

**VYBRANÉ ASPEKTY
EVOLUČNEJ
VÝVINOVEJ BIOLÓGIE**



VLADIMÍR KOVÁČ

AQ-BIOS



Vladimír Kováč
Vybrané aspekty evolučnej vývinovej biológie

AQ-BIOS, spol. s r. o.

OBSAH

| | |
|--|----|
| 1. Úvod | 9 |
| 2. Ontogenéza | 11 |
| 2.1 Teória saltatorickej ontogenézy | 12 |
| 2.2 Teória o synchronii a heterochrónii v ontogenéze | 16 |
| 3. Od Haeckelovho biogenetického pravidla po evo-devo | 23 |
| 4. Evo-devo: evolučná vývinová biológia | 29 |
| 4.1 Historické korene evo-devo | 30 |
| 4.2 Zrod, „ontogenéza“ a perspektivy evo-devo | 35 |
| 5. Epigenéza a epigeneticizmus | 39 |
| 5.1 Génocentrizmus vs. epigeneticizmus | 39 |
| 5.2 Alternatívne ontogenézy a fenotypová plasticita | 42 |
| 5.3 Príklady alternatívnych ontogenéz a fenotypovej plasticity | 44 |
| 6. Ontogenéza a evolúcia | 47 |
| 6.1. Fenotypová plasticita, (non)gradualizmus a evolúcia | 47 |
| 6.2. Ontogenéza, heterochrónia a evolúcia | 48 |
| 6.3 Dedičnosť epigenetických vlastností | 53 |
| 6.4 Gény, prostredie a fenotypová plasticita | 55 |
| 7. Záver | 59 |
| 8. Poznámky | 63 |
| 9. Odporúčaná literatúra na ďalšie vzdelávanie | 67 |
| 10. Slovníček odborných pojmov | 69 |
| 11. Literatúra | 73 |
| 12. Register | 79 |

© Vladimír Kováč, 2009

© AQ-BIOS, spol. s r. o., 2009

Muránska 28, SK-841 10 Bratislava

vladimir.kovac@aqbios.com

Cover © Vladimír Kováč, 2009

Odborná recenzia: Prof. RNDr. Karol Hensel, CSc.

Doc. RNDr. Ján Kodada, CSc.

Na obálke je použitý obrázok embrya *Zingel streber*. Foto V. Kováč.

1. vydanie, 2009

www.aqbios.com

ISBN 978-80-970224-5-7

1

ÚVOD

Evolučná vývinová biológia, skrátene evo-devo, je mladá vedecká disciplína, jej korene však siahajú viac ako jeden a pol storočia do minulosti. Predstavuje kombináciu tradičných a moderných biologických vied, pričom medzi jej najsilnejšie stránky patrí to, že integruje klasické odvetvia evolučnej biológie a biológie vôbec, napríklad embryológiu, systematiku, paleontológiu a porovnávaciu anatómiu, s molekulárnou vývinovou biológiou, genetikou a genomikou. Spája tak výskum na úrovni organizmov s výskumom na bunkovej a molekulovej úrovni, no zahŕňa aj prepojenia opačným smerom – k vyšším hierarchickým úrovniam – kde si pomáha ekológiou či systémovou biológiou.

Vďaka najmodernejším metódam a technológiám je pre evolučnú vývinovú biológiu charakteristický mimoriadne dynamický vývoj s mohutným prúdom nových poznatkov, často prevratných, prinášajúcich aj také prekvapenia, ktoré nútia biológov prehodnocovať nielen niektoré aspekty, ale dokonca aj základné piliere doterajšieho väčšinového vnímania evolučných procesov. Zachytiť evo-devo v celej jej šírke a hĺbke by si vyžadovalo publikáciu s rozsahom mnohonásobne prevyšujúcim túto útlu knižku. Jej ambíciou preto nie je stavať sa do role základnej učebnice evolučnej vývinovej biológie, ale – ako to naznačuje už jej názov – sústrediť sa iba na niektoré jej aspekty.

Aspekty evolučnej vývinovej biológie, ktorým sa táto publikácia venuje, autor vybral zámerne, pričom si je vedomý, že na mnohých budú pôsobiť provokujúco. Presne to je aj jedným z účelov knižky – vyprovokovať diskusiu o evolučnej biológii, diskusiu otvorenejšiu, než na akú sme v našich končinách boli doteraz zvyknutí. Hlavným cieľom publikácie *Vybrané aspekty evolučnej vývinovej biológie* je však inšpirovať študentov biológie, aby sa nebáli nových smerov a aby boli vo svojom terajšom i budúcom bádani otvorení novým myšlienkam, ktoré sa im doteraz možno javili ako dávno prekonané slepé uličky vedy, alebo o nich ani netušili.

Evolučná vývinová biológia je totiž mimoriadne príťažlivá nielen preto, že odhaľuje tajomstvá vývoja živej hmoty, a pomáha nám tak lepšie sa orientovať aj v otázkach nášho vlastného bytia, ale aj preto, lebo jej implikácie siahajú až do oblasti najmodernejších liečebných postupov proti mnohým zákerným chorobám vrátane rakoviny. Tieto liečebné postupy sú pritom prevratné, pretože sú založené na ovládaní epigenetických mechanizmov, vďaka čomu môžu byť nastavené s doteraz nevidanou presnosťou a nemajú nijaké vedľajšie účinky. Od aplikácie poznatkov získaných výskumom kontroly expresie génov a výskumom

interakcií medzi genotypom a fenotypom do každodennej medicínskej praxe sme síce ešte ďaleko, ale práve preto evo-devo dnes ponúka výnimočné príležitosti uplatniť sa pri bádani v dosiaľ nepreskúmaných oblastiach.

Knižka *Vybrané aspekty evolučnej vývinovej biológie* je určená pre študentov biológie na bakalárskom alebo magisterskom stupni vysokoškolského vzdelávania, ako aj pre študentov učiteľských kombinácií s biológiou (na magisterskom stupni). Študenti sa prostredníctvom nej môžu oboznámiť so základmi ontogenézy, s teóriami, ktoré nám pomáhajú interpretovať ontogenetické procesy na úrovni organizmu, s kontroverzným Haeckelovým biogenetickým pravidlom, ktoré sa stalo základom evolučnej vývinovej biológie, s históriou a perspektivami evo-devo, s problémami génocentrického výkladu evolučných procesov, s epigeneticizmom, heterochróniou, a vôbec zo základnými princípmi, ktorými sú ovládané interakcie medzi genotypom a fenotypom.

Samozrejme treba mať na zreteli, že skutočným evolučným vývinovým biológom sa môže stať iba ten, kto si osvojí poznatky so širokého spektra biologických disciplín od molekulárnej biológie a genetiky, cez vývinovú biológiu, morfológiu a fyziológiu až po evolučnú biológiu a ekológiu. A najmä ten, kto si pri hľadaní odpovedí na otázky evo-devo osvojí holistický prístup riešenia problémov a nenechá sa zväbiť lákavými redukcionistickými postupmi, ktoré sú veľmi účinné pri riešení rozmanitých problémov biológie, nie však pri vysvetľovaní evolúcie. Preto je súčasťou knižky *Vybrané aspekty evolučnej vývinovej biológie* aj zoznam odporúčanej literatúry na ďalšie vzdelávanie v oblasti evolučnej a vývinovej biológie, slovníček odborných výrazov, zoznam použitej literatúry a register.

PodĎakovanie. Táto publikácia vznikla na základe mojej dlhoročnej práce v oblasti ontogenézy rýb, v ktorej ma najväčšmi inšpirovali myšlienky Eugena K. Balona, emeritného profesora z University of Guelph v Kanade. Rukopis po odbornej stránke posudzovali moji kolegovia z Prírodovedeckej fakulty Univerzity Komenského v Bratislave – profesor Karol Hensel, ktorý je súčasne aj mojim celoživotným učiteľom, a docent Ján Kodada. Obaja mi poskytli aj veľmi cenné pripomienky k predchádzajúcim verziám rukopisu a vďaka nim je text celkom isto lepší a presnejší, chcem však pritom zdôrazniť, že za všetky prípadné nedostatky a chyby zodpovedám v plnej miere ja. Niektoré časti textov pochádzajú z knihy *Pánom života je čas* (Kováč 2007). Ďakujem vydavateľstvu Albert Marenčin Vydavateľstvo PT za súhlas s ich použitím aj v tejto publikácii. Užitočnými technickými pripomienkami k rukopisu prispeli aj Eva Záhorská, Mária Plachá a Andrea Novomeská. Rozhodujúcu časť vlastných výskumov, ktoré prispeli k napísaniu tejto knihy, som uskutočňoval v rámci vedeckých projektov s finančnou podporou Vedeckej agentúry Ministerstva školstva Slovenskej republiky a Slovenskej Akadémie Vied VEGA, vrátane súčasného projektu, ktorý bol schválený pod číslom 1/0226/08.

- - - - -

2 ONTOGENÉZA

Aristoteles začal skúmať individuálny vývin organizmov pred viac ako dvoma tisícročiami, a tak by sme sa mohli domnievať, že vývinové mechanizmy sú nám dobre známe. V skutočnosti však nie sú (Hall 1999). V každom prípade je jasné, že ontogenéza je proces, ktorý sa začína štádiom jednej bunky a vedie k vytvoreniu komplexného jedinca, ktorý sa skladá z miliárd buniek usporiadaných do funkčného systému. Spôsoby, akými sa to deje, sú však aj pre modernú biológiu zatiaľ veľmi tvrdým orieškom.

Prvý problém nastáva už pri pokuse definovať, kedy sa ontogenéza mnohobunkových organizmov začína. Väčšina by asi siahla po osvedčenej odpovedi: predsa oplodnením. Znie to síce logicky, ale to ešte neznamená, že je to za každých okolností správna odpoveď. Oplodnenie (v širšom zmysle slova) samé osebe totiž nie je jednorazový okamžitý akt, ale proces, ktorý môže napríklad u lososovitých rýb trvať aj vyše 20 hodín (Balon 1990). Otázku, kedy presne ontogenéza začína, komplikuje aj iná vec. Ak sa už spustili procesy vedúce k ryhovaniu vajíčka (deleniu buniek), je jasné, že ontogenéza sa už začala. Problém je, že takéto procesy sa môžu u mnohých živočíchov, napríklad u rýb, naštartovať hneď po kontakte s vodou, čiže ešte pred oplodnením. Inými slovami, procesy, ktorými sa začína normálny vývin jedinca, sa môžu uskutočňovať aj v neoplozených vajíčkach. Vývin niektorých druhov, ktorý sa spustil takto, bez oplodnenia, sa dokonca zastaví až v určitej etape, keď embryo už má napríklad hlavu, základy miechy, mozgu, očí a ďalších orgánov. To nevyhnutne vedie k záveru, že za začiatok ontogenézy rýb by sa nemalo považovať oplodnenie, ale aktivácia vajíčka. Inými slovami, v prípade rýb sa ontogenéza vlastne začína ešte pred aktom oplodnenia, čiže pred splynutím prvoadier a teda aj pred vytvorením zygoty.

Pochopiteľne, toto sa vzťahuje na ryby či iné vodné organizmy s vonkajším oplodnením, no u organizmov s vnútorným oplodnením je situácia odlišná. A keďže formy života na našej planéte sú rozmanité nielen svojim vzhľadom, ale aj mnohými inými vlastnosťami, nemožno sa uspokojiť ani s predstavou, že ontogenéza živočíchov s vnútorným oplodnením sa začína splynutím samčieho a samičieho jadra čiže fertilizáciou *sensu stricto*.

Jestvujú totiž aj živočichy, u ktorých k oplodneniu vôbec nemusí dôjsť. Dokážu sa rozmnožovať partenogeneticky alebo gynogeneticky. Oba tieto spôsoby rozmnožovania sú nepohlavné. Pri partenogenéze samica vytvára vajíčka, z kto-

rých sa vyvíja nový jedinec bez oplodnenia. Partenogeneticky sa dokážu rozmnožovať napríklad vošky, perloočky či niektoré rastliny, ale aj žraloky, ryby, obojživelníky a plazy. Gynogenéza je druh partenogenézy, ktorý sa vyznačuje istou osobitosťou: aby sa vo vajíčku naštartoval proces ontogenézy, musí byť stimulované spermiami. Spermia však na rozdiel od riadneho oplodnenia neprispieva svojim genetickým materiálom, zohráva iba úlohu spúšťacieho mechanizmu (podnetu).

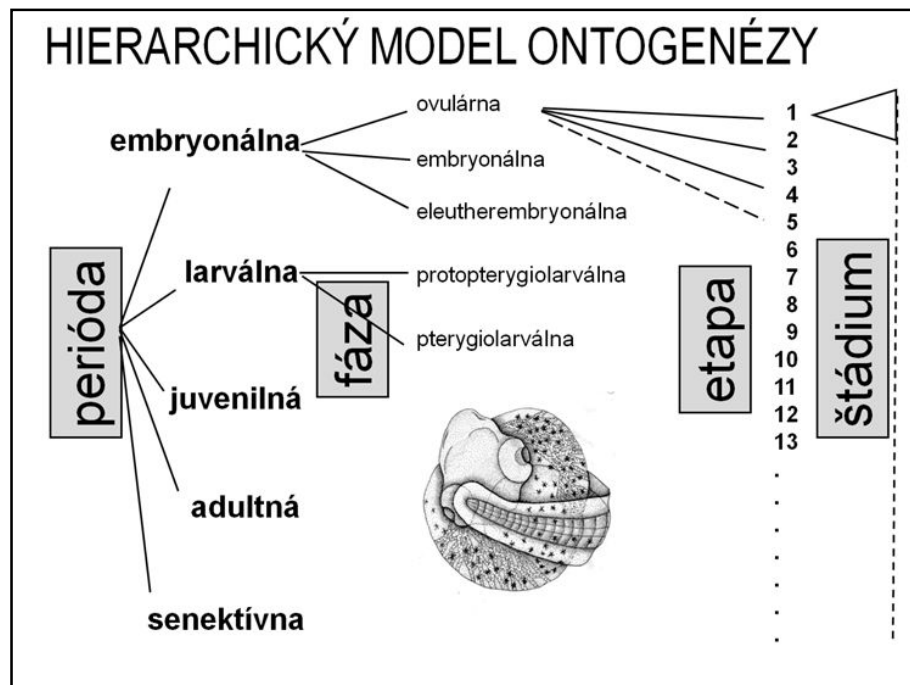
Zdokumentovanie raného vývinu mnohobunkového organizmu – napríklad ryby – je predovšetkým vecou základných znalostí zo všeobecnej biológie a morfológie, zručnosti, skúseností, technickej zdatnosti a úrovne technického vybavenia. To nám síce prinesie množstvo základných údajov, no moderná biológia sa s takýmto rýdzo deskriptívnym poznaním neuspokojí. Oveľa ťažšou úlohou je získané výsledky a pozorovania analyzovať a následne interpretovať. V súčasnej biológii existujú dva základné pohľady na ontogenetické procesy na úrovni organizmov – gradualistický (ktorý prevláda a predstavuje tak hlavný prúd) a saltatorický, ktorý je síce menšinový, je však založený na teoretických východiskách opierajúcich sa o moderné poznatky matematiky, fyziky a chémie¹.

Gradualistický pohľad považuje ontogenézu za postupný proces, počas ktorého sa plynule hromadia drobné nenápadné zmeny tvaru i štruktúr. Tieto zmeny sa potom prejavujú vo vývine a raste jedinca, pričom sú spojené aj so zmenami ekologickej pozície a úlohy daného jedinca. Saltatorický pohľad naproti tomu vníma ontogenézu ako sled dlhších stabilizovaných stavov (etáp), ktoré sa striedajú s kratšími a menej stabilnými stavmi (prahmi). Podľa teórie saltatorickej ontogenézy prebieha počas stabilizovaných stavov diferenciacia buniek a tkanív, ako aj rast štruktúr (orgánov), a to rozličnou mierou, pričom ich vývin predstavuje prípravu na nasledujúci, špecializovanejší stabilizovaný stav (Balon 1990)².

2.1 Teória saltatorickej ontogenézy

V rámci teórie saltatorickej ontogenézy je teda individuálny vývin mnohobunkového organizmu vnímaný ako „sekvencia dlhších stabilizovaných stavov (etáp) a rýchlych zmien v ‘integratívnych akciách’ (prahov)“, pričom rozhodujúcimi udalosťami v živote jedinca sú zmeny vo vzťahoch štruktúra-štruktúra, orgán-orgán či organizmus-prostredie. Okrem toho poskytuje teória saltatorickej ontogenézy aj model ontogenézy živočíchov, ktorý sa opiera o štyri hierarchicky usporiadané kategórie: periódu, fázu, etapu a štádium (obr. 1).

Najvyššie postavenie má perióda, ktorá predstavuje najdlhší interval vývinu a je oddelená najvýznamnejšími prahovými udalosťami. Tento model rozlišuje päť periód: embryonálnu, larválnu, juvenilnú, dospelú a senektívnu. Kratším inter-



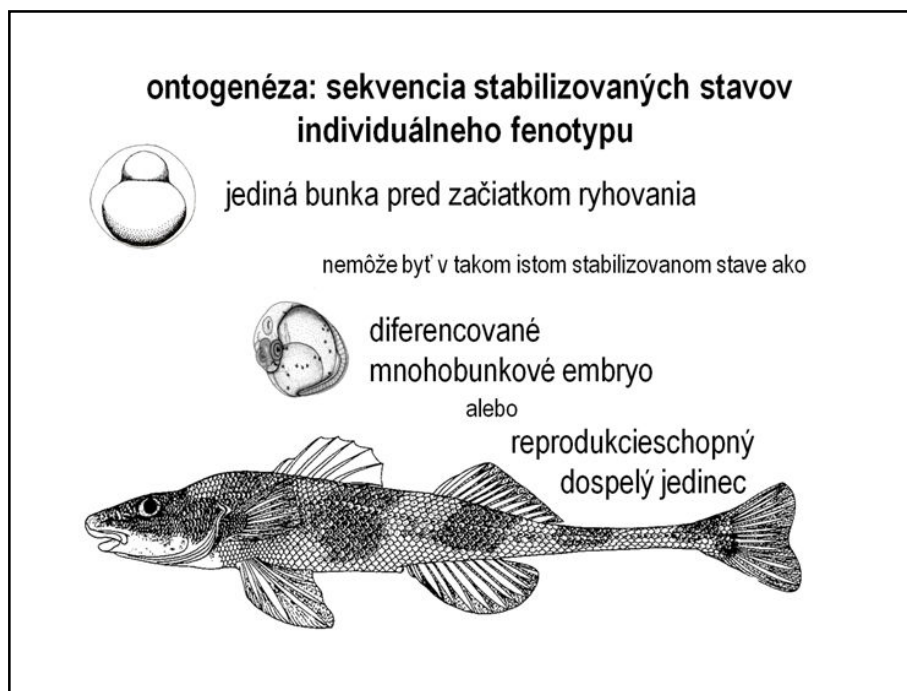
Obr. 1. Hierarchický model ontogenézy živočíchov podľa Balona (1979) poníma ontogenézu ako modulárny proces. Moduly sú pritom rozvrstvené do štyroch hierarchických úrovní: to, čo vnímame a zachytávame na kresbách alebo fotografiách a často detailne opisujeme, je štádium – základný a časovo bezrozmerný modul ontogenézy. Štádium je vlastne náhodne vybraný okamih ontogenézy. Zo systémového hľadiska je základným modulom ontogenézy etapa, ktorá predstavuje stabilizovaný stav vyvíjajúceho sa individua a je ohraničená prahmi, ktoré predstavujú prechod medzi etapami. Z etáp sa skladajú fázy a z fáz periódy. Periódy sú hierarchicky najvyššie postaveným modulom ontogenézy.

valom, oddeleným menej významnými prahovými udalosťami, je fáza. U rýb sa v embryonálnej perióde rozlišujú tri fázy – ovulárna, embryonálna a eleutherembryonálna (fáza voľného embrya), zatiaľ čo v larválnej perióde dve fázy – fáza propterygiolarválna (fáza plutvového lemu) a fáza pterygiolarválna (fáza formovania plutiev). Zatiaľ čo ontogenetické periódy sú univerzálne pre všetky živočíchy³, fázy podliehajú variabilite a medzi rozličnými skupinami živočíchov sa môžu výrazne líšiť. Ešte kratším intervalom ontogenézy sú etapy, ktoré sú oddelené rozmanitými prahovými udalosťami. Periódy sú ohraničené prakticky rovnakými prahovými udalosťami pri všetkých druhoch živočíchov, rozlišovanie etáp však býva druhovo špecifické.

Poslednou kategóriou tohto hierarchického modelu ontogenézy² je štádium, ktoré na rozdiel od predchádzajúcich troch kategórií nepredstavuje časovo merateľný vývinový interval života, ale okamžitý stav vyvíjajúceho sa jedinca bez

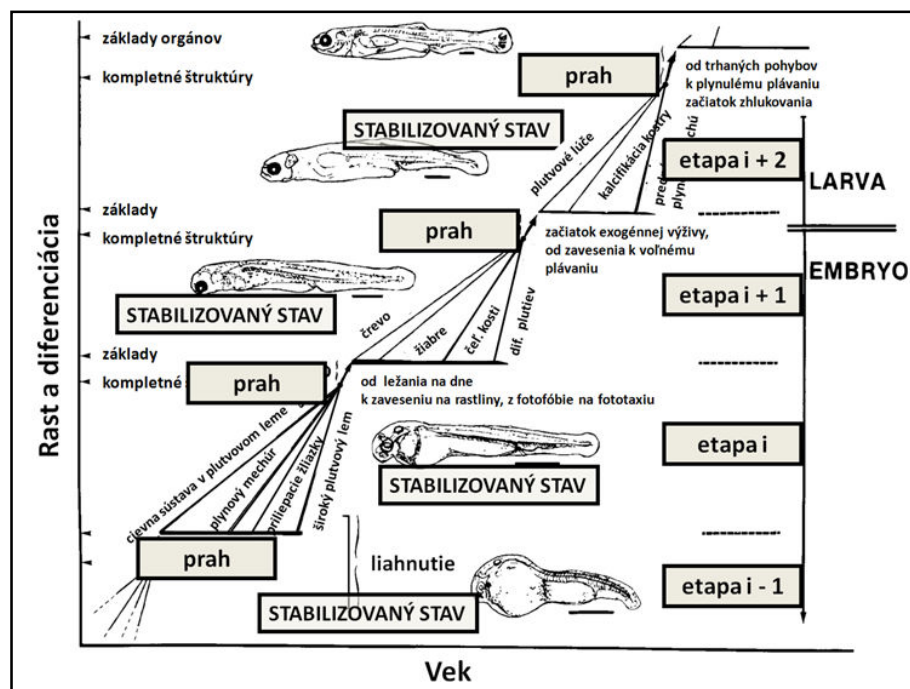
akéhokoľvek časového rozmeru (ako keby sme posudzovali napríklad fotografiu). Pre pochopenie teórie saltatorickej ontogenézy je nevyhnutné uvedomiť si východisko pre hodnotenie ontogenézy, z ktorého táto teória vychádza. Tým východiskom je predpoklad, že populácie fenotypov, ktoré tvoria rozlíšiteľnú jednotku (napr. druh), sa v akomkoľvek čase vyskytujú iba ako rozličné štádiá života individuálneho fenotypu (Balon 1990). Jediná deliaca sa bunka pritom nemôže byť v rovnakom stabilizovanom stave ako oveľa diferencovanejšie mnohobunkové embryo či dokonca reproduktívny sa dospelý jedinec toho istého druhu, resp. fenotypu (obr. 2).

Z toho vyplýva, že ontogenéza musí pozostávať zo sledu stabilizovaných stavov a nemôže sa uskutočňovať iba postupným množením buniek, diferenciáciou tkanív a orgánov. V určitých intervaloch sa forma, aktivita aj schopnosti vyvíjajúceho sa individua musia pod tlakom okolností meniť. To znamená, že vyvíjajúci sa jedinec nemôže zostať počas neprestajného pribúdania a miznutia



Obr. 2. Schéma vyjadrujúca základné východisko teórie saltatorickej ontogenézy: populácie fenotypov, ktoré tvoria rozlíšiteľnú jednotku (napr. druh), sa v akomkoľvek čase vyskytujú iba ako rozličné štádiá života individuálneho fenotypu (Balon 1990), pričom tieto štádiá nemôžu byť v rovnakom stabilizovanom stave, pretože sú pre ne vzhľadom na rozdielne stupne vývinu charakteristické aj rozdielne interakcie štruktúra-štruktúra, orgán-orgán či organizmus-prostredie.

štruktúr konštantne stabilizovaný. Počas stabilizovaných stavov prebieha diferenciácia buniek a tkanív, ako aj rast štruktúr (orgánov), pričom ich vývin predstavuje prípravu na nasledujúci, špecializovanejší stabilizovaný stav. Homeoretické procesy systému pritom „odolávajú“ destabilizácii tak dlho, ako je to len možné. To umožňuje štruktúram, aby sa skompletizovali, a funkciám, aby sa vyvíjali bez zásahu do stabilizovaných životných činností jedinca. Keď je organizmus pripravený na novú alebo doplnujúcu integratívnu akciu, rýchlo prejde prostredníctvom málo stabilného, ale krátko trvajúceho intervalu (čiže prahu) do nového stabilizovaného stavu (čiže etapy, obr. 3). Organizmus sa sám pokúša prekonať menej stabilné stavy čo najrýchlejšie, pretože tieto prirodzené hranice medzi stabilizovanými stavmi môžu predstavovať najzraniteľšie intervaly jeho života (Balon 1990).



Obr. 3. Schématické znázornenie časti ontogenézy podľa teórie saltatorickej ontogenézy na príklade pleskáča siného (*Abramis ballerus*). Os *x* predstavuje vek, os *y* rast a diferenciáciu. Počas stabilizovaných stavov prebieha diferenciácia buniek a tkanív, ako aj rast štruktúr (alebo orgánov), napríklad rozvoj cievnej sústavy v plutvovom leme, plynový mechúr, prílepkovacie žliazky a široký plutvý lem (etapa *i*), neskôr črevo, štruktúra žiaber, čelustné kosti a diferenciácia jednotlivých plútiev (etapa *i*+1) a následne aj vývin plutvových lúčov a kalcifikácia niektorých kostrových elementov (etapa *i*+2). Diferenciácia buniek a vývin štruktúr v každej vývinovej etape pritom súčasne predstavuje aj prípravu na nasledujúci, ešte špecializovanejší stabilizovaný stav. Prekreslené z originálu v publikácii Balon, E. K. (1990): *Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes*. *Guelph Ichthyological Reviews* 1: 1–48; upravené.

