

# TEORIE ZAMRZLÉ PLASTICITY A ZAMRZLÉ EVOLUCE: PARADOXY NEADAPTABILITY

---

*Jan Toman*

*Laboratoř evoluční biologie, Katedra filosofie a dějin přírodních věd, Přírodovědecká fakulta UK  
tomanj@natur.cuni.cz*

Život na Zemi je neuvěřitelně různorodý. Jen co se týče biodiverzity, tj. druhové bohatosti, přírodovědci dosud popsali kolem dvou milionů druhů, přičemž dalších několik milionů až desítek milionů druhů zůstává vědě neznámých. A to se jedná přibližně o pouhé 1 % (možná dokonce jen 1 ‰) druhů, které kdy na naší planetě žily!

Na druhou stranu, jakékoli podobné odhady je třeba brát s velkou rezervou. Od skutečných hodnot se totiž mohou lišit i o několik řádů. Důvodů je celá řada. Drtivou většinu pozemských organismů<sup>1</sup> zřejmě tvoří nepohlavní zástupci, u kterých pravé druhy vůbec neznáme. Můžeme u nich identifikovat jen jednotlivé linie, které si udržují přibližnou podobnost pouze působením selekčních tlaků prostředí favorizujících jasně vymezené fenotypy a občasného „vymetení“ všech linií, které leží mezi těmito optimy. Ani u pohlavních organismů, které vytvářejí jasně rozlišitelné druhy, ovšem není zcela jasné, jak druh definovat. Žádná doposud formulovaná definice druhu totiž není bez problémů aplikovatelná na všechny pohlavní organismy. Nám důvěrně známé druhy<sup>2</sup> opravdu sestávají z populací jedinců obývajících pospolu jedno místo a pářících se výhradně mezi sebou, které jsou reprodukčně oddělené od ostatních takových populací. Stačí se ale poohlédnout dál a uvidíme, že celá řada organismů tvoří spíše složité druhové komplexy vzájemně blíže či vzdáleněji příbuzných linií často oplývajícími nejrůznějšími způsoby pohlavního, nepohlavního i kombinovaného rozmnožování,<sup>3</sup> jejichž jedinci se mezi sebou s různou frekvencí kříží. „Typické“ pohlavní druhy

---

<sup>1</sup> Spadají do nich sekundárně nepohlavní eukaryotické organismy a všechny prokaryotické organismy – bakterie i jim jednoduchou stavbou podobná, ale nepřibuzná *archaea*.

<sup>2</sup> Hlavně savci, zejména velcí, v menší míře potom ptáci, další obratlovci a hmyz, tj. jakési neuvědomělé ideály, exemplární jsoucna živých organismů – to, co normální člověk nazve „zvíře“. Ne náhodou je německý termín pro zvíře *Tier* analogický anglickému *deer* – jelen. Typickými, důvěrně známými druhy rozhodně nejsou třeba žahavci, mikroskopičtí vířníci nebo bakterie.

<sup>3</sup> Některé linie mohou být obligátně (tj. za všech okolností) pohlavní, zatímco jiné mohou střídát pohlavní a nepohlavní rozmnožování. Jiné jsou naopak obligátně nepohlavní, přičemž diploidní stav genomu se u nich může obnovovat nejrůznějšími způsoby. Některé z nich se také mohou sa-

tak mohou být nakonec ve výrazné menšině. A naopak, celou řadu dobře popsaných druhů mohou ve skutečnosti tvořit kryptické druhové komplexy – skupiny podobných, mezi sebou se nekřížících druhů, které jsme jen kvůli našim omezeným pozorovacím schopnostem omylem shrnuli pod jeden druhový název.

Samotná biodiverzita je však jen jednou stránkou různorodosti. Neméně důležitá je disparita – tvarová a funkční rozmanitost životních forem. Stačí vzpomenout na všechny rozdíly mezi bakterií, stromem, hlenkou, rybou, houbou, člověkem, broukem, velrybou... A to je pouhý ubohý zlomek celkové rozmanitosti pozemských organismů.

Zkrátka, život na Zemi je *opravdu* různorodý. Proč tomu ale tak je? Klasické vysvětlení představuje jeden z nejvýznamnějších milníků moderní vědy: Působením různých selekčních tlaků se organismy v procesu evoluce prostřednictvím přirozeného výběru za miliardy let své existence rozrůznily a obsadily všechny myslitelné i nemyslitelné oblasti naší planety, životní strategie i ekologické role. Tomuto vysvětlení se dostalo za desítky let tolika přímých i nepřímých důkazů, že bychom zde klidně mohli skončit.

Ale je tomu opravdu tak? Nemůže tomu v některých případech být právě naopak – nemohly některé zajímavé znaky a vlastnosti organismů vzniknout z důvodu omezení schopnosti přizpůsobovat se, tj. snížení adaptability? V dalším textu se pokusím ukázat, že ano. Ne že by adaptabilita nebyla užitečná, ale je pravděpodobné, že za některé klíčové vlastnosti dnešních organismů – např. pohlavní rozmnožování (a zprostředkovaně i druhovost) či komplexitu tělní stavby – je zodpovědná naopak *neadaptabilita*, zásadní omezení schopnosti přizpůsobovat se u pozemských organismů. Než se ale pustíme do tak odvážných spekulací, měli bychom si nejprve stručně shrnout, co vlastně říká všeobecně uznávaný hlavní proud evoluční biologie. Teprve potom můžeme identifikovat jeho silná a slabá místa a rozhodnout, zda je vůbec nějaké alternativní vysvětlení třeba.

Příběh evoluční biologie, stejně jako příběh každého vědního oboru, můžeme vyprávět dvěma diametrálně odlišnými způsoby. Buď jako pozitivistický příběh o hledání pravdy a apoteózu lidského vědění, nebo jako povídání o sisyfovském hledání teorií jen proto, aby byly vyvráceny a nahrazeny teoriemi novými. Oba tyto přístupy mají své nezastupitelné místo – bez víry v ten první by nešla dělat věda, bez toho druhého bychom nevěděli, jak věda funguje. Ze stejných důvodů je ale velice těžké udržet oba pohledy najednou. Pokud však chceme upozornit na silná i slabá místa současného diskursu, musíme se o to alespoň pokusit.

Historii oboru evoluční biologie v pozitivistickém světle shrnuje řada publikací od vědců z oboru, v češtině např. *Evoluční biologie* (Flegr 2005) či *Zamrzlá evoluce* (Flegr 2006), *Jak se dělá evoluce* (Mihulka *et al.* 2004), *Co je evoluce* (Mayr 2009) a bezpočet dalších skript, učebnic a popularizačních publikací. Naopak spíše z druhého úhlu pohledu referuje o historii

---

my rozmnožovat obligátně nepohlavně, nicméně samec z příbuzné pohlavní linie je schopný tyto samice oplodnit, takže vyprodukuje pohlavní potomstvo. To ale není všechno. Některé nepohlavní linie mohou vyžadovat aktivaci vajíčka spermií příbuzného druhu, ovšem bez toho, aby přispěla svým genetickým materiálem – tento fenomén se nazývá gynogeneze. U několika druhů naopak genetický materiál spermie nahradí ten z vajíčka, což se nazývá androogeneze. A to jsme ještě nezmiňovali situaci, kdy takové vajíčko se spermií splyne, genetický materiál obou rodičů se předá do potomka, ale v jeho pohlavních buňkách se objevuje pouze genetický materiál pocházející od matky – tzv. hybridogenezi.

biologie A. Rádl (1873–1942) ve svém již historickém ale stále neuvěřitelně podnětném díle *Dějiny biologických teorií novověku* (Rádl 2006a, b), případně moderní historikové biologie.

Byť můžeme vysledovat jisté protoevoluční představy už u různých starověkých myslitelů a vědců evropského novověku,<sup>4</sup> není pochyb o tom, že klíčovou postavou evoluční biologie je Charles Darwin (1809–1882). Ten formuloval na základě vlastních ekologických pozorování, šlechtitelských zkušeností, dobových geologických a paleontologických studií a malthusiánských představ o populaci (ale dozajista s nemalým přispěním vědomého i nevědomého pozorování fungování raně kapitalistické společnosti a dlouhé řady dalších vlivů) teorii přirozeného výběru.<sup>5</sup> Organismy se podle ní mohou v čase měnit, pokud mají nadprodukcí potomstva, toto potomstvo je různorodé, různorodost do značné míry dědičná a navzájem si konkurují, tj. např. žijí v prostředí s omezenými zdroji. Potomci oplývají náhodně zkombinovanými vlastnostmi svých rodičů. Jedinci lépe přizpůsobení danému prostředí (tj. jedinci s vyšší biologickou zdatností, *fitness*) zanechají více potomků než ti přizpůsobení hůře, a druh se tak v průběhu času progresivně vyvíjí, přizpůsobuje svému prostředí. Dalšími známými postavami klasického darwinismu jsou např. A. R. Wallace (1823–1913), T. H. Huxley (1825–1895) či E. Haeckel (1834–1919). Jak skvěle shrnuje E. Rádl (Rádl 2006a, b), klasický darwinismus se záhy stal spíše celospolečenským hnutím než pouhou biologickou teorií.

Spolu s blížícím se koncem století však přišel i soumrak vědeckého darwinismu, období nazývané v anglické literatuře *Eclipse of Darwinism* – zatmění darwinismu. E. Rádl spolu s H. Drieschem (1867–1941) výmluvně konstatuje, že „*darwinismus je mrtev*“ (Rádl 2006b). Většina největších biologických mozků přelomu století se přiklonila ke směrům upozadujícím roli přirozeného výběru, jako byl např. neolamarckismus, neovitalismus či mutacionismus,<sup>6</sup> případně různým autogenetickým koncepcím,<sup>7</sup> a zbyla pouze hrstka skalních ne-

<sup>4</sup> Tato bádání přístupně shrnují např. publikace *Evoluce před Darwinem* (Hladký et al. 2012) či *Dějiny biologických teorií novověku I a II* (Rádl 2006a, b).

<sup>5</sup> Ve své stěžejní knize *O vzniku druhů přírodním výběrem* (Darwin 2007) ve skutečnosti formuluje kromě teorie o přirozeném výběru nejméně další čtyři teorie (možná by ale bylo lepší použít termín hypotézy, protože dohromady dávají celý Darwinův koncept evoluce) – o samotném faktu evoluce (změny druhů v průběhu času), o společném původu všech organismů, způsobu vzniku nových druhů a o gradualistickém charakteru změn druhů (postupujícím neustále a po malých krůčcích). Právě míšení těchto modelů dohromady vede často k řadě sporů o evoluci a její charakter.

