozdíl v evoluci mozkové tkáně, která se u člověka vyvíjela více než pětikrát rychleji.

Následné studie ukázaly, že u jiných primátů naopak docházelo ke změnám v genové expresi v mozku pomaleji než v jiných tkáních, kdežto exprese v testes divergovala rychleji. K podobným výsledkům dospěly analýzy divergence sekvencí aminokyselin v proteinech: u primátů tyto sekvence divergovaly nejrychleji v genech exprimovaných v testes a nejpomaleji v genech exprimovaných v mozku, kdežto u člověka bylo evoluční tempo naopak nejrychlejší v mozku. Přestože tyto výsledky zdaleka neukazují, jaké změny jsou odpovědné za vznik lidských kognitivních schopností, alespoň naznačují, že člověk se od ostatních primátů liší v tempu změn, ke kterým docházelo na úrovni transkripce v jeho mozku.

Jednou z nejnápadnějších apomorfii člověka je schopnost vytvářet sofistikovaný symbolický systém komunikace. Proto jí bylo v evolučních úvahách věnováno hodně pozornosti. Proč vlastně člověk mluví, místo aby používal gesta? Některé důvody jsou zřejmé: řeč uvolnila ruce pro jinou činnost, vokální komunikace může probíhat i ve tmě a příjemce signálu se nemusí dívat na jeho autora. Řeč ale také umožňuje rychlejší přenos informací. Schopnost vokalizace je dobře vyvinuta u všech primátů. Je umožněna činností mozkového kmene a limbického systému. Hlasové schopnosti šimpanzů jsou dále kontrolovány Brocovým centrem, které spolu s Wernickeovým centrem u primátů kontroluje svaly obličeje, jazyka, úst a hrtanu a pomáhá rozlišovat zvuky. Bylo ukázáno, že šimpanzi používají pro různé typy potravy odlišná „slova“ a při přehrání určitého „slova“ ukážou na obrázek příslušné potravy.

Názory na to, kdy člověk začal používat řeč a jak k tomu došlo, se různí. Podle některých názorů jde o recentní jev, spojený se vznikem moderního člověka před méně než 200 000 lety, podle jiných člověk začal mluvit mnohem dříve, před 600 000 lety (*H. heidelbergensis*) nebo 1,8 milionu let (*H. erectus*). Někteří badatelé dokonce předpokládají vývoj určitého protojazyka už u *H. habilis*. U vyhynulých druhů homininů jsme bohužel odkázáni na nepřímé indicie. Jak bude ukázáno v následující kapitole, schopnost artikulované řeči byla umožněna zmenšením úhlu mezi dolní čelistí a krkem a posunutím hrtanu směrem dolů. Podle některých názorů však tyto anatomické změny samy o sobě nestačily a k plně rozvinuté schopnosti řeči byl nezbytný patřičný rozvoj mozku.

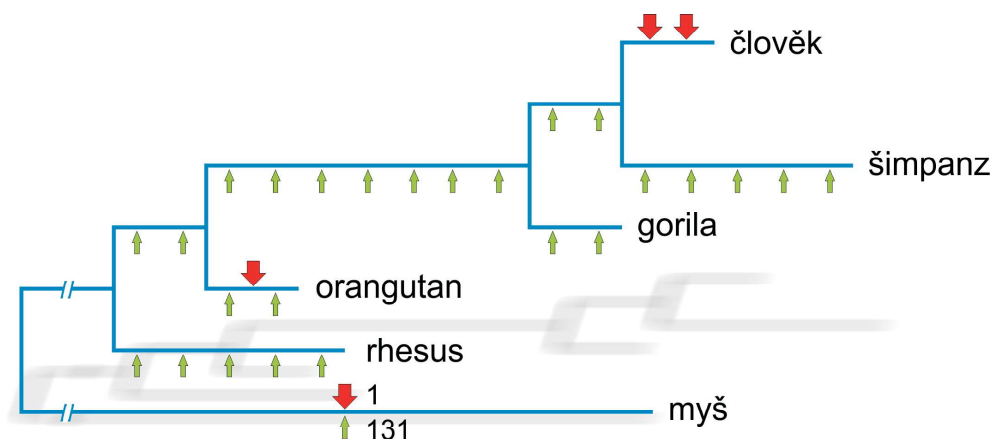
O evoluci propracované verbální komunikace nám může napovědět také studium genetických poruch lidské řeči. K nejznámějším patří porucha způsobená mutací v genu *FOXP2*. Tento gen produkuje transkripční faktor regulující expresi dalších genů, které kromě motorické kontroly, emocí a různých aspektů kognice ovlivňují i vývoj jaterní, plicní a mozkové tkáně. Vyskytuje se u všech savců a podobný gen najdeme i u jiných obratlovců.