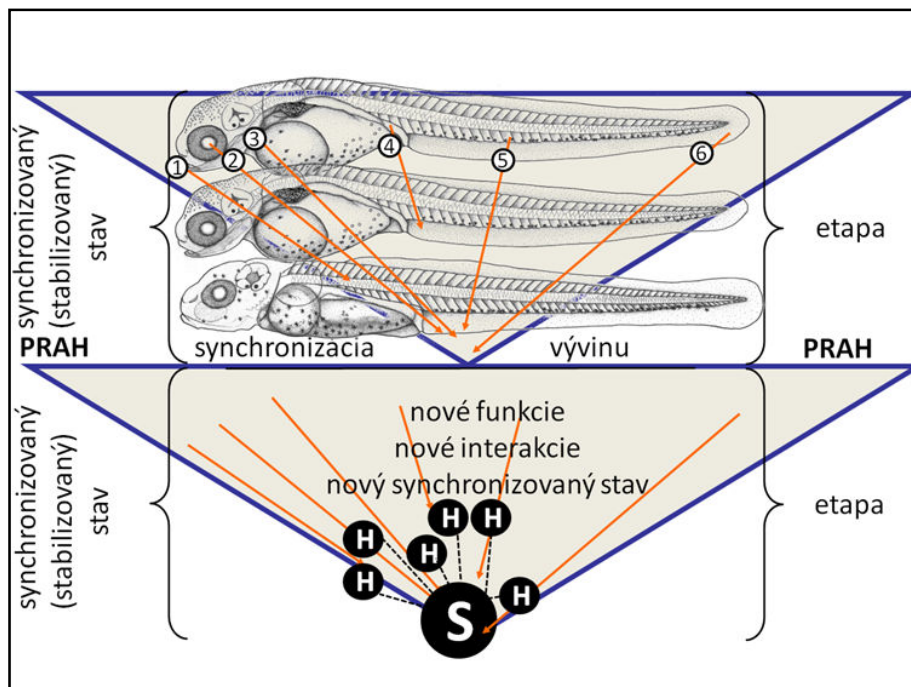
2.2 Teória o synchrononii a heterochronii v ontogenéze

Teória saltatorickej ontogenézy je veľmi účinný a užitočný nástroj, ktorý nám umožňuje nielen prehľadne, systematicky a nedvojznačne opisovať vývin živočíchov, ale aj porovnávať medzidruhové rozdiely, uvažovať o ekologických súvislostiach ontogenézy a zamýšľať sa nad evolučnými trajektóriami jednotlivých taxónov (napr. Kováč 1994). Nezanedbateľným prínosom je aj konzistentná terminológia striktne rozlišujúca hierarchické úrovne ontogenetických procesov (obr. 1).

Na teóriu saltatorickej ontogenézy nadväzuje teória o synchrononii a heterochronii v ontogenéze, ktorá si všíma skutočnosť, že pre ontogenézu, ktorá sa ako každý proces odohráva v čase, je jedným z najrozhodujúcejších faktorov načasovanie jednotlivých vývinových udalostí. Na skutočnosť, že štruktúry, ktoré spolu tvoria systém (orgán), zladujú mieru vývinu tak, aby sa skompletizovali v rovnakom čase, a inicializovali tak vznik novej vitálnej funkcie upozorňuje síce aj Balon (1990; obr. 3), dôraz však kladie skôr na to, že ontogenéza je „sekvencia dlhších stabilizovaných stavov (etáp) a rýchlych zmien v ‘integratívnych akciách’ (prahov)“, pričom myšlienka o časovom zosúladení zostáva v teórii saltatorickej ontogenézy v pozadí.

Zladovanie miery vývinu jednotlivých štruktúr sa síce môže odohrávať aj počas stabilizovaného stavu organizmu, to znamená počas dlhšieho trvajúceho vývinového intervalu (etapy), v určitých časových úsekoch však jednotlivé vyvíjajúce sa štruktúry nemôžu byť celkom zladené, lebo sa nachádzajú na rozličnom stupni vývinu, takže nemôžu ešte spolu tvoriť funkčný systém. Inými slovami, synchronizovaný stav štruktúr tvoriacich organizmus, ktoré sa ešte len vyvíjajú, nemôže jestvovať počas celého trvania ontogenézy, v určitých intervaloch vývinu sa však musí vytvoriť, inak by funkčnosť celého živého systému bola ohrozená. K zosynchronizovaniu ale dochádza vždy iba v čase prechodu do nového stabilizovaného – čiže synchronizovaného – stavu, ktorý zaručuje organizmu nové funkcie či nové schopnosti zvyšujúce jeho vyhliadky na prežitie. Pokiaľ ide o funkcie, ktoré organizmus potrebuje po celý ďalší zvyšok života, raz nadobudnutý synchronizovaný stav týchto funkcií sa stabilizuje a v ďalšom priebehu ontogenézy sa už nemení.

Ak však platí, že synchronizovaný stav vyvíjajúcich sa štruktúr nemôže jestvovať počas celého trvania všetkých etáp ontogenézy, ale pri prechode na nový stabilizovaný stav ho organizmus musí dosiahnuť, potom musia v určitých časových úsekoch pôsobiť dva časovacie mechanizmy súčasne: synchronia a heterochronia. Synchronia zabezpečuje zladovanie vývinu relevantných štruktúr, kým heterochronia podľa potreby vývin týchto štruktúr spomaľuje alebo zrýchľuje. Heterochronia jednotlivých súčastí organizmu – bunkových štruktúr, buniek, tkanív, orgánov či orgánových sústav – pomáha organizmu dostať sa do toho istého (synchronizovaného čiže stabilizovaného) stavu, do ktorého ho „núti“



Obr. 4. Model pôsobenia synchronie a heterochronie v ontogenéze rýb. Siedmu embryonálnu etapu modelového druhu (kolok vretenovitý, Zingel streber) charakterizuje príprava na začatie exogénneho prijímania potravy. To predstavuje významný vývinový prah, pretože embryo má už takmer vyčerpané zásoby žltka a musí sa začať aktívne kŕmiť, inak zahynie. Na to musí mať všetky potrebné orgány nielen úplne vyvinuté, ale aj zladené (zosynchronizované) spôsobom, ktorý im zabezpečí efektívnu súčinnosť a funkčnosť (spozorovanie koristi, zmocnenie sa koristi, spracovanie potravy, trávenie atď.). To si vyžaduje synchronizáciu čelustného aparátu (1), očí (2), dýchacej a tráviacej sústavy (3, 4), svalov (5), plutvového lemu (6), cievnej sústavy atď. tak, aby sa vytvoril funkčný celok. Vývin niektorých z týchto orgánov sa preto musí zrýchliť (1, 4), kým vývin iných zasa spomaliť (2, 3, 5, 6), čo nie je nič iné ako heterochronia (H). Celý proces je koordinovaný synchroniou (S). Prekreslené a upravené z originálu v publikácii Kováč V. (2002): Synchrony and heterochrony in ontogeny (of fish). *Journal of Theoretical Biology* 217 (4): 499-507.

dostať sa synchronia. Synchronia pôsobí na úrovni celých skupín štruktúr alebo na úrovni celého organizmu, kým heterochronia na úrovni jednotlivých štruktúr. Oba tieto mechanizmy sú však harmonickými a neoddeliteľnými súčasťami toho istého celku. Synchronia pôsobí ako riadiaci prvok, kým heterochronia ako prvok výkonný (obr. 4).

Heterochronia pôsobiaca na úrovni jednotlivých štruktúr tvoriacich organizmus sa ale navonok prejavuje aj na úrovni celého organizmu. Prechod z jedného synchronizovaného stavu do druhého synchronizovaného stavu (z jednej etapy na druhú) nie je vo vzťahu organizmu a jeho prostredia nič iné, ako akcelerácia

vývinu celého organizmu, po ktorom zasa nastane opäť spomalenie. Z hľadiska posudzovaných vzťahov (štruktúra-štruktúra, orgán-orgán, organizmus-prostredie) sa teda organizmus nevyvíja stále rovnako rýchlo – obdobia pomalého vývinu (synchronizované stabilizované stavy čiže etapy) sa striedajú s obdobiami rýchleho vývinu (synchronizujúce sa nestabilné stavy čiže prahy), ktoré sa završujú zmenami v týchto vzťahoch. Nejde o nijaké „skoky“, ale o občasné pôsobenie heterochrónie riadené synchroniou, ktoré sa v určitých intervaloch opakuje a spôsobuje výrazný posun vo vývine jedinca.

Mechanizmy synchronie a heterochrónie sa, pochopiteľne, experimentálne dokazujú dosť ťažko, pretože nie je také jednoduché odmerať rýchlosť vývinu jednotlivých štruktúr či celku (Hall a Miyake 1995). Predsa však existuje spôsob, ako synchroniu a heterochróniu v ontogenéze rýb „odhaliť“. Pri štúdiu raného vývinu všetkých troch druhov dunajských hrebenačiek (Kováč 1992, 1993a, 1993b) bol pozorovaný rovnaký fenomén, pomocou ktorého možno celkom jasne identifikovať prechod medzi šiestou (E6) a siedmou embryonálnou etapou (E7).

Vývin orgánov v E6, počas ktorej sa embryá všetkých troch druhov liahli, smeroval k adaptáciám podmieňujúcim schopnosť kontrolovaného pohybu embryí (obr. 5). Vyľahnuté embryá už mali sformovaný plutvový lem a základy prsných plutiev s horizontálnou bázou. V priebehu etapy sa spočiatku nepohyblivé prsné plutvy zväčšovali a postupne menili svoje postavenie na šikmé a napokon vertikálne. Po dosiahnutí vertikálnej polohy sa stali pohyblivými, čo sa prejavilo nápadnou zmenou schopností a správania embryí. Pokiaľ boli bázy prsných plutiev v horizontálnej alebo šikmej polohe, embryá drvivú väčšinu času ležali pasívne na boku a len veľmi zriedka podnikali krátke vertikálne výpady. Súčasne s prvými pohybmi už vertikálnych prsných plutiev zmenili dovedy na boku ležiace embryá svoju polohu na polohu bruchom dole. Zároveň začali aktívne plávať, pričom boli schopné plávať už aj v horizontálnej rovine a tiež meniť smer. Ich zvýšená miera aktivity musela byť, pochopiteľne, podmienená aj rozvojom zmyslov a dýchania.

Zo zmyslov sa intenzívne vyvíjal zrak a podľa experimentálnych pozorovaní sa v tejto etape intenzívne vyvíjajú aj zmyslové orgány bočnej čiary (Disler a Smirnov 1977). S ich rozvojom pritom súvisela aj ďalšia zmena v správaní embryí. Zatiaľ čo na začiatku E6 pasívne ležiace embryá reagovali výlučne na podráždenie priamym dotyk, na začiatku E7 už bystro reagovali aj na poklep na sklo akvária. V priebehu E6 sa zvyšovala aj miera pigmentácie očí. Dýchanie sa na začiatku E7 stalo účinnejším v dôsledku prítomnosti erytrocytov obsahujúcich hemoglobín a zvýšenia frekvencie tepu srdca. Začala fungovať pečeň.

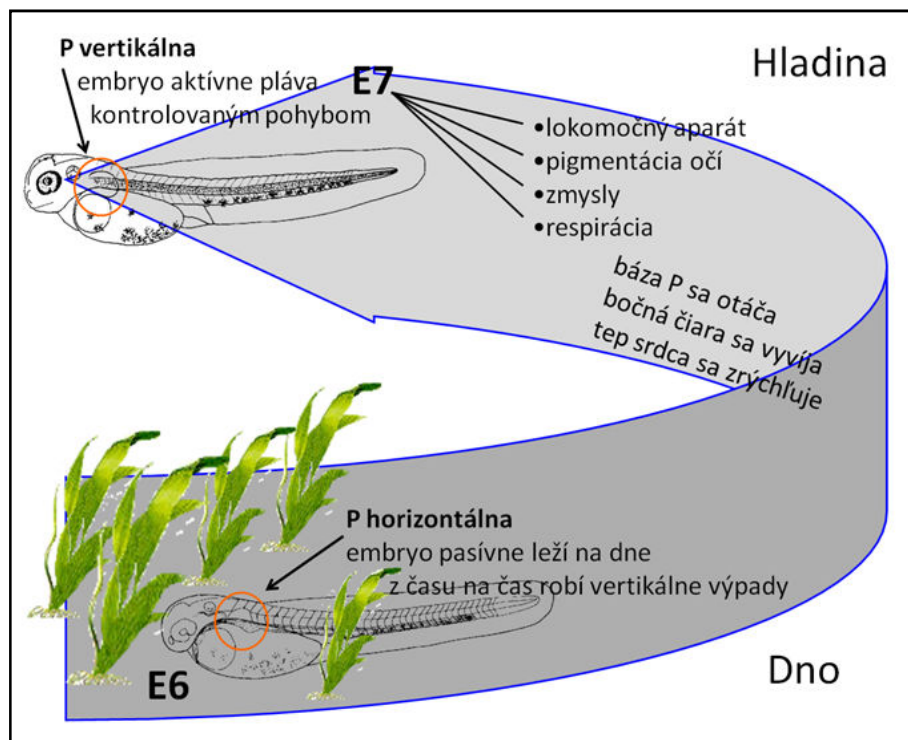
Vývin všetkých týchto štruktúr, orgánov či orgánových sústav prebiehal počas etapy bez toho, aby bol zosynchronizovaný. Aby však embryá úspešne začali plávať, a nadobudli tak nové schopnosti, musela na ich vývin pôsobiť

synchronia, ktorá prostredníctvom heterochronie (spomalenia či zrýchlenia vývinu vyššie uvedených štruktúr, orgánov a orgánových sústav) v krátkom časovom intervale zosúladiť vývin celého organizmu tak, aby sa z jedného synchronizovaného stavu, charakterizovaného pasívnym ležaním na dne (E6), dostal do ďalšieho synchronizovaného stavu, charakterizovaného aktívnym plávaním (E7), a po celý čas si pritom zachoval funkčnosť.

Mechanizmy synchronie a heterochronie, samozrejme, pôsobili vo vývine hrebenačiek aj pred týmto prahom aj po ňom. Hovieť si v „pohodlí“ synchronizovaného stavu E6 a ležať viac-menej pasívne na dne umožňovali embryám endogénne zásoby živín, ktoré dostali do vienka od svojich rodičov v podobe žltka a tukovej kvapky. Schopnosť efektívne ich čerpať nadobudli embryá vďaka pôsobeniu synchronie a heterochronie v predchádzajúcich etapách a prahoch. Živiny a energia sa v priebehu E6 postupne spotrebúvali, a to aj na vyššie opísané vývinové procesy. Dosiahnutie určitej miery vyčerpania však už neumožňovalo embryám zostať dlhšie v bezpečí synchronizovaného stavu E6 a nútilo ich pripraviť sa na prechod do nového synchronizovaného stavu (E7), pretože iba nový synchronizovaný stav zahŕňajúci nové funkcie a nové schopnosti im umožňoval ďalšie prežitie. Úplné vyčerpanie živín už bolo nadohľad a iba aktívne a kontrolované plávanie umožňovalo embryám pripravovať sa v synchronizovanom stave na nadobudnutie ďalších funkcií a schopností nevyhnutných na prežitie – na schopnosť využívať exogénne zdroje výživy (napr. Hunt von Herbing a Boutilier 1996).

Zlyhanie mechanizmov synchronie a heterochronie má pritom pre vyvíjajúce sa jedince fatálne následky (a nejde iba o teratologické následky). Neschopnosť zosúladiť vývin jednotlivých štruktúr tak, aby v správnom čase vznikli nové funkcie a schopnosti, zabráni totiž vyvíjajúcim sa jedincom prejsť do nového synchronizovaného stavu a to napokon vedie k predčasnemu ukončeniu ontogenézy čiže k smrti jedinca. Ak sa napríklad nenačasuje správne vývin niektorej zo štruktúr či orgánových sústav potrebných na prechod z E6 do E7, embryá hrebenačiek nikdy nenadobudnú schopnosť plávať vo vodnom stĺpci a následne ani schopnosť uloviť korisť. V dôsledku toho po vyčerpaní endogénnych zdrojov výživy zahynú. Podobná situácia nastáva aj v opačnom prípade – keď sa jedince predčasne pokúšajú o využívanie niektorých funkcií, na ktoré ešte nie sú pripravené. Predčasné pokusy jedincov serioly japonskej (*Seriola quinqueradiata*) o prechod na piscivornú výživu, ktorá je zjavne efektívnejšia ako výživa planktónom, viedli k ich zaduseniu a smrti (Sakakura a Tsukamoto 1999). Aj v tomto prípade ide o zlyhanie mechanizmov synchronie a heterochronie, resp. o zlyhanie správneho načasovania a zosúladenia morfológických, fyziologických a behaviorálnych funkcií uhynutých jedincov.

Zjavné pôsobenie synchronie a heterochronie možno pritom implicitne vypozerovať aj z mnohých prác autorov, ktorí vývin z tohto hľadiska neposudzovali. Výrazné občasné akcelerácie vývinu či prechody do nových stavov



Obr. 5. Synchronizácia vývinu hrebenačky fírkanej (*Gymnocephalus cernuus*) pri prechode z E6 na E7 (pozri text na s. 16).

sú očividné napríklad v prípade ontogenézy pelamídy čilskej (*Sarda chiliensis*) (MacFarlane *et al.* 2000). Aj zosúladienie vývinu viscerokránia embryí tresky škvrnatej (*Gadus morhua*) so zmenami v lokomócií a raste, ktoré sprevádzajú počiatočné pohyby čeľustí a je označované ako obdobie učenia (Hunt von Herbing *et al.* 1996a), možno celkom isto považovať za prípravu na prechod z jedného synchronizovaného stavu na druhý. Podobne aj schopnosť vysúvať elementy vrchnej čeľuste, ktorá významne zvyšuje úspešnosť pri love koristi, nadobúdajú larvy tresky škvrnatej až vtedy, keď už pre vzrastajúcu vlastnú veľkosť nevystačia s pôvodnou korisťou – prvkmi a vírnikmi – a musia preto prejsť do nového synchronizovaného stavu, v ktorom sú nútené zamerať sa na väčšiu a pohyblivejšiu korisť. Preto získavajú schopnosť vysúvať vrchnú čeľusť súčasne so schopnosťou rýchlejšie plávať a súčasne s tým, ako sa v súvislosti s ich väčšími rozmermi mení ich Reynoldsovo číslo, čiže hydrodynamické danosti (Hunt von Herbing *et al.* 1996a).

Skutočnosť, že náhle vývinové posuny v mechanizmoch otvárania úst, proporciách hlavy a sklone štvorcovej kosti navzájom koincidujú, a v súčinnosti

s vývinom sústavy svalov tak umožňujú posuny v spôsobe získavania potravy lariev či juvenilov, bola pozorovaná nielen na treske, ale aj na iných skupinách rýb, napríklad na pstruhovi dúhovom či na zástupcoch čeľadí Cichlidae a Embiotocidae (Hunt von Herbing *et al.* 1996b). Mechanizmy synchronie a heterochronie, ako aj prechody medzi jednotlivými synchronizovanými stavmi možno oveľa explicitnejšie pozorovať na ranom vývine jesetera sibírskeho (*Acipenser baeri*), na príklade ktorého je zjavné, že morfológické a morfometrické zmeny embryí koincidujú s fyziologickými modifikáciami tak, aby spoločne vyústili do nadobudnutia a optimalizovania schopnosti prijímať potravu (Gisbert 1999). Nevyhnutnosť simultánneho a vyváženého vývinu orgánových sústav súvisiacich s príjmom potravy a pohybu sa potvrdila aj u kapra, pričom podobná kvalitatívna symmorfóza, čiže súhra stavby a funkčných parametrov v rámci definovaného systému (Weibel *et al.* 1991), je aj podľa iných autorov všeobecným znakom larválneho vývinu rýb (Osse *et al.* 1997).

- - - - -

3

OD HAECKELOVHO ZÁKONA REKAPITULÁCIE PO EVO-DEVO

Individuálne fenotypy mnohobunkových organizmov predstavujú iba dočasnú existenciu živých foriem, pretože sú smrteľné. Majú však jednu významnú vlastnosť: dokážu sa rozmnožovať, vďaka čomu zachovávajú dlhodobú existenciu vlastnej formy života, ktorú označujeme ako druh (v tradičnom, všeobecne akceptovanom ponímaní pojmu druh⁴). Ak je dočasná existencia individuálneho fenotypu výsledkom ontogenézy, potom môžeme dlhodobú existenciu druhu vnímať ako sekvenciu individuálnych ontogenéz. Z dlhodobého hľadiska však druhy nie sú nemenné, pretože všetky formy života musia byť pripravené reagovať na výzvy, ktoré pred ne kladie prostredie, v ktorom žijú. Toto prostredie totiž nikdy nie je stabilné, jeho ekologické faktory – abiotické i biotické – podliehajú neprestajnej premenlivosti a vstupujú do komplexných interakcií. Výsledkom je, že na to, aby živá hmota prežila, nemôže zostať nemenná, takže jej formy sa musia vyvíjať čiže evolvovať.

Uvedomenie si tejto skutočnosti navodzuje otázku, či, resp. ako vývinové procesy ovplyvňujú evolučné zmeny? A naopak, ako evolúcia v minulosti ovplyvnila ontogenézu. Takéto a podobné otázky sú centrom pozornosti filozofov a prírodovedcov už po stáročia. Významný pokrok v chápaní súvislostí medzi ontogenézou a evolúciou sa dosiahol koncom 18. storočia, a to najmä vďaka dvom nemeckým prírodovedcom – Karlovi von Baerovi a predovšetkým Ernstovi Haeckelovi.

„Haeckel pri ‚love‘ evolučných vzťahov medzi stavovcami zaviedol kombináciu expertízy nemeckej mikroskopie a porovnávacej embryológie, (Larson 2006). Haeckelovo uvažovanie pramenilo z lamarckovskej predstavy evolúcie (pozri 6.3, s. 45). »Bol presvedčený, že keby evolúcia postupovala prostredníctvom hromadenia získaných vlastností, potom by každý nasledujúci organizmus musel počas vývinu najskôr prechádzať štádiami svojich evolučných predchodcov a až potom by nadobudol svoju dospelú podobu čiže podobu definitívneho fenotypu. Haeckel si predstavoval, že táto rekapitulácia minulých foriem sa odohráva vo vyvíjajúcich sa embryách, a tak ich skúmal a hľadal v nich stopy po evolučných genealógiách. Každému jasný a viditeľný dôkaz evolúcie priniesli Haeckelove kresby embryí, nakreslené podľa rozličných živočíchov od ryby a korytnačky až po ošípanú a človeka. Jeho embryá vyzerali v raných štádiách prakticky rovnako, odlišovať sa začali až v priebehu vývinu. „Ontogenéza (čiže vývin jedinca) rekapituluje fylogenézu (čiže evolučnú históriu svojej skupiny),“ vyhlásil Haeckel. Nazval to svojím ‚biogenetickým pravidlom‘. Oponenti mohli

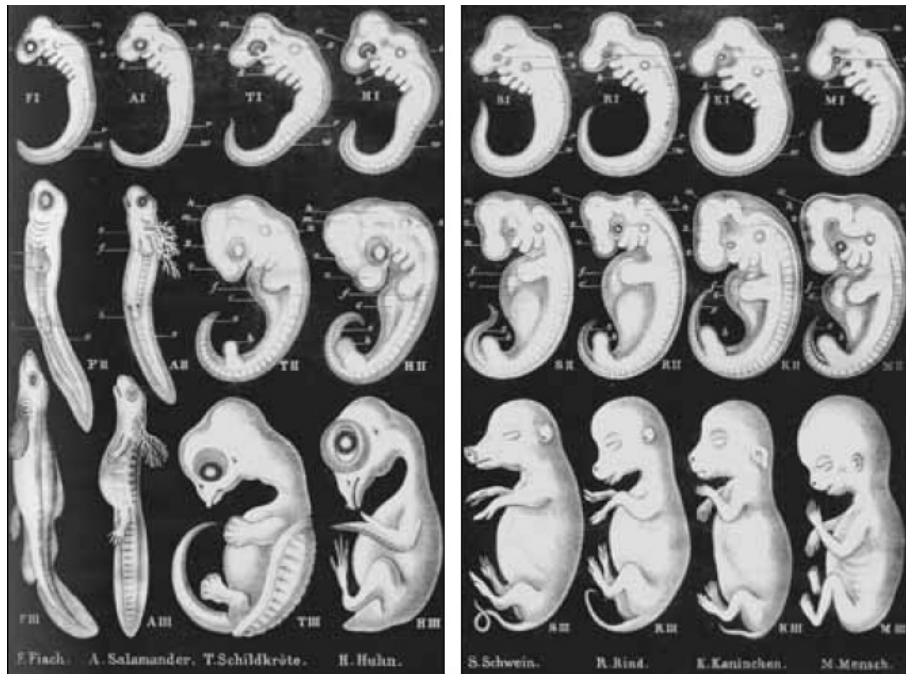
teoreticky spochybníť iba jeho pozorovania, pretože závery z týchto pozorovaní sa zdali neotrasiteľné. Ako sa neskôr ukázalo, podobnosti medzi ranými embryami Haeckel poriadne zveličil. Načas však Haeckelovo biogenetické pravidlo slúžilo ako mocný argument v prospech evolúcie a Haeckelove kresby sa hojne publikovali.« (Larson 2006).

Haeckelovo biogenetické pravidlo čiže zákon rekapitulácie sa aj dnes považuje za jeden z hlavných vedeckých dôkazov evolučnej teórie a vyučuje sa na stredných a vysokých školách po celom svete. A nielen to: Haeckelove kresby sa v mnohých učebniciach biológie na celom svete publikujú dodnes, a to dokonca aj s vernou reprodukciou zjavných chýb, ktorých sa Haeckel dopustil. Problém je v tom, že Haeckelove kresby sú preukázateľne falzifikátom (Richardson 1997). Navyše, odhalenie podvodu vrhá zdanlivý tieň aj na evolučnú teóriu, čo sa pokúšajú zneužiť jej odporcovia na svoju propagandu⁵.

Všetko sa začalo tým, že Haeckel (1874) prišiel s tvrdením, že zástupcovia všetkých tried stavovcov prechádzajú určitým totožným, evolučne zakonzervovaným „fylotypickým“ štádiom. Až donedávna sa skutočne predpokladalo, že Haeckel má pravdu a že také štádium identické pre všetky stavovce skutočne jestvuje, pričom rozdiely medzi stavovcami – ich špecifické vlastnosti – sa objavujú až počas neskoršieho vývinu. Dokonca sa viedli rozsiahle diskusie, čo vlastne predstavuje toto fylotypické štádium. Niektorí autori zaň považovali štádium neuruly, iní štádium „farynguly„ (charakterizované žiabrovými štrbinami), štádium začiatku diferenciácie chvostovej časti tela, či štádiá medzi začiatkom napriamovania hlavovej časti a začiatkom diferenciácie chvostovej časti tela (Richardson 1995). Haeckelova predstava embryológie stavovcov (obr. 6) skutočne navádza k domnienke, že všetky embryá stavovcov (bez ohľadu na to aký vývin prekonali pred týmto štádiom) majú spoločné štádium, keď vyzerajú takmer identicky.

To, že živočíchy prechádzajú počas svojho života sériou spoločných štádií, však odhalil iný nemecký embryológ – Karl von Baer (1828), a to ešte pred Haeckelom. Naznačil, že v ranej ontogenéze možno rozlíšiť tri štádiá, a to v nasledujúcom poradí: prvotná diferenciácia buniek (formovanie zárodočných listov), histologická diferenciácia (vznik typov buniek) a morfológická diferenciácia (formovanie orgánov).

Von Baer však neriešil otázky fylogenézy či evolúcie, ale zaujímal sa iba o porovnávací aspekt raného vývinu stavovcov. Na základe svojho bádania odvodil štyri základné ontogenetické pravidlá: 1) počas vývinu z vajíčka sa všeobecné znaky objavujú skôr ako znaky druhovo špecifické, 2) zo všeobecných znakov sa vyvíjajú znaky menej všeobecné a napokon znaky druhovo špecifické, 3) živočích sa počas vývinu čoraz väčší vzdávať od iných živočíchov, 4) embryá vyšších živočíchov sa nepodobajú adultným štádiám iných živočíchov, ale ich embryám.



Obr 6. Haeckelova verzia embryonálneho vývinu stavovcov. Vrchný rad zobrazuje rané štádium spoločné pre všetky skupiny, stredný rad akési prostredné štádium vývinu a spodný rad veľmi pokročilé štádium vývinu. Zľava doprava sú zobrazení vybraní zástupcovia hlavných skupín stavovcov: ryba, obožživelník (salamandra), plaz (korytnačka), vták (kurča), cicavce (ošípaná, krava, králik a človek). Obrázok prevzatý z diela Haeckel, E., (1874): *Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen*, 1. a 2. vyd. Engelmann, Leipzig; tab. IV a tab. V.