<sup>6</sup> Viz např. Rádl (2006b). Tyto směry jsou ve většině mainstreamových výkladů dějin evoluční biologie v lepším případě upozadovány, v horším zesměšňovány jako pouhé slepé uličky vědeckého bádání. Jak však uvidíme dále, výzkumníci těchto směrů si všimli zcela relevantních fenoménů, kterým je dnes opět přikládána čím dál větší váha, a jejich teorie jsou přinejmenším zčásti velmi inspirativní i dnes. Velmi stručně – neolamarckisté zdůrazňovali dědičnost získaných vlastností a vliv konání (např. chování, využívání orgánů apod.) daného jedince na další evoluci linie, neovitalisté kladli důraz na celostní aspekty tělní organizace organismů, jejich individuální vývoj, regeneraci apod. a mutacionalisté (v extrémní formě saltacionisté) zase vyzdvihovali evoluční roli náhlých změn dědičné podstaty organismu s velkým vlivem na fenotyp. Toto rozdělení je samozřejmě do jisté míry umělé, skupiny nebyly nijak disparátní a řadu výzkumníků bychom mohli zařadit hned do několika z nich. Dokonce i sám Darwin s postupem času čím dál více zdůrazňoval možnou pluralitu evolučních mechanismů.

odarwinistů, jako např. A. Weismann (1834–1914), kteří hájili klíčovou roli přirozeného výběru. Proč ale tato krize v první řadě vůbec nastala? Odpověď je jednoduchá. Evoluce podle představ klasického darwinismu totiž nemůže dost dobře fungovat. Genetika jako obor tehdy ještě neexistovala a představy o dědičnosti byly dosti mlhavé. Vesměs se předpokládalo, že vlastnosti rodičů se v potomcích mísí – velký samec a malá samice budou mít průměrně velké potomky, potomek bělocha a černošky bude mít kávovou pleť apod. To by však znamenalo, že vlastnosti budou v průběhu času vyznívat, až nakonec vymizí veškerá variabilita a výběr nebude mít z čeho vybírat. Evoluce se zastaví.

Právě v této situaci sehrály historickou roli poznatky brněnského opata J. G. Mendela (1822–1884). Ten totiž vyzoroval, že vlastnosti – *vlohy* – rodičů se v potomcích nemísí, ale kombinují. V každé z dalších generací se vlohy mohou, podle zákonů, které formuloval, opět znovu v nezměněné podobě vyštěpit. V průběhu generací se tedy nemění vlohy samotné, ale jejich frekvence v populaci – dědičnost není tzv. měkká, ale tvrdá. Dílo tohoto moravského Němce však ve své době zapadlo a za otce moderní genetiky byl prohlášen až po znovuobjevení těchto zákonitostí C. Corrensem (1864–1933), E. von Tschermakem (1871–1962) a H. de Vriesem (1848–1935) na přelomu 19. a 20. století. Následný rozvoj klasické genetiky v prvních desetiletích 20. století vedl k tak klíčovým poznatkům, jako že téměř všechny pohlavní organismy jsou alespoň v části svého životního cyklu diploidní a od každého genu mají dvě varianty – *alely* – jednu od otce a jednu od matky. Rovněž byly definovány pojmy *genotyp* (soubor všech alel daného organismu) a *fenotyp* (soubor všech vlastností organismu). Následné spojení darwinismu, klasické genetiky a mutacionismu (akcentujícího nyní jen vznik mutací s malým vlivem na fenotyp) vedlo ke vzniku neodarwinismu. Tento směr dal základ celé moderní evoluční biologii a kulminoval ve 30. až 40. letech pracemi takových velikánů evoluční biologie, jako jsou T. Dobzhansky (1900–1975), R. Fisher (1890–1962), J. Haldane (1892–1964), E. Mayr (1904–2005), G. Simpson (1902–1984), G. Stebbins (1906–2000), S. Wright (1889–1988) a celou řadou dalších. Evoluce se stala statistickou populační genetikou – zkoumáním změn frekvence alel v genofondu populace, přičemž změny alel mohly nastávat pouze prostřednictvím mutací s malým vlivem na fenotyp. To je zřejmě největší rozdíl oproti době klasického darwinismu, kdy vedle sebe existovalo několik směrů a panovala naopak značná pluralita názorů na možné evoluční mechanismy.

Neodarwinismus zůstává dodnes základem hlavního proudu evoluční biologie. Přesto je vhodné zhruba od 40. až 50. let vyčlenit jeho novější období – moderní evoluční syntézu,<sup>8</sup> protože došlo k zásadnímu doplnění neodarwinismu hned z několika směrů. Často se zapomíná na klíčovou roli Erwina Schrödingera (1887–1961) a dalších fyziků a matematiků zabývajících se teorií informace, informatikou a kybernetikou, kteří vnesli do biologie pojmy *informace, program a řízení*, schopné nahradit dřívější neovitalistické koncepce. Důležitý je pro

<sup>7</sup> Ty postulují tendenci evoluce ke směrovanému vývoji, většinou ve formě postupného zdokonalování organismů působením vnitřních či vnějších faktorů, které u některých autorů mohou být zcela přirozené a představovat jakési přírodní zákony (např. ortogeneze F. Galtona, 1822–1911), zatímco u jiných jsou nadpřirozeného až náboženského charakteru (např. směřování k bodu *Omega* u Pierra Teilharda de Chardin, 1881–1955).

<sup>8</sup> Termíny neodarwinismus a moderní evoluční syntéza bývají často směřovány. Pokud budu nadále odkazovat na neodarwinismus, budu jím myslet právě moderní evoluční syntézu, nikoli směry přelomu 19. a 20. století a prvních desetiletí 20. století.

evoluční biologii i rozvoj ekologie. Například koncept genového toku si všímá toho, že v praxi často hraje přísun alel z jiných populací téhož druhu prostřednictvím migrantů související s jeho ekologií větší roli než vznik nových alel prostřednictvím mutací. Příčiněním J. Watsona (\*1928), F. Cricka (1916–2004), R. Franklinové (1920–1958) a M. Wilkinse (1916–2004) došlo k odhalení struktury DNA a následnému bouřlivému rozvoji oboru molekulární biologie. Zejména M. Kimura (1924–1994) a T. Ohtaová (\*1933) přispěli k rozvoji teorie neutrální evoluce, která si všímá toho, že většina alel má jen malý nebo žádný vliv na biologickou zdatnost, v konečně velkých populacích se chovají selekčně neutrálně a jejich osud (tj. zda budou tyto varianty genů fixovány nebo eliminovány) závisí čistě na náhodě – genetickém driftu. John H. Gillespie si ve své teorii genetického draftu zase všímá toho, že se alely mohou svést k zafixování s výhodnou mutací, nebo být eliminovány s nevýhodnou mutací jen proto, že se na chromozomu nacházejí fyzicky blízko ní. Na úrovni genomu může navíc docházet k tahům, více méně deterministickým změnám genetické výbavy organismu, vyplývajícím např. z fyzikálně-chemických či informačních vlastností konkrétního úseku DNA. Jejich zkoumání se věnovali např. G. Dover, D. Haig (\*1958) či L. Hurst. V neposlední řadě zmiňme S. Ohnoa (1928–2000), který rozpracoval myšlenku evoluce prostřednictvím duplikování genů a jejich následné specializace.

První závažnější výzvy pro dosud neuvěřitelně úspěšnou moderní syntézu se objevily od 60., ale výrazněji až od 70. až 80. let. Prvního problému si povšimnuli už W. Hamilton (1936–2000) a G. Williams (1926–2010) v 60. letech,<sup>9</sup> ale mezi vědeckou komunitou a veřejností ho zpopularizoval počínaje 70. lety až Richard Dawkins (\*1941) ve své teorii sobeckého genu (Dawkins 2003). Zatímco nepohlavní organismy předávají potomkům (až na případné mutace) dokonalou kopii své genetické informace, alely pohlavních organismů jsou náhodně namíchané po jedné polovině od obou rodičů. To ale znamená, že se u nich nedědí biologické vlastnosti a potažmo ani biologická zdatnost! I ten nejlepší genom výborně přizpůsobený právě panujícímu prostředí je v průběhu meiózy rozložen a do potomků se přenáší jen zčásti. Jediné entity, které se v nezměněné formě předávají z generace na generaci, jsou jednotlivé alely genů. Právě na jejich úrovni podle této teorie probíhá přirozený výběr – alely soupeří o co největší frekvenci v genofondu druhu. Jedním ze způsobů, jak toho dosáhnout, je vytváření koalic a složitých způsobů kooperace, které mohly vést až ke vzniku „vehiklů“ nesoucích tyto geny, umožňujících jim co nejefektivnější množení a účastnicích se za ně evolučních soubojů. Jinými slovy – buněk a mnohobuněčných těl. Aniž bychom zabíhali do přílišných detailů, Dawkins původně viděl svůj model jako pouhý alternativní pohled na zákonitosti popisované moderní syntézou. Teorie však dává některé odlišné předpovědi a za celé řady okolností má větší vysvětlovací sílu než teorie klasická. Dokáže také vysvětlit chování mnoha genetických elementů, které se zmnožují na úkor celého organismu, stejně jako např. vznik altruismu a další problematice fenomény. Na druhou stranu, samotných evolučních interakcí se účastní zmíněné „vehikly“ a za celé řady situací nehraje roli, jestli popisujeme přirozený výběr z pozice alel nebo jedinců. Vehikly samotné navíc oplývají řadou emergentních vlastností, zpětně regulují expresi (tj. míru použití) genů, a jsou tedy do značné míry svébytnými entitami vyššího řádu. Geny jako by se schovaly kdesi v pozadí. Z těchto důvodů, a snad

<sup>9</sup> Ale v určité míře i další významní biologové vrcholné éry moderní syntézy.

také z jistých nevědeckých pohnutek,<sup>10</sup> teorie sobeckého genu nevyvolala v evoluční biologii revoluci, ale byla za jistých obětí (zejména nepřijemného zesložiténí) pouze potichu zakomponována do moderní syntézy a používá se vesměs k vysvětlení fenoménů, které se pomocí standardních mechanismů dají vysvětlit jen obtížně nebo vůbec.