Při studiu evoluce lidské řeči hrála klíčovou roli tzv. KE rodina, která se do centra pozornosti vědců dostala v roce 1990. U mnoha členů této rozvětvené rodiny se vyskytly závažné poruchy řeči. Poznávací schopnosti jedinců s tímto postižením sice nejsou narušeny (nebo jsou narušeny jen nepatrně), ale tito lidé nedokážou zvládnout jemné koordinované pohyby nezbytné pro artikulovanou řeč. Mají problém zopakovat dvouslovné sekvence a dosahují průkazně nižších skóre ve standardních testech inteligence než jejich nepostižení příbuzní (někteří z nich však naopak dosahují *lepších* výsledků v neverbálních IQ testech). Charakter neurálních a behaviorálních anomálií je podobný příznakům pacientů s hypoxií, manifestovanou poruchami logického myšlení, krátkodobé paměti a smyslového vnímání, Parkinsonovou chorobou a dalšími poruchami vyvolanými narušením bazálních ganglií.

Příčinou poruchy řeči je dominantní mutace v jednom z exonů genu *Forkhead box protein P2* (*FOXP2*) v oblasti chromozomu 7 (7q31), která zamění jednu aminokyselinu,



**Obr. V. 24** Evoluce genu *FOXP2* u některých primátů a myši domácí; malé šipky znázorňují synonymní substituce, tj. záměny nukleotidů, které nevedou ke změně aminokyseliny v sekvenci proteinu, velké šipky ukazují nesynonymní substituce způsobující záměnu aminokyselin, a tedy změnu v primární sekvenci výsledného proteinu. Za povšimnutí stojí relativně vysoký počet nesynonymních záměn v lidské linii v porovnání se značnou evoluční konzervativností genu *FOXP2* na úrovni proteinových sekvencí u ostatních druhů. To nasvědčuje působení pozitivní selekce pravděpodobně v důsledku změny funkce tohoto genu u předků člověka. Podle Enarda et al. (2002). (Grafika MM)



a tím vyřadí protein z funkce. Ztráta funkčního proteinu není úplná, protože druhá kopie genu je normální. Takto postižení pacienti mohou sice mluvit, ale jejich řeč je nesrozumitelná a dá se jí porozumět jen po určitém tréninku. Porucha je způsobena narušením nervových spojů, které se projeví sníženou aktivitou Brocova centra a dalších oblastí zapojených do funkcí řeči.

Knock-outování (vyřazení z funkce) jedné kopie genu *FOXP2* u myši vedlo k podstatnému omezení vokalizace mláďat (str. 18), při vyřazení obou kopií se rodí zakrslá mláďata vykazující anomálie Purkyňových buněk a umírající průměrně po 21 dnech od narození na následky nedostatečného vývoje plic. Zvýšení regulace *FOXP2* u pěvců pravděpodobně souvisí s učením a provozováním ptačího zpěvu. U netopýrů se může podílet na vývoji echolokace.

Jestliže se gen *FOXP2* vyskytuje u tak širokého spektra druhů, jak může souviset s lidskou řečí? Molekulárněgenetické analýzy fylogeneticky vzdálených druhů ukazují, že sekvenční struktura tohoto genu je evolučně velmi konzervativní. Jak je ukázáno na obr. V. 24, myši *FOXP2* se od svého protějšku u šimpanze liší 147 synonymními substitucemi a pouze jedinou nesynonymní substitucí, která vedla ke změně proteinové sekvence. Oba druhy se tak liší pouze jedinou aminokyselinou. Stejný rozdíl je mezi myši a gorilou, zatímco *FOXP2* orangutana a myši se liší ve dvou aminokyselinách. Jinými slovy, během 80 milionů let po oddělení linií vedoucích k dnešním myším a šimpanzům se vyskytla pouze jedna mutace (přesněji řečeno, vyskytla se během 160 milionů let, protože musíme počítat evoluci v obou liniích). Navíc se předpokládá, že uvedená změna je z funkčního hlediska nedůležitá. Tento evoluční konzervatismus silně kontrastuje se dvěma nesynonymními substitucemi (a žádnou synonymní) v linii člověka během ~7,5 milionu let divergence od linie šimpanzů. K oběma nesynonymním mutacím došlo ve stejném exonu a alespoň jedna z nich má funkční význam. Tento nepoměr zřejmě souvisí se změnou funkce genu spojenou se silnou pozitivní selekcí. Ta je indikována velmi výraznou ztrátou variability v oblasti *FOXP2* a jeho bezprostředním okolí. Jestliže je gen nebo obecně část genomu podporována přírodním výběrem, tato varianta nakonec v populaci převládne na úkor ostatních. Okolní části genomu, které jsou pozitivně selektovanému genu natolik blízko, že mezi nimi nedochází k rekombinaci, se s tímto genem „svezou“, i když samy o sobě mohou být selektivně neutrální nebo dokonce i mírně škodlivé. Tento jev, který se