Povedané jednoduchšie, kuracie embryo možno najskôr rozoznať ako rané štádium stavovca, nie však ako rané štádium nejakého iného (nižšieho) taxónu. Neskôr v ňom spoznáme vtáka a napokon aj samotný druh *Gallus domesticus* čiže kura domáceho.

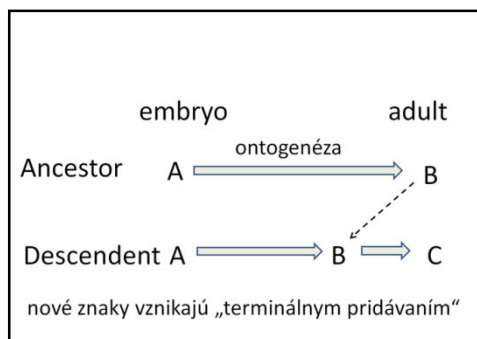
Predstavy o Haeckelovom biogenetickom pravidle či zákone rekapitulácie, podľa ktorého ontogenéza je skrátanou verziou fylogenézy, bývajú často veľmi skreslené: ak vraj chceme poznať našu dávnu minulosť a celú históriu nášho bytia, stačí podrobne preskúmať našu ontogenézu a premietne sa nám celý, hoci zhustený príbeh našej evolúcie. Také jednoduché to však nie je. Haeckelove myšlienky sa totiž často interpretujú priveľmi zjednodušene, čo nevyhnutne vedie ku kritike, ba až spochybňovaniu celého biogenetického pravidla. Faktom je, že za nesprávnu interpretáciu si môže Haeckel sám, pretože publikoval niekoľko rozporuplných vyjadrení. Podľa jedného z nich sa adultné štádiá evolučných predchodcov opakujú počas ontogenézy následníckych druhov, sú však zatlačené do úzadia v skorších štádiách ontogenézy. Jednotlivé vývinové

udalosti, z ktorých sa skladá ontogenéza, teda nemenia poradie, v akom sa odohrávali u predchodcov, iba sa kondenzujú do kratších časových úsekov a nové znaky vznikajú terminálnym pridávaním (obr. 7). Na prvý pohľad to vyzerá celkom jednoducho a logicky, pričom Haeckel tak do svojich úvah zahrnul aj fenomén nazývaný heterochrónia (pozri 6.2).

Ak sa však nad tým zamyslíme hlbšie a prečítame si pozornejšie, ako to vlastne Haeckel myslel, počiatkový obdiv jednoduchej myšlienky vystriedajú pochybnosti. Konkrétne napríklad údajné žiabrové štrbiny ľudského embrya sú podľa niektorých Haeckelových vyjadrení doslova takými istými štruktúrami ako žiabrové štrbiny našich predchodcov (rýb), ibaže sú počas ranej ontogenézy zatlačené do úzadia, a to akceleráciou vývinu, ku ktorej došlo u zástupcov následníckych vývojových línií (Richardson a Keuck 2002). Túto predstavu, ktorá by prakticky znamenala, že každý z nás bol vlastne istý úsek svojho života rybou, však moderná veda neprijala, hoci na prelome 19. a 20. storočia malo biogenetické pravidlo na vtedajšiu biológiu veľký vplyv.

Napriek tomu medzi vývinovými a evolučnými biológmi aj dnes prevláda presvedčenie, že medzi ontogenézou a evolúciou preda len jestvuje určitý paralelizmus. Paradoxne, práve nedôslednosť a rozporuplnosť Haeckela udržala jeho hlavnú myšlienku – súvislosť medzi evolúciou a ontogenézou – pri živote až dodnes. Za svoj špekulatívny prístup k bádaniu si Haeckel často vyslúžil kritiku, ba aj oprávnené obvinenia, že nadmieru prispôboval získané údaje, len aby mu zapadli do vopred skonštruovanej teórie.

Haeckel vo svojich viacerých publikáciách prezentoval kresby embryí stavovcov v rozličných štádiách vývinu (ilustrácia na obr. 6 je len jedna z mnohých). Jeho kresby majú pre vedu obrovský význam, pretože sú zdrojom významných hypotéz, ktoré zásadne ovplyvnili celú biológiu. Ich cieľom bolo ilustrovať tri fenomény: 1) podobnosť embryí ako dôkaz evolúcie, 2) rekapituláciu ako dôkaz biogenetického pravidla a 3) fenotypovú divergenciu ako dôkaz von Baerových princípov.



Obr. 7. Často prezentovaná Haeckelova predstava vzniku nových znakov stavovcov terminálnym pridávaním. Podľa tejto predstavy bola ontogenéza evolučných predchodcov (ancestorov) a následných foriem z ich línie (descendentov) spočiatku rovnaká, rozdiel medzi nimi spočíval iba v tom, že keď descendent dosiahol vývinový stupeň ancestorov, jeho vývin sa nezastavil, ale pokračoval ďalej. Nové znaky tak mali vznikáť pridaním niečoho nového k niečomu, čo už existovalo. Pre úplnosť treba dodať, že v niektorých iných prácach Haeckel prezentoval aj zložitejšiu schému, ktorá lepšie zodpovedá skutočnosti.

Haeckelovo dielo má – aj napriek svojej rozporuplnosti – veľký historický i vedecký význam, pričom výrazne ovplyvnilo moderné myslenie v evolučnej vývinovej biológii a fylogenetike. Jeho hlavný prínos spočíva v úsilí integrovať taxonómiu a embryológiu do evolučného (v tom čase darvinovského) rámca, čiže využiť embryológiu pri rekonštrukcii fylogenezy. Haeckelovo biogenetické pravidlo predstavuje teoretickú platformu a vedeckú predikciu o tom, ako sú zoradené starodávne a progresívne znaky vo vývinových sekvenciách. Haeckel svojím dielom, ktoré síce vytvoril aj pochybnými metódami, inšpiroval modernú biológiu tým, že naznačil cesty, akými by sa mala uberať.

Jedným z procesov, ktoré zohrávali v jeho predstavách významnú úlohu, bola aj heterochrónia. Haeckel si ju predstavoval ako zmenu poradia vývinových udalostí (sekvenčná heterochrónia). Sekvenčnú heterochróniu dnes využívajú napríklad niektoré moderné metódy porovnávacej embryológie (metóda „párovania udalostí“). Navyše, idea sekvenčnej heterochrónie presne zapadá do konceptu modularity biologických systémov⁶, ako aj do teórie saltatorickej ontogenézy či teórie o synchronii a heterochrónii v ontogenéze (pozri 6.2).

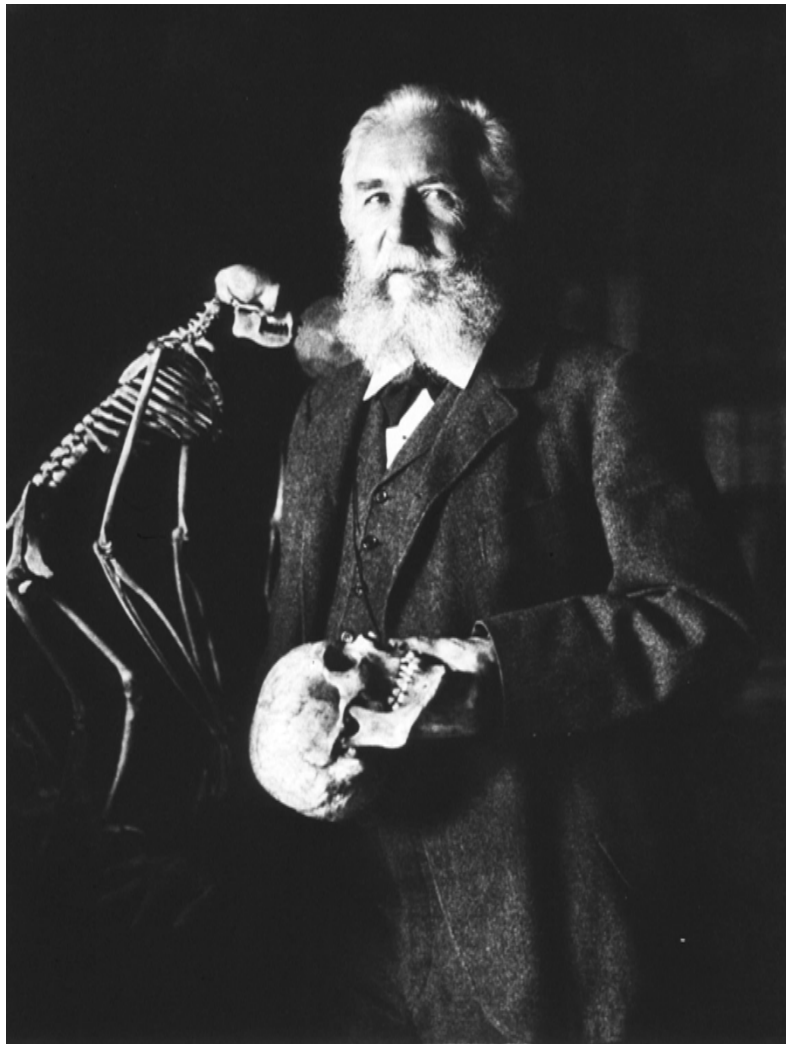
Pri heterochrónii sa zastavíme ešte z jedného dôležitého dôvodu. Vnáša totiž významné svetlo do nejasností okolo biogenetického pravidla či zákona rekapitulácie. Jeden z hlavných zdrojov nedorozumení okolo biogenetického pravidla vyplýva z nejasnosti, či je reč o vývinových štádiách, alebo iba o jednotlivých znakoch. Vývinové štádiá sú v podstate súbory znakov objavujúce sa v sekvencii vývinových udalostí, ktoré bádateľ vyberá arbitrárne, pričom ich vníma ako simultánne. Vývinová sekvencia znakov potom môže byť použitá na definovanie série štádií, pričom na zadefinovanie štádia môže byť použitý dokonca jediný znak. Všadeprítomná heterochrónia však spôsobuje, že to, čo sa pri jednom druhu javí ako dobre zadefinované štádium, pri inom druhu buď vôbec nenájdete, alebo to nájdete, ale v inom (často nečakanom) úseku ontogenézy a ešte k tomu nekompletné... Vyplýva z toho jednoznačný záver: pri úvahách o súvislostiach medzi ontogenézou a evolúciou treba vždy rozlišovať, či máme na mysli jednotlivé znaky alebo celé vývinové štádiá, čo sa Haeckelovi celkom určite nepodarilo.

Od tohto poznania je už len krok od objasnenia ďalšieho rozporu. Haeckelova „abecedná analógia“ (obr. 7) vlastne poukazuje na znaky alebo štádiá (ako už bolo spomenuté, nie vždy je z jeho prác jasné, či má na mysli znaky alebo štádiá), ktoré buď z vývinovej sekvencie vypadli, alebo boli terminálne pridané. V jednej zo svojich menej medializovaných prác však Haeckel jasne pripúšťa aj tretiu možnosť, a to, že dané znaky prešli transformáciou.

Haeckel (obr. 8) pritom býva často obviňovaný z obhajovania absurdných scenárov rekapitulácie – napríklad rybích žiabier v embryu človeka, hoci v niektorých písomnostiach sám takéto scenáre explicitne odmieta (Richardson a Keuck 2002). Ak sa teda pozrieme na biogenetické pravidlo vo svetle transformácie

niektorých jednotlivých znakov, ukáže sa ako platné. Súčasne treba zdôrazniť, že medzi stavovcami sa dosiaľ nenašiel jediný dôkaz rekapitulácie celých štádií (etáp) vývinu.

Poznámka na záver: všetky uvedené fakty sa vzťahujú iba na konkrétne Haeckelove kresby a myšlienky, pričom v nijakom prípade z nich nemožno odvodiť záver, že súčasné poznatky z vývinovej biológie nepodporujú teóriu evolúcie, ako sa to snažia prezentovať zástancovia myšlienky „vedeckého kreacionizmu“⁵.



Obr. 8. Ernst Haeckel (1834–1919). Foto N. Perscheid (Photographische Gesellschaft 1906).

4

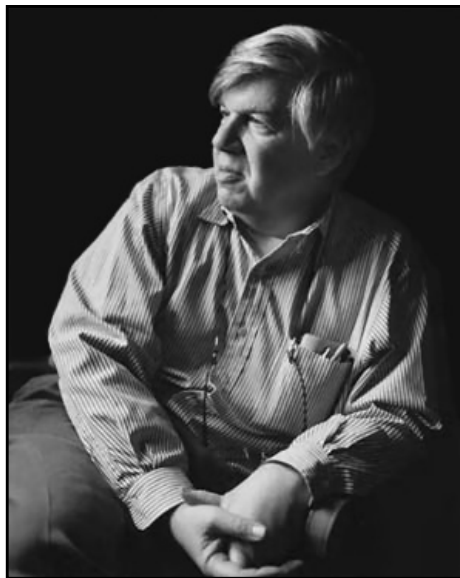
EVO-DEVO:
EVOLUČNÁ VÝVINOVÁ BIOLÓGIA

V tridsiatych rokoch 20. storočia – čiže v desaťročí, ktoré nasledovalo po smrti Ernsta Haeckela, sa začala éra prudkého rozvoja genetiky. To malo samozrejme vážny vplyv aj na vývinovú biológiu. V tomto období – prakticky až do konca 20. storočia – brali embryológiu vážne iba sami embryológovia. Ostatní biologovia boli naladení na eleganciu, úspornosť a krásu v jednoduchosti genetických modelov, ktoré redukovali ontogenézu na aktivitu génov. „Vďaka neskutočne produktívnym modelom si v prvej polovici 20. storočia genetika vydobyla monopolné postavenie ako v evolučnej biológii, tak aj v embryológii. Embryológia bola predefinovaná ako štúdium zmien v expresii génov, kým úlohou evolučných biológov sa stalo štúdium zmien frekvencie génov v populáciách“ (Robert 2004). Na druhej strane, teórie genetikov na vývinových biológov celkovo veľmi nezapôsobili, a v oblasti embryológie už vôbec nie, takže vývinová biológia sa po celý ten čas uberala vlastnou cestou.

Po prekvapujúcom objave, že istá veľmi významná skupina génov – homeotické gény (hox gény), ktoré plnia regulačnú úlohu v ontogenéze rastlín, húb a živočíchov, sa zachovala v prakticky nezmenenej podobe počas celej evolúcie od hubiek až po cicavce – sa však objavili nové pochybnosti o nadradenosti genetiky v evolučných procesoch. Na základe redukcionistického pohľadu, ktorý preceňuje význam genetickej premenlivosti a prírodného výberu v evolúcii, sa totiž predpokladalo, že genetické a ontogenetické systémy sa budú evolučne vyvíjať presne do takej miery, ako morfológické znaky, ktoré sú týmito systémami generované. Objav zachovania rovnakých hox génov počas celej evolúcie živočíchov tak spolu s ďalšími objavmi na poli molekulárnej biológie, ale aj morfológie, ekológie a vývinovej biológie, prispel k rozvoju novej vedeckej disciplíny – evolučnej vývinovej biológie, ktorá je známa aj pod skratkou „evo-devo“. A práve v evo-devo sa rodia nové pohľady na evolučné procesy, ktoré tvoria presvedčivú vedeckú alternatívu hlavného prúdu – génocentrického neodarvinizmu či modernej syntézy, pričom čerpajú z poznatkov o seba-usporiadaní hmoty¹. Veľmi výstižne to charakterizovali napríklad Dassow a Munro (1999): „Vynárajúce sa poznanie vývinových mechanizmov prináša evolučným biológom príležitosť pochopiť pôvod odchýlok nielen v selektívnom prostredí, ale aj vo variabilite ontogenetických procesov, ktoré sú substrátom morfológických zmien. Od evolučnej vývinovej biológie [...] sa teda očakáva, že objasní, ako na základe adaptívnych odchýlok počas ontogenézy vzniká rozmanitosť organickej hmoty.“

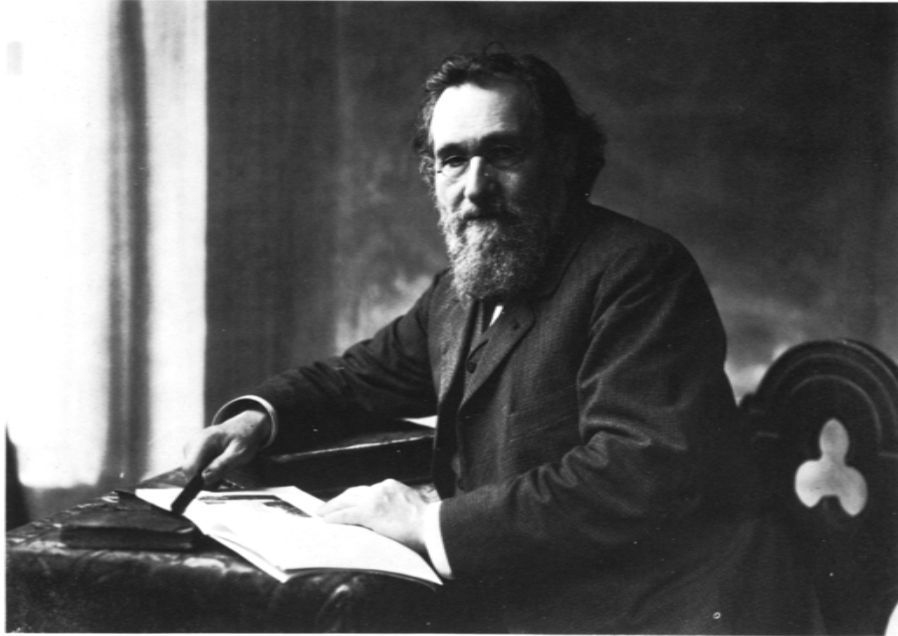
4.1 Historické korene evo-devo

Ěre genetiky a molekulárnej biológie však predchádzala éra morfológie, a tak sa pri hľadaní koreňov evo-devo musíme ešte raz vrátiť k Haeckelovmu biogenetickému pravidlu. Jeho tri základné princípy podrobne analyzoval jeden z priekopníkov modernej evolučnej vývinovej biológie Stephen J. Gould (obr. 9). Prvým z nich je princíp korešpondencie. Ľudská zygota podľa tohto princípu zodpovedá „dospelému“ štádiu protistov, protisty žijúce v kolóniách predstavujú pokročilejší stupeň vývinu – blastulu – a napokon „štádium žiabrových štrbín“ ľudského embrya predstavuje dospelá ryba (dnes už vieme, že tento tretí príklad je čiastočnou dezinterpretáciou – pozri s. 25). Druhým princípom je už spomínané terminálne pridávanie (pozri s. 24, obr. 7), podľa ktorého sa embryo nového druhu vyvíja pridávaním nových vývinových etáp k predchádzajúcim. Tretí princíp sa týka zhustovania vývinových udalostí či skracovania predchádzajúceho vývinu (v porovnaní s predchodcom), čo súvisí s princípom terminálneho pridávania. Gould (1977) pritom poukázal na mimoriadny význam rozdielov v ponímaní vývinu medzi Haeckelom, ktorý často vnímal ontogenézu ako rekapituláciu dospelých foriem, a von Baerom, ktorý vnímal ontogenézu ako progresívne oddeľovanie embryonálnych foriem od spoločného pôvodu. Haeckelov výklad mal v tom čase nepochybne širšiu podporu biológov ako výklad von Baera, no jestvovali aj takí, čo ho odmietali.



Obr. 9. Stephen Jay Gould (1941–2002). Foto Kathy Chapman online, zdroj: Lara Shirvinski, Art Science Research Laboratory, povolené Creative Commons Attribution 3.0 US License.

Jedným z nich bol významný ruský prírodovedec Iľja Mečnikov (obr. 10), ktorý si všimol, že viacero skutočností je s jednoduchým Haeckelovým rekapitulacionistickým videním ontogenézy a evolúcie v príkrom rozpore. Upozornil, že podrobné poznatky o vývine živočíchov určite neposkytujú bezvýhradnú podporu názoru, že počas individuálneho vývinu sa – až na malé výnimky – opakuje história druhu. Na Mečnikova nadviazal Walter Garstang. Presvedčivo dokázal, že evolúcia nových znakov je založená na zmenách vo vývinových, a nie adultných štádiách. Poukázal aj na nezlučiteľnosť Haeckelovho biogenetického pravidla s mendelovskou genetikou a otočil Haeckelovo ponímanie vzťahu medzi ontogenézou a fylogenézou hore nohami, keď napísal, že ontogenéza fylogenézu nerekapituluje, ale ju tvorí (Garstang 1922).



Obr. 10. *Ilja Iljič Mečnikov (1845–1916). Foto Félix Nadar.*

Garstang sa okrem toho zaoberal aj otázkou pôvodu stavovcov a prišiel s pre-
vratným objavom, že plášťovce (Tunicata) nie sú nijakými degenerovanými
chordátmi, ako sa dovtedy predpokladalo, ale ranými chordátmi, larva ktorých
môže predstavovať ancestrálnu podobu dnešných chordátov. Prezentoval pritom
myšlienku pedomorfózy (druh heterochronie) čiže javu, keď larva nadobúda po-
hlavnú zrelosť, no zachováva si larválnu podobu – má viaceré dočasné orgány,
zatiaľ čo niektoré definitívne orgány jej chýbajú – a somaticky do adultného
stavu svojho predchodcu nikdy nedospeje (pozri tiež 6.4). Podľa Garstanga sa
z aktívne plávajúcej larvy inak prisadnutých plášťovcov mohol stať voľne žijúci
pelagický dospeliec, vďaka čomu vznikol základ pre následnú evolučnú radiáciu,
ktorá viedla k vývoju všetkých stavovcov vrátane človeka.

Ďalším významným biológom, ktorý zdôrazňoval rozhodujúcu úlohu heterochro-
nie v evolučných procesoch, bol Gavin de Beer. Podarilo sa mu demonštrovať, že
poradie znakov embryí descendentov sa môže v porovnaní s embryami
ancestorov meniť, a že niektoré dočasné znaky pretrvávajú dlhšie, kým iné
kratšie. Podľa de Beera zohrávalo načasovanie vývinových udalostí v evolúcii
významnú úlohu, dokonca až takú, že jeho zmeny môžu viesť k vzniku nových
evolučných znakov. To, či bude končatina krátka, alebo dlhá, či bude mať juvenil
chvost, alebo nebude, závisí podľa de Beera od relatívneho načasovania
vývinových udalostí (pozri tiež 6.4).

Koncom 19. storočia sa však začala opisná embryológia pomaly vytrácať, pretože väčší pokrok sa očakával od nastupujúcej experimentálnej embryológie. Jedným z jej zakladateľov bol Haeckelov študent Wilhelm Roux. Embryológia sa postupne čoraz väčšmi vzdala od evolučnej biológie, k čomu výraznou mierou prispel aj Thomas H. Morgan (obr. 11), ktorý sa preslávil predovšetkým svojimi genetickými experimentami s drozofilami.

Morgan bol pôvodne embryológom, ale keď sa preorientoval na genetické štúdie, významne prispel k oddeleniu genetiky od embryológie a stal sa kritikom rekapitulacionizmu. Rovnako zavrhol aj heterochróniu a vôbec celú myšlienku, že by embryonálny vývin mohol zohrávať nejakú úlohu v evolúcii. Vďaka svojim výrazným úspechom na poli experimentálnej genetiky mal veľký vplyv na ďalší vývoj evolučnej biológie a stal sa tak jedným z popredných biológov, ktorým možno pripísať na vrub, že nastupujúca moderná syntéza embryológiu ignorovala⁷.



Obr. 11. *Thomas Hunt Morgan (1866–1945)*
Foto: neznámy autor, *Johns Hopkins yearbook of 1891*. Zdroj: <http://www.ihm.nlm.nih.gov/>; stránka navštívená 13. augusta 2009. Povolené Creative Commons Attribution 3.0 US License.

Napriek tomu však aj v tomto období jestvovali vedci, ktorí sa držali mimo hlavného prúdu, ba dokonca niekedy išli aj proti nemu. Patril medzi nich aj Richard Goldschmidt, ktorý mal svoju vlastnú verziu evolučnej vývinovej biológie. Nazýval ju „fyziologická genetika“. Kritizoval modernú syntézu a tvrdil, že hromadenie malých genetických zmien jednoducho na tvorbu evolučne nových štruktúr, akými sú napríklad zuby, perie, knidocyty či schránky mäkkýšov, nestačí (Goldschmidt 1940). Treba dodať, že najnovšie výskumy z oblasti evo-devo mu dávajú za pravdu.

Goldschmidt zdôrazňoval, že taká evolúcia by sa mohla uskutočniť iba prostredníctvom dedičných zmien, ktoré regulujú vývin. Vypracoval dva známe modely týkajúce sa génových aktivít, ontogenézy a evolučných zmien. Podľa prvého modelu môže nový druh vzniknúť ako „nádejný netvor“, ktorý vznikne na základe mutácií vo vývinovo významných lokusoch. Nazýval

to „vývinovou makromutáciou,“. Druhý model počítal so „systémovými mutáciami,“ čiže s preusporiadaním chromozómov, resp. ich častí, čo by malo za následok ešte väčšie fenotypové zmeny ako vývinové makromutácie. Tieto modely síce nezaznamenali medzi vtedajšími biológmi nijaký významný ohlas, no Goldschmidt predsa len niečím zaujal. Bola to myšlienka, že jediná mutácia, ktorá ovplyvní správny proces v správnom čase, môže dosiahnuť všetko – za predpokladu, že dokáže zasiahnuť do pohybu všadeprítomných potenciálnych možností embryonálnej regulácie (Goldschmidt 1940).

Azda najväčší Goldschmidtov prínos do evo-devo spočíva v jeho nadčasovom presvedčení evolucionistov, že evolúcia nie je iba štatisticko-genetický problém, ale rovnako aj problém vývinových možností organizmu (Goldschmidt *et al.* 1951). Aj v tomto mu nasledujúci vývin v biologickom poznaní dal za pravdu.

Medzi významnými biológmi, ktorí mimoriadne efektívne ovplyvnili charakter dnešnej podoby evo-devo, nemôže chýbať Conrad H. Waddington. Svojim vzdelaním patril medzi najpovolanejších, pretože študoval nielen genetiku, ale aj experimentálnu embryológiu a evolučnú biológiu. Poznatky zo všetkých týchto disciplín zbieral aj vlastným výskumom a napokon ich zhrnul do analýzy nedostatkov vysvetľovania evolúcie prostredníctvom populačnej genetiky, ktorá v modernej syntéze dominovala. Kriticky poznamenal, že matematika síce môže dodať modernej syntéze prestíž, neposkytuje však nijaké povšimnutiahodné kvantitatívne stanovisko o evolúcii druhov (Waddington 1953a).

Okrem toho moderná syntéza podľa Waddingtona zlyhala prinajmenšom v troch veciach. Po prvé v ignorovaní faktu, že množstvo odchýlok je mimogenetických, takže sú regulované prostredím, a nie dedeným genotypom. Po druhé v zanedbávaní zásadných rozdielov medzi veľkými skupinami živočíchov, ktoré sú nezlučiteľné s predstavou štiepenia lokálnych poddruhov či rás (treba pripomenúť, že na túto skutočnosť upozorňoval aj Goldschmidt – hromadenie drobných mutácií nemohlo podľa Waddingtona a Goldschmidta, ale aj ďalších, oddeliť obojživelníky od rýb či plazy od obojživelníkov). A po tretie, moderná syntéza ignoruje rozdielnu rýchlosť evolúcie, ktorá je zreteľná z paleontologických záznamov.