Další ze slabin moderní syntézy spočívá v zásadním zkomplikování chápání pojmu biologická zdatnost. Ponechme teď stranou, jestli je nebo není definována kruhem a zda tato otázka má vůbec smysl. Důležitější je, jestli *fitness* vůbec představuje nějakou konkrétní veličinu a zda je konstantní. Již letmý pohled totiž ukáže, že není. V mnoha případech závisí zdatnost konkrétní alely na její frekvenci v populaci. Klasickým příkladem je selekce ve prospěch heterozygotů u alely pro srpkovitou anémii (Ruwende *et al.* 1995). Pokud má jedinec dvě recesivní alely genu pro tuto dědičnou chorobu, nemoc se u něj projeví v plné síle a on, nejspíš ještě jako dítě, zemře. Pokud má ovšem jen jednu tuto alelu a druhá je zdravá – pokud je heterozygot – tak je jeho postižení na zdraví relativně malé. Tento stav se však navíc projevuje i tím, že má jedinec daleko větší rezistenci vůči nákaze malárií. Pokud je tedy v některé oblasti její prevalence vysoká, tak je rázem velice výhodné být v tomto genu heterozygotem, což má zase za následek zvýšení frekvence alely pro srpkovitou anémii v populaci. Jak se ovšem v populaci zvyšuje zastoupení této alely, tak se čím dál častěji vyštěpují i neživotaschopní recesivní homozygoti. V důsledku toho se frekvence zdravé alely a alely pro srpkovitou anémii ustálí na určité rovnovážné hodnotě.

Frekvenčně závislý vliv na zdatnost se však nemusí týkat jen různých alel jednoho genu, ale i alel různých genů a celých fenotypových znaků. Prostřednictvím selekce závislé na frekvenci se udržuje v rovnováze např. i frekvence pravotočivých a levotočivých zobáků křivek, které se živí vyzobáváním semen z šišek. Přednostně je totiž vyzobávají z té strany, kde jim to zakřivení jejich zobáku usnadní. Jakmile tedy převládnu jedinci se zakřivením na jednu stranu, jedinci s opačným zakřivením se rázem ocitnou ve výhodě. Mají k dispozici více potravy, zanechají více potomků a frekvence jedinců se zobáky obou typů se relativně rychle vyrovná (Benkman 1996).

Podobné postřehy rozvinuli pomocí aparátu teorie her J. Maynard Smith (1920–2004) a G. Price (1922–1975). Ukázali, že o úspěchu dané alely v delším časovém měřítku nerozhoduje její momentální selekční hodnota, ale to, zda je součástí evolučně stabilní strategie (Maynard Smith & Price 1973; Maynard Smith 1974). Tedy takové strategie (např. chování organismu), která když v populaci převládne, tak ji nemůže nahradit žádná strategie minoritní. Klasickým modelem, na kterém se tento příklad demonstruje, je souboj strategií „holubice a jestřáb“. Pokud se v modelu nad kusem potravy střetnou dvě holubice, rozdělí se napůl. Pokud se střetne holubice s jestřábem, jestřáb ji vyžene a přivlastní si celou dávku potravy. Konečně, pokud se střetnou dva jestřábi, porvou se, potravu (odměnu – *o*) získá jeden z nich a oba si odnesou zranění, cenu (*c*), která v souhrnu převyšuje zisk jednoho. V populaci holubic má výhodu jestřáb, v populaci jestřábů naopak holubice (která sice před jestřáby vždy ustoupí, ale i tak občas jistě nalezne kus potravy, aniž by se poblíž nacházel nějaký jestřáb; naopak jestřáb si v populaci skoro samých jestřábů téměř z každého střetu odnese výrazné zranění). Podle jednoduchého vzorečku  $p = o / c$  můžeme vypočítat výslednou frekvenci jes-

<sup>10</sup> R. Dawkins je mezi biology často považován za pouhého popularizátora a mezi širší veřejností má zejména kvůli své propagaci ateismu řadu protivníků až nepřátel.

trábu (příčemž frekvence holubic je doplňkem této hodnoty do 1). Na tuto frekvenci se poměry holubic a jestřábů vždy vrátí, a to i v případě, pokud frekvenci uměle narušíme.

Reálné strategie jsou samozřejmě téměř vždy daleko složitější. Stejně tak se nemusí jednat o frekvenci dvou různých fenotypů jednoho druhu, ale o frekvenci různých typů chování jednoho jedince. A rozhodně se nemusí vždy jednat pouze o souboj dvou vzorců chování. Soupeření o evolučně stabilní strategii zřejmě podléhá téměř všechny alely jedince. Ne vždy se např. vyplatí vyprodukovat maximální počet potomků. U některých druhů je výhodnější mít potomků jen pár, ale zato do každého z nich hodně investovat, případně vložit zdroje do vlastního růstu a nechat rozmnožování až na jednu z příštích sezón. Strategie se také mohou v čase vyvíjet podle měnících se faktorů prostředí a souboj může probíhat na několika úrovních. Poselství je však jasné – biologická zdatnost je proměnlivá, komplexní a kontextově závislá veličina. Stejně jako v předchozím případě byly i principy frekvenčně závislé selekce a teorie evolučně stabilních strategií zahrnuty do moderní syntézy. V tomto případě už je ale posun oproti původnímu pojetí z principu jasně definovatelné biologické zdatnosti, tj. souboje jednotlivců o to, kdo zanechá nejvíce potomků, poměrně značný. Dalo by se říct, že zatímco podle klasické neodarwinistické teorie soupeří jedinci o to, kdo zanechá nejvíce potomků, podle teorie evolučně stabilních strategií je daleko důležitější, kolik z toho nakonec bude vnuků (a pravnuků, praprawnuků atd.).

Třetí zásadní výzvu pro moderní syntézu potom přinesl objev S. J. Goulda (1941-2002) a N. Eldredge (\*1943), kteří v paleontologickém záznamu vypořadovali, že se organismy po většinu času nemění (Eldredge & Gould 1972). To je v kontextu moderní syntézy velmi překvapivé – vždyť by se měly neustále přizpůsobovat změnám prostředí. Tak tomu ovšem očividně není. Druhy se mění jen při svém vzniku. Následně se poměrně rychle rozšíří do svého pozdějšího areálu a tam přežívají ve stavu evoluční stáze. Konstatování, že evoluce není gradualistická, tj. neustále postupující po malých krůčcích, ale puntuacionalistická, tj. postupující nepravidelně a po relativně velkých skocích, vyvolalo bouřlivou reakci a vlnu polemiky. Takový průběh evoluce však v zásadě nemusí být v rozporu se základními premisami moderní syntézy. Změny nejsou nutně skokové. Mohou být klidně malé, ovšem nahloučené do jednoho krátkého časového úseku. Podle novějších výzkumů různých fosilních linií se zdá, že se některé organismy mění více méně plynule. Velká většina se však opravdu vyvíjí puntuacionalisticky (viz např. Sheldon 1996).

Tento poznatek můžeme zařadit po bok dalších pozorování akcentujících roli makroevoluce – evoluce ve velkém časovém a prostorovém měřítku. Jedná se např. o druhový výběr – souboj druhů o co největší rychlost speciace (odštěpování nových druhů) a nejmenší rychlost extinkce (vymírání) –, existenci evolučních omezení kanalizujících proměnlivost organismů či dlouhodobých evolučních trendů. Skalní proponenti moderní syntézy tyto fenomény nezřídka „odvysvětlovali“ jako pouhé epifenomény mikroevoluce, tj. evoluce v malých časových a prostorových škálách (*de facto* populační genetiky). Případně našli způsoby, jak je skloubit s hlavním proudem. Přesto začalo být více než jasné, že celá problematika evoluce je o mnoho složitější a projevuje se v ní několik druhů dynamiky na mnoha různých škálách.

Ten nejdůležitější kámen úrazu ovšem spočívá v něčem jiném. Mendelovo řešení problémů klasického darwinismu je totiž zřejmě nedostačující. Genů s jasným vlivem na *fitness* – takových, jejichž alely pozoroval Mendel, tj. projevujících se např. barvou či svařetelostí hrášku či barvou jeho květu – je totiž zřejmě naprostá menšina a v drtivé většině případů se jedná

o ztrátové mutace. Ztráta barviva se totiž vždy projeví poměrně jasně – změnou barvy. Efekty jiných typů mutací jsou však daleko méně přímočaré. Naprostá většina znaků je zřejmě kódována mnoha různými geny, tj. oplývá vlastností, které se odborně říká epistáze. A naopak, naprostá většina alel různých genů ovlivňuje celou řadu znaků, má vlastnost pleiotropie. Interakce mezi alelami navíc nejsou jednoduché, ale zřejmě poměrně komplexní – vliv alely na fenotyp je kontextově závislý na přítomnosti dalších alel v genotypu. V kontextu jednoho genotypu může daná alela ovlivňovat fenotyp výrazně odlišně, než v kontextu genotypu jiného. Někdy dokonce zcela protikladně. To nemusí představovat zásadní problém u nepohlavních organismů, jejichž potomci nesou stejnou genetickou výbavu jako rodičovský organismus. Obrovské problémy ale nastávají u pohlavních organismů, kde potomek nese genetickou informaci náhodně namíchanou po polovině od obou rodičů.

Dokonce ani zmíněná teorie sobeckého genu uspokojujivě neřeší tento základní problém evoluční biologie – dědičnost zdatnosti. Problém jen posouvá na úroveň alel a konstatuje vznik jejich aliancí a potažmo „vehikulů“. Dawkins připodobňuje jednotlivé alely v organismu k veslařům v oxfordské veslici (Dawkins 2003). Jeho model si zde můžeme volně převyprávět. Když náhodně namícháme veslaře do deseti takových veslic a necháme je závodit, tak se jejich výkon samozřejmě bude lišit. Některé lodě budou rychlejší než jiné. Pokud následně vyřadíme pět nejpomalejších veslic, osazenstvo zbývajících pěti opět náhodně namícháme a opět je necháme závodit, můžeme vytipovat ještě výkonnější posádky. Takto se můžeme dobrat až k optimální posádce. Samozřejmě jsme mohli třeba už v prvním kroku ztratit výborného veslaře jen proto, že se nacházel v posádce samých hňupů. Tomu se však můžeme vyhnout, pokud pokus mnohokrát zopakujeme. V průměru dostaneme nakonec nejlepší posádku – nejlépe přizpůsobený organismus.