označuje jako jízda autostopem (*hitchhiking*), se projeví ztrátou variability v inkriminované oblasti neboli **selektivním setřením** (*selective sweep*). Analýza aDNA neandertálců i denisovců ukázala, že tyto druhy měly stejnou formu *FOXP2* jako současný člověk, vývoj řeči tedy pravděpodobně začal už před milionem let. Pro úplnost je třeba dodat, že mutace v oblasti 7q31 postihující zhruba polovinu KE rodiny má sice za následek poruchu řeči, ale je odlišná od obou mutací, které se vyskytly během evoluce člověka po jeho odštěpení od šimpanzí linie.

### PŘÍCHOD NEOLITICKÝCH ZEMĚDĚLCŮ DO EVROPY

Zemědělství vzniklo nezávisle minimálně na osmi místech (Úrodný půlměsíc na Středním východě, severní a jižní Čína, sahel, Papua-Nová Guinea, střední Mexiko, peruánské Andy a východní části Severní Ameriky). Do Evropy se neolitická kultura začala šířit před 9000 lety. Tradiční názor, že tento proces byl zprostředkován kulturním přenosem, zpochybnil na základě studia izozymů italský populační genetik Luigi Luca Cavalli-Sforza. Podle něj byly původní paleoliticko-mezolitické populace nahrazeny neolitickými zemědělci během procesu tzv. démické difuze (obr. V. 15). Pozdější výzkum ukázal, že tato genetická výměna zdaleka nebyla úplná a přibližně 20 % evropské mtDNA je paleolitického původu, což by naznačovalo šíření zemědělství spíše procesem akulturace. Naopak výsledky kraniometrických studií a analýzy jaderných genů (*NR4*) jsou v souladu s migrací a démickou difuzí. Tato diskrepance by odpovídala situaci, kdy se na migrační vlně podílí především mužská část populace nebo kdy malé skupinky nového etnika pronikají na území obývané původním obyvatelstvem, které je v okamžiku setkání v početní převaze. S podobným jevem se setkáváme i u jiných, vzájemně příbuzných druhů, které se liší svým jaderným genomem, ale sdílí svoji mitochondriální DNA. Tento fenomén, označovaný jako „ukořistění mtDNA“ (*mitochondrial capture*), je právě důsledkem menšího počtu hybridizujících migrantů ve srovnání s početnější populací původního druhu. Například zajíc iberský (*Lepus granatensis*) a zajíc polní (*L. europaeus*) z Iberského poloostrova mají mtDNA zajíce běláka (*L. timidus*), který z této oblasti zmizel po konci poslední doby ledové (podobnou situaci můžeme pozorovat u amerických čipmanků a dalších druhů). Novější práce však ukazují, že šíření zemědělství do Evropy bylo složitější: zatímco v některých oblastech probíhalo kulturním přenosem (severní Evropa, Alpy), v jiných (jižní oblasti, střední Evropa) bylo šíření spíše genetické.

Měli bychom však mít na paměti, že odvozování historie minulých lidských migrací na základě současných poměrů může být zavádějící. Například podle některých badatelů linie, které se v současnosti vyskytují v Evropě, ale ne na Blízkém východě, se musely do Evropy dostat před příchodem blízkovýchodních zemědělců. Současný stav jsme tedy použili k vyvození původních poměrů mezi migranty a nemigranty. Avšak genetický drift, ke kterému došlo po kolonizaci Evropy, mohl způsobit stejné rozložení genetické variability. Dnešní poměry, byť správně identifikované, proto poskytují jen slabý odhad původního stavu. Při studiu lidských migrací zpravidla narazíme na jisté mentální omezení našeho mozku: umíme si totiž představit změny v určité oblasti v čase – například že jedna populace (nebo etnikum) byla nahrazena jinou populací (etnikem) – nebo si dovedeme představit migraci dané populace (etnika) z jedné oblasti do druhé, která probíhá víceméně v jedné časové rovině. Myšlenkově pojmut oboje současně (tj. vertikální i horizontální pohyb) nám však už činí jisté potíže.