Waddington (1953a) tiež upozornil, že vo väčšine prác zaoberajúcich sa evolúciou sa na živočícha pozeráme buď ako na genotyp (ako to robia genetici), alebo ako na fenotyp (ako to robia taxonómovia). Pozornosť by sa pritom mala venovať evolučným štúdiám procesov, ktoré pretavujú genotyp na fenotyp čiže „epigenetike vývinu“. Pustil sa aj do kritiky ponímania „náhodných mutácií,“ a poznamenal, že mutácie nemôžu vyvolávať hocijaké zmeny, pretože každý organizmus sa vyznačuje určitými vývinovými obmedzeniami. Z toho vyplýva, že za sebou nasledujúce zmeny fenotypu nie sú náhodné, pretože adultná forma sa tvorí interakciou mnohých génov a iba určité typy zmien systému ako celku možno pripísať jedinému (tomu zmutovanému) z celého komplexu génov.

Waddington však nezostal len pri kritike zjavných (hoci dlhé desaťročia hlavným prúdom evolučnej biológie ignorovaných) problémov génocentrického neo-darvinizmu čiže modernej syntézy, ale vypracoval aj vlastné riešenia vychádzajúce z kombinácie genetiky a vývinovej biológie. V prírodnom výbere rozlišoval medzi „normalizačnou selekciou“ a „stabilizačnou selekciou“ a ukázal, ako môžu tieto dva typy selekcie v súčasnosti pomerne rýchlo viesť k vzniku druhu, ktorý je prispôbený určitému prostrediu. Rozvinul pritom svoje dva základné evolučno-vývinové koncepty – kanalizovanie a genetickú asimiláciu⁸.

Pod pojmom kanalizovanie Waddington rozumel vnútornú vlastnosť vývinových trajektórií – ich schopnosť generovať štandardné fenotypy aj napriek miernym genetickým poruchám či výkyvom v podmienkach prostredia. Je to vlastne pufrovanie ontogenézy prostredníctvom epigenetických sietí, vďaka ktorému ani mutácie ani výkyvy v podmienkach prostredia väčšinou nezabránia genotypu v realizácii príslušného fenotypu (Waddington 1942). Kanalizovanie umožňuje, aby sa mutácia zabudovala do genotypu bez toho, aby sa prejavila vo fenotype. Ide teda o skrytú genetickú odchýlku pri zachovaní integrity diferencujúcej sa bunky. Vzniknutá genetická rozmanitosť sa potom môže prejavíť neskôr pri zmenách podmienok prostredia (ekologických faktorov) a napokon môže byť vyselektovaná. Waddingtonov koncept kanalizovania vývinu, t.j. koncept predurčených vývinových trajektórií, je aj súčasťou teórie saltatorickej ontogenézy (pozri 2.1) a nedávno ho potvrdila séria nezávislých experimentov (Gilbert 2000).

Genetická asimilácia je „proces, ktorým sa fenotypový znak, pôvodne vzniknutý iba ako odpoveď na vplyv prostredia, preberá prostredníctvom procesu selekcie do genotypu,“ (Waddington 1961). Výsledkom je, že tento fenotypový znak sa napokon vyskytuje aj pri absencii podnetu z vonkajšieho prostredia, ktorý ho vyvolal. Inými slovami, takýto fenotypový znak sa stáva nezávislým od pôvodného environmentálneho induktora (čiže od zmien v podmienkach prostredia), pretože je zafixovaný geneticky (obr. 12).

Gilbert (2003) upozorňuje, že aby mohla genetická asimilácia takto fungovať, musia byť splnené štyri predpoklady: 1) genóm musí mať schopnosť reagovať na environmentálne induktory; 2) indukovateľnosť musí byť prenesená z vonkajšieho induktora na vnútorný čiže embryonálny induktor; 3) v rámci populácie musí existovať skrytá variabilita, vďaka ktorej môže byť fyziologická indukcia prevzatá embryonálnou indukciou a 4) musí existovať selekcia fenotypu. Nedávne štúdie potvrdili všetky štyri predpoklady genetickej asimilácie, pokračuje Gilbert (2003), ba experimenty s drozofilami, počas ktorých boli vystavené tepelným šokom, demonštrovali dokonca aj to, že znaky vzniknuté na základe vonkajších podnetov prostredia sa môžu zabudovať do genómu a stať sa tak dedičné. Waddington (1953b, s. 198, *in* Gilbert 2003) na základe toho vyslovil záver, že len čo začneme uvažovať o ontogenéze ako o kybernetickom procese, ktorý zahŕňa stabilizáciu prostredníctvom spätnej väzby či iných mechanizmov, neprekonať medzery



medzi veľkými skupinami organizmov (ako vyššie spomínané rozdiely medzi rybami a obojživelníkmi či obojživelníkmi a plazmi), sú takmer nevyhnutnosťou.

Obr. 12. Kalozity na koži pštrosa, ktoré Waddingtona a Schmalhausena nezávislo od seba inšpirovali v myšlienke genetickej asimilácie. Kalozity sa vytvárajú cicavcom ako dôsledok trvalejšieho trenia (napríklad mozole na rukách). Vznikajú teda na základe podnetu z vonkajšieho prostredia. Pštrosy sa však s nimi už liahnu, a to na miestach, ktorými sa často dotýkajú zeme (označené šípkami). To znamená, že pštrosy ich majú fixované v genetickom kóde. Waddington (1942) o tom napísal: „Koža pštrosa pravdepodobne reagovala na tlak a trenie, tak ako u iných živočíchov, zhrubnutím. [...] Schopnosť reagovať na prostredie musí sama o sebe závisieť od génov [...] a tak nemusí byť ťažké, aby sa vyskytla génová mutácia, ktorá by modifikovala niektoré oblasti embrya tak, že preberie na seba funkciu vonkajšieho tlaku a v interakcii s pokožkou sa stala spúšťačom vývinu kalozít. Spracované podľa Gilberta (2006), prekreslené.

4.2 Zrod, „ontogenéza“ a perspektívy evo-devo

Scott F. Gilbert – jeden z popredných evolučných vývinových biológov súčasnosti – si pri úvahe o zrode evolučnej vývinovej biológie pomohol výstižnou metaforou o počatí a pôrode. Podľa Gilberta (2003) sa evo-devo ako nezávislá vedecká disciplína narodila v roku 2000, pretože vznikli dva vedecké časopisy zamerané na publikovanie výsledkov evolučnej vývinovej biológie a Spoločnosť pre integratívnu a porovnávaciu biológiu⁹ založila sekciu evolučnej vývinovej biológie. Počatie evo-devo možno potom datovať do roku 1977, v ktorom sa objavili tri významné publikácie, ktoré vydláždili cestu pre evolučnú vývinovú biológiu: kniha *Ontogenéza a fylogenéza (Ontogeny and Phylogeny)* od Stephena J. Goulda (1977), článok *Evolúcia príštipkárením (Evolution by tinkering)* od Françoisisa Jacoba (1977) a metodický odborný článok o sekvenovaní DNA od Maxama a Gilberta (1977).

Gilbertovu metaforu o pôrode evo-devo v roku 2000 treba samozrejme brať s rezervou, pretože už pred týmto rokom vyšli iné významné publikácie, ktoré sa zaoberali evo-devo celkom explicitne – napríklad *Evolučná vývinová biológia (Evolutionary Developmental Biology)* od Briana K. Halla, ktorá vyšla už v roku 1992 a v druhom prepracovanom a doplnenom vydaní v roku 1999.

Brian K. Hall (2003) upozorňuje pri hodnotení súčasného stavu evolučnej vývinovej biológie na nevyhnutnosť zamerať sa na emergentné procesy a javy (obr. 13). Evolučná vývinová biológia sa ako vedecká disciplína zaoberá okrem iného objavovaním a pochopením, akú úlohu zohrávajú zmeny vývinových mechanizmov v evolučnom pôvode rozličných aspektov fenotypu. Evo-devo otvára čiernu skrinku medzi genotypom a fenotypom, či presnejšie rieši otázky, ako vznikajú rozličné fenotypy a rozmanité životné prejavy organizmov z jedného genotypu. Dnes máme k dispozícii čoraz viac nových poznatkov aj o takých donedávna netušených vývinových mechanizmoch, akými sú napríklad prenos genomického riadenia z matky na zygotu, medzibunkové interakcie, cesty diferenciácie buniek a ich migrácie, embryonálna indukcia, funkčné interakcie na úrovni tkanív a orgánov či rast.

V rámci týchto emergentných procesov (obr. 13) génové siete a génové kaskády (genetické moduly) prepájajú genotyp s morfogenetickými jednotkami (bunkovými modulmi, napríklad zárodočnými vrstvami, embryonálnymi poliami či bunkovými zhlukmi), zatiaľ čo epigenetické procesy, napríklad embryonálne indukcie, interakcie medzi tkanivami a funkčné integrácie, prepájajú morfogenetické jednotky s fenotypom. Medzi evolučno-vývinové mechanizmy patria aj interakcie medzi jedincami rovnakého druhu, medzi jedincami rôznych druhov a medzi druhmi a ich biotickými a abiotickými faktormi. Tieto interakcie prepájajú ekologické spoločenstvá (Hall 2003).

V každom prípade treba zdôrazniť, že prvé štúdie evolučnej vývinovej biológie pochádzajú z viacerých prameňov – príspevky naplňajúce vznikajúcu biologickú disciplínu sa rodili predovšetkým v embryológii, vývinovej genetike, evolučnej biológii, ekológii, paleontológii, medicínskej embryológii a matematickom mode-

| jednotky procesu | báza evolučno-vývinových mechanizmov |
|-------------------------|--|
| genotyp | gény |
| genetické moduly | génové siete, génové kaskády |
| morfogenetické jednotky | zhluky buniek |
| epigenetické procesy | embryonálna indukcia, interakcie medzi tkanivami, funkčná integrácia |
| fenotyp | inter- a intraindividuálne/druhové a ekologické/ environmentálne interakcie |

Obr. 13. Emergentné jednotky a procesy medzi genotypom a fenotypom, a bázy evolučno-vývinových mechanizmov, ktoré v rámci nich fungujú. Jednotky evolučno-vývinových mechanizmov, ako napríklad génové siete a kaskády, prechádzajú z jednej hierarchickej úrovne do druhej. Spracované podľa Halla (2003).

lovaní. Evolučná vývinová biológia v súčasnosti patrí medzi najdynamickejšie sa vyvíjajúce vedecké disciplíny. Gilbert (2003) zhrnul posledný vývoj evo-devo takto: „Vývinová biológia zažíva dvojnásobnú revolúciu. Prvá fáza tejto revolúcie sa začala v 70. rokoch 20. storočia, keď vývinová biológia začala využívať na vysvetľovanie mechanizmov, pomocou ktorých genetické inštrukcie špecifikujú fenotypy zložené z rozličných typov buniek a orgánov, technológie rekombinácie DNA. Takto posilnená veda identifikovala faktory transkripcie, parakrinné faktory a signálne transdukčné kaskády, ktoré sú súčasťou dvoch základných procesov vývinovej biológie – diferenciácie a indukcie. Táto fáza revolúcie stále trvá a patrí medzi veľké projekty vývinovej biológie. Druhá fáza revolúcie sa začala približne v tom istom čase, no vyvíjala sa pomalšie. Vývinová biológia sa rozhľadla smerom k iným disciplinám a súčasne s uplatňovaním rekombinačných techník i ešte novších technológií (bioinformatiky a genomiky) vstúpila do oblastí, ktoré predtým zanedbávala: do evolúcie, ekológie a medicíny. Tak sa stalo, že tieto oblasti sa nielenže vrátili späť do vývinových štúdií, ale dnes vytvárajú vlastnú sieť – ekológia, biomedicína a evolučná biológia sa dnes integrujú prostredníctvom vývinovej biológie. Presnejšie, integrujú sa prostredníctvom evolučnej vývinovej biológie (evo-devo). Ak bude táto integrácia sláviť úspech, bude znamenať revolúciu v našom spôsobe myslenia o pôvode biodiverzity“.

Evolučná vývinová biológia už pomaly, ale isto nahrádza génocentrickú „modernú syntézu“, ktorá kraľovala v evolučnej biológii po väčšinu 20. storočia. Evo-devo predstavuje novú a robustnejšiu evolučnú syntézu, ktorá vysvetľuje nielen mikroevolučné¹⁰, ale aj makroevolučné udalosti. Dôraz kladie okrem iného aj na tri morfológické oblasti, ktoré moderná syntéza marginalizuje: embryológiu, makroevolučnú a homológiu. Základy novej evo-devo syntézy pritom pochádzajú z vývinovej genetiky a z dôkladnejšieho štúdia fosílnych záznamov. Veľký prínos pre poznanie biologických procesov predstavuje najmä skutočnosť, že evo-devo sa pri riešení makroevolučných problémov neopiera o populačnú genetiku, pretože makroevolúcia ani nie je pomocou populačnej genetiky riešiteľná. Naopak, za rozhodujúce elementy pri formovaní vyšších taxónov považuje vývinové aktivity génov spojené s rastom a diferenciáciou buniek (Gilbert *et al.* 1996).

Dnes už vieme, že vývin mnohobunkových organizmov je riadený komplexnými a vysoko usporiadanými interakciami génových prepojení, ktoré majú na starosti diferenciáciu buniek a morfogenézu (obr. 14). Rovnako vieme, že pri regulácii expresie génov majú rozhodujúcu úlohu epigenetické modifikácie štruktúry chromatinu. A čo je najdôležitejšie, vieme aj to, že epigenetické prejavy sú reverzibilné, dedičné a reagujú na široké spektrum vonkajších podnetov (Khochbin a Nonchev 2009). Všetky tieto nové poznatky z oblasti vývinovej biológie znamenajú skutočný prevrat aj v evolučnej biológii: pre neodarvinizmus a jeho modernú syntézu prenechávajú len malý priestor – môžu slúžiť len na vysvetľovanie mikroevolučných procesov – a tak je čoraz jasnejšie, že ešte donedáv-

| hierarchická úroveň | mechanizmus |
|---------------------|--|
| gén | regulácia, prepájanie sietí, interakcie, veľkosť genómu, epigenetické procesy (metylácia, imprinting, inaktivácia chromozómov) |
| bunka | delenie, migrácie, zhukovanie, diferenciácia, interakcie, morfogéza, embryonálna indukcia |
| tkanivo, orgán | modularita, segmentovanie, embryonálne indukcie, epitelo-mezenchýmové interakcie, rast |
| organizmus | ontogenetické trajektórie, genetická asimilácia, fenotypová plasticita, polymorfizmus, funkčná morfológia |

Obr. 14. Príklad evolučných vývinových mechanizmov na rôznych stupňoch biologickej hierarchie. Niektoré mechanizmy, napríklad heterochónia alebo z nej odvodená heterotopia, môžu fungovať na viacerých hierarchických úrovniach (pozri tiež 6.2). Spracované podľa Halla (2003).

na mainstreamový génocentrizmus bude zohrávať v evolučnej biológii čoraz menšiu úlohu. Veľmi výstižne to charakterizoval Scott Gilbert, keď skonštatoval, „moderná syntéza je dobrá na modelovanie prežívania najzdatnejších, nie však na modelovanie ich príchodu“ (Whitfield 2008).

5

EPIGENÉZA

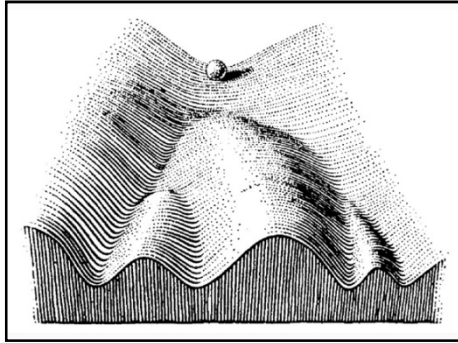
A EPIGENETICIZMUS

Moderná biológia vníma ontogenézu mnohobunkových organizmov ako proces s modulárnou štruktúrou a hierarchickým usporiadaním. Z toho vyplývajú veľmi závažné implikácie pre náš prístup pri skúmaní vývinových procesov, pretože hierarchická povaha ontogenézy i evolúcie si vyžaduje štúdium emergentných vlastností, ktoré sa nedajú vysvetliť z nižšej (alebo vyššej) hierarchickej úrovne (Robert 2004). Väčšina vývinových biológov sa zhoduje v názore, že ak chceme pochopiť ontogenetické procesy, musíme sa zamerať na interakcie medzi genotypom a vyvíjajúcim sa fenotypom, čo zvyrazňuje význam epigenézy a epigenetiky. Osobitný význam má pritom skúmanie epigenetických interakcií v rámci modulov (pozri tiež obr. 1 a 3), ale aj medzi modulmi počas morfogénzy.⁶

5.1 Epigeneticizmus vs. génocentrizmus

Z epigeneticizmu sa v prvom desaťročí 21. storočia stal mimoriadne vplyvný prúd evolučnej vývinovej biológie. Treba ale zdôrazniť, že epigeneticizmus resp. epigenetika nie je to isté, čo epigenéza. Dokonca aj samotný termín epigenetika (v angl. epigenetics) môže mať pre rôznych vedcov rozdielny význam. Molekulárni biológovia si pod pojmom epigenetika predstavujú predovšetkým štúdium mitoticky alebo meioticky dedičných zmien vo fungovaní génov, ktoré nemožno vysvetliť zmenami v sekvencii DNA. Podľa nich epigenetika zahŕňa metyláciu DNA a modifikáciu histónov, zatiaľ čo funkční morfológovia vnímajú epigenetiku ako celú sériu interakcií medzi bunkami a bunkovými produktmi, ktorá vyúsťuje do morfogénzy a diferenciácie. Blížšie k pôvodnému významu pojmu epigenetika, ktorý zaviedol Conrad H. Waddington v roku 1942, však majú morfológovia a nie molekulárni biológovia, pretože Waddingtonov pojem sa týka ústredného javu vo vývinovej biológii – epigenézy (Haig 2004).

Epigenéza je proces, prostredníctvom ktorého sa realizuje ontogenéza. Odohráva sa mimo genetického kódu a výstavba nijakého mnohobunkového organizmu nie je bez nej možná. Viacerí významní vedci sa dnes domnievajú, že epigenéza zohráva jednu z rozhodujúcich úloh aj v evolúcii. Ucelenú predstavu o tom, ako môže epigenéza ovplyvňovať evolúciu, priniesol Eugen K. Balon (2004). Jeho teória vychádza zo známeho modelu epigenetickej krajiny Conrada H. Wadding-



Obr. 15. Waddingtonov model epigenetickej krajiny zobrazujúci možné cesty diferenciácie kmeňovej bunky, čiže možnosti, na aký typ bunky sa premení, do akého tkaniva – napríklad svalového, nervového, kostného atď. – sa začlení. Prekreslené podľa originálu v publikácii Waddington, C. H. (1940): *Organisers & genes*. Cambridge: Cambridge University Press.

tona (1940). Tento model zobrazuje viacero možností guľôčky pohybujúcej sa po členitom rozvetvenom povrchu (obr. 15). Slávny Waddingtonov model je metaforou osudu bunky v priebehu ontogenézy. Zobrazuje možné cesty diferenciácie kmeňovej bunky, čiže možnosti, na aký typ bunky sa premení, do akého tkaniva – napríklad svalového, nervového, kostného atď. – sa začlení. Bunka prechádza rozmanitými trajektóriami (predstavujú ich typy génových aktivít), pričom vnútrobunkové alebo mimobunkové signály (zvnútra organizmu alebo tiež z vonkajšieho prostredia) v mieste vetvenia trajektórií usmerňujú bunku do určitých ďalších trajektórií, a to tak, že zapínajú, resp. vypínajú odlišné gény.

Balon z tohto modelu brilantne odvodzuje priebeh ontogenézy mnohobunkových organizmov a odtiaľ je už len krôčik k zmenám na úrovni evolúcie, pretože akákoľvek fenotypová evolučná zmena sa môže odohrať výlučne počas ranej ontogenézy. Balonova teória alternatívnych ontogenéz a evolúcie čiže teória alprehostu¹¹ stavia na poznaní, že budovanie dospelého jedinca každého mnohobunkového organizmu (t. j. jeho ontogenéza) si vyžaduje dva zdroje informácií: genetický a epigenetický. Genetický zdroj pochádza z genotypu, ktorý poskytuje vyvíjajúcemu sa organizmu programovú informáciu, kým epigenetický zdroj zabezpečuje zasa fenotyp, ktorý dodáva tomu istému vyvíjajúcemu sa jedincovi vývinovú informáciu. Vývinová informácia je presne to, čo spomína Waddington – signály z prostredia, ktoré v mieste vetvenia umerňujú bunku do jednej z dvoch dráh.

Pritom platí, že oba tieto zdroje informácií sú zároveň aj zdrojmi variability (t. j. odchýlok), ktorá vstupuje do procesu ontogenézy pri každom prechode z jedného vývinového intervalu (modulu) do ďalšieho. V dôsledku toho sa môžu ontogenézy a životné prejavy každej populácie či druhu posúvať z generácie na generáciu sem a tam pozdĺž kontinua od najgeneralizovanejšej (altriciálnej) po najšpecializovanejšiu (prekociálnu) formu. „Epigenéza je mechanizmus ontogenéz, ktorý v každej generácii vytvára alternatívne odchýlky, umožňujúce organizmom prežívať v meniacich sa prostrediach, a to buď podobe altriciálnej alebo prekociálnej formy“ (Balon 2004).

Až donedávna sa biológovia domnievali (a mnohí sa domnievajú ešte aj dnes), že tieto dva zdroje informácií nie sú rovnocenné. Primárna úloha sa často prisudzuje génom, zatiaľ čo úlohu prostredia (tu máme na mysli nie len vonkajšie prostredie, ale aj prostredie vnútrobunkové) mnohí považujú za druhoradú. Inými slovami predpokladajú, že prostredie iba aktivuje gény, aby vytvorili fenotyp z toho, čo je už latentne uložené v genotype. Nedávne objavy však odhalili, že vývinové procesy sú oveľa zložitejšie a že gény samy o sebe neobsahujú dostatok informácií na vybudovanie fenotypu mnohobunkového organizmu. Úspešné sformovanie definitívneho fenotypu si totiž vyžaduje interakcie, ktoré sa neobmedzujú len na aktiváciu génov, ale zahŕňajú pozitívne i negatívne spätnoväzobné slučky, a to na rozmanitých úrovniach hierarchického usporiadania hmoty (Robert 2004).

Široko a hlboko zakorenený názor, že DNA je štruktúra, ktorá ako taká obsahuje preddefinovaný genetický program, ktorý riadi vývin organizmu, je dnes už prekonaný a zjavne nesprávny. Bez mimoriadne zložitého a štruktúrovaného vnútrobunkového prostredia, ktoré samo o sebe nie je zostavované DNA, je molekula DNA v skutočnosti inertná, relatívne málo štruktúrovaná, nefunkčná – a preto z ontogenetického hľadiska nevýznamná. Najvýstižnejšie to vyjadril Lewontin (2000): „DNA je mŕtva molekula, jedna z najmenej reagujúcich, chemicky inertných molekúl na svete – nielen, že sa nedokáže sama kopírovať – ona nedokáže sama urobiť nič“. Štruktúra i funkcia génov (ich úloha v ontogenéze) teda vychádza z priestorových a časových aspektov stavu bunkového organizmu. Na druhej strane, takto vyprodukované gény pomáhajú regulovať ontogenetické procesy – sú časťami nelineárnych spätnoväzobných slučiek a sietí, ktoré generujú vyvíjajúci sa organizmus a súčasne sú ním generované. Z uvedeného vyplýva, že často prezentovaný názor o prioritě génov je neudržateľný (Robert 2004).

Inými slovami, komplexná programová informácia pre vývin organizmu (t. j. informácia pre celú jeho ontogenézu, nie pre jeho jednotlivé znaky – napríklad farbu očí) jednoducho nie je uložená v DNA, ale tvorí sa vždy *de novo*, a to v priamej súčinnosti s trojrozmernou štruktúrou bunky. Zatiaľ čo genóm pochádza z informácií zaznamenaných v podobe „pamäte“, v ktorej sú uložené podmienky prostredia z minulosti, ontogenézy predkov a ich genetické asimilácie, fenotyp sa tvorí interakciou tejto pamäte s podmienkami prostredia v súčasnosti.

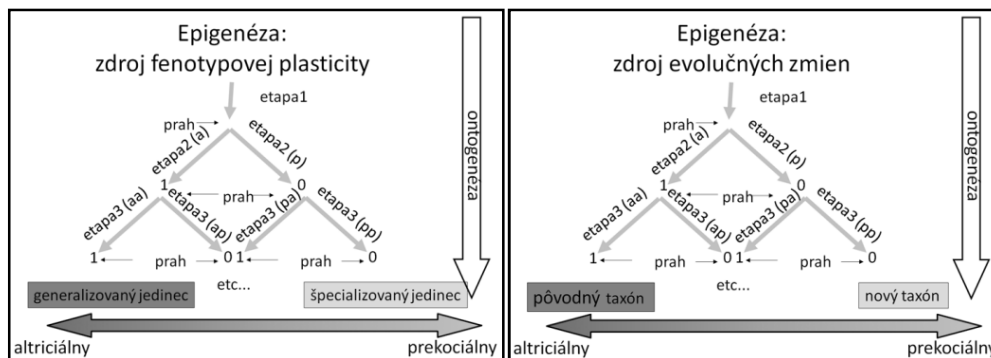
Genóm biologického druhu, resp. genotyp jedinca, obsahuje podrobný návod, aký druh organizmu (a v základných rysoch aj aké vlastnosti jedinca) sa má počas ontogenézy vybudovať, zatiaľ čo vývinová informácia poskytuje jedincovi spätnú väzbu, a to na základe interakcií medzi vyvíjajúcimi sa štruktúrami, ako aj na základe interakcií organizmu s vonkajším prostredím. Vďaka tejto spätnej väzbe vzniká komplexný program (niečo ako autoreplikačný „softvér“), ktorý dokáže priebeh ontogenézy korigovať a usmerňovať ju tak, aby sa výsledkom celého vývinového procesu stal životaschopný jedinec a súčasne, aby tento

jedinec bol životaschopný vo všetkých etapách svojej ontogenézy. Podľa Balonovej teórie alprehostu fungujú živé systémy na podobnom princípe ako počítače – na princípe bifurkácie.¹¹

5.2 Alternatívne ontogenézy a fenotypová plasticita

Teória alternatívnych ontogenéz (Balon 2004) nadväzuje na teóriu saltatorickej ontogenézy (Balon 1979, 1990). V zmysle teórie alternatívnych ontogenéz možno vývin mnohobunkových organizmov prirovnať k fungovaniu dnešných osobných počítačov. Každá operácia počítača je založená na sérii krokov, pri ktorých vždy ide o výber z dvoch možností (0 alebo 1). To isté platí v krátkodobom meradle pre ontogenézu (život jedinca) a v dlhodobom aj pre evolúciu (život na Zemi). Všetky organizmy sa vyznačujú potenciálom reagovať počas svojej ontogenézy na podnety vnútorného a vonkajšieho prostredia dvoma spôsobmi – „0“ alebo „1“ (obr. 16). Vďaka tomu môžu vznikáť jednak rozličné formy (jedince) toho istého druhu a jednak rozličné formy organizmov (druhy). Tento koncept nadobúda zreteľné kontúry najmä v súvislosti s teóriou saltatorickej ontogenézy, ktorá vníma individuálny vývin mnohobunkového fenotypu ako sekvenciu stabilizovaných stavov (čiže modulov).