Realita má ale zřejmě do podobného ideálu daleko a připomíná spíše podobný pokus podniknutý se středoškolskou vodáckou výpravou. Někteří veslaři mohou být opravdu lepší než ostatní, ale výkon naprosté většiny z nich závisí na tom, s kým zrovna ve veslici sedí. V přítomnosti někoho, na koho chtějí udělat dojem, se mohou mimořádně snažit, zatímco v přítomnosti zapřisáhlého nepřítelů to celé lodi naopak kazit. Někdy se může sejít průměrná, ale výborně sehraaná posádka, která to natře třeba i lodi složené ze špatně sehraaných šampiónů. A vyloučit nemůžeme ani to, že budou někteří jedinci v určité lodi tak pobláznění, že nebudou veslovat dopředu, ale dozadu. Zkrátka – vlivy alel na fenotyp (a potažmo na *fitness*) v naprosté většině případů nejsou aditivní, ale závisí na kontextu ostatních alel v genotypu (Flegr 2006). Navíc, jak jsme viděli výše u teorie evolučně stabilních strategií, vliv alel na *fitness* je kontextově závislý na jejich frekvenci i frekvenci jiných alel v populaci. Tím však problémy zdaleka nekončí. Dokonce i vliv celých fenotypových vlastností na *fitness* je zřejmě kontextově a frekvenčně závislý. Například vysoká agresivita může být za určitých okolností (velké a silné tělo, dominantní postavení ve skupině) velmi výhodná, zatímco za jiných (malý omega „chcípáček“) velmi nevýhodná. Dědičnost zdatnosti je tak za normálních okolností u pohlavních organismů velmi nízká a znemožňuje klasické přizpůsobování organismů.

Přesto je naprosto očividné, že se život na naší planetě dokáže docela dobře přizpůsobovat podmínkám svého prostředí. Jak to ale přes všechny tyto překážky dokáže? Možných vysvětlení můžeme najít hned několik.

Skalní příznivci moderní syntézy by asi namítli, že byt jsou některé nebo i všechny uvedené fenomény reálné, ve skutečnosti jde spíše o výjimky. Většina znaků je kódována



jedním nebo několika málo geny. Mezi geny a znaky je více méně jasná souvislost. Alely mají v časových měřítkách, na kterých se odehrává mikroevoluce, většinou relativně konstantní a na kontextu nezávislý vliv na fenotyp a na zdatnost. Znaky mají většinou jednoznačný vliv na biologickou zdatnost a tak dále. Na podporu všech těchto závěrů by mohli uvést nespočetně konkrétních studií – ostatně, jsou jich plné učebnice. Přinejhorším může adaptivní evoluce probíhat alespoň na genech s velkým vlivem na *fitness*, které neoplývají příliš velkou pleiotropií a mnoha epistatickými interakcemi, případně duplikací a následnou specializací genů (Kratochvíl 2009).

S pokračujícím výzkumem se však zdá, že uvedené fenomény problematizující adaptivní evoluci jsou spíše častější a závažnější, takže toto (od)vysvětlení není příliš uspokojivé. Některé znaky se samozřejmě mohou měnit kdykoli v průběhu existence druhu a může docházet i k nejrůznějším druhům specií včetně sympatrických (vzniku nového druhu na jednom místě např. rozdělení potravní niky, tj. tak, jak si jej představoval Ch. Darwin). Změny, které jsou s nimi spojené, jsou však nápadně „mělké“ a nezasahují do základní stavby těla organismů<sup>11</sup> – může se tak měnit zbarvení, hustota srsti nebo třeba počet ploutevnických trnů, ale ne počet končetin, tělních článků nebo např. základní metabolické dráhy buněk. Nápadně často jde také o ztrátové mutace. Stejně tak hrají nepochybně důležitou roli i zmíněné duplikace genů. Podobným způsobem zřejmě vznikly např. jedy hadů (Fry 2005) a k několika kolům duplikace celého genomu pravděpodobně došlo v raných stádiích evoluce obratlovců, stejně jako u několika jejich taxonomicky nižších skupin (Choleva & Janko 2013; Meyer & Van de Peer 2005). Podobné celogenomové duplikace jsou velmi výrazným faktorem mj. v evoluci rostlin (Soltis *et al.* 2004). Na druhou stranu, podobné duplikace nemusejí být příliš časté a i v případě, že duplikovaná alela nezanikne či neztratí funkci a naopak získá funkci novou, tak se zřejmě relativně rychle se zachytí do zmíněné sítě vazeb kontextových a frekvenčních závislostí. Neméně důležité jsou i případné změny regulace genů. Tím se ale pomalu dostáváme k dalšímu možnému vysvětlení našeho paradoxu.

Jiný směr vysvětlení vychází z v současnosti intenzivně protěžovaného oboru vývojové a evoluční biologie<sup>12</sup> (*Evo-Devo*, viz např. Müller 2007) a předpokládá, že existuje komplexní genetická architektura znaků sloužící jako převodník mezi geny a fenotypem. Tato genetická architektura sestává ze složitých sítí vzájemně funkčně provázaných genů s velkou mírou pleiotropie a epistáze více či méně modulárního charakteru. Jinými slovy, geny uvnitř takových modulů jsou ve vlivech na fenotyp silně provázané, zatímco mezi moduly je vazeb daleko méně. Taková síť sice může být velmi komplexní, ale v principu jí lze porozumět, podobně jako třeba velmi složitému programu. „Rozumí“ jí i evoluce, respektive, v jejím průběhu se vyvinuly spolu s těmito moduly i specifické způsoby jejich regulace působením vnitřního (regulačních genů při vývoji, signálů z okolních buněk, hormonů, mozku apod.) i vnějšího (fyzicko-chemických podmínek prostředí) prostředí.<sup>13</sup> Dokonce ani případné mutace nastá-

<sup>11</sup> Což je zcela v souladu s tím, že musí jít o znaky, které kódují alely, které nejsou pleiotropicky a epistaticky příliš propletené s jinými.

<sup>12</sup> Která, na rozdíl od neodarwinismu a moderní syntézy, zdůrazňuje zásadní roli individuálního vývoje organismu a jeho změn pro evoluci.

<sup>13</sup> Navíc je zřejmé, že vnitřní i vnější vlivy jsou silně provázané. Například zvýšený výskyt predátora v habitatu kořisti může zvýšit dávky stresových hormonů, což má za následek jak změnu chování, tak i změnu metabolismu na režim „boj nebo útěk“. Chemické látky asociované s predátory

vající u takovýchto organismů nemusejí být co do místa náhodné (ať už *a priori* – některá místa genomu mutují rychleji než jiná, nebo *a posteriori* – mutace mohou být adaptivní jen na některých místech, např. regulačních elementech). Genetické moduly se mohou manifestovat jako moduly funkční, morfologické, vývojové či evoluční. Adaptivní změna může probíhat např. změnou regulace určitých modulů nebo posunem jejich exprese v čase či prostoru, jejich duplikací, aplikací na novém místě nebo v novém čase, ztrátami apod. Důležitá je zejména poziční a časová informace a související regulace. Na druhou stranu, i samotné moduly se časem mohou dostávat do složitě funkčně a frekvenčně propletených interakcí vyšší úrovně omezujících jejich adaptabilitu.

Samotný individuální vývoj organismu dokáže vykompenzovat i poměrně drastické změny způsobené mutacemi s relativně velkým vlivem na fenotyp. Ty mohou spočívat ve změně kódující sekvence genu nebo jeho duplikaci, ale častěji jde zřejmě právě o změnu regulačních sekvencí genů, případně změnu exprese genů udávajících poziční či časovou informaci a jejich drah. Organismus se chová jako integrovaný systém – úpony svalů, délka cév, zapojení nervů nebo třeba struktura kostní trámčiny nejsou pevně zapsané v genomu, ale vyvíjejí se v reakci na rozvoj a činnost ostatních částí těla. Když tedy dojde např. ke zvětšení těla, nemůže se stát, že cévy nebo nervy skončí někde na půl cesty a kosti se pod vahou organismu rozlámou. Naopak, vývoj je založen na principu, že nervy či cévy spojují dvě místa, kapiláry se zahustí tak, aby měly buňky tkáně dostatek kyslíku a živin a kostní trámčina reaguje na tlaky působící na kost a dynamicky se přestavuje, aby zajistila její pružnost a pevnost (Flegr 2015).<sup>14</sup> Jen na okraj, ještě zajímavější případy mohou nastávat v případě tzv. makromutací majících za následek výraznou změnu fenotypu – např. ztrátu nebo duplikaci jednoho či několika tělních článků nebo párů končetin, vývoj nějakého orgánu na zcela netypickém místě a další podobné změny. Obvykle se nestane, že by byl takový organismus zcela neživotaschopný, ale individuální vývoj to „zflíkuje“ dohromady, aby si organismus udržel alespoň omezenou životaschopnost – úpony na zbývajících končetinách se vlivem jejich odlišného používání ustanoví odlišným způsobem, orgány na neobvyklých místech se napojí na nervovou síť atd.<sup>15</sup> Výjimečně se tak může narodit třeba životaschopná dvounohá koza nebo žába s očima uvnitř ústní dutiny.

Tak jsme se pomalu dostali až k třetímu, z pohledu hlavního proudu evoluční biologie asi dosud nejextrémnějšímu, vysvětlení. Organismus je vývojově tak integrovaným a provázaným systémem, že může řada fenotypových změn nastávat i bez přímé spojitosti se změnou genotypu. Dlouhou dobu je známý tzv. Baldwinův efekt – fakt, že vývoj konkrétních orgánů zejména mnohobuněčných organismů závisí i na tom, zda vůbec a případně jak je organismy používají (takové selekční tlaky na ně totiž posléze působí). Do stejného ranku můžeme zařadit i Waddingtonovu genetickou asimilaci (Waddington 1953). C. H. Waddington působením stresového faktoru, konkrétně zvýšené teploty, na vyvíjející se larvy mušek octomilek vyvolal mezi jedinci variabilitu v žilkování křídel. Následně vyčlenil mušky s jedním konkré-

---

v prostředí mohou spustit u perlooček vývin ochranného pancíře (Krueger & Dodson 1981) a podobně.