### EVOLUCE ČLOVĚKA A RASOVÁ OTÁZKA

Jak bylo zmíněno v kapitole II, jednou z příčin, proč je evoluce člověka pro nás tak citlivá, je její zneužití v rasových a sociálních otázkách. Snahy klasifikovat lidi do odlišných ras sahají hluboko do historie a předcházejí vzniku evoluční teorie. Počet rozeznávaných ras kolísal mezi 3 a 60. Co nám o genetické variabilitě uvnitř i mezi populacemi říkají naše současné znalosti? Celosvětově je hodnota indexu  $F_{ST}$ , který kvantifikuje míru izolovanosti lokálních populací, rovna 0,15, což je hodnota typická pro mnoho živočišných druhů. Přibližně 80 % genetické proměnlivosti existuje uvnitř populací a 20 % mezi nimi. Pokud bychom vzali v úvahu nejčastěji vymezené rasy, pak variabilita mezi nimi je pouze 8%. Uvádí se, že i kdyby vyhynulo veškeré lidstvo kromě jednoho lokálního východoafrického kmene Kikujů, pořád by bylo zachováno kolem 80 % veškeré současné variability. Rozložení morfologické proměnlivosti (např. tvar lebky) odhadnuté pomocí indexu  $Q_{ST}$  odpovídá obrazu, který ukazuje index  $F_{ST}$ .

Viděli jsme, že kořeny všech současných lidí na různých kontinentech sahají k africké populaci anatomicky moderního člověka a ne k mnohem starším populacím obývajícím různé kontinenty. Tento obrázek je v souladu s tím, co víme o struktuře lidských populací. Náš druh je na jedné straně rozdělen geografickými a kulturními bariérami, které přibližně odpovídají jazykovým rozhraním, na straně druhé tok genů vyvolaný populačním růstem před asi 50 000 lety i dalšími expanzemi (např. v souvislosti s neolitickou revolucí) dokázal všechny výraznější genetické rozdíly mezi populacemi setřít.

Na druhou stranu, současné rozsáhlé studie genetické rozmanitosti, založené na souboru jednolokusových rozdílů (*single nucleotide polymorphisms*, SNP) a obrovském materiálu více než 1060 jedinců z 51 lokalit, ukazují, že homogenizace lidských populací má svoje hranice. Výsledky těchto studií rozdělují lidské populace do nejméně sedmi skupin: subsaharská Afrika, Evropa, střední a jižní Asie, východní Asie, Oceánie, Severní a Jižní Amerika a Střední východ (s významnou příměsí Evropy a střední/jižní Asie). Co je však důležité: tyto výsledky jsou značně *konzistentní bez ohledu na analyzovanou část genomu*. Jinými slovy, stejné rozdělení nám ukážou molekulární znaky na jednotlivých autozomech i na chromozomu X. Tvrzení, že rozložení genetické variability mezi populacemi a rasami se nekryje s proměnlivostí morfologickou, tak neplatí doslova a se stále dostupnějšími sekvencemi celých genomů můžeme do budoucna počítat ještě s nejedním překvapením.

Jak mitochondriální, tak jaderná DNA také ukazuje na velmi hlubokou divergenci Khoisanů z jihozápadní Afriky (skupina obsahující i křováky San), datovanou až na 260 000 let. Dalším prastarým etnikem jsou středoafričtí Pygmejové. V genomu Afričanů byly navíc nalezeny segmenty staré přibližně 750 000 let (tedy starší než *H. heidelbergensis*!).

Všechny tyto výsledky, objevující se se stále rostoucím tempem, mění naše letité představy o evoluci moderního člověka a jeho nejbližších příbuzných a další překvapení nás jistě čekají. S vysokou mírou pravděpodobnosti lze očekávat, že pokud získáme sekvenci DNA vymřelých taxonů z Afriky, jihovýchodní Asie nebo Evropy starších než půl milionu let, náš pohled na historii homininů dozná výrazných změn. To platí i o paleogenetice vyhynulých současníků moderních lidí v celé oblasti Starého světa včetně floreského člověka, jehož kořeny jsou podle morfologických fylogenetických analýz starší než *H. erectus* a podle některých badatelů mohou sahát až do období raných habilinů.