Už vieme, že v zmysle tejto teórie prebieha počas stabilizovaných stavov (vývinových etáp) diferenciácia buniek a tkanív, ako aj rast štruktúr (orgánov), pričom ich vývin predstavuje prípravu na nasledujúci, špecializovanejší stabilizovaný stav čiže vývinovú etapu (pozri 2.1). Keď je organizmus pripravený na novú alebo doplnujúcu integratívnu akciu, rýchlo prejde prostredníctvom má-



Obr. 16. Základné črty definitívneho fenotypu sú predurčené (determinované) génmi, no potenciálne trajektórie, akými ho jedinec môže dosiahnuť, sú veľmi rozmanité a ich počet je daný počtom epigeneticky ovládaných bifurkácií. Vľavo rozrôžňovanie generalizovaných, resp. špecializovaných foriem (jedincov) v rámci populácie, vpravo hypotetický model speciácie vychádzajúci z teórie alternatívnych ontogenéz a evolúcie (Balon 2004).

lo stabilného, ale krátko trvajúceho intervalu (prahu) do nového stabilizovaného stavu. Posun do tejto nasledujúcej vývinovej etapy je však možný výlučne cez bifurkáciu dvoch možností („0 alebo 1“), ktoré predstavujú buď altriciálnu (generalizovanejšiu), alebo prekociálnu (špecializovanejšiu) trajektóriu ďalšieho vývinu. Dôležité pritom je, že takýto posun k tej či onej vývinovej trajektórii počas prechodu z jednej vývinovej etapy do druhej (napríklad z E1 do E2), nemusí mať nijaký vplyv na posuny, ktoré budú nasledovať pri ďalších prechodoch z jednej etapy do ďalšej (t.j. z E2 do E3, z E3 do E4, atď.). Inými slovami, po bifurkácii s altriciálnym nasmerovaním môže nasledovať bifurkácia s prekociálnym nasmerovaním a naopak. Tento princíp dodáva živej hmote, presnejšie mnohobunkovému organizmom, obdivuhodnú flexibilitu, ktorá je nevyhnutná na prispôbovanie sa v čase podmienkam prostredia, ktoré sú už zo svojej podstaty predpovedateľne len s istou mierou neistoty, pretože ide o javy, ktoré sa odohrajú v budúcnosti.

Podnet, ktorý ovplyvňuje, ktorou z dvoch možných alternatívnych trajektórií sa posun v ontogenéze napokon uskutoční, vychádza z vonkajšieho alebo vnútorného prostredia (vrátane vnútrobunkového prostredia a vrátane génov) vyvíjajúceho sa organizmu. To znamená, že mnohobunkové organizmy nie sú iba čírymi produktmi epigeneticky spúšťaných preformovaných genetických programov. Ontogenézu tak nemožno redukovať na diferenciačnú expresiu génov. Ontogenéza je tvorivý proces, ktorý je nelineárny a emergentne epigenetický (Robert 2004).

Preto, keď sa dva geneticky identické jedince vyvíjajú v rozdielnych prostrediach, vytvoria napokon dva rozdielne fenotypy. Ich vývin bol ovplyvnený prostrediami, v ktorých sa vyvíjali, a tak kanalizovaný cez bifurkácie do rozdielnych vývinových trajektórií. Na úrovni populácie potom rozličné vývinové trajektórie rôznych jedincov vedú k širokej škále rozmanitých fenotypov. Táto rozmanitosť, ako celok, predstavuje diskkrétne kontinuum s extrémne generalizovanými formami (fenotypmi) na jednom konci a extrémne špecializovanými formami (fenotypmi) na konci druhom (pozri tiež obr. 16).

Pochopiteľne, takéto vnútrodrohové rozdiely medzi generalizovanými (altriciálnymi) a špecializovanými (prekociálnymi) formami – pokiaľ neberieme spomínané extrémne formy na oboch koncoch kontinua – bývajú zvyčajne veľmi malé. Aj tieto na pohľad nepatrné rozdiely však majú pre krátkodobú i dlhodobú existenciu života doslova esenciálny význam. Ontogenéza mnohobunkovcov je mimoriadne zložitý proces, ktorý poskytuje organizmom enormný potenciál na generovanie rozmanitých fenotypov – je to ich emergentná vlastnosť nevyhnutná pre zabezpečenie prežitia druhov v rozmanitých či nestabilných prostrediach a umožňuje im aj zakladať a etablovať životaschopné populácie v neznámom prostredí, čo sa výrazne prejavuje v jednom z najvážnejších environmentálnych problémoch súčasnosti – v biologických inváziách (Balážová-Ľavrinčíková a Kováč 2007).

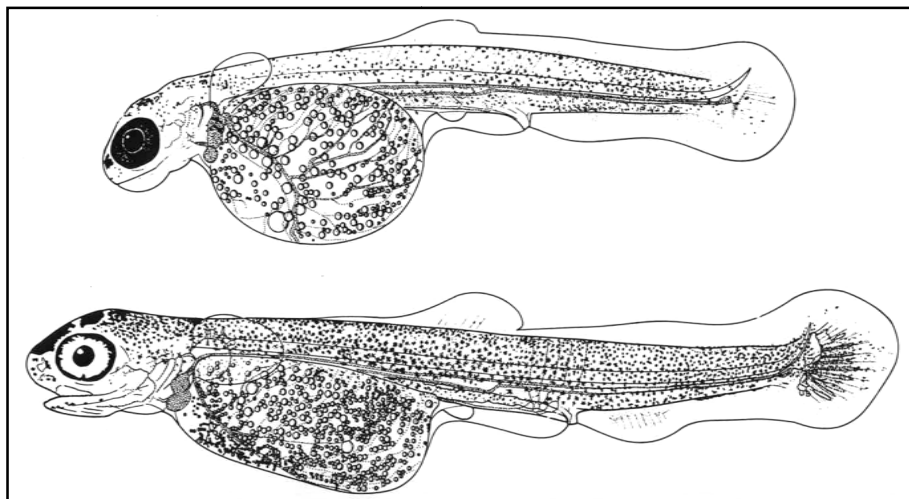
Fenotypová plasticita mnohobunkových organizmov sa tak ukazuje ako funkcia epigenetických mechanizmov, ktoré sa v rámci populácie i medzi populáciami prejavujú vytváraním altriciálnych aj prekociálnych foriem súčasne. V časovej škále viacerých generácií môžu rozdielne ontogenetické trajektórie (od generalizovaných po špecializované) v závislosti od daných podmienok prostredia alebo následkom izolácie vyústiť do vytvorenia nového taxónu (Balon 2004, pozri tiež obr. 16).

5.3 Príklady alternatívnych ontogenéz a fenotypovej plasticity

Medzi organizmy, na ktorých bol fenomén alternatívnych ontogenéz preskúmaný najdetailnejšie, patria ryby. Experimentálne porovnávacie štúdie raného vývinu sivoňov (lososovité ryby rodu *Salvelinus*) preukázali, že samice produkujú vajíčka s rozličným priemerom a hustotou žltka. Z menších vajíčok sa vyvíjalo generalizovanejšie (t.j. altriciálne) potomstvo, kým z väčších vajíčok špecializovanejšie (t.j. prekociálne) potomstvo, a to aj napriek tomu, že podmienky, v ktorých prebiehal raný vývin, boli pre všetky vzorky identické. Ak však boli menšie vajíčka inkubované v dvoch rozdielnych teplotných režimoch, potomstvo z teplejšieho prostredia bolo špecializovanejšie ako potomstvo z prostredia chladnejšieho (obr. 17). Rozhodujúcim ekologickým faktorom a epigenetickým podnetom, čiže vývinovou informáciou pre ontogenézu, teda bola v tomto prípade teplota vody. Opísané laboratórne experimenty, podporujúce teóriu alternatívnych ontogenéz, boli následne overené v teréne.

Modelovými organizmami, na ktorých sa teória alternatívnych ontogenéz verifikovala, boli dva blízko príbuzné severoamerické kaprozúbkotvaré druhy rýb – *Lucania goodei* a *Lucania parva* – ktoré žijú vo veľmi rozdielnych prostrediach. *L. goodei* obýva potok so stálymi podmienkami a veľmi miernymi dennými či sezónnymi výkyvmi, zatiaľ čo *L. parva* sa musí vysporiadať s veľmi nestálymi a nepredvídateľnými podmienkami, ako sú striedavé prívally morskej a sladkej vody, veľké denné a sezónne výkyvy v teplote vody a obsahu rozpusteného kyslíka. Napriek tomu, že vzdialenosť medzi týmito dvoma populáciami neprevyšuje 10 km, zistilo sa, že *L. goodei* sa vyznačuje špecializovanejšími životnými prejavmi ako *L. parva*. Samice *L. goodei* produkujú menej vajíčok s preukazne vyšším obsahom žltka, ich potomstvo sa vyvíja rýchlejšie a definitívny fenotyp dosahuje v skoršom veku ako potomstvo *L. parva*. Všetky tieto rozdiely sa zjavne zhodovali s predpovedanými rozdielmi, spôsobenými epigenetickými procesmi, ktoré napokon zrejme viedli k druhovej divergencii z pôvodne spoločného predka (Balon 2004).

Ďalší príklad podporujúci teóriu alternatívnych ontogenéz pochádza paradoxne z nežiaduceho globálneho javu s pomerne krátkou históriou – z biologických invázií. Napriek závažným negatívnym dosahom, ktoré so sebou biologické invá-



Obr. 17. Embryá sivoňa *Salvelinus alpinus oquassa* pochádzajúce od tých istých rodičov. Jedinec na hornom obrázku bol inkubovaný pri teplote 9,5°C, kým jedinec na spodnom obrázku pri teplote 4,4°C. Jedinec inkubovaný pri vyššej teplote sa vyľahol skôr a tesne po vyľahnutí meral 15,9 mm, jedinec inkubovaný pri nižšej teplote sa vyľahol neskôr a bezprostredne po vyľahnutí meral 19,8 mm. Prekreslené podľa originálu v publikácii Balon, E. K. (1980): *Early ontogeny of the North American landlocked arctic charr sunapee, Salvelinus (Salvelinus) alpinus oquassa*, s. 568-606. In: E. K. Balon (ed.): *Charrs: Salmonid Fishes of the Genus Salvelinus. Perspectives in Vertebrate Science 1*, Dr W. Junk Publishers, The Hague.

zie často prinášajú, možno z nich aj vyťažiť, napríklad pri prehľbovaní poznania biologických procesov vrátane evolúcie. Invadované biotopy či ekosystémy totiž predstavujú prírodné laboratória *in situ*. Medzi takéto ekosystémy, využívané ako prírodné laboratória, dnes patrí aj slovenský úsek Dunaja. V posledných desaťročiach do stredného, ale aj horného toku Dunaja preniklo množstvo rozličných druhov invázných organizmov vrátane rýb. Jedným z invázných druhov rýb je býčko čierouústy (*Neogobius melanostomus*)¹².

Porovnávacia štúdia zameraná na životné prejavy pôvodných a nepôvodných (európskych i amerických) populácií býčka čierouústeho odhalila, že tento druh sa vyznačuje vysokou flexibilitou svojich biologických parametrov, ktorá pramení v jeho schopnosti generovať alternatívne ontogenézy: rovnaký posun od vysoko špecializovaných (prekociálnych) životných prejavov pôvodných populácií býčka smerom ku generalizovanejším, čiže altriciálnejším (predovšetkým ranejšie dospievanie pri menšej telesnej veľkosti) prejavom invázných populácií sa prejavil nezávislo na dvoch svetadieloch – v Európe i Severnej Amerike (Balážová-Lavrinčíková a Kováč 2007). Ešte výraznejšie sa takýto posun prejavil u býčka hlavatého (*Neogobius kessleri*), ktorý je blízkym príbuzným býčka čierouústeho.

Samice invázybných populácií z Dunaja nielenže dozrievajú skôr a pri menšej telesnej veľkosti ako samice z pôvodných populácií, ale navyše aj produkujú väčšie množstvo menších vajíčok.

Uvedené poznatky o sivoňoch, rybách rodu *Lucania* aj invázybných býčkoch nadväzujú na podobné zistenia z biológie cicavcov – už v 70. rokoch minulého storočia objavené pri výskume chovu ovce hruborohej (*Ovis canadensis*). Geist (1978) zistil medzi zvieratami dva fenotypové extrémny s výrazne rozdielnymi telesnými proporciami vrátane proporcií lebky. Neskôr prišiel na to, že tieto rozdiely boli spôsobené rozdielnymi podmienkami, v akých zvieratá žili. V tomto prípade išlo konkrétne o výrazné rozdiely v dostupnosti potravy. Jedince žijúce v podmienkach chudobných na potravu vytvárali udržiavací fenotyp, čiže altriciálnu formu, kým jedince z oblastí bohatých na potravu vytvárali disperzný fenotyp, ktorý zodpovedal prekociálnej forme.

Ukázalo sa, že rozdielne fenotypy boli výsledkom pôsobenia epigenetických mechanizmov, pričom sa odohral nasledujúci scenár. Disperzia populácie smeruje prioritne do neobsadených biotopov, ktoré sú bohaté na potravu. Jedince, ktoré sa tam dostanú, konzumujú najlepšie stravitelnú potravu, ktorá je v prípade ovci bohatá na bielkoviny. Obsah bielkovín slúži ako epigenetický signál pre vyvíjajúce sa embryá. Následné epigenetické procesy vplyvajú na ich nervovú sústavu, a to tak, že lepšie tolerujú negatívne stimuly (vyvolávajúce strach či bolesť), pričom vyššie sa posúva aj ich prah vnímania pozitívnych stimulov. Vyvíjajúce sa jedince sú prakticky imúnne voči bolesti a strachu, no súčasne sú aj „hladné“ po pozitívnych stimuloch. Po narodení sa z nich vyvinú silné a aktívne jedince s vynikajúcim imunitným systémom, ktorý je v nepretrajnom pohybe za výživnou potravou. Keďže potravné zdroje sú hojné, nesúťažia o potravu, ale o reprodukčného partnera. Vďaka hojnosti zdrojov neplatia za svoje chyby zníženou reprodukčnou hodnotou, a tak nemajú obavy vyhľadávať a poznávať nové prostredie. Sú „inovátormi“, a zvyšujú tak šance populácie, že sa bude šíriť do nových oblastí a realizujú jej disperziu. Naproti tomu z jedincov vyvíjajúcich sa v chudobných podmienkach sa stávajú „imitátori“, ktorí tesne nasledujú kroky svojich rodičov a svojim opatrným správaním zabezpečujú udržanie populácie (Geist 1978).

Poznatky získané pri výskume biologických invázií rýb¹³ sa teda v základných princípoch zhodujú s uvedenými poznatkami z biológie oviec hruborohých (i ďalších cicavcov; Geist 1978) a možno ich zhrnúť do nasledujúcich záverov: ak sú podmienky prostredia stabilné (v prípade býčkov možno z evolučného hľadiska za stabilné považovať podmienky v ich pôvodnom areáli), ich ontogenézy produkujú špecializované (prekociálne) formy, ak sa však podmienky zmenia a sú nepriaznivé alebo nepredvídateľné (čo je prípad neznámeho prostredia invadovaných oblastí), nastane posun smerom ku generalizovanejším (altriciálnejším) alternatívam. Prekociálne formy sa vyznačujú alokáciou zdrojov do somatického rastu, a preto sú zvýhodnené pri šírení populácie, kým altriciálne formy alokujú zdroje väčšmi do reprodukcie, a tak zabezpečujú udržanie populácie (Kováč 2009).

6 ONTOGENÉZA A EVOLÚCIA

6.1. Fenotypová plasticita, (non)gradualizmus a evolúcia

Teória alternatívnych ontogenéz má implikácie aj pre poznávanie evolučných procesov. Ako už bolo spomenuté, v časovej škále mnohých generácií môžu rozdielne ontogenetické trajektórie (od generalizovaných po špecializované) v závislosti od daných podmienok prostredia alebo následkom izolácie vyústiť do vytvorenia nového taxónu. Teória alternatívnych ontogenéz však prináša predikciu, že evolučné procesy priamo spojené so vznikom nových druhov (t. j. speciácia) prebiehajú rýchlo, a nie postupne. Tým sa táto teória odkláňa od tradičného hlavného prúdu evolučného myslenia – neodarvinizmu – a predstavuje tak inšpirujúcu alternatívu. Treba ešte dodať, že myšlienka negradualistického ponímania evolúcie nie je ani nová, ani osamotená.

Najznámejším konceptom rýchlej (hoci nie skokovitej) evolúcie je nepochybne veľmi často diskutovaná teória prerušovanej rovnováhy vyvinutá Nilesom Eldredgeom a Stephenom J. Gouldom (1972). Ústrednou myšlienkou teórie prerušovanej rovnováhy je tvrdenie, že v doterajšej evolúcii možno rozoznať dlhé obdobia s pomerne malými zmenami (v originálnom znení „*stasis*“¹⁴), ktoré sú prerušované príležitostnými krátkymi explóziami rýchlej evolúcie, počas ktorých sa objavujú nové druhy. Inými slovami „evolučná fyletická rovnováha medzi organizmami a ich prostredím je kontinuálna, alebo takmer kontinuálna, ale centrálny bod tejto rovnováhy sa môže posunúť a zvyčajne sa aj posúva“ (Eldredge a Gould 1972). Teória prerušovanej rovnováhy pôvodne vznikla na základe preskúmania fosílnych záznamov a hneď sa stala predmetom sporov medzi paleontológmi a inými evolučnými biológmi, predovšetkým populačnými genetikmi. Po desaťročiach kritiky sa však nedávno objavila nečakaná podpora pre túto teóriu priamo z prostredia molekulárnej biológie (Pagel *et al.* 2006). Ak sa prípady rýchlej evolúcie dlho považovali skôr za výnimku než sa bežný jav, Pagelova štúdia naznačuje, že až 22 percent významných zmien na úrovni DNA možno prisúdiť prerušovanej evolúcii, kým zvyšok sa akumuloval na základe graduálnej divergencie. Ukazuje sa teda, že „epizódy s prerušovanou evolúciou môžu zohrávať v podnecovaní evolučnej divergencie väčšiu úlohu, akú sme jej doteraz priznávali“ (Pagel *et al.* 2006).

Teória prerušovanej rovnováhy je dnes v každom prípade široko uznávaným modelom evolučných zmien, ktoré do značnej miery závisia od podmienok prostredia, čiže od nastavenia ekologických faktorov (Gould 2002), čo platí aj pre vývinovú plasticitu. Najnovšie poznatky z vývinovej biológie čoraz častejšie

prinášajú podporu pre poznanie, že ontogenetické procesy sú zodpovedné nielen za fenotypovú plasticitu, ale môžu zohrávať aj významnú úlohu v evolúcii. „Prejavy vývinovej plasticity často veľmi dobre korešpondujú s hlavnými prejavmi evolučných zmien. Podporuje to názor, že lídrom evolučnej parády nie je genóm, ale flexibilný fenotyp – a to je silný argument v prospech viacúrovňového prístupu pri našom úsilí pochopiť makroevolučné zmeny“ (West-Eberhard 2003).

6.2. Ontogenéza, heterochrónia a evolúcia

V časti o ontogenéze sme sa oboznámili aj s teóriou o synchronii a heterochrónii v ontogenéze (pozri 2.2), ktorá zdôrazňuje, že jedným z najrozhodujúcejších faktorov je pri vývinových procesoch aj načasovanie jednotlivých vývinových udalostí. V tejto časti si ozrejmime, ako heterochrónia vplýva na evolučné procesy a ako jej pôsobenie spája ontogenézu a evolúciu, resp. aký význam má pre evolučnú vývinovú biológiu.

Jedným z problémov, ktorým musí vo fyzike čeliť klasická aj kvantová mechanika, je, že čas ako taký nie je spojený s nijakým pozorovaným systémom. Naopak, čas meriame vonkajšími hodinami, ktoré nie sú súčasťou skúmaného systému, čo nám môže pri skúmaní prírodných javov spôsobovať rozmanité ťažkosti (Kauffman a Smolin 1997). Aby sme sa im vyhli aspoň na začiatku teoretických úvah, môžeme si položiť otázku, či individuálne organizmy ako živé systémy závisia výlučne od absolútneho času, alebo či majú aj (iba?) svoj vlastný čas. Nedávne výskumy bunkových cyklov, cytoplazmatických oscilátorov, somitov a ďalších štruktúr naznačili, že vývinové procesy prebiehajúce v organizmoch sa riadia skôr vlastným časovaním ako absolútnym časom (Johnson a Day 2000, Dale a Pourquié 2000). Nasledujúce úvahy teda vychádzajú z predpokladu, že organizmy sa pri svojej ontogenéze riadia vlastným časom, hoci nebudú ignorovať ani čas absolútny.

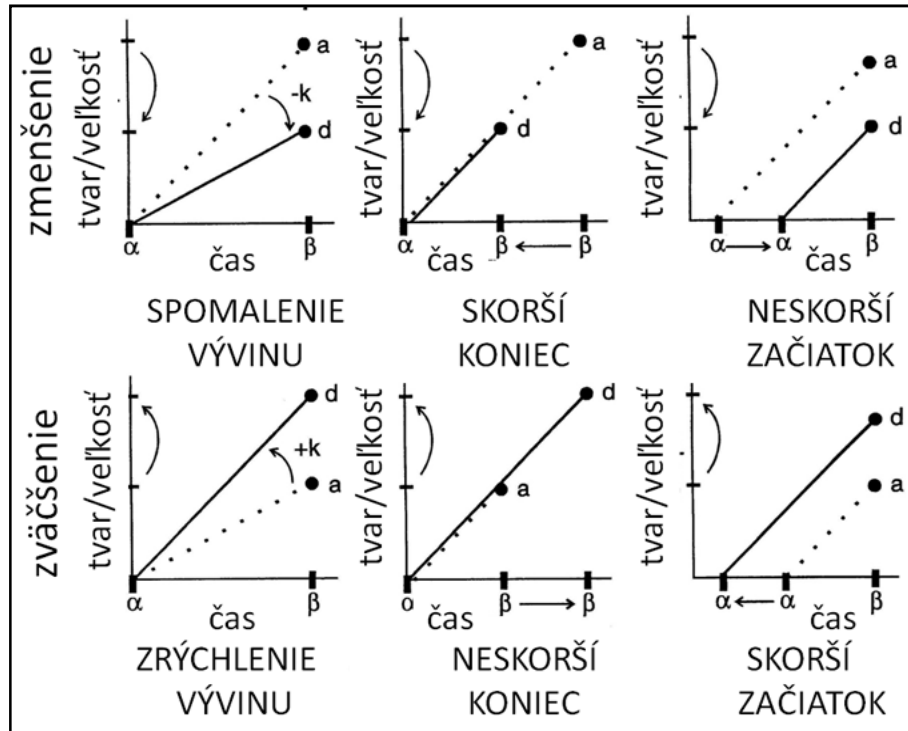
Pojem heterochrónia je v biológii, najmä evolučnej a vývinovej, veľmi často diskutovaný termín, hoci jeho interpretácia zvyčajne závisí od hľadiska, z akého sa posudzuje. Preto sa v rozličnej literatúre chápe rozmanito, napríklad ako „morfologické zmeny vyplývajúce zo zmien v miere (rýchlosti) a načasovaní ancestrálnych vývinových znakov“ (Shea 1989), „narušenie relatívneho načasovania vývinových udalostí medzi ontogenézami predchodcov a potomkov“ (Raff 1996), „zmena v miere a načasovaní vývinu, ktorá môže v evolúcii spôsobovať novoty vynútené ancestrálnymi ontogenézami“ (Zelditch a Fink 1996). Oveľa zriedkavejšie sa v minulosti o heterochrónii uvažovalo ako o jave, ktorý nemusí mať vždy priamu súvislosť s evolúciou (Raff a Wray 1989).

V dôsledku toho to niekedy vyzerá tak, ako keby sme mali najmenej dve heterochrónie – evolučnú a vývinovú. Ako prvý použil pojem heterochrónia

kontroverzný Ernst Haeckel, ktorý ju považoval za „časový posun v objavení sa nejakého orgánu v porovnaní s inými orgánmi toho istého organizmu“ (Klingenberg 1998). V tridsiatych rokoch 20. storočia však bol koncept heterochronie upravený a začal sa používať pri porovnávaní orgánov organizmov patriacich do spoločnej evolučnej línie, čiže pri porovnávaní orgánov evolučných predchodcov a ich následníkov. To umožnilo vedcom porovnávať hocikaké súčasné formy zvierat s ich evolučnými predchodcami. V posledných desaťročiach sa stal dominantným práve tento – evolučný – koncept heterochronie. Vedci tak dostali do rúk účinný nástroj, pomocou ktorého môžu vyhodnocovať evolučné zmeny, predovšetkým morfológické, ktoré podľa všetkého vyplývajú zo zmien v rýchlosti vývinu jednotlivých znakov a v jeho načasovaní.

Samotný mechanizmus heterochronie je jednoduchý. Heterochronia sa môže prejavíť dvojako – buď ako zväčšenie či zvýraznenie nejakého orgánu, ktorý jestvoval už v evolučnej minulosti, alebo naopak, jeho zmenšenie či dokonca zánik. Ak pozorujeme, napríklad, že súčasný druh má dlhšie nohy ako jeho evolučný predchodca, znamená to, že počas evolúcie súčasnej formy došlo k heterochronii. Nárast veľkosti sa mohol uskutočniť tromi spôsobmi: 1) vývin nôh súčasnej formy sa začal i skončil v rovnakom stupni ontogenézy ako u jej predchodcu, ale prebiehal rýchlejšie, 2) vývin nôh súčasnej formy sa začal v rovnakom stupni ontogenézy ako u jej predchodcu a prebiehal rovnako rýchlo, ale trval dlhšie – čiže zavŕšil sa v neskoršom stupni ontogenézy ako u predchodcu, 3) vývin nôh súčasnej formy sa zavŕšil v rovnakom stupni ontogenézy ako u jej predchodcu a prebiehal rovnako rýchlo, ale začal sa skôr (obr. 18). Pri zmenšení sa všetko odohráva prakticky rovnako, rozdiel je iba v tom, že všetko je presne naopak. Vývin prebieha buď pomalšie, alebo sa začne neskôr, alebo skôr skončí. Pravda, toto je iba schématické zjednodušenie vývinových procesov, ktoré nám uľahčuje predstavu, o čo vlastne pri heterochronii ide, v skutočnosti sú veci zložitejšie, pretože opísané zmeny v načasovaní vývinových udalostí sa môžu aj kombinovať a prelínať (Alberch *et al.* 1979).

Toto všetko sa týka predovšetkým zmien, ktoré sa odohrali v rámci evolúcie a len zriedka sa heterochronia spomína v iných súvislostiach. No Stephen J. Gould už vo svojom prelomovom diele *Ontogenéza a fylogenéza (Ontogeny and Phylogeny, 1977)* napísal: „Ak je vývinové časovanie v evolúcii dôležité, potom musí byť tento druhý proces [heterochronia] veľmi bežný“. Naznačil tak, že by sa s heterochroniou malo počítať aj v samotnej ontogenéze, tak ako to napokon navrhol hneď na začiatku Ernst Haeckel. Neutíchajúci tok nových informácií mu dal neskôr zapravdu. Ako príklad heterochronie majúcej prinajmenšom rovnaký význam v ontogenéze ako v evolúcii môže slúžiť trebárs zrýchlené dospievanie vošiek alebo kliešťov, ku ktorému dochádza v prípade nadbytku zdrojov potravy, alebo metamorfóza hmyzu, ktorú podmieňuje vylučovanie dvoch hormónov, či dokonca podiel heterochronie (spolu so súčasným zlyhaním synchronie) na vzniku viacerých ľudských chorôb, napríklad Downovho syndrómu (Wilson *et al.* 1988).



Obr. 18. Dva základné prejavy heterochronie, ktoré môžu nastať počas evolúcie medzi dvoma príbuznými formami života, napríklad medzi predchodcom (a) a nasledovníckym druhom (d), a to zmenou v načasovaní ontogenetických procesov: zmenšenie – prípadne zmena tvaru – orgánu (hore) alebo zväčšenie – prípadne zmena tvaru – orgánu (dole). Ontogenetické trajektórie (prerušovaná čiara – predchodca, plná čiara – nasledovnícky druh) môžu byť pozmenené rýchlosťou vývinu (k), posunom začiatku vývinu (α) alebo jeho ukončenia (β). Prekreslené podľa originálu v publikácii Reilly, S. M., Wiley, E. O., Meinhardt, D. J. (1997): *An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena*. *Biological Journal of the Linnean Society* 60: 119–143.