<sup>14</sup> Uvedené příklady jsou jen jedněmi z mnoha, ve skutečnosti takto pracuje individuální vývoj organismu zcela všeobecně.

<sup>15</sup> Tento proces se odborně nazývá fenotypová akomodace.

ním fenotypem, nechal je vyprodukovat potomstvo, na to opět působil zvýšenou teplotou a pokračoval s jedinci se žádoucím fenotypem. Jejich frekvence se začala postupně zvyšovat a po několika generacích se dokonce začali objevovat i bez působení stresoru. Dosáhl Waddington dědění získaných vlastností? Ne. Povedlo se mu ale něco možná ještě zajímavějšího. Všechny organismy obsahují „nápravné mechanismy“, které dokáží operativně napravovat malé nesrovnalosti v proteinech přepisovaných z DNA, vyplývající např. z drobných škodlivých mutací nebo působení nepříznivých faktorů prostředí narušujících vývoj a fungování organismu. Vysoká teplota ale tento systém zahltila, takže přestal stíhat napravovat chyby vyplývající ze změn DNA a naplno se projevila genetická variabilita v populaci (Rutherford & Lindquist 1998). Tím, že vybíral jedince s jedním konkrétním fenotypem křídelní žilnatiny, vyseletoval takovou linii, která měla předpoklady pro tvorbu tohoto fenotypu za všech podmínek, tj. šlo o genetickou kanalizaci.

Převrácení kauzality z vlivu genotypu na fenotyp na vliv protichůdný ale může jít ještě dál. Změna načasování nebo topologie vývoje určité tkáně či orgánu, která nemusí nutně vyplývat ze změny genů mutací, ale např. i z vlivu vnějších podmínek, může vlivem integrace a vnitřní vývojové plasticity organismu vést až k řetězové reakci změn, které třeba občas mohou mít i adaptivní charakter. V tomto procesu mohou vznikat i úplně nové struktury a orgány, např. úpony svalů. Občas se navíc může stát, že se samoorganizací vedle toho utvoří i zcela nová struktura, která nemá bezprostřední vliv na *fitness*. Takovéto změny se mohou, ale nemusí, později pevně zakotvit v genotypu. Pokud jsou totiž adaptivní, tak jsou zvýhodněny ty organismy, které je dokáží vytvořit za nejrůznějších podmínek vnějšího i vnitřního prostředí. Jinými slovy ty organismy, které dokáží zajistit, že nová struktura bude vývojově robustní, přičemž osvědčenou cestou je uložit v genotypu takové nastavení, které takovou robusticitu zaručuje – jde o proces zcela analogický popsané genetické asimilaci. Genotyp v rámci tohoto vysvětlení za vším stojí už jen velmi zprostředkovaně a má spíše sekundární roli jakéhosi uložistiště. Přirozený výběr pak slouží hlavně k odstranění zcela neživotaschopných variant, má spíše konsolidační než tvořivou roli.

Všechna tato vysvětlení vyplývající z bouřlivě se rozvíjejícího oboru vývojové a evoluční biologie se pravděpodobně přinejmenším zčásti u živých organismů uplatňují. V bezbřehém nadšení bychom ale neměli zapomínat ani na jejich nedostatky a omezení. Prvním nedostatkem, vztaženo k proponentům moderní syntézy, je fakt, že se výrazně vzdalují jejím premisám, překonávají je a dávají do širšího kontextu. Jinými slovy – jedná se o zcela nový evoluční mechanismus a teorii evoluce organismů s individuálním vývojem. Jak říká klasik: „*Můžeme o tom diskutovat, můžeme o tom vést spory, můžeme s tím i nesouhlasit, ale to je všechno, co se proti tomu dá dělat.*“ Situace se až pozoruhodně blíží období „zatmění darwinismu“ před více než sto lety, a to včetně akcentování integrální role organismu a individuálního vývoje, případně makromutací, přímého i nepřímého vlivu prostředí apod. Tato vysvětlení však mají i řadu faktických omezení. Aplikovatelná jsou pouze na druhy s individuálním vývojem, tj. na mnohobuněčné organismy, a to především na mnohobuněčné živočichy. Pohlavní jsou však všechna eukaryota, přičemž jádro jejich různorodosti na nehlubší úrovni leží mezi jednobuněčnými zástupci a spadají mezi ně i rostliny, houby a další neživočišné mnohobuněčné skupiny. Žádné z uvedených vysvětlení také nenabízí jednoduchý výklad, jak mohl takto komplexní systém vztahů mezi genotypem a fenotypem v evoluci vzniknout. Tento bod si pro teď nenápadně zvýrazněme, protože se k němu později

vrátíme. V neposlední řadě se sluší zmínit, že jsou některé jejich aspekty stále poněkud spekulativní a uvedená vysvětlení lépe pasují na popis makroevoluce než mikroevoluce.

Máme však ještě další možnost, jak vysvětlit paradox (ne)adaptability pohlavních organismů – prostřednictvím *teorie zamrzlé plasticity*. Tento koncept byl představen jak v českém jazyce (Flegr 2006; Flegr 2015; Toman 2010; Toman 2015b), tak v jazyce anglickém (Flegr 1998; 2008; 2010; 2013). Teorie zamrzlé plasticity konstatuje, že vlivem výše popsaných mechanismů pleiotropie, epistáze, kontextově a frekvenčně podmíněného vlivu alel na fenotyp a *fitness* a kontextově a frekvenčně podmíněného vlivu znaků na *fitness* si druh dlouhodobě udržuje vysoký genetický polymorfismus. Alely ve svém vlivu na biologickou zdatnost vytvářejí velmi komplexní síť interakcí. Téměř všechny alely, včetně těch momentálně nevýhodných, se alespoň v malé frekvenci udržují v populaci.<sup>16</sup> Každá nová mutací vzniklá alela se do této sítě záhy zachytí a nepodléhá fixaci či eliminaci. Díky tomuto vysokému dlouhodobě udržovanému genetickému polymorfismu reaguje celý druh na selekci zprvu velmi ochotně, ale čím víc se vychylují frekvence alel z původních poměrů, tím větší klade odpor. Nakonec se přízpusobování zastaví v důsledku negativních pleiotropních účinků selektovaných alel včetně vychýlení stabilních frekvencí přítomných alel. Po odeznění selekčního tlaku se frekvence alel, a potažmo i fenotyp druhu, vrací k původním hodnotám. Pohlavní druh se tedy v reakci na selekční tlaky prostředí chová elasticky a po naprostou většinu času své existence se nevratně nemění – je ve stavu evoluční stáze. To mimochodem odpovídá zmíněným pozorováním S. J. Goulda a N. Eldredge evoluce jakožto puntuacionalistického procesu (Eldredge & Gould 1972).

Druh může nevratně podléhat selekčním tlakům a měnit svůj fenotyp, jako by byl plastický, jen za speciálních okolností souvisejících s výrazným zmenšením populace. Takový stav nastává zejména při peripatrické speciaci, tj. vzniku nového druhu po odštěpení malé náhodné frakce populace, např. při osídlování pustého ostrova, případně v situaci, kdy velká část populace náhle vymře. V obou případech se ve výsledné populaci nachází jen malá část alel původního druhu. Ta je navíc následně unifikována genetickým driftem – alely jsou fixovány či eliminovány čistě v důsledku svého původního zastoupení v odštěpené populaci a náhody. V malé populaci totiž ztrácí přirozený výběr na síle a vliv alel za normálních okolností třeba i docela výrazně ovlivňujících zdatnost jedince je neutrální. V malé populaci zkrátka hraje daleko větší roli náhoda. Naprostá většina takových populací zřejmě vymře, ale evoluce má tisíce a miliony pokusů. Pokud občas někde taková populace přežije a po nějaké době, např. v důsledku náhodné změny podmínek na příznivé, začne růst, tak u ní rázem nabyde na síle přírodní výběr. Hlavně ale může zafungovat adaptivní evoluce neodarwinistického stříhu. Všichni jedinci v populaci mají prakticky stejný genotyp, jednotlivé alely se po každé ocitají ve stejném genovém okolí a jejich vliv na fenotyp i na *fitness* je tak konstantní. Takto vzniká nový, fenotypově výrazně odlišný (viz Flegr 2015) druh. Časem se ale opět v důsledku třídění z hlediska stability nahromadí alely s kontextově podmíněným vlivem na fenotyp a na *fitness* a alely s nimi pleiotropicky a epistaticky spojené a druh evolučně zamrzne, tj. přejde zpět do elastické fáze.

Jak se ale tak bizarní a omezující způsob evoluce mohl dlouhodobě udržet a proč dokonce drtivě převládá mezi eukaryotickými organismy? Proč nejsou všechny organismy ne-

<sup>16</sup> Eliminovány jsou zřejmě jen výrazně škodlivé alely.

pohlavní a s neomezenou přizpůsobivostí? Jak se může dlouhodobě udržovat pohlavní rozmnožování? Teorie zamrzlé plasticity dává odpověď i na tyto otázky. Je totiž možné, že popsaná vlastnost je za řady okolností velice výhodná. Nepohlavní organismy se sice mohou téměř neomezeně přizpůsobovat změněným podmínkám svého prostředí, ale vždy nevratně a oportunisticky. Fixují momentálně výhodné alely a naopak eliminují ty momentálně nevýhodné. Taková vlastnost ale může být v proměnlivém prostředí zrádná. Pokud se často mění směr selekce (a to je zřejmě případ většiny prostředí na Zemi), lehce se může stát, že se nepohlavní druh přizpůsobí momentálnímu výkyvu podmínek prostředí a po jejich vychýlení na druhou stranu zůstane zoufale nepřizpůsobený. Bude muset čekat na vzácné mutace, jeho adaptace bude pomalá a může dokonce podlehnout extinkci. Naopak pohlavní druhy si pomocí popsaného mechanismu udržují vysoký polymorfismus a v malé frekvenci se u nich nacházejí i momentálně nevýhodné alely. Ve velmi proměnlivém prostředí se mohou přizpůsobit změněným podmínkám pouhou změnou frekvence alel v populaci, která má za následek i vyštěpování vhodných kombinací alel, přičemž neztratí nic ze svého polymorfismu. Soubor mezi pohlavními a nepohlavními druhy se odehrává na krátkých časových škálách, a tak nehraje příliš velkou roli, že je takové přizpůsobení jen dočasné a všechny momentálně výhodné kombinace alel se v dalších generacích zase rozpadnou. Reakce na změnu podmínek změnou frekvence již přítomných alel je navíc velmi rychlá, daleko rychlejší, než čekání na nové mutace. Naopak ve velmi stabilních prostředích mají zřejmě výhodu nepohlavní druhy schopné se sice pomalu, ale velmi důkladně, přizpůsobit místním podmínkám. Jejich dobře přizpůsobené genotypy se nerozpadají a genom se u těchto organismů předává jako celek. Tyto predikce autor prozkoumal na příkladu starobyle nepohlavních eukaryotických organismů, tj. linií, které úspěšně a dlouhodobě přešly zpět k nepohlavnímu rozmnožování. Ve své srovnávací studii zdokumentoval, že starobyle nepohlavní linie opravdu přednostně obývají prostředí bioticky i abioticky méně heterogenní a proměnlivé než jim příbuzné linie pohlavní (Toman 2015b)

V delším časovém měřítku ovšem zřejmě adaptabilitu nezachrání ani zmíněný mechanismus rozmrzání po výrazné redukci velikosti populace. Některé znaky zřejmě „rozmrzají“ ochotněji než jiné, respektive, různé znaky potřebují k přechodu od elastického k plastickému stavu různou míru redukce genetického polymorfismu. Občas se může stát, že vznikne takový znak, který nemůže rozmrznout za žádných realistických okolností – např. by to vyžadovalo nerealisticky velkou redukci velikosti populace nebo nerealisticky dlouhou dobu přežívání v tomto stavu. Jedná se zejména o znaky či alely podléhající velmi silné a restriktivní frekvenčně závislé selekci. Takové znaky přežijí v polygenním stavu i období rozmrzání a v průběhu evoluce nějaké linie organismů se mohou jen hromadit principem třídění z hlediska stability. Ten zjednodušeně říká, že to, co je stabilní, přetrvává, zatímco to, co je nestabilní, přichází a odchází.

Kromě takovéhoho zamrzání elasticity ale zřejmě navíc dochází i k postupnému nevratnému zamrzání konkrétních znaků. Tříděním z hlediska stability se totiž hromadí i znaky, které se nemohou změnit za žádných okolností – např. znaky kódované mnoha zastupitelnými geny či geny velmi silně provázanými ve svých účincích na fenotyp. Takové znaky jsou kromě toho velmi robustní a oplývají velkou genetickou i environmentální kanalizací (tj. nejsou citlivé ke změnám vnitřních a vnějších podmínek), což jim může přinášet i krátkodobou selekční výhodu. Jejich hromadění je navíc zřejmě urychleno výše zmíněným zamrzáním elasticity, které může působit zvláště silně na vznik genetické kanalizace, tj. schopnost vyprodukovat žádoucí fenotyp na nejrůznějším genetickém pozadí. Těchto makroevo-

lučních důsledků teorie zamrzlé plasticity si všímá *teorie zamrzlé evoluce* (Flegr 2015; Toman 2015a).<sup>17</sup>

Zastavme se ale na chvíli. Takový závěr je v posledku docela šokující. Evoluce podle něj totiž neodvratně míří ke svému konci! I pokud by se některým liniím podařilo po určitý čas vyhýbat nástrahám nezvratného zamrzání, ba dokonce i kdyby občas rozmrzl nějaký zdánlivě už dlouhou dobu zamrzlý modul, stejně se celá linie v nejdelším časovém měřítku definitivnímu zamrznutí nevyhne. Statisticky by měly všechny pohlavní klady zpočátku vykazovat velkou disparitu, která se ale bude v průběhu času snižovat. Budou se moci měnit jen v čím dál menších a menších detailech. Nakonec tato jejich neschopnost přizpůsobit se prostředí vyústí v jejich extinkci během průběžného nebo hromadného vymírání. Povrch naší planety by tedy za nějaký čas měl připomínat situaci před zhruba dvěma miliardami let, tedy předtím, než se vyvinula eukaryota a pohlavní rozmnožování. Život jako takový by samozřejmě nevymřel, naprostou většinu pozemských organismů tvoří nepohlavní prokaryota, ale potom, co by vymřely poslední zbytky komplexních pohlavních eukaryot, by ten nejkomplexnější organismus na zemi nebyl složitější než bakteriální kolonie. Samozřejmě je možné, že by se za nějaký čas mohla znovu vyvinout nějaká obdoba eukaryotických organismů oplývající procesem připomínajícím pohlavní rozmnožování a celý proces by se rozběhl nanovo. Dějiny naší planety však ukazují, že na takovou událost by před jejím neodvratným zničením zřejmě zbývalo příliš málo času.<sup>18</sup>

Pro snižování adaptability v rámci linií můžeme nalézt poměrně pádné doklady. Například mnohobuněční živočichové oplývali největší disparitou v kambriu (období před zhruba 541–485 miliony let), při tzv. kambrické explozi, kdy se ve fosilním záznamu relativně rychle objevují zástupci prakticky všech dnešních kmenů mnohobuněčných živočichů a dokonce mnoho organismů do nich nezařaditelných, a postupně se jen snižovala. Podobné trendy můžeme nalézt také u některých linií nižší taxonomické úrovně, např. korýšů, hmyzu, kostnatých ryb či graptolitů (Gould 1989). Stejně tak byla na příkladu členovců zdokumentována výrazně, zhruba 4 až 5 ×, zvýšená rychlost molekulární a morfologické evoluce v období kambria, která se poté během několika desítek milionů let snížila zhruba na dnešní úroveň (Lee *et al.* 2013). Postupnému zamrzání znaků zase nasvědčuje např. pozorování, že trilobiti měli v počátcích své existence vysokou vnitrodruhovou variabilitu tělní stavby, která se ale progresivně snižovala, takže jejich pozdní druhy jsou prakticky monomorfní (Webster 2007).

Přesto přese všechno je ale život na Zemi velice rozrůzněný – jak bylo řečeno už v úvodu, v současnosti oplývá obrovskou diverzitou a disparitou. Že by evoluce našla nějaký trik, jak uniknout z pasti snižující se adaptability? Zdá se, že ano. Dost možná je jím přechod na novou úroveň zhruba ve stylu E. Szathmáryho a J. Maynarda Smithe (Szathmáry & Maynard Smith 1995). Postup na novou úroveň se může odehrát v podstatě dvěma různými způsoby. Buď se mohou spojit dvě či několik málo *různých* entit jedné úrovně (*egalitarian*

<sup>17</sup> Teorie zamrzlé evoluce je tak vlastně obecnějším konceptem a zahrnuje v sobě i teorii zamrzlé plasticity. Proto se v některých českých i anglických publikacích mluví souhrnně o teorii zamrzlé evoluce.

<sup>18</sup> Pravděpodobně ne o moc později než za 1 miliardu let již bude z důvodu sílícího přísunu slunečního záření povrch Země neobyvatelný pro neprokaryotické organismy. Je dokonce možné, že již nyní se nacházíme v sestupné fázi přívětivosti naší planety pro život (Ward & Brownlee 2004).

*transition*), nebo dvě či častěji mnoho *stejných* entit jedné úrovně (*fraternian transition*). První typ má charakter symbiózy či symbiogeneze a můžeme do něj zařadit např. vznik eukaryotické buňky (protože předkem mitochondrie je bakterie), rostlinné buňky (předkem plastidu je sinice, fotosyntetická bakterie) a celé řady symbiotických organel různých prvků, stejně jako všechny těsnější i volnější symbiotické interakce, jako např. ty mezi rostlinami a mykorrhizními houbami, řasami a houbami v lišejnících, bakteriemi a hmyzem živícím se krví či rostlinnými šťávami, mravenčími farmáři a jejich houbami nebo třeba skotem a symbiotickými bakteriemi a prvky. Druhý typ má charakter mnohobuněčnosti či koloniality a můžeme do něj zařadit všechny případy vzniku mnohobuněčnosti, kterých můžeme v evoluci eukaryot vystopovat okolo deseti hlavních typů s desítkami konkrétních případů (Bonner 1998), stejně jako všechny případy koloniality mnohobuněčných živočichů, od žahavců, sumek či polostrunatců až po eusociální hmyz na vyšší úrovni.

Oba způsoby mají specifické výhody a problémy. První přináší výhodu vyplývající ze spojení dvou různých entit, z nichž každá může přispět konsorciu jinými vlastnostmi. Zejména v počátcích tohoto spojení ovšem vyvstává riziko „zdivočení“ jednoho z partnerů, který se vydá za vlastní sobeckou výhodou a způsobí kolaps asociace. U druhého způsobu postupu na vyšší úroveň není toto riziko tak veliké – jednotlivé části konsorcia jsou si blíže příbuzné –, ale zase zpočátku nepřináší tak jasné výhody. Počáteční výhody v takovém případě mohou plynout pouze z větší velikosti, případně, jak uvidíme dále, zvýšení adaptability takového metaorganismu.

Ať už vzniká modularita jakkoli, s do značné míry zamrzlými moduly nižší úrovně, které byly původně samostatnými entitami, nakládá organismus jako s velmi omezeně proměnlivými celky. Můžeme je připodobnit ke kostkám lega. V rámci vývoje a evoluce organismu se mohou duplikovat, ztrácet, specializovat či nasazovat na topograficky a časově odlišných místech, ale ne do hloubky měnit. Samotné moduly tak zůstávají do značné míry zamrzlé, ale *adaptabilita je obnovena na vyšší úrovni*. Organismus má modulární charakter.

Jistá forma postupu na novou úroveň se zřejmě může udát ještě třetím způsobem, který paradoxně vychází z výše popsaného nevratného zamrzání znaků. Můžeme se oprávněně domnívat, že jejich zamrzání neprobíhá zcela náhodně, ale že se spíše postupným nabalováním utvářejí genetickými vazbami integrované „zamrzlé“ moduly funkčně provázaných genů. Takové moduly mohou kódovat např. vývoj celých tělních článků, přívěsků nebo orgánů. Jsou do jisté míry izolované od jiných takových modulů a velmi odolné k jakékoli vnitřní změně. Podobně jako u modulů, které byly původně samostatnými entitami, s nimi však může organismus jako s celky nakládat relativně volně a v evoluci tak může docházet k jejich duplikaci, použití na jiném místě či v jiném čase, ztrátám či případně specializaci. Výhodou tohoto způsobu postupu na novou úroveň je dočasné zvýšení adaptability.