Model heterochronie ako čisto evolučného (fylogenetického) konceptu sa tak rozšíril, ba niektorí vedci začali dokonca upozorňovať na potrebu rozlišovať medzi dvoma úrovňami heterochronie – medzidruhovou a vnútrodruhovou. Prispeli k tomu práce, ktoré odhalili prejavy heterochronie v rámci tej istej populácie jedného druhu severoamerických mlokovitých obojživelníkov – axolotlov (pozri nižšie). Obojživelníky sú známe tým, že ich raná ontogenéza sa odohráva vo vodnom prostredí, no zvyšok života trávajú na súši a do vody sa vracajú iba v období rozmnožovania. Axolotly sa však vyznačujú jednou zvláštnosťou. Niektoré druhy zostávajú vo vode po celý život. Na tom by ešte nič nebolo, ibaže tieto axolotly si po celý život zachovávajú vzhľad i znaky lariev. Najočividnejším larválnym znakom sú ich vonkajšie žiabre. Tie sú charakteristické aj pre iné mlokovité obojživelníky, no keďže ich larvy po metamorfóze prechádzajú na súš,

žiabre im nahradia pľúca. Na súši potom aj pohlavne dospievajú. Niektoré axolotly (napríklad axolotl mexický) sú však iné – pohlavnú dospelosť dosahujú v čase, keď sú ešte stále vo vode, kde napokon strávia aj celý zvyšok života. Vo vode sa im ale lepšie hodia žiabre, pretože pľúca by ich obmedzovali – museli by sa periodicky vracat' na hladinu, aby sa nadýchli. Problém s dýchaním im pomohla vyriešiť heterochrónia – v porovnaní s evolučnými predchodcami sa im zmenilo načasovanie vývinových udalostí spojených s dýchacími orgánmi na jednej strane a načasovanie vývinových udalostí spojených s pohlavnými orgánmi na strane druhej. Posun spôsobil, že vývin pohlavných orgánov sa zavŕšil skôr ako vývin dýchacích, takže pohlavne dospelé jedince majú stále žiabre a môžu zostať vo vode.

To je jasný prípad medzidruhovej heterochrónie – dnešné axolotly mexické majú vývin dýchacích a pohlavných orgánov načasovaný inak ako ich evoluční predchodcovia. Teraz sa pozrieme na spomínaný prípad vnútrodruhovej heterochrónie. Reilly *et al.* (1997) zistili, že časť populácie axolotla *Ambystoma talpoideum* na jeseň završuje svoj raný vývin metamorfózou a vychádza zimovať na súš, zatiaľ čo iná časť sa s metamorfózou neponáhľa a zostáva zimovať vo vode. Na jar však ich vývin pokračuje ďalej, zavŕši sa metamorfózou a prechodom na súš. Oneskorené jedince sa jednoducho pridajú k svojim rýchlejšími súkmeňovcom a napokon s nimi splynú a normálne sa spolu rozmnožujú. Aj v ich prípade teda dochádza k heterochrónii, čiže k posunu v načasovaní vývinových udalostí. Rozdiel oproti axolotlovi mexickému je však v tom, že posun sa neodohral medzi evolučnými predchodcami a následníkmi, ale v rámci populácie jedného a toho istého druhu. A tak máme poruke jasný príklad vnútrodruhovej (intraspecifickej) heterochrónie.

Takáto intraspecifická heterochrónia bola v minulosti interpretovaná najmä ako významná adaptívna reakcia na environmentálnu premenlivosť (Reilly 1994). Podobné chápanie sa však obmedzuje na pôsobenie selekcie, t. j. ekologických čiže externých faktorov, na organizmus či živú hmotu. Navyše vyžaduje stanoviť si nejaký vzorový priebeh ontogenézy za „štandardných“ environmentálnych podmienok čiže etalón, s ktorým potom možno porovnávať odchýlky priebehu ontogenézy skúmaného organizmu. Odhliadnuc od toho, že takéto stanovovanie vzorovej ontogenézy vždy zahŕňa riziko subjektivismu a jej existencia vôbec je sporná, pri tomto prístupe sa heterochrónii prisudzuje iba úloha mechanizmu, ktorý zabezpečuje premenlivosť fenotypu v závislosti od zmien ekologických faktorov.

Podľa teórie o synchronii a heterochrónii v ontogenéze (pozri 2.2) však heterochrónia spolu so synchroniou kontroluje vývin organizmu bez ohľadu na to, či sa externé podmienky významne menia, alebo nie. Tieto dva mechanizmy sú jednoducho prirodzenou (vnútornou) a nevyhnutnou vlastnosťou živej hmoty vyplývajúcej z diktátu času. Ak uznáme, že živé entity môžu jestvovať iba v priestore a čase, nevyhnutným predpokladom ich jestvovania musí byť

okrem priestorového usporiadania aj časové zosúladenie vývinových procesov tak, aby vznikol funkčný fenotyp, a to pri zabezpečení životaschopnosti individua počas celej ontogenézy.

Ak to všetko zhrnieme, dospejeme k záveru, že teória o synchronii a heterochróonii má rovnako ako teória saltatorickej ontogenézy dôležité implikácie pre pochopenie evolučných procesov. Heterochróoniou sa veľmi často vysvetľujú evolučné zmeny, ba dokonca sa jej potenciálne prisudzuje význam javu, ktorý produkuje všetky morfológické zmeny (De Beer 1930, Gould 1977, McNamara 1988, Hall 1992, Reilly *et al.* 1997). Aj takéto, interspecifické či fylogenetické, chápanie heterochróonie však nič nemení na skutočnosti, že všetky tieto zmeny sa odohrávajú počas ontogenézy (pozri tiež Klingenberg 1998), lebo fylogenetický vývoj sa vždy môže uskutočniť iba na kontrétnych jedincoch, teda počas ontogenézy (v tomto prípade počas ontogenézy ancestrálnej formy). Intraspecifická heterochróonia je zdrojom premenlivosti, ktorá môže za istých okolností vyústiť do interspecifickej heterochróonie. Medzidruhové prejavy heterochróonie, ktoré pozorujeme, sú teda interakciou intraspecifickej heterochróonie a fylogénzy (Reilly *et al.* 1997).

Celkovo môžeme teraz na základe teórie o synchronii a heterochróonii v ontogenéze rozlišovať najmenej tri hierarchické úrovne heterochróonie: interspecifickú, intraspecifickú a intraindividuálnu, pričom možno predpokladať, že v budúcnosti sa koncept rozšíri o ďalšie dve úrovne – intracelulárnu a molekulárnu. Široko akceptovaná heterochróonia, ktorá sa prejavuje v podobe evolučných zmien v morfológii vyplývajúcich z posunov v rýchlosti alebo načasovaní ancestrálnych vývinových udalostí, je tou istou heterochróoniou, ktorá je zdrojom vnútrodruhovej rozmanitosti a premenlivosti v rámci populácie, a súčasne aj tou istou heterochróoniou, ktorá je nevyhnutným fenoménom pre vývin každého individuálneho fenotypu mnohobunkového organizmu, aby mohol prežívať v relatívnej bezpečnosti stabilizovaných (synchronizovaných) stavov, čiže vývinových etáp, počas celej svojej ontogenézy. Rozdiely medzi týmito tromi typmi heterochróonie nie sú v jave ako takom, ale v hierarchickej úrovni usporiadania živej hmoty, resp. v spôsobe, ako ho vnímame a klasifikujeme (Kováč 2002).

Zostáva ešte odpovedať na otázku, ako vlastne synchronia a heterochróonia fungujú – ako embryá či larvy, a vôbec vyvíjajúce sa fenotypy, merajú čas? Odpoveď na túto otázku určite nebude jednoduchá, dnes však nikto zo zainteresovaných vedcov nepochybuje o existencii „biologických hodín“. Doterajšie výsledky bádania naznačujú, že tieto hodiny môžu fungovať na princípe replikácie DNA, na princípe bunkových cyklov alebo na molekulárnej báze, ba hovorí sa aj o existencii takzvaných heterochróonnych génov (Hall a Miyake 1995). Podľa týchto autorov dokonca „embryá merajú čas vo vzťahu k bunkovým cyklom a kauzálnym sekvenciám kritických vývinových udalostí“, čo by skutočne znamenalo, že sa riadia najmä svojim vlastným časom, hoci nemôžu ignorovať ani čas absolútny.

6.3 Dedičnosť epigenetických vlastností

Prvú celistvú teóriu evolúcie života nepublikoval Charles Darwin, ale francúzsky prírodovedec Jean Baptiste Lamarck, a to už v roku 1802. V tom čase to bol mimoriadne pokrokový výklad známy ako „hypotéza transmutácie,“ či neskôr jednoducho ako „lamarckizmus“. Lamarck bol presvedčený, že jednoduché živé organizmy sa vytvárajú spontánne prostredníctvom pôsobenia hmotnej životnej sily čiže fluida na fyzickú hmotu. Životné fluidum stotožňoval niekedy s elektrinou, inokedy s nervovým fluidom živočíchov. Nervové fluidum poháňalo podľa Lamarcka evolúciu živočíchov dvoma základnými spôsobmi. Po prvé, vonkajšie podnety a vnútorné potreby môžu spôsobiť, že fluidum sa prostredníctvom cvičenia koncentruje v určitých častiach tela a stimuluje tam vznik nového orgánu. Po druhé, fluidum prirodzene priteká k používaným orgánom a odteká z nepoužívaných, v dôsledku čoho sa používané ďalej vyvíjajú, kým nepoužívané atrofujú. Lamarck vnímal celý proces ako vysoko adaptívny. Najznámejším príkladom Lamarckovej evolúcie sú krátkokrky predchodcovia dnešnej žirafy, ktorí údajne natahovali krky, aby dočiahli na čoraz vyššie listy, a to v reakcii na čoraz suchšie podmienky v africkej savane. Ako im fluidum pritekalo do krkov, predlžovali sa. Keby sa tieto zmeny nepreniesli na potomkov, zahynuli by spolu s pozmeneným jedincom. Na to, aby to celé fungovalo, Lamarck postuloval, že nadobudnuté znaky fixované nervovým fluidom (napríklad dlhší žirafi krk) sú dedičné. Keďže sa zmeny jedincov v priebehu generácií kumulovali, vyvíjali sa viditeľne odlišné typy. Všetky organizmy jednoducho postupovali k čoraz väčšej komplexite (Larson 2006).

Táto Lamarckova predstava je dnes už, pochopiteľne, dávno prekonaná – nijaké lamarckovské fluidum nejestvuje. Pôvodná Lamarckova koncepcia evolúcie postavená na myšlienke priamej dedičnosti získaných vlastností je teda jednoznačne mylná, napriek tomu jej však nemožno uprieť racionálny základ. Idea vplyvu prostredia na evolúciu organizmov je správna, nesprávna je domnienka, že prostredie vplyva na evolúciu priamo (cez nejaké fluidum). Výsledky bádania v oblasti evo-devo biológie však jasne indikujú, že prostredie na evolúciu organizmov vplyva, hoci len nepriamo, prostredníctvom epigenetických mechanizmov. Toto poznanie vyplývajúce z detailného štúdia epigenetických procesov a mechanizmov v ontogenéze (Khochbin a Nonchev 2009) predstavuje výrazný odklon od „mainstreamového“ génocentrického neodarvinistického výkladu evolúcie.

Hoci proti účinkovaniu epigenézy v ontogenetických procesoch dnes už prakticky nikto z erudovaných biológov nenamieta, génocentricky zameraní biológovia sa k myšlienke, že by epigenéza mohla ovplyvniť evolúciu, stavajú ešte stále skepticky, pretože až donedávna nikto nedokázal, že by epigenetické prejavy boli dedičné. To znamená, že vlastnosti a znaky získané počas ontogenézy na základe interakcie s prostredím sa neprenášajú na potomstvo, do nasledujúcich generácií, a tak nemôžu ovplyvňovať evolúciu.

Zásadný problém urputného pridržiavania sa takéhoto zmýšľania génocentrického krídla modernej syntézy je v tom, že dnes už vieme, že to nie je celkom tak. Naznačil to napríklad Wallace Arthur, jeden z biológov, ktorý opustil tábor génocentrických neodarvinistov, hoci sa špecializuje na populačnú genetiku a molekulárnu biológiu: „Evoluční teoretici by nemali vyhadzovať fenotypovú plasticitu len tak von oknom iba preto, že nie je dedičná“ (Arthur 2004). Jadrom Arthurovej knihy *Predpojaté embryá a evolúcia (Biased embryos and evolution, 2004)* je revolučná odpoveď na otázku, čo determinuje smerovanie evolučných zmien. „Od čias Darwina sa mnohí biológovia uspokojujú s odpoveďou ‚prirodny výber‘. Wallace Arthur však nie. Osvojil si kontroverzný názor, že v determinácii smerov, ktoré nabrala evolúcia – vrátane toho, čo viedol k vzniku človeka – má ‚predpojatosť embryí‘ k spôsobom, akými sa môžu pozmeniť, rovnaký význam ako prirodny výber.“

Tá „predpojatosť“ embryí nie je daná ničím iným ako epigenézou. A postupne sa vynára čoraz viac nepriamych, ale aj priamych vedeckých dôkazov, že epigenetické prejavy sú dedičné. Dôležité je pritom uvedomiť si, že na to, aby vznikla fenotypová zmena, nie je (na rozdiel od všeobecne vžitej predstavy) vôbec potrebná zmena v sekvencii DNA čiže v poradí génov. Úplne stačí, ak dôjde k zmene génových aktivít, pričom vedci už potvrdili, že takáto zmena môže byť dedičná. Hovorí sa dokonca o epigenetických dedičných systémoch.

Vedci dosiaľ objavili štyri typy epigenetickej dedičnosti (Jablonka a Lamb 2005): 1) pamäť génových aktivít (tzv. sebaudržiavacie slučky), 2) štruktúrnu dedičnosť (pamäť architektúry), 3) chromozómovú pamäť (systémy chromatinových značiek) a 4) interferenciu RNA (tzv. umlčovanie génov). To však stále nestačí: predstaviť si, že vlastnosti, ktoré organizmus nadobudol počas svojej ontogenézy na základe interakcie s prostredím, sa pri neprestajnej obnove buniek v tele organizmu prenášajú do nových buniek, nie je pri súčasnom poznaní biológie vôbec ťažké. Ale ako sa prenášajú získané vlastnosti z telových buniek do zárodočných – t. j. do ďalšej generácie?“

Je nesporné, že pred tým, ako bolo možné akceptovať úlohu epigenézy v evolúcii, musela byť vyriešená odpoveď na jednu fundamentálnu otázku: ako dokážu epigeneticky získané vlastnosti mnohobunkového fenotypu živočíchov prekonať mimoriadne účinnú Weissmanovu bariéru medzi somatickými a pohlavnými bunkami¹⁵, a prejsť tak tak z rodičov na ich potomstvo? Jedna z odpovedí je dnes už známa: prostredníctvom RNAi. Ide o presne tú RNAi, ktorá sa v roku 2006 stala hlavnou hrdinkou udeľovania Nobelovej ceny za medicínu. A to dokonca konkrétne za objav RNA interferencie, čiže umlčovania génov dvojvláknovou RNA. Získali ju Andrew Z. Fire a Craig C. Mello. Prenos získaných vlastností z telových buniek do ďalších generácií je možný aj niekoľkými ďalšími mechanizmami, u cicavcov dokonca cez placentu a mlieko (Jablonka a Lamb 2005). Prielom cez Weissmanovu bariéru a priamy prenos fenotypom získaných informácií z rodičov na potomstvo potvrdili aj najnovšie výsledky vývinovej

biológie, konkrétne štúdie zamerané na pôsobenie epigenetických mechanizmov v ontogenéze (Feil 2009, Ikegami *et al.* 2009).

Nech už bude naše ďalšie poznanie akékoľvek, debata o mechanizmoch evolúcie stále pokračuje. Jedno je však isté: „Názory na dedičnosť a evolúciu podstupujú revolučnú zmenu. Nové zistenia molekulárnej biológie predstavujú veľkú výzvu pre génocentrickú verziu Darwinovej teórie, podľa ktorej sa adaptácie organizmov uskutočňujú iba prostredníctvom prírodného výberu náhodných odchýlok DNA,“ (Jablonka a Lamb 2005). Najnovšie pohľady na evolučnú biológiu vyplývajúce z vývinovej biológie sú jasné – významnú úlohu v evolúcii zohrávajú nielen procesy odohrávajúce sa na úrovni génov, ale aj zmeny indukované prostredím, a tiež vlastnosti získané počas existencie individuálneho fenotypu.

Z týchto faktov vyplýva jeden zásadný rozdiel medzi hlavným prúdom neodarvinizmu a evo-devo epigeneticizmom. Ak je hlavný prúd neodarvinizmu založený na princípe redukcionizmu a génocentrizmu, epigeneticizmus vychádza z poznania, že ontogenéza a evolúcia sú procesy, ktoré majú – tak ako celá príroda – hierarchickú povahu. Tá vyplýva z usporiadania atómov do molekúl, molekúl do zložitejších zlúčenín, z ktorých sa skladajú bunkové organely, z nich zasa bunky, z buniek tkanivá, z tkanív orgány, z orgánov jedince, z jedincov populácie, z populácií spoločenstvá a z tých zasa ekosystémy atď... Hierarchické usporiadanie pritom vylučuje možnosť pochopiť prírodu na základe redukcionistického prístupu či génocentrizmu. Naopak, jednoznačne „vyžaduje štúdium emergentných vlastností, ktoré nie sú vysvetliteľné z nižších (alebo vyšších) hierarchických úrovní. Napríklad kolektívne správanie buniek počas morfogénzy nemožno vysvetľovať (alebo predpovedať) na základe skúmania správania jednotlivých buniek pred bunkovým delením [...] či skúmania samotných sekvencií DNA.“ (Hall 2000). Mnohí evo-devo biológovia sú preto priam „metodologickými antiredukcionistami“. Presadzujú názor, že bádanie v oblasti ontogenézy a evolúcie musí byť mnohoúrovňové, inak hrozí, že nám v početných hierarchických úrovniach uniknú kľúčové detaily (Robert 2004).

6.4 Gény, prostredie a fenotypová plasticita

Pochopiteľne, ak sa pri úvahách o ontogenéze a evolúcii zaoberáme predovšetkým negenetickými aspektmi týchto procesov, neznamená to, že úlohu génov v nich môžeme zanedbávať. Mnohobunkové organizmy a najmä živočíchy sú funkčne integrované celky, pričom ich „funkčná integrácia vzniká na základe dočasných reťazcov stabilne interagujúcich génov“ (Sinervo a Svensson 2004). Tieto dočasné reťazce stabilne interagujúcich génov vynikajúco zapadajú do teórie o sychrónii a heterochrónii v ontogenéze (pozri 2.2 a 6.2). Interakcie, ktoré sa v rámci nich odohrávajú, sú známe ako epistáza. O epistáze, ktorá patrí

medzi významné fenomény vo vývinovej biológii, hovoríme vtedy, keď je aktivita jedného génu modifikovaná iným génom alebo viacerými inými génmi.

Vynikajúci príklad, ako epistáza ovplyvňuje vývin, a teda aj fenotypovú plasticitu a evolúciu, možno nájsť u obojživelníkov – u raz už spomínaných axolotlov (pozri 6.2). Ontogenéza živočíchov je proces, ktorý regulujú produkty endokrinnnej sústavy čiže hormóny. V prípade axolotla mexického (*Ambystoma mexicanum*) došlo ku genetickému zablokovaniu regulácie tyroxínom, čo viedlo k strate suchozemskej adultnej periódy života (Sinervo a Svensson 2004). Tento obojživelník teda trávi celý život vo vode. Evolučne je pritom odvodený od axolotla tigrovaného (*A. tigrinum*), ktorý si zachoval metamorfózu a dospelosť (adultnú periódu života) trávi na súši (pozri Sinervo a Svensson 2004). Čo sa teda stalo s axolotlom mexickým? V jeho ontogenéze nastal jednoduchý posun – pohlavnú zrelosť dosahuje včasnšie ako jeho evolučný predchodca, čiže ešte pred metamorfózou, a tak zostáva morfológicky na úrovni larvy. To znamená, že má ešte žiabre, plutvový lem a ďalšie štruktúry, ktoré ho predurčujú na život vo vode.

Inými slovami, axolotl mexický dosahuje pohlavnú zrelosť už počas pôvodne larválnej periódy života, čo je klasický príklad typu heterochronie, ktorá sa nazýva juvenilizácia alebo pedomorfóza. Mechanizmus, akým sa to odohralo, je v podstate jednoduchý – došlo k zmene hormonálnej regulácie, a to v dôsledku zmeny v interakcii génov čiže epistázy.

U iného axolotla – *Ambystoma talpoideum* – ktorý je blízkym príbuzným oboch druhov, však mala heterochónia inú podobu aj dôsledok. Ako sme spomínali (pozri 6.2), za istých okolností môžu niektoré jedince tej istej populácie vykazovať odchýlku v porovnaní s normálnou ontogenetickou trajektóriou druhu. Ide o dočasnú plasticitu (v tomto prípade oneskorenie) v začiatku metamorfózy. Ich metamorfóza môže byť posunutá o jeden, ba i viac rokov, no prakticky všetky jedince napokon podstúpia normálny vývin a premenu do definitívneho fenotypu druhu (Reilly *et al.* 1997).

Ak to zhrnieme, dospejeme k významnému záveru: v prípade axolotlov môžu dva ontogenetické fenomény – epistáza a heterochronia – viesť nielen k fenotypovej plasticite v rámci populácie, ale aj k závažnému kroku v evolúcii – k vzniku nového druhu (speciácii).

Iný, azda ešte ilustratívnejší príklad fenotypovej plasticity, možno nájsť u celkom inej skupiny živočíchov – u sociálneho hmyzu. Kolónie sociálneho hmyzu, napríklad mravcov, prekvitajú vďaka rozdeleniu ich členov do rozmanitých kást, akými sú napríklad robotnice a vojaci. Podľa podnetov z prostredia počas ontogenézy týchto mravcov (napríklad teplota, fotoperiódka alebo výživa) sa z vajčka môže vyvinúť napríklad okrídlená kráľovná alebo bezkridla robotnica. Takže hoci sa príslušníci rozličných kást od seba morfológicky aj etologicky výrazne líšia, rozdiely medzi nimi nie sú genetické. Výrazne odlišné fenotypy sa

tvoria počas ontogenézy, ktorá sa vyberie jednou z možných vývinových trajektórií. O tom, aká trajektória to bude, rozhoduje správanie kráľovnej a robotníc, ktoré manipulujú s ekologickými faktormi prostredia, napríklad s výživou lariev či teplotou.

Osud každého mravčieho jedinca samozrejme nie je zbavený vplyvu génov, pretože škála potenciálnych vývinových trajektórií je obmedzená geneticky. Inými slovami, genotyp každého jedinca obsahuje všetky inštrukcie potrebné na to, aby sa jedinec mohol vyvinúť do ktoréhokoľvek z viacerých základných mravčích fenotypov (kást), a len určitá podmnožina génov potrebná pre tú ktorú trajektóriu je aktivovaná epigeneticky. V kažom prípade však platí, že definitívny vývinový „program“ každého jedinca nie je preddefinovaný v génoch, ale vynára sa počas ontogenézy.

- - - - -

7

ZÁVER

Čím väčšie pokroky biológia dosahuje, tým väčšími sa presvedčame, že svet živej hmoty je mnohonásobne zložitejší, ako sme si kedy predstavovali. Túto skutočnosť začína chápať čoraz viac prírodovedcov. Dobrou správou pre vedu ako takú je, že skeptické pohľady na redukcionistické neodarvinistické ponímanie evolučných procesov sa začínajú objavovať aj v radoch samotných neodarvinistov (nie však génocentrických) vrátane tých najpovolanejších – populačných genetikov a molekulárnych biológov.

Najnovšie poznatky z molekulárnej biológie napríklad vrhajú na tisíce génocentrických neodarvinistických vedeckých publikácií zameraných na rekonštrukciu evolučných procesov – vrátane evolúcie človeka – tiež veľmi vážnych pochybností. Ukazuje sa totiž, že jeden z hlavných nástrojov génocentrického neodarvinistického prístupu k skúmaniu evolúcie – molekulárne hodiny – je taký nespoľahlivý, že ho treba brať s veľkou rezervou. V datovaní evolučných udalostí pomocou molekulárnych hodín sa totiž objavujú obrovské rozpory: „rôzne molekulárne metódy môžu priniesť datovanie, ktoré sa líši 20-násobne“. Tento citát pochádza z nedávno zverejnej analýzy metód, ktoré sa dnes masovo používajú na rekonštrukciu evolučnej minulosti organizmov (Pulquério a Nichols 2007). Zmienení autori uzatvárajú svoju analýzu takto: „mnohé predchádzajúce štúdie, ba aj niektoré z tých, čo narábajú s metódami vyvinutými [len] nedávno, zrejme vniesli do svojich odhadov priveľa sebavedomia a ich závery bude asi treba revidovať“. Navyše, vysoká miera neistoty alebo priamo chybovosť s absurdnými závermi sa často objavuje aj v pokusoch revidovať tradičné systematické zatriedovanie organizmov a ich fylogenezu prostredníctvom molekulárnych prístupov založených na génocentrickom chápaní evolučných procesov (napr. Wägele *et al.* 2009), vrátane evolúcie človeka (Endicott *et al.* 2009).

Zrútenie hypotézy molekulárnych hodín by však predstavovalo pre génocentrický výklad evolúcie ťažkú stratu. Táto hypotéza totiž vychádza z predstavy, že náhodné génové mutácie sa z dlhodobého hľadiska vyskytujú u všetkých druhov organizmov s približne rovnakou periodicitou. Na základe rozdielov v genóme sa potom údajne dá pomerne presne vypočítať (čiže odmerať molekulárnymi hodinami) vek, kedy sa skúmané organizmy počas svojej evolučnej histórie od seba oddelili. Inými slovami, hypotéza molekulárnych hodín predpokladá lineárnu závislosť výskytu náhodných mutácií od času. A to je presne to, na čom stojí neodarvinistická myšlienka evolúcie ako postupnej pomalej zmeny odohrávajúcej sa na báze náhodných génových mutácií, z ktorých prírodný výber preosieva najvhodnejšie bytosti. Ak sa definitívne ukáže, že tento proces je

nelineárny¹, hlavnému prúdu dnešnej evolučnej biológie vyschne jeden z najvýdatnejších prítokov (pozri tiež 4.2).

Molekulárne hodiny však nie sú jediným problémom génocentrického neodarvinizmu. Wallace Arthur, ktorý sa dostal k evolučnej biológii štúdiom populačnej genetiky a molekulárnej biológie, čiže dvoch pilierov, na ktorých je moderný neodarvinizmus založený, píše o piatich zásadných medzerách neodarvinistickej evolučnej teórie: 1) neberie do úvahy všetky kroky (vývinové), ktoré sa odohrávajú medzi mutáciou a pôsobením prírodného výberu, 2) zameriava sa takmer výlučne na prírodný výber (ktorý je „deštruktívny“), a zanedbáva tak možnosť tvorivého vzniku odchýlok (napríklad počas ontogenézy), 3) neberie vždy do úvahy ontogenetickú stálosť a dáva prednosť [stálej] evolučnej zmene, 4) pri riešení otázky, ako organizmy reagujú na problémy, ktoré pred nich stavia prostredie, zostáva na povrchu a 5) vo svojich extrémnych vyjadreniach je výlučne gradualistická (Arthur 2004).

Je preto potešiteľné, že v evolučnej vývinovej biológii sa rodia nové pohľady na evolučné procesy, ktoré tvoria vedeckú alternatívu hlavného prúdu – neodarvinizmu či modernej syntézy. Prvý zásadný odklon progresívnych prúdov evo-devo od neodarvinizmu spočíva v celkom inom chápaní organizmov. Zatiaľ čo génocentrický neodarvinizmus im prisudzuje rolu prevažne pasívnych hráčov, ktorí sú v rukách náhodných mutácií a prírodného výberu, evo-devo ich vníma ako flexibilné funkčné systémy. Ak sa prostredie organizmu mení, jeho vývinové systémy mu poskytujú schopnosť prispôbiť sa, a to tak, že môže nadobudnúť nejakú novú funkciu a potom si ju zachovať. Takéto prispôbenie (adaptácia) môže mať charakter fyziologický alebo evolučný. Môže sa teda prejavovať v časovej škále od takmer okamžitej fyziologickej odpovede (počas života jedinca) až po adaptívne odpovede celých vývojových línií na úrovni makroevolučných procesov (Breuker *et al.* 2006).

Dnes je celkom zrejmé, že evolučná biológia prichádza rozdielnymi cestami k rovnakému poznaniu. Dassow a Munro (1999) to zhrnuli takto: „Evolučná zmena v morfológii je doslova dedičnou odchýlkou vo vývine. Vývinový mechanizmus je fundamentálnou entitou, správanie ktorej sa mutáciou zmení, takže je substrátom fenotypových odchýlok. Pre nedostatok koherentných konceptov vývinových mechanizmov a solidných príkladov museli evoluční biológovia považovať za isté, že existujú vývinové mechanizmy, ktoré reagujú na selekčný tlak. Evolučná biológia sa tak historicky zameriavala na povahu tohto tlaku a na interpretáciu scenárov poskytujúcich výklad pre existenciu špecifických foriem, o ktorých sa predpokladalo, že sú celkovo menej ‘adaptované’. V dôsledku toho evolučná biológia pojala medzi svoje vysvetľovacie nástroje niečo ako finálnu kauzalitu. Gould a Lewontin (1979) vo svojej kritike ‘adaptacionistického programu’ poznamenali, že prírodný výber (Dawkinsov ‘slepý hodinár’) je takmer teologické vysvetlenie fenotypovej adaptácie, v ktorom sa možné scenáre adaptívnej zmeny obmedzujú iba na našu schopnosť predstaviť si, ako môže byť

dnes prežívajúci výsledok evolúcie dosiahnutý prostredníctvom série selektívne favorizovaných prechodných foriem. Okrem toho, evoluční biológovia sú rovnako doma v zaškatuľkovaní prírodného výberu do teórie populačnej genetiky (tú možno označiť trebárs ako učňa slepeho hodinára), ktorá vytvára bázu pre formálne mechanistické spôsoby vysvetľovania. Ťažko však možno urobiť skok: bez nejakej konkrétnej myšlienky o tom, ako genotypy determinujú morfológické fenotypy, je ťažké povedať, v akom vzťahu je šírenie alel v populáciách s prejavmi morfológických zmien.“

Jedným z hlavných prínosov evolučnej vývinovej biológie je nachádzanie takýchto konkrétnych myšlienok, vďaka ktorým ten skok v evolučnej biológii už môžeme urobiť. Dnes je už jasné, že „organizmy nie sú [iba] produktom epigeneticky spúšťaných predpripravených genetických programov. Pretože ontogenéza ako tvorivý proces je niečo viac, skutočne niečo iné ako diferenciálna expresia génov. Je to proces chaotický, nelineárny, čiže emergentne epigenetický. [...] Vývin nie je záležitosťou ‚gény plus niečo‘, ale skôr vecou semiautonómnej sebakonštitúcie organizmu z celej palety ontogenetických surovín“ (Robert 2004).

Ďalším sporným momentom neodarvinistického výkladu evolúcie je gradualizmus. Je to myšlienka, podľa ktorej mutácie v genóme môžu spôsobovať maličké odchýlky vo vlastnostiach organizmu, pričom tie sa môžu kúsok po kúsok hromadiť aj počas celých geologických období, v dôsledku čoho sa vytvára ten komplexný poriadok, ktorý v organizmoch pozorujeme. Gradualizmus, ktorý je jedným z najvýznamnejších východísk celej Darwinovej tézy, teda predpokladá, že evolúcia sa odohráva pomalými postupnými zmenami. Mnohým vývinovým biológom sa však gradualizmus nepozdáva. Napokon, o tom sme sa mohli presvedčiť už pri teórii saltatorickej ontogenézy (2.1), no vedci majú k dispozícii nielen teórie, ale aj niekoľko dôkazov, že evolúcia niektorých organizmov, napríklad určitých skupín hlodavcov, ale aj korytnačiek, nemohla prebehnúť pomaly a postupne, ale náhlym skokom bez akejkoľvek prechodnej formy (Robert 2004).

Navyše, gradualizmu odporujú aj poznatky fyziky, chémie a matematiky súvisiace s procesom sebausporiadania hmoty. Podľa Stuarta Kauffmana môže v niektorých komplexných systémoch podobných živým organizmom aj drobná mutácia spôsobiť katastrofické zmeny, a nie nenápadné modifikácie. Ilustruje to na matematických príkladoch (Kauffman 1995). Gradualizmus je pritom úzko spätý aj s prehnaným redukcionizmom. Ten vyplýva z nesprávneho ponímania organizmu ako sústavy pomerne nezávislých častí, ktoré možno rozobrať a skúmať izolovane od celku. Pre takto ponímaný organizmus by bolo jednoduché mutovať pomaly a postupne po jednotlivých častiach bez toho, aby sa to akokoľvek negatívne dotklo celku. Ak sú však všetky súčasti organizmu späté silnými vzájomnými väzbami, aj drobná mutácia jednej časti ovplyvní všetky ostatné (Kauffman 1995). „Vývinová genetika odhaľuje viac než obyčajný katalóg potrebných častí a začína odhaľovať niečo o tom, čo tie časti robia, ktoré z nich vstupujú do interakcií a prečo to bez nich nejde“ (Dassow a Munro 1999).

Ak to všetko zhrnieme, v evolučnej biológii sa po desaťročiach dominancie génocentrického neodarvizmu (čiže modernej syntézy) znova dostáva na pretras „odveky“ spor dvoch koncepcií evolúcie – darvinizmu a lamarckizmu, či vlastne v dnešnej podobe už o spor neodarvinizmu a neolamarckizmu, resp. epigeneticizmu.

Rozdiely medzi týmito dvoma koncepciami sú jasné: podľa neodarvinizmu treba kľúč k poznaniu evolučných procesov hľadať v génoch (v genotype), podľa neolamarckistického epigeneticizmu v celých organizmoch (vrátane fenotypu). Hlavným metodologickým východiskom génocentrického neodarvinizmu je redukcionizmus, zatiaľ čo epigeneticizmus zdôrazňuje holistický prístup a komplexitu. Neodarvinizmus vníma organizmy ako pasívne entity odkázané na génové mutácie a prírodný výber, epigeneticizmus ako flexibilné systémy schopné aktívne sa prispôbiť prostrediu. Podľa neodarvinistov je evolúcia proces postupný a plynulý, epigeneticizmus to skôr popiera, resp. pripúšťa aj zmeny náhle, skokové.

Pochopiteľne, až také jednoduché to zasa nie je. Svet nie je čierno-biely, a tak ani spor medzi neodarvinizmom a neolamarckistickým epigeneticizmom nemožno vnímať čierno-bielo. Zhrnutie rozdielov nám poslúžilo iba ako pomôcka na sprehľadnenie, v čom sa nová alternatívna predstava evolučných procesov líši od hlavného prúdu. V skutočnosti možno v rámci evolucionizmu nájsť názorové kontinuum. Jestvujú ortodoxní neodarvinisti, ktorí nevnímajú nič iné iba tok génov v populácii a sito prírodného výberu – to sú tí, ktorí „vedia“ vypočítať, čo sa odohralo v minulosti, čo sa odohráva v súčasnosti, ba nájdú sa aj takí, ktorí by chceli vypočítavať a ovplyvňovať evolučnú budúcnosť. Sú v podstate darvinovskejší ako Darwin, pretože ten pripúšťal aj možnosť, že v evolúcii zohrávajú úlohu aj získané vlastnosti, lamarckizmus striktne nevyučoval. Našťastie však jestvujú aj racionálnejší neodarvinisti, ktorí sú otvorení novým poznatkom, a hoci zotrývajú na základných východiskách (napríklad populačnej genetike a prírodnom výbere), uvedomujú si nevyhnutnosť nahradiť redukcionizmus holistickým prístupom skúmania evolučných procesov. Je celkom prirodzené, že jestvujú aj prívrženci epigeneticizmu, ktorí vykladajú epigenetické javy na pozadí neodarvinistického konceptu (vlastne možno skôr darwinovského, ktorý je otvorenejší) evolučnej teórie a napokon aj evo-devo biológovia ako striktní odporcovia neodarvinizmu, ktorí považujú všetky jeho piliere za neudržateľné.

Zmienené rozdiely sa pochopiteľne týkajú opačných koncov tohto kontinua. V skutočnosti sú postoje evolučných biológov, a biológov či prírodovedcov vôbec, k niektorým podrobnostiam skôr nevyhranené, takže niekedy je ťažké rozlíšiť, aký „izmus“ daný bádateľ vlastne obhajuje. Najdôležitejšie je však niečo iné: napriek búrlivým debatám a nezmieriteľným postojom k jednotlivým otázkam evolučnej biológie všetkých evolučných biológov predsa len niečo spája. Je to poznanie, že evolúcia živých bytostí na našej planéte je vedecky overiteľný fakt.

8 POZNÁMKY

1. Teória saltatorickej ontogenézy vychádza z fyzikálno-chemických princípov sebaorganizácie či sebausporiadania hmoty, ktoré v súvislosti s ontogenetickými a evolučnými procesmi podrobne opísal americký biológ a matematik Stuart A. Kauffman (1993). Vytvoril matematické modely systémov, ktoré sa samy organizujú a usporadúvajú do určitých štruktúr, pričom si uvedomil, aký obrovský význam môžu mať tieto modely v biológii vrátane nového pohľadu na evolučné procesy. Kľúčom k ich porozumeniu je podľa Stuarta Kauffmana spojenie matematiky, fyziky, chémie a biológie, ktoré nás privedie k objaveniu autokatalytických súborov a nerovnovážnej termodynamiky (pozri nižšie) a súčasne nám otvára cestu k poznaniu, aká veľká môže byť sila sebausporiadania. Tieto poznatky obsahujú aj implikácie pre pôvod života ako takého, ale najmä pre pôvod poriadku v ontogenéze každého organizmu.

Pre pochopenie princípu sebaorganizácie hmoty je potrebné vysvetliť, čo sú autokatalytické súbory. Ich podstata je jednoduchá – fungujú na princípe kladnej spätnej väzby. Vysvetľuje ich model, ktorý sa podľa miesta svojho vzniku nazýva bruselátor (okolnosti vzniku tohto modelu, ako aj ďalšie podrobnosti o sebausporiadaní, komplexite a deterministickom chaose opisuje kniha Coveney, P., Highfield, R., 2003: *Medzi chaosom a řádem*. Mladá Fronta, s. 175-216; český preklad anglického originálu Coveney, P., Highfield, R. 1995: *Frontiers of Complexity*, Faber and Faber). Základom bruselátoru je autokatalytická oscilačná reakcia čiže chemická reakcia, ktorá sa katalyzuje jedným z jej vlastných produktov.

Na existenciu tejto chemickej reakcie neprišiel chemik, ale fenomenálny matematik Alan Turing (laureát Nobelovej ceny), ktorý ju predpovedal na základe svojich výpočtov (Turing 1952). Turing sa pritom zaujímal o vzájomné súvislosti medzi biochemickou podstatou života a spôsobmi, ako rozmanité tvary a štruktúry organizmov vznikajú. Okrem iného ho zaujímali aj veci týkajúce sa priamo ontogenézy, najmä to, akými mechanizmami dochádza k diferenciácii pôvodne rovnakých buniek do rôznych typov buniek tvoriacich rôzne orgány. Jednou z hlavných Turingových hádaniek bolo, ako môže z pôvodne symetrického útvaru – guľôčky buniek, ktorá vzniká po oplodnení procesom gastrulácie – vzniknúť niečo, čo má presne definovaný hlavový a chvostový koniec tela, čiže celkom iné usporiadanie s presne stanovenou orientáciou a dvojstrannou symetriou. Veď ak je zárodok mnohobunkového organizmu spočiatku guľôčkovitý, dalo by sa na základe poznania „klasických“ chemických reakcií riadiacich ontogenetické procesy očakávať, že všetky organizmy budú mať aj v dospelosti tvar akýchsi guľovitých kvapiek. Turing však prišiel na to, že vďaka náhodným výkyvom (fluktuáciám) sa môže pôvodná guľovitá symetria narušiť. Urobil tak významný objav, a to, že nelineárne efekty v chemických zlúčeninách môžu viesť k sebaorganizácii hmoty do rozmanitých priestorových útvarov. Formuloval matematický návod oscilačných reakcií, ktoré nastávajú vtedy, keď sa systém ocitne ďaleko od rovnováhy a dosiahne takzvaný bod bifurkácie, pri ktorom začínajú vznikať disipatívne štruktúry. Sú to presne tie bifurkácie, ktoré podľa teórie saltatorickej ontogenézy zohrávajú takú významnú úlohu pri vývine mnohobunkových organizmov.

Fyzikálna podstata týchto procesov – či už autokatalytickej oscilačnej reakcie alebo ontogenézy – tkvie v nerovnovážnej dynamike. Delí sa na dve časti: na lineárnu, ktorá opisuje správanie systému blízko rovnováhy, a nelineárnu, ktorá opisuje správanie fyzikálnych systémov ďaleko od rovnováhy. Zatiaľ čo lineárna termodynamika sa vyznačuje najmä dobre vypočítateľnými procesmi a zákonitosťami, pri nelineárnej platí pravý opak. Nepoznáme nijaké jednoduché zákony, ktoré by nám pomohli predpovedať ďalší termodynamický vývoj

systému, hoci s jednou vecou si predsa len môžeme byť istí: vždy dôjde k nárastu entropie, čo sa nazýva aj disipácia energie. Vedci objavili, že pri disipácii v termodynamických procesoch ďaleko od rovnováhy môže dochádzať nielen k zvyšovaniu miery neusporiadanosti systému, ale paradoxne aj k procesu opačnému – k vytváraniu osobitných štruktúr vyznačujúcich sa neočakávane vysokou mierou usporiadania. Systémy, ktoré sa nachádzajú ďaleko od rovnováhy, sa tak stávajú kolískou komplexných štruktúr, pričom v procese, ktorý tieto štruktúry generuje, sa skrýva tajomstvo sebausporiadania hmoty. Keďže tieto komplexné štruktúry vznikajú ako súčasť disipácie, slávny belgický fyzik Ilya Prigogine ich pokrstil ako disipatívne štruktúry pričom v roku 1977 bol za svoj objav odmenený Nobelovou cenou.

2. Základom úvah o tom, že ontogenéza nie je len proces postupného, rovnomerného a plynulého hromadenia zmien, ale proces, ktorý v sebe zahŕňa aj náhle, nerovnomerné, ba priam skokovité zmeny a rozhodujúce posuny vo vývine, sa stali myšlienky a práce ruských ichtyológov z konca štyridsiatych a z päťdesiatych rokov 20. storočia (Rass 1946, 1948; Vasnecov 1946, 1953; Kryžanovskij 1949; Vernidub a Guzeva 1950; Disler 1951; Kryžanovskij, Disler a Smirnova 1953), ktoré vyústili do sformovania teórie o etapovitosti vývinu rýb. Táto teória však bola zaťažená marxistickou ideológiou, čo sa prejavovalo v nazeraní na ontogenézu predovšetkým ako na proces, ktorý v zmysle marxisticko-leninského ponímania hegelovskej dialektiky podlieha zákonu o prechode kvantity v kvalitu a zákonu o boji a jednote protikladov.

Podľa tejto teórie sa všetky významné zmeny organizmu odohrávajú rýchlo a skokovito, pričom medzi skokovitým zmenami sa uskutočňuje rast a pomalé, niekedy len sotva badateľné zmeny, ktoré však vlastne nič neznamenajú, pretože biologické vlastnosti, napríklad spôsob plávania či výživy jedinca, sa nemení (Vasnecov 1953). V etapách teda prebiehajú najmä kvantitatívne zmeny určitých kvalít organizmu a po dosiahnutí určitého stupňa sa menia na novú kvalitu. Nová kvalita v morfológii, ale aj ekológii a fyziológii jedinca vzniká na prelome etáp, pričom prechod z jednej etapy na druhú sa odohráva rýchlo. Staré orgány zanikajú a začínajú fungovať nové. V súvislosti s tým sa menia biologické vlastnosti jedinca a jeho vzťahy k prostrediu, na ktoré je adaptovaný. Etapy však spolu úzko súvisia a sú od seba navzájom závislé, pretože sú len postupnými úsekmi života toho istého organizmu.

Takéto chápanie ontogenézy však nevystihovalo celkom správne biologickú podstatu ontogenézy, pretože bolo založené na adaptacionistickom a selektivistickom prístupe, ktorý vychádzal z myšlienky neustáleho konfliktu medzi organizmom a prostredím. Podľa tejto idey, a v súlade so zákonom o boji a jednote protikladov, prostredie vytvára neprestajný tlak na organizmy, a tie sa musia neprestajne prispôbovať, inak zahynú. Prírodným výberom sa potom vyselektujú organizmy, ktoré sa dokážu prispôbiť a prežiť. Teória o etapovitosti ontogenézy navyše priveľmi zdôrazňovala skokovitosť tohto procesu, vyvolávajúc dojem, že ryba sa počas svojho vývinu naozaj mení skokovito – priamo pred našimi očami. V každom prípade však išlo na vtedajšiu dobu o veľmi pokrokovú teóriu, ktorá dodala bádaniu v oblasti ontogenézy nové impulzy a vytvorila základ pre vznik ďalších teórií.

3. Ryby tvoria súčasť organizmov obývajúcich našu planétu, zdieľajú s nimi spoločnú evolučnú históriu a podliehajú tým istým vývinovým procesom. Ich ontogenézu teda možno porovnať s ontogenézou akéhokoľvek iného organizmu, najmä čo sa týka stavovcov. Rybia larva je teda interval ontogenézy ryby porovnateľný napríklad so žubrienkou skokana, ale aj s húsenicou motýľa. Keďže ontogenéza má modulárny charakter (pozri obr. 1 a tiež s. 32), larválna perióda života, ktorá je energeticky veľmi náročnou časťou ontogenézy, môže ako vývinový modul niektorým živočíchom chýbať. Larvu nemajú napríklad niektoré skupiny rýb (známe živorodé gupky), ale ani cicavce (vrátane človeka), u ktorých prebrali zodpovednosť za zabezpečovanie energie na svoje plecia samice, a eliminovali tak najrizikovejší interval ontogenézy väčšiny živočíchov. Larválna perióda života je charakteristická prítomnosťou dočasných orgánov a absenciou definitívnych orgánov. Počas jej trvania si musia živočíchy samostatne obstarávať energiu a živiny z exogénnych zdrojov (typickým príkladom sú spomínané húsenice), čo často vedie k vysokej mortalite. V priebehu evolúcie sa niektorým skupinám živočíchov vyvinuli

mechanizmy zabezpečovania zdrojov energie a živín rodičmi (napríklad placenta a materské mlieko cicavcov), čo im umožnilo rizikovú larválnu periódu eliminovať. Nižšia mortalita potomstva na jednej strane a vyššie energetické nároky i riziká rodičov na druhej strane si však vyžiadali kompromis v podobe zníženej natality.

4. Biológia dnes nevie presne zadefinovať, čo je druh. V posledných desaťročiach vzniklo viac ako dvadsať rozmanitých konceptov druhu (Hey 2006), napokon sa však ukazuje, že najspofahlivejším aj najširším akceptovaným naďalej zostáva tradičný koncept, podľa ktorého je biologický druh skupinou organizmov schopných sa medzi sebou reprodukovať a prinášať plodné potomstvo. Príslušníci takto definovaného druhu sú súčasne reprodukčne oddelení od iných takýchto skupín, takže k rozmnožovaniu medzi nimi za normálnych okolností nedochádza.
5. Odhalenie Haeckelovho podvodu, ako aj ďalších slabín biogenetického pravidla zneužívajú predovšetkým zakladatelia a šíritelia „vedeckého kreacionizmu“ či prívrženci myšlienky Inteligentného Dizajnéra ako Stvoriteľa. Podrobnejší pohľad na túto problematiku prináša kniha *Pánom života je čas* (Kováč 2007).
6. O modularite živej hmoty, vývinu a evolúcii detailne pojednáva kniha *Modularita vo vývine a evolúcii* (*Modularity in Development and Evolution*), ktorú editovali G. Schlosser a G. P. Wagner (2004).
7. Bližšie sa o Morganových experimentoch, ako aj o ich súvislostiach s genetikou a predovšetkým evolučnou teóriou možno dočítať v knihe *Evolúcia. Neobyčajná história jednej vedeckej teórie* od Edwarda Larsona (2006; slovenský preklad anglického originálu *Evolution – The Remarkable History of a Scientific Theory*, Larson 2004).
8. S prakticky rovnakou koncepciou genetickej asimilácie a kanalizovania vývinových udalostí prišiel nezávisle od Waddingtona aj ruský vedec Ivan I. Schmalhausen (v našej literatúre prepisovaný z azbuky ako Šmalgauzen), ktorý sa však stal obeťou prenasledovania stalinským režimom, a tak sa jeho myšlienky vo svete nepresadili.
9. Spoločnosť pre integratívnu a porovnávaciu biológiu – The Society for Integrative and Comparative Biology (SICB) patrí medzi najväčšie a najprestížnejšie profesionálne asociácie svojho druhu. Vznikla v roku 1902 ako American Society of Zoologists zlúčením dvoch spoločností – the Central Naturalists and the American Morphological Society. Zameriava sa na integrovanie mnohých špecializovaných oblastí biológie. Po väčšinu svojej histórie bola známa ako Americká spoločnosť zoológov (the American Society of Zoologists), v roku 1996 sa však premenovala na Spoločnosť pre integratívnu a porovnávaciu biológiu, aby lepšie odrážala vedecký pokrok, integratívne prístupy a záujmy svojich členov zo všetkých oblastí biológie. Viac sa o tejto významnej spoločnosti venujúcej veľkú pozornosť evolučnej vývinovej biológii možno dozvedieť na <http://www.sicb.org/>.
10. V evolučnej biológii sa často rozlišuje medzi mikroevolúciou a makroevolúciou. Pre populačných genetikov je evolúciou už aj akákoľvek geneticky fixovaná zmena frekvencie alel v populácii – to je mikroevolúcia. Problém však spočíva v tom, že takéto zmeny nemusia nevyhnutne viesť (a najčastejšie ani nevedú) k vzniku nového druhu čiže k speciácii. Hovoriť o evolúcii má zmysel iba vtedy, ak hovoríme o celej rozmanitosti foriem života, a to ako z priestorového, tak aj časového hľadiska. Evolúcia je totiž proces, ktorý musí nevyhnutne zahŕňať vznik nových druhov, ale aj vyšších taxónov, čiže makroevolúciu.
11. Slovo „alprehosť“, je skratka pre komplikovaný anglický výraz „altricial-precocial homeorhetic state“. Pojmy „altricial“ a „precocial“ si Balon (1985) požičal z dlho použíwanej a všeobecne

akceptovanej terminológii v ornitológii. Pod pojmom „altricial“ sa skrýva generalizovaná alebo generalizovanejšia forma, kým pod pojmom „precocial“ špecializovaná alebo špecializovanejšia forma. Pôvod tvaru precocial sa nachádza v latinskom slove *praecox*, ktoré znamená predčasný, predčasne zrelý; zatiaľ čo tvar altricial je odvodený od latinského slova *altrix*, ktoré je zase odvodené od slova *alere* – živiť, kŕmiť. Pojem altriciálny v ornitológii vyjadruje nevyhnutnosť kŕmenia rodičmi, pojem precociálny zase poskytuje všeobecný obraz o stave jedinca pri vyliahnutí.

Podľa Balonovej teórie alprehostu živé systémy vlastne fungujú na podobnom princípe ako počítače – na princípe dychotómie či bifurkácie. Každá operácia počítača je založená na sérii krokov, pri ktorých vždy ide o výber z dvoch možností (0 alebo 1). To isté platí v krátkodobom meradle pre ontogenézu (život jedinca) a v dlhodobom aj pre evolúciu (život na Zemi). Všetky organizmy sa vyznačujú potenciálom reagovať počas svojej ontogenézy na podnety vnútorného a vonkajšieho prostredia dvoma spôsobmi – „0“, alebo „1“. Vďaka tomu môžu vznikáť rozličné formy (jedince) toho istého druhu, i rozličné formy organizmov (druhy). Preto, keď sa ocitnú dva geneticky identické jedince v dvoch výrazne odlišných prostrediach, vyvíjajú sa odlišne a vytvoria dva rozdielne fenotypy. Ak ani jeden z faktorov prostredia neprekročí hranice tolerancie daného druhu, oba fenotypy môžu byť životaschopné. Po určitom čase môžu rozdielne ontogenetické trajektórie (generalizované vs. špecializované) celých generácií viesť k vzniku nového samostatného druhu s odlišnými vlastnosťami. Bifurkácia v evolúcii sa potom prejavuje v podobe existencie príbuzných druhov s odlišnými ontogenézami. Niektoré cicavce napríklad vrhajú mláďatá, ktoré sú už niekoľko minút po príchode na svet pripravené postaviť sa na vlastné nohy a dostáva sa im len málo rodičovskej starostlivosti (napríklad zajac), iné sa rodia slepé, bez srsti a bez niekoľkotýždňovej rodičovskej starostlivosti sú celkom bezmocné (králik). Podobné dvojice možno nájsť aj medzi vtákmi (nidifúgne a nidikolné druhy), rybami a mnohými inými organizmami – vrátane človeka.

12. Býčko čiernoústy je pomerne malá ryba pochádzajúca z Pontokaspickej oblasti (pôvodný areál býčka čienoušťa zahŕňa Čierne, Azovské a Kaspické more a okolité vody). Okrem Dunaja sa mu podarilo kolonizovať aj ďalšie veľké európske rieky od Volgy a Dnepra až po Rýn, čo znamená, že zväčšil areál svojho rozšírenia tisíce kilometrov od svojho pôvodného výskytu a prenikol pritom až k Baltskému a Severnému moru, čo mu trvalo len niekoľko rokov. Navyše bol zavlečený aj do Veľkých Jazier v Severnej Amerike, kde sa zaradil medzi invázne vodné živočíchy s najväčším dosahom na pôvodné ekosystémy.
13. Rovnaké prejavy fenotypovej plasticity sa zistili aj u invázných populácií ďalších druhov rýb (Kováč *et al.* 2009, Novomeská a Kováč 2009, Záhorská a Kováč 2009, Záhorská *et al.* 2009).
14. Slovo *stasis* je gréckeho pôvodu a jeho význam možno preložiť ako nedorozumenie, rozbroj, nehoda, vzbura.
15. Pod pojmom Weissmanova bariéra sa skrýva princíp, podľa ktorého sa môžu dedičné informácie prenášať výlučne z pohlavných buniek na somatické a nikdy nie naopak. Počas ontogenézy živočíchov, ako mnohobunkových organizmov, sa pohlavné a somatické bunky vyvíjajú oddelene, pričom pohlavné bunky sa diferencujú už v raných etapách ontogenézy. August Weissman (1834-1914) bol nemecký biológ, jeden z najaktívnejších obhajcov Darwinovej teórie o pôvode druhov. Weissmanova bariéra býva ešte aj dnes používaná ako argument, že pohlavné bunky nie sú nijako ovplyvnené somatickými bunkami a nemôžu tak prenášať získané vlastnosti do ďalších generácií. Inými slovami, Weissmanovu bariéru uplatňujú zástancovia modernej syntézy ako argumentáciu proti lamarckovskému konceptu dedičnosti získaných vlastností (napr. Haig 2007). Vývinová biológia však nedávno priniesla nezvratné dôkazy, že Weissmanova bariéra nie je celkom nepriepustná a že dedičnosť získaných vlastností je nielen možný, ale aj nie až taký zriedkavý fenomén, ako prezentujú génocentricky zameraní neodarvinisti (napr. Jablonka a Lamb 2007, West-Eberhard 2007).