Teorie zamrzlé evoluce se prostřednictvím postulované modularity propojuje s výše uvedeným vysvětlením paradoxu (ne)adaptability pohlavních druhů z oboru vývojové a evoluční biologie akcentujícím roli modulární genetické architektury znaků. Vznik entit vyšší úrovně je zřejmě relativně vzácný, ale ne naprosto výjimečný. Za „normálních“ okolností by jejich vznik zřejmě nepředstavoval o mnoho víc, než zajímavou novou adaptaci analogickou výrazné evoluční inovaci, ovšem navíc zatíženou řadou výše zmíněných problémů. Postupné nevratné zamrzání na jedné úrovni však zřejmě vytváří postupně sílící tlak na alternativní řešení problému adaptability, a modulární organismy vyšší úrovně s obnovenou

adaptabilitou tak mohou být výrazně zvýhodněny. Zamrzání *de facto* vytváří selekční tlak na taková alternativní řešení a zásadním způsobem tak doplňuje vysvětlení z oboru *Evo-Devo*.

Teorie zamrzlé evoluce jde ale ve svých predikcích ještě dál. Proces zamrzání se totiž nezastaví na jedné úrovni. Stejně, jako se na všech úrovních uplatňuje třídění z hlediska stability, tak i nevratné zamrzání postupuje rovněž na nové úrovni. Jednotlivé moduly se specializují, ztrácejí některé funkce a získávají specifitější, případně fúzí. Po nějaké době se organismus vyšší úrovně dostane z hlediska adaptability do stejně problematické situace, ve které se nacházel předtím. A jediným řešením je opět postup na vyšší úroveň některým z popsaných způsobů. Takových úrovní můžeme vypočítat celou řadu – geny, genové komplexy, buňky, eukaryotickou buňku, jednoduché mnohobuněčné organismy, vývojové moduly a složité modulární mnohobuněčné organismy či např. eusocialitu hmyzu. Na každé úrovni můžeme vysledovat postupnou tendenci ke specializaci a splývání modulů následovanou novým přechodem. Jinými slovy, implikací teorie zamrzlé evoluce je trend pohlavních organismů k jednosměrnému zvyšování komplexity!

Tyto vývody pozoruhodně korelují se skutečnými dějinami pozemského života. Země se zformovala zhruba před 4,5 miliardami let a život na naší planetě pravděpodobně vzniknul relativně brzy po konci kataklyzmatických událostí souvisejících s jejím formováním, po ustálení a zchladnutí jejího povrchu před asi 3,8 až 3,5 miliardami let. Po následující zhruba 2,5 miliardy let ovšem setrval jen ve stádiu jednobuněčných prokaryot. Evoluce v tomto období byla ultrabradytelná, tj. velmi pomalá. Fosilie z této doby jsou téměř k nerozeznání od dnešních rodů prokaryotických organismů (Schopf 1999). Znamená to, že jsou prokaryotické organismy evolučně velmi konzervativní? Ano i ne. Z vlastní zkušenosti víme, že si bakterie během pouhých několika desítek let dokázaly vyvinout rezistenci k našim antibiotikům. Prokaryotická evoluce tak má spíše charakter relativně rychlého dosažení nejvyššího dosažitelného optima a jeho následného dlouhodobého udržování. K zásadní změně charakteru evoluce však došlo po vzniku eukaryotické buňky a pohlavního rozmnožování před zhruba 1,2 miliardami let. Rychlost evoluce, diverzita i disparita organismů se razantně zvýšily, začali se objevovat první komplexní akritarchové (fosilie komplexních mikroskopických organismů, viz např. Toman 2015b). Ještě výraznější změnu potom můžeme vysledovat od ediakary (období před 635–541 miliony let) a hlavně kambria (před 541–485 miliony let). V této době dochází k obrovskému rozvoji mnohobuněčných živočichů a ve fosilním záznamu se objevují první zástupci prakticky všech jejich dnešních kmenů (Gould 1989). Dominantní část diverzity a disparity pozemského života vznikla v tomto období a později, přičemž ale toto období zabírá jen zlomek (zhruba 10 %) dějin naší planety.

Klasická teorie nemá pro tuto patrnost žádné konkrétní vysvětlení – jedná se v podstatě o náhodu, případně následek změny fyzických či chemických parametrů prostředí. Oproti tomu teorie zamrzlé evoluce navrhuje selekční tlak působící po vzniku pohlavního rozmnožování na průběžný nárůst komplexity organismů. Jednoduché i složitější symbiózy, mikrobiální povlaky, společenstva a prosté způsoby mnohobuněčnosti se ustanovovaly jistě i před vznikem pohlavního rozmnožování.<sup>19</sup> Většina takových případů ale zřejmě neoplývala

<sup>19</sup> Známe je i od recentních prokaryot, které v přírodě téměř vždy vytváří složitá a nezdírká kooperující společenstva. Stejně tak se u nich vyskytují jednoduché případy mnohobuněčnosti – např. sinic, magnetotaktických bakterií nebo myxobakterií (viz např. Bonner 1988).



výraznou výhodou oproti jednobuněčným organismům a naopak mohla trpět řadou nevýhod plynoucích z různých způsobů postupu na novou úroveň. Nevratné zamrzání znaků pohlavních organismů však přineslo selekční tlak na postup na novou úroveň a organismy vyšší úrovně oplývaly značnou evoluční výhodou vyplývající z obnovení adaptability. To jim mohlo pomoci překonat i zmíněné počáteční nevýhody.

V evoluci se navíc opakovaně projevilo, že takový postup na vyšší úroveň může mít zcela nepředvídatelný vliv na celou biosféru. Organismus vyšší úrovně může objevit zcela nový fenotypový prostor a prostřednictvím sítě vazeb s nižšími úrovněmi přispět k výraznému zvýšení komplexity ekosystémů. Bez pohlavního rozmnožování by tak nejspíše vypadala pozemská biosféra zcela odlišně a připomínala by stav panující po většinu existence naší planety, tj. „jednorozměrná“ společenstva jednobuněčných prokaryotických organismů.

Jen tak mimochodem, důležitost těchto poznatků zdaleka nekončí na Zemi. Důležité jsou mj. i jejich astrobiologické implikace. Na Zemi zřejmě trvalo jen pár stovek milionů let, než vznikl život, ale více než 2,5 miliardy let než vzniklo pohlavní rozmnožování. Rozhodně se tedy zdá, že vznik pohlavního rozmnožování nebo analogického procesu není zákonitý. Pokud ale skutečně souvisí trend ke zvyšování komplexity s přítomností pohlavního rozmnožování nebo nějakého analogického procesu, potom bychom měli očekávat na jiných planetách spíše pouze jednoduché organismy, období pozemských prokaryot. Ty sice budou dokonale přizpůsobené svému prostředí, ale nebudou příliš komplexní. Jedná se vlastně o „tisící první“ vysvětlení tzv. paradoxu ticha – faktu, že ačkoli se v naší galaxii relativně často vyskytují planety příznivé pro vznik života, dosud jsme neobjevili jedinou známku existence mimozemské civilizace inteligentního druhu srovnatelného s člověkem. Na druhou stranu, pokud by vznik sexu nebo analogického procesu zákonitý byl – např. pokud by souvisel se zvětšením těla nad určitou velikost a s tím spojenou změnou čtení heterogenity prostředí –, potom by naše vyhlídky na objevení „zajímavějších“ organismů mohly být různovější.

I pokud by ale predikce teorie zamrzlé evoluce odpovídaly realitě, stále před námi stojí řada otázek. Například, jaký typ přechodu na novou úroveň je dlouhodobě nejperspektivnější? Na první pohled se zdá, že *egalitarian transitions*, tj. symbiózy a symbiogeneze, mohou sice přinést zásadní výhodu složenému organismu, ale jeho adaptabilita se příliš nezvýší. Z tohoto pohledu jsou zřejmě nejvýhodnější *fraternal transitions*, tj. vznik mnohobuněčnosti či koloniality. Třetí možnost – modularizace vztahů mezi genotypem a fenotypem, tj. vznik genetické modularity – se zdá nejméně perspektivní, protože dlouhodobě vede spíše k urychlení nevratného zamrzání znaků a jejich komplexů na úrovni genotypu. Pokud by ovšem došlo ke zmnožení celé sítě, případně nějakého opravdu rozsáhlého modulu, mohlo by jít o jakousi dobu *fraternal transition*. Povšimněme si také toho, že tyto implikace teorie zamrzlé evoluce jsou velmi obecné a nemusí se vztahovat jen na život pozemského typu, ale na všechny entity podléhající biologické evoluci. Poznatky jsou tak relevantní mj. jiné i pro výzkumníky zabývající se modelováním umělého života a evoluce pomocí počítačů, kde je vznik komplexity zásadním problémem. Takové systémy spějí spíše k jednoduchosti (Toman 2014). Zcela zásadní bude také testování predikcí teorie zamrzlé evoluce pomocí simulací, výzkumu paleontologického i neontologického materiálu a hledání dokladů pro či proti v recentních studiích zabývajících se modelováním evoluce a makroevolucí.

Pomalou jsme se přiblížili k závěru. Můžeme nějak zobecnit poznatky plynoucí z výzkumu teorií zamrzlé evoluce a plasticity? Rozhodně dnes nevystačíme s názorem, že

všechny evoluční fenomény lze adekvátně popsat výhradně pomocí mikroevolučních neodarwinistických zákonitostí. Na různých časových a taxonomických škálách se nepochybně uplatňují různé mechanismy. Evoluci nepohlavních organismů výstižně popisuje klasická neodarwinistická teorie. U pohlavně se rozmnožujících organismů je situace složitější. Jejich blízkce příbuzné druhy mohou vznikat nejrůznějšími způsoby speciace a rozdíly mezi nimi mohou vyvstávat klasickým neodarwinistickým způsobem, případně duplikací a specializací genů nebo změnou genů velkého účinku s málo pleiotropními a epistatickými vazbami. Výrazně odlišné druhy, které mohou dát základ speciální explozi nebo novému fenotypově výrazně odlišnému rodu, zřejmě vznikají jen za specifické situace např. peripatrické speciace, kterou popisuje teorie zamrzlé plasticity. Vlivem postupného nevratného zamrzání znaků však může získávat jejich evoluce čím dál výraznější charakter „hry s vnitřně zamrzlými moduly“ a přechází na dynamiku, kterou popisuje teorie zamrzlé evoluce. Na nejvyšší úrovni se potom možná uplatňují evoluční mechanismy vycházející z vnitřní integrace těl mnohobuněčných živočichů, které popisuje *Evo-Devo*. Změna genetické informace může v takovém případě být až sekundární a mohou jimi vznikat výrazné fenotypové inovace.<sup>20</sup> Není bez zajímavosti, že teorie zamrzlé plasticity a evoluce mohou posloužit jako spojující mezičlánek mezi klasickou moderní syntézou a postulovanými evolučními mechanismy *Evo-Devo*.

I tak jde ale jen o zlomek procesů, které mají vliv na fungování a průběh biologické evoluce. Další takové faktory popisuje řada přístupů, kterým byla v posledních letech věnována čím dál výraznější pozornost. Mezi ně můžeme zařadit kromě již zmíněných oborů *Evo-Devo*, *evolučních přechodů na nové úrovně* a *hierarchické selekce* či *evoluce evolvability* i pole jako *Eko-Evo-Devo* navíc zdůrazňující vlivy ekologického okolí, *biosemiotiku* zdůrazňující svébytnost organismální úrovně a výklad genomu organismem, *makroevoluci* a jí analogický přístup *makroekologický*, problematiku *evoluce genomů* zdůrazňující odlišnosti ve fungování genomů různých skupin, *evoluci genů*, *epigenetiku*, která si všímá dědičnosti nekódované přímo v sekvenci DNA, „nápravné“ *mechanismy*, na které jsme narazili při popisu Waddingtonovy genetické asimilace, *konstrukci nik* popisující složité zpětnovazebné vztahy mezi organismy a jejich prostředím a řadu dalších. V posledních letech se pro pokusy syntetizovat tyto přístupy vžilo označení *Extended Synthesis* – rozšířená syntéza (Laland *et al.* 2014; Pigliucci & Müller 2010; Whitfield 2008). Zatím se však můžeme jen dohadovat, jestli bude výsledkem zásadní rozšíření moderní syntézy a pluralita možných evolučních mechanismů, nebo neodarwinismus akcentující roli přirozeného výběru zase jednou vyjde ze souboje evolučních konceptů vítězně. Pokud by však evoluce vědeckých teorií odpovídala biologické evoluci podle teorie zamrzlé evoluce, tak se můžeme těšit na evoluční teorii nové úrovně, která v sobě bude zahrnovat jednotlivé „moduly“ dílčích dříve navržených evolučních mechanismů.

Zájemcům o nejžhavější novinky z oblasti evoluční biologie může autor doporučit knihu *Evoluční tání aneb O původu rodů* od J. Flegra (2015) či svou vlastní publikaci *Pohlavní rozmnožování optikou evoluce: Vznik, vývoj a paradoxy největší evoluční záhady* věnující se

<sup>20</sup> Pokud může probíhat evoluce i tímto způsobem, potom jde o evoluční dynamiku zcela nové úrovně. Můžeme jen spekulovat, jestli třeba také evoluce mozku a jeho kognitivních schopností nebo lidská kulturní evoluce nejsou podobnými novými úrovněmi evoluční dynamiky, kořenicemi v těch nižších.

evoluci pohlavního rozmnožování (Toman 2015b). Novinky týkající se teorií zamrzlé plasticity a evoluce uveřejňujeme na stránkách [www.frozevolution.com](http://www.frozevolution.com), případně na facebookové stránce *Frozen Evolution*. A pokud snad čtenář upřednostňuje vědeckou praxi před teorií, nezbývá než mu doporučit, aby se stal Pokusným králíkem ([www.pokusnikralici.cz](http://www.pokusnikralici.cz); facebook: *Pokusní králíci*) a prostřednictvím dotazníkových studií se připojil k výzkumu v oboru evoluční psychologie.



#### LITERATURA

- Benkman, C. (1996): Are the ratios of bill crossing morphs in crossbills the result of frequency-dependent selection? *Evolutionary Ecology* 10(1), s. 119–126.
- Bonner, J. (1998): The origins of multicellularity. *Integrative Biology Issues News and Reviews* 1(1), s. 27–36.
- Darwin, Ch. (2007): *O vzniku druhů přírodním výběrem*. Academia, Praha.
- Dawkins, R. (2003): *Sobecký gen*. Mladá fronta, Praha.
- Eldredge, N. & Gould, S. (1972): Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In: Schopf, T. J. M. (ed.): *Models in Paleobiology*, s. 82–115. Freeman, Cooper and Co., San Francisco.
- Flegr, J. (1998): On the “origin” of natural selection by means of speciation. *Rivista Di Biologia-Biology Forum* 91, s. 291–304.
- Flegr, J. (2005): *Evoluční biologie*. Academia, Praha.
- Flegr, J. (2006): *Zamrzlá evoluce aneb je to jinak, pane Darwin*. Academia, Praha.
- Flegr, J. (2008): *Frozen evolution: Or, that's not the way it is, mr. Darwin – Farewell to selfish gene*. Charles University in Prague, Faculty of Science, Prague.
- Flegr, J. (2010): Elastic, not plastic species: frozen plasticity theory and the origin of adaptive evolution in sexually reproducing organisms. *Biology Direct* 5.

- Flegr, J. (2013): Microevolutionary, macroevolutionary, ecological and taxonomical implications of punctuational theories of adaptive evolution. *Biology Direct* 8.
- Flegr, J. (2015): *Evoluční tání aneb O původu rodů*. Academia, Praha.
- Fry, B. (2005): From genome to “venome”: Molecular origin and evolution of the snake venom proteome inferred from phylogenetic analysis of toxin sequences and related body proteins. *Genome Research* 15(3), s. 403–420.
- Gould, S. (1989): *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W. W. Norton & Company, New York, London.
- Hladký, V., Kočandrlé, R. & Kratochvíl, Z. (2012): *Evoluce před Darwinem*. Pavel Mervart, Červený Kostelec.
- Choleva, L. & Janko, K. (2013): Rise and persistence of animal polyploidy: evolutionary constraints and potential. *Cytogenetic and Genome Research* 140, s. 151–170.
- Kratochvíl, L. (2009): Evoluční novinky: Jak pracuje evoluce. *Vesmír* 89, s. 552–555.
- Krueger, D. & Dodson, S. (1981): Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography* 26(2), s. 219–223.
- Laland, K., Uller, T., Feldman, M., Sterelny, K., Müller, G., Moczek, A., Jablonka, E., Odling-Smee, J., Wray, G., Hoekstra, H., Futuyma, D., Lenski, R., Mackay, T., Schluter, D. & Strassmann, J. (2014): Does evolutionary theory need a rethink? *Nature* 514(7521), s. 161–164.
- Lee, M., Soubrier, J. & Edgecombe, G. (2013): Rates of Phenotypic and Genomic Evolution during the Cambrian Explosion. *Current Biology* 23(19), s. 1889–1895.
- Maynard Smith, J. & Price, G. (1973): The logic of animal conflict. *Nature* 263, s. 15–18.
- Maynard Smith, J. (1974): The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of theoretical biology* 47(1), s. 209–221.
- Mayr, E. (2009): *Co je evoluce: Aktuální pohled na evoluční biologii*. Academia, Praha.
- Meyer, A. & Van de Peer, Y. (2005): From 2R to 3R: evidence for a fish-specific genome duplication (FSGD). *Bioessays* 27(9), s. 937–945.
- Mihulka, S., Storch, D. & Zrzavý, J. (2004): *Jak se dělá evoluce*. Paseka, Praha.
- Müller, G. (2007): Evo-devo: extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews Genetics* 8(12), s. 943–949.
- Pigliucci, M. & Müller, G. (2010): *Evolution: The extended synthesis*. MIT Press, USA.
- Rádl, E. (2006a): *Dějiny biologických teorií novověku I*. Academia, Praha.
- Rádl, E. (2006b): *Dějiny biologických teorií novověku II*. Academia, Praha.
- Rutherford, S. & Lindquist, S. (1998): Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature* 396(6709), s. 336–342.
- Ruwende, C., Khoo, S., Snow, A., Yates, S., Kwiatkowski, D., Gupta, S., Warn, P., Allsopp, C., Gilbert, S., Peschu, N., Newbold, C., Greenwood, B., Marsh, K. & Hill, A. (1995): Natural selection of hemizygotes and heterozygotes for G6PD deficiency in Africa by resistance to severe malaria. *Nature* 376(6537), s. 246–249.
- Sheldon, P. R. (1996): Plus ça change – a model for stasis and evolution in different environments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 127(1), s. 209–227.

- Schopf, J. (1999): *Cradle of Life: the discovery of Earth's earliest fossils*. Princeton University Press, New Jersey.
- Soltis, D., Soltis, P. & Tate, J. (2004): Advances in the study of polyploidy since Plant speciation. *New Phytologist* 161(1), s. 173–191.
- Szathmáry, E. & Maynard Smith, J. (1995): The major evolutionary transitions. *Nature* 374(6519), s. 227–232.
- Toman, J. (2010): Když je adaptabilita neadaptivní aneb Co nám mohou povědět dnešní modely evoluce o vzniku sexuality. *Vesmír* 89, s. 414–415.
- Toman, J. (2014): Virtuální evoluce: Stručný přehled úspěchů i nezdarů na poli simulování evoluce. *Vesmír* 93, s. 292–297.
- Toman, J. (2015a): Evoluce jako starobinec aneb Stárnou evoluční linie, nebo nestárnou? *Vesmír* 94, s. 149–151.
- Toman, J. (2015b): *Pohlavní rozmnožování optikou evoluce: Vznik, vývoj a paradoxy největší evoluční záhady*. Academia, Praha.
- Waddington, C. (1953): Genetic assimilation of an acquired character. *Evolution* 7, s. 118–126.
- Ward, P. & Brownlee, D. (2004): *Život a smrt planety Země*. Dokořán & Argo, Praha.
- Webster, M. (2007): A Cambrian peak in morphological variation within trilobite species. *Science* 317(5837), s. 499–502.
- Whitfield, J. (2008): Biological theory: Postmodern evolution? *Nature* 455(7211), s. 281–284.