9

ODPORÚČANÁ LITERATÚRA NA ĎALŠIE
VZDELÁVANIE

Evolučná vývinová biológia je interdisciplinárna veda a jej štúdium si preto vyžaduje široký rozhľad vo viacerých vedeckých disciplínach. Literatúry, ktorú by bolo vhodné odporučiť na ďalšie vzdelávanie je veľmi veľa. Táto učebnica sa však venuje iba určitým špecifickým aspektom evo-devo, čomu je prispôsobený aj zoznam odporúčanej literatúry na ďalšie vzdelávanie. Treba ešte podotknúť, že až na pár výnimiek je všetka literatúra v anglickom jazyku.

Záujemcovia o evo-devo by mali azda začať klasickou učebnicou Briana K. Halla *Evolučná vývinová biológia (Evolutionary Developmental Biology)*, jej 2. vydaním z roku 1999 (v súčasnosti sa pripravuje 3. vydanie). Táto vynikajúca kniha obsahuje všetko, čo sa začínajúci evolučný vývinový biológ potrebuje dozvedieť: od histórie, cez palentológiu, terminológiu, morfológiu a genetiku až po epigenetiku. Aktuálnejšie poznatky z evolučnej vývinovej biológie možno nájsť v skvelejšej učebnici *Vývinová biológia (Developmental Biology)* od Scotta F. Gilberta, pričom relevantné časti jej 8. vydania (2006) sú voľne prístupné na webe (pozri zoznam literatúry). Pre najnáročnejších čitateľov je určené monumentálne dielo Stephena J. Goulda *Štruktúra evolučnej teórie (The Structure of Evolutionary Theory)* z roku 2002. Gould v ňom venuje široký priestor nielen teórii evolúcie a evolučnej biológii vôbec, ale aj vývinovej biológii a vzťahom medzi ontogenézou a evolúciou.

Z kníh, ktoré sú zamerané o niečo užšie ako všeobecné učebnice evolučnej vývinovej biológie, sa určite oplatí venovať pozornosť mimoriadne vydarenej publikácii Wallacea Arthura *Prepojaté embryá a evolúcia (Biased Embryos and Evolution)*, ktorá vyšla v roku 2004. Ponúka zamyslenie nad mnohými otázkami evolučnej biológie, a to najmä z pohľadu ontogenézy. Veľmi ľahko sa číta a prináša nielen provokujúce otázky, ale aj inšpirujúce odpovede. Azda ešte čítavejší a poučnejší je text nekonvenčnej, no veľmi úspešnej knihy *Evolúcia v štyroch rozmeroch (Evolution in Four Dimensions)* od Evy Jablonkovej a Marion Lambovej (2005). Prináša originálny a z hľadiska komplexnosti úplne nový pohľad na evolučné procesy, ktoré sa podľa autoriek odohrávajú v štyroch rozmeroch – v genetickom, epigenetickom, behaviorálnom a symbolickom. Všetky závery autoriek, nech už vyznievajú akokoľvek revolučne v porovnaní s hlavným prúdom evolučnej biológie, sú (rovnako ako v ostatných tituloch tu odporúčanej literatúry) dôsledne podložené odkazmi na výsledky experimentov a štúdií publikované v renomovaných vedeckých časopisoch alebo monografiách. Vynikajúca je aj kniha Jasona Roberta *Embryológia, epigenéza a evolúcia* s podtitulom *Berieme vývin*

vážne (*Embryology, Epigenesis and Evolution; Taking the Development Seriously*), z roku 2004. Robert je filozofom biológie a v tejto knihe brilantne argumentuje, prečo je pri hľadaní odpovedí na otázky evolučnej biológie nutné akceptovať aj vývinovú biológiu a najmä ústredný fenomén ontogenézy – epigenézu. Určite je vhodné siahnuť aj po kontroverznej, ale o to väčšmi podnetnej knihe Richarda Lewontina *Trojité závitnica. Gén, organizmus a prostredie (The Triple Helix. Gene, Organism and Environment)*, ktorá vyvolala vlnu kritiky, najmä z radov zástancov neodarvinizmu. Podstatné však je, že Lewontin v tejto knihe z roku 2000 varuje ako pred entuziastickým redukcionizmom, tak aj pred tmárskym holizmom a nabaďa na rozumný integratívny prístup pri riešení problémov teórie evolúcie.

Zo špecializovanejších publikácií sa možno výdatne inšpirovať dielom Mary West-Eberhardovej *Vývinová plasticita a evolúcia (Developmental Plasticity and Evolution)*, ktorá vyšla v roku 2003. Autorka v ňom presvedčivo argumentuje, prečo nemá zmysel skúmať evolučnú biológiu bez akceptovania výsledkov z iných odvetví biológie, pričom zdôrazňuje úlohu fenotypovej plasticity v evolúcii. V odborných recenziách si vyslúžila také prívlastky ako „intelektuálna blesková vojna“, či zjednodušenie do matematickej rovnice $L=E^3$ (Life = epigenetics, ecology, and evolution čiže život = epigenetika, ekológia a evolúcia; Rollo 2004). Veľkú pozornosť evolučného vývinového biológa si celkom isto zaslúži aj kniha *Modularita vo vývine a evolúcii (Modularity in development and evolution)*. Editori Schlosser a Wagner (2004) v nej spolu s ďalšími autormi analyzujú modularitu a hierarchické usporiadanie živej hmoty. Aj ďalšia významná monografia spájajúca ekológiu, ontogenézu a evolúciu vyšla v roku 2004. Nazýva sa *Prostredie, vývin a evolúcia* s podtitulom *Smerom k syntéze (Environment, Development and Evolution. Toward a Synthesis)* a je výsledkom úsilia editorov Briana Halla, Roya Pearsona a Gerda Müllera.

Z najhorúcejších novínok je určite vhodné venovať pozornosť poslednému (v čase vydania tejto knihy) číslu časopisu *International Journal of Developmental Biology*, ktoré má príznačný názov *Epigenetika a vývin (Epigenetics & Development)* a editovali ho Saadi Khochbin a Stefan Nonchev (2009). Je to špeciálne číslo časopisu, ktoré obsahuje najnovšie výsledky z genetiky a prináša prekvapujúce nové svetlo do vzťahov medzi genotypom a fenotypom. Oveľa širšie je zameraná ďalšia novinka – najnovšie vydanie *Grzimekovej encyklopédie živočíchov*, časť *Evolúcia (Grzimek's Animal Life Encyclopedia, Evolution)* – ktoré bude na jeseň 2009 sprístupnené najskôr na internete, neskôr vyjde aj v tlačenej podobe. Editormi sú Michael Hutchins, Valerian Geist a Erich Pianka.

Na záver nezaškodí spomenúť aspoň dva tituly v slovenkom jazyku, ktoré však už nepatria medzi vedeckú literatúru. Vynikajúcim sprievodcom histórie teórie evolúcie s kapitolami obsahujúcimi aj vývinovú biológiu je kniha Edwarda Larsona *Evolúcia. Neobyčajná história jednej vedeckej teórie* (2006). Populárnejšou formou a zo širšieho pohľadu sa pokúsil uviesť čitateľa do problematiky evo-devo aj autor tejto učebnice, a to v knihe *Pánom života je čas* (Kováč 2007).

10

SLOVNÍČEK ODBORNÝCH POJMOV

- Adaptacionizmus** – myšlienkový prúd v evolučnej biológii zdôrazňujúci „schopnosť“ prírodného výberu prispôbovať (adaptovať) jednotlivé znaky organizmov tak, aby boli z hľadiska evolúcie optimálne (pozri tiež selekcionizmus).
- Adult** – dospelec, jedinec v adultnej perióde života. Adultná perióda života zahŕňa interval ontogenézy, počas ktorého jedinec má definitívne štruktúry a orgány a súčasne dosiahol pohlavnú dospelosť. Adultnú periódu predchádza juvenilná perióda, za adultnou periódou môže nasledovať senektívna perióda ontogenézy.
- Altriciálny** – v ontogenetickom zmysle generalizovaný jedinec alebo druh. Vyznačuje sa spravidla nepriamou ontogenézou, malými vajčkami s riedkym žĺtkom, veľkým počtom vajčiek, vysokou mortalitou pred dosiahnutím definitívneho fenotypu, malými rozmermi pri prechode na exogénnu výživu, nízkou investíciou rodičov do jedincov svojho potomstva, vysokou frekvenciou reprodukcie a veľkým počtom chromozómov. Opač prekociálneho.
- Autokatalytická reakcia** – chemická reakcia, ktorá sa katalyzuje jedným z jej vlastných produktov.
- Bifurkácia** – bod rozvetvenia, pri ktorom má systém k dispozícii voľbu dvoch rôznych možností.
- Diferenciácia buniek** – proces, pri ktorom sa spočiatku rovnaké bunky vyvíjajú do buniek špecializovaných, napríklad nervových, svalových, zmyslových atď., vďaka čomu vznikajú tkanivá a orgány.
- Disipácia** – strata energie fyzikálneho systému, najčastejšie vo forme tepla. V niektorých chemických zlúčeninách môže disipácia viesť k sebaorganizácii hmoty do rozmanitých priestorových útvarov, a to prostredníctvom oscilačných reakcií. Tie nastávajú vtedy, keď sa systém ocitne ďaleko od rovnováhy a dosiahne takzvaný bod bifurkácie, pri ktorom začínajú vznikať disipatívne štruktúry.
- Disipatívne štruktúry** – štruktúry vznikajúce prostredníctvom procesu sebaorganizácie hmoty, keď sa komplexné systémy, ktoré sa riadia princípmi nelineárnej termodynamiky, ocitnú na hranici deterministického chaosu, a dostanú sa tak do bodu bifurkácie.
- Embryo** – zárodok, jedinec v embryonálnej perióde života. Embryonálna perióda života zahŕňa interval ontogenézy, počas ktorého sa bunky diferencujú do jednotlivých zárodočných listov, formujú sa tkanivá, vznikajú funkčné štruktúry a orgány. Jedinec nemá počas embryonálnej periódy viaceré definitívne štruktúry a orgány, jeho existenciu však zabezpečujú dočasné štruktúry a orgány. Zárodok neprijíma samostatne potravu, vyživuje ho žltok alebo je zásobovaný živinami od rodičov. Embryonálna perióda je prvou periódou ontogenézy, začína sa zygotou. Za embryonálnou periódou

nasleduje buď larválna perióda (nepriama ontogenéza), alebo juvenilná perióda (priama ontogenéza).

Epigeneticizmus – myšlienkový prúd v evolučnej biológii a v evo-devo, ktorý zdôrazňuje význam epigenézy nielen v ontogenetických, ale aj v evolučných procesoch, najmä v makroevolúcii či speciácii.

Epigenetika – pojem s dvojakým významom. V molekulárnej biológii štúdium mitoticky alebo meioticky dedičných zmien vo fungovaní génov, ktoré nemožno vysvetliť zmenami v sekvencii DNA. Vo funkčnej morfológii séria interakcií medzi bunkami a bunkovými produktmi, ktorá vyúsťuje do morfogenézy a diferenciácie.

Epigenéza – proces, prostredníctvom ktorého sa realizuje ontogenéza. Odohráva sa mimo genetického kódu a výstavba nijakého mnohobunkového organizmu nie je bez nej možná. Mechanizmus ontogenéz, ktorý v každej generácii vytvára alternatívne odchýlky umožňujúce organizmom prežívať v meniacich sa podmienkach prostredia.

Epistáza – proces, pri ktorom je aktivita jedného génu modifikovaná iným génom alebo viacerými inými génmi.

Fenotyp – typ organizmu, ktorý vznikol ako produkt kombinácie genotypu a epigenetickej informácie. Je to súbor znakov organizmu okrem génov samých. Definitívny fenotyp je výsledný tvar ontogenézy, zjednodušene jedinec so završeným vývinom.

Fylogenéza – proces evolúcie vzájomne príbuzných organizmov. Premieta sa do vývojových línií, ktoré spolu tvoria „strom života“.

Gaméta – špecializovaná pohlavná bunka (samčia alebo samičia), ktorá v procese oplodnenia splýva s rovnako špecializovanou bunkou opačného pohlavia (pozri tiež zygota).

Gén – jednotka dedičnosti, úsek DNA, v ktorom sú zakódované špecifické informácie potrebné na prenos určitých znakov z generácie na generáciu. Štrukturálne gény sú gény, ktoré riadia produkciu určitých špecifických proteínov alebo peptidov.

Génocentrizmus – v ostatných desaťročiach dominujúci myšlienkový prúd v evolučnej biológii, podľa ktorého sa evolučné procesy dajú vysvetliť najmä na hierarchickej úrovni génov. Tvorí jadro neodarvinizmu a modernej syntézy. Evolúciu vníma ako zmenu frekvencie génov v populácii, ktoré sú následne vystavené situ prírodného výberu.

Genóm – súhrn všetkých génov i nekódujúcich úsekov DNA, čiže úplná sekvencia DNA jedinca.

Genetická asimilácia – proces, ktorým sa fenotypový znak, pôvodne vzniknutý iba ako odpoveď na vplyv prostredia, preberá prostredníctvom procesu selekcie do genotypu. Takýto fenotypový znak sa stáva nezávislým od pôvodného environmentálneho induktora (čiže od zmien v podmienkach prostredia), pretože je zafixovaný geneticky.

Genotyp – kombinácia alel umiestnených na homologických chromozómoch jedinca determinujúca špecifické znaky a vlastnosti fenotypu.

Gynogenéza – druh partenogenézy, ktorý sa vyznačuje istou osobitosťou: aby sa

vo vajíčku naštartoval proces ontogenézy, musí byť stimulované spermiami. Spermia však na rozdiel od riadneho oplodnenia neprispieva svojím genetickým materiálom, zohráva iba úlohu spúšťacieho mechanizmu (podnetu).

Heterochrónia – zmena načasovania vývinových udalostí.

Holizmus – myšlienkový prístup, podľa ktorého nemožno vlastnosti systému (celku) odvodiť alebo vysvetliť z jeho jednotlivých častí. Systém sa vyznačuje emergentnými vlastnosťami, čiže vlastnosťami, ktoré sa vynárajú až vtedy, keď nejaké jednotlivé časti vytvoria systém, preto ich u jednotlivých častí nemožno pozorovať (pozri tiež redukcionizmus).

Homeostáza – dynamická rovnováha systému dosiahnutá autoreguláciou (zahŕňa spätnú väzbu).

Hox gény – skupina génov, ktoré plnia regulačnú úlohu v ontogenéze rastlín, húb a živočíchov. Špecifikujú ich antero-posteriórnu os, ako aj identitu segmentov počas ontogenézy.

Juvenil – mláďa, jedinec v juvenilnej perióde života. Juvenilná perióda života zahŕňa interval ontogenézy, počas ktorého už jedinec má definitívne štruktúry a orgány, nie je však ešte pohavne zrelý. Juvenilná perióda nasleduje buď po embryonálnej perióde (priama ontogenéza), alebo po larválnej perióde (nepriama ontogenéza). Za juvenilnou periódou nasleduje adultná perióda ontogenézy.

Koevolúcia – súbežná evolúcia organizmov, proces, pri ktorom evolúcia jedného druhu ovplyvňuje evolúciu iného druhu (druhov).

Larva – jedinec v larválnej perióde života. Larválna perióda života zahŕňa interval ontogenézy, počas ktorého má jedinec viaceré dočasné štruktúry a orgány, zatiaľ čo niektoré definitívne štruktúry a orgány mu ešte chýbajú. Na rozdiel od zárodka aktívne vyhľadáva a samostatne prijíma potravu z exogénnych zdrojov. Larválna perióda nasleduje po embryonálnej perióde (nepriama ontogenéza), ale mnohým živočíchom – napríklad všetkým cicavcom vrátane človeka – celkom chýba (priama ontogenéza). Za larválnou periódou nasleduje juvenilná perióda ontogenézy.

Makroevolúcia – evolučné zmeny odohrávajúce sa nad hierarchickou úrovňou biologického druhu. Proces vzniku nových druhov (speciácia) alebo vyšších taxónov.

Mikroevolúcia – evolučné zmeny odohrávajúce sa pod hierarchickou úrovňou biologického druhu. Zmena frekvencie alel v populácii.

Modulárne organizmy – organizmy s fenotypom, ktorý tvoria nahraditeľné časti čiže moduly. Modulárny fenotyp pripomína svojim usporiadaním stavebnicu (pozri tiež unitárne organizmy).

Ontogenéza – individuálny vývin mnohobunkového organizmu.

Partenogenéza – spôsob nepohlavného rozmnožovania. Pri partenogenéze samica vytvára vajíčka, z ktorých sa vyvíja nový jedinec bez oplodnenia. Partenogeneticky sa dokážu rozmnožovať napríklad vošky, perloočky či niektoré rastliny, ale aj žraloky, ryby, obojživelníky a plazy.

Populácia – súbor geneticky relatívne homogénnych jedincov (jedného druhu)

organizmu) všetkých vývinových stupňov, ktoré žijú v spoločnom ohraničenom priestore v určitom čase a sú vzájomne viazané reprodukčnými vzťahmi (môžu si vymieňať genetické informácie).

Prekociálny – v ontogenetickom zmysle špecializovaný jedinec alebo druh. Vyznačuje sa spravidla priamou ontogenézou, veľkými vajíčkami s hustým žĺtkom, malým počtom vajíčok, nízkou mortalitou pred dosiahnutím definitívneho fenotypu, pomerne veľkými rozmermi pri prechode na exogénnu výživu, vysokou investíciou rodičov do jedincov svojho potomstva, nízkou frekvenciou reprodukcie a nízkym počtom chromozómov. Opak altriciálneho.

Prírodný výber – selekcia, proces, prostredníctvom ktorého sa znaky vhodné pre dané prostredie (podmienkou je, aby boli dedičné) stávajú v ďalších generáciách rozmnožujúcej sa populácie čoraz početnejšími, pričom nevhodné znaky sa súčasne stávajú čoraz zriedkavejšími. Inými slovami, je to proces uprednostňovania prežitia vhodných jedincov na úkor nevhodných. V priebehu času môže tento proces vyústiť do prispôsobení (adaptácií) organizmu určitej ekologickej nische a podľa prevládajúcich názorov napokon aj do vzniku nového druhu.

Redukcionizmus – myšlienkový prístup, podľa ktorého sa komplexné javy a systémy (celok) dajú pochopiť a vysvetliť na základe pochopenia jednotlivých častí (a interakcií medzi nimi), ktoré systém tvoria.

Reynoldsovo číslo – bezrozmerné číslo, ktoré uvádza pomer medzi odporom telesa ponoreného do tekutiny a viskozitou tejto tekutiny a kvatifikuje pomerný význam týchto dvoch síl za daných podmienok prúdenia.

Selekcionizmus – myšlienkový prúd v evolučnej biológii zdôrazňujúci úlohu prírodného výberu v evolúcii (pozri tiež prírodný výber).

Senectus – jedinec v senektívnej perióde života. Senektívna perióda života zahŕňa posledný interval ontogenézy, počas ktorého jedinec má definitívne štruktúry a orgány vrátane pohlavných, stratil však schopnosť reprodukcie. Senektívnu periódu predchádza adultná perióda ontogenézy.

Speciácia – vznik nového biologického druhu v procese evolúcie.

Synchrónia – mechanizmus zladžujúci načasovanie vývinových udalostí.

Unitárne organizmy – organizmy s fenotypom, ktorý tvorí jeden nedeliteľný celok (pozri tiež modulárne organizmy).

Zygota – základná bunka nového jedinca, ktorá vznikne spojením samčej a samičej gaméty, čiže spermie a vajíčka (pozri tiež gaméta).

- - - - -

11

LITERATÚRA

- Alberch, P. S., Gould, S. J., Oster, G. F., Wake, D. B. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296-317.
- Arthur, W. 2004. Biased embryos and evolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- Baer, K. E. Von 1828. Über Entwicklungsgeschichte der Thiere: Beobachtung und Reflexion, Erster Teil. Königsberg: Gebrüder Bornträger.
- Balážová-Lavrinčíková, M. Kováč, V. 2007. Epigenetic context in the life-history of round goby *Neogobius melanostomus* from Slovak stretch of the Danube. Chapter 14, s. 275–287. In: Gherardi, F. (Ed.) *Freshwater Bioinvaders: Profiles, Distribution, and Threats*. Berlin: Springer.
- Balon, E. K. 1979. The theory of saltation and its application in the ontogeny of fishes: steps and thresholds. *Environmental Biology of Fishes* 4: 97-101.
- Balon, E. K. 1980. Early ontogeny of the North American landlocked arctic charr sunapee, *Salvelinus (Salvelinus) alpinus oquassa*. S. 568-606. In: Balon, E. K. (Ed.) *Charrs: Salmonid Fishes of the Genus Salvelinus. Perspectives in Vertebrate Science 1*. The Hague: Dr W. Junk Publishers.
- Balon, E. K. (Ed.) 1985. *Early Life Histories of Fishes: New Developmental, Ecological and Evolutionary Perspectives*. Dordrecht: Dr W. Junk Publishers.
- Balon, E. K. 1990. Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyological Reviews* 1: 1–48.
- Balon, E. K. 2004. Alternative Ontogenies and Evolution: A Farewell to Gradualism. S. 37-66. In: Hall, B. K., Pearson R., Müller, G. B. (Eds.) *Environment, Development and Evolution. Toward a Synthesis. The Vienna Series in Theoretical Biology*. Cambridge/London: The MIT Press.
- Breuker C. J., Debat V., Klingenberg C. P. 2006. Functional evo-devo. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 488-492.
- Coveney, P., Highfield, R., 2003. *Medzi chaosom a rádom*. Praha: Mladá Fronta. (Český preklad anglického originálu Coveney, P., Highfield, R. 1995. *Frontiers of Complexity*. London: Faber and Faber).
- Dale, K. J., Pourquié, O. 2000. A clock-work somite. *Bioessays* 22: 72-83.
- Dassow, G. Von, Munro, E. 1999. Modularity in Animal Development and Evolution: Elements of a Conceptual Framework for EvoDevo. *Journal of Experimental Zoology, Part B: Molecular and Developmental Evolution* 285: 307–325.
- De Beer, G. R. 1930. *Embryology and Evolution*. Oxford: Clarendon Press.
- Disler, N. N. 1951. Problémy individuálního vývoje živočichů ve světle kritiky stavu vývojové mechaniky. *Sovětská věda, Biologie* 3: 234-255.
- Disler, N. N., Smirnov, S. A. 1977. Sensory organs of the lateral-line canal system in two percids and their importance in behavior. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1492-1503.

- Eldredge N., Gould, S. J. 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. S. 82-115. In: Schopf, T. J. M. (Ed.) Models in Paleobiology. San Francisco: Freeman Cooper.
- Endicott, P., Ho, S. Y. W., Metspalu, M., Stringer, C. 2009. Evaluating the mitochondrial timescale of human evolution. Trends in Ecology and Evolution 24: 515-521.
- Feil, R. 2009. Epigenetic asymmetry in the zygote and mammalian development. Epigenetics & Development. International Journal of Developmental Biology, Special Issue 53, 2/3: 191-201.
- Garstang, W. 1922. The theory of recapitulation: a critical restatement of the Biogenetic law. Proceedings of the Linnean Society of London 35: 81-101.
- Geist, V. 1978. How genes communicate with the environment – The biology of inequality. Chapter 6, s. 116-144. In: Geist, V. Life Strategies, Human Evolution, Environmental Design. Toward a Biological Theory of Health. New York: Springer.
- Gilbert, S. F. 2000. Diachronic biology meets evo-devo: C. H. Waddington's approach to evolutionary developmental biology. American Zoologist 40: 729-737.
- Gilbert, S. F. 2003. The morphogenesis of evolutionary developmental biology. International Journal of Developmental Biology 47: 467-477.
- Gilbert, S. F. 2006. Developmental Biology, Eighth Edition online: DevBio. A Companion to Developmental Biology. <http://8e.devbio.com>. Stránka navštívená 14. Augusta 2009.
- Gilbert, S. F., Opitz J. M., Raff, R. A. 1996. Resynthesizing evolutionary and developmental biology. Developmental Biology 173: 357-372.
- Gisbert, E. 1999. Early development and allometric growth patterns in Siberian sturgeon and their ecological significance. Journal of Fish Biology 54: 852-862.
- Goldschmidt, R. B. 1940. The Material Basis of Evolution. New Haven: Yale University Press.
- Goldschmidt, R. B., Hannah, A., Piternick, I. 1951. The podoptera effect in *Drosophila melanogaster*. University of California Publications in Zoology 55: 67-294.
- Gould, S. J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Cambridge (Massachusetts): The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, S. J. 2002. The Structure of Evolutionary Theory. Cambridge (Massachusetts)/London: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, S. J., Lewontin, R. C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist program. Proceedings of the Royal Society B 205: 581-598.
- Haeckel, E. 1874. Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification der Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft 8: 1-55.
- Haig, D. 2004. The (Dual) Origin of Epigenetics. Cold Spring Harbour Symposia on Quantitative Biology 69: 67-70.
- Haig, D. 2007. Weissman Rules! OK? Epigenetics and the Lamarckian temptation. Biology and Philosophy 22: 415-428.
- Hall, B. K. 1992. Evolutionary Developmental Biology. 1. Vydanie London: Chapman & Hall.
- Hall, B. K. 1999. Evolutionary developmental biology. 2. Vydanie Dordrecht/-Boston/London: Kluwer Academic Publishers.

- Hall, B. K. 2000. Evo-devo or devo-evo – Does it matter? *Evolution & Development* 2: 177-178.
- Hall, B. K. 2003. Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms. *International Journal of Developmental Biology* 47: 491-495.
- Hall, B. K., Miyake, T. 1995. How do embryos measure time? S. 4-20. In: McNamara, K. J. (Ed.) *Evolutionary Change and Heterochrony*. New York: John Wiley & Sons.
- Hall, B. K., Pearson R., Müller, G. B. (Eds.) 2004. *Environment, Development and Evolution. Toward a Synthesis*. The Vienna Series in Theoretical Biology. Cambridge/London: The MIT Press.
- Hey, J. 2006. On the failure of modern species concept. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 447-450.
- Hunt von Herbing, I., Boutilier, R. G. 1996. Activity and metabolism of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*) from Scotian shelf and Newfoundland source populations. *Marine Biology* 124: 607-617.
- Hunt von Herbing, I., Miyake, T., Hall, B. K., Boutilier, R. G. 1996a. Ontogeny of feeding and respiration in larval Atlantic cod *Gadus morhua* (Teleostei, Gadiformes): I. Morphology. *Journal of Morphology* 227: 15-35.
- Hunt von Herbing, I., Miyake, T., Hall, B. K., Boutilier, R. G. 1996b. Ontogeny of feeding and respiration in larval Atlantic cod *Gadus morhua* (Teleostei, Gadiformes): II. Function. *Journal of Morphology* 227: 37-50.
- Ikegami, K., Ohgane, J., Tanaka, S., Yagi S., Shiota, K. 2009. Interplay between DNA methylation, histone modification and chromatin remodelling in stem cells and during development. *Epigenetics & Development*. *International Journal of Developmental Biology*, Special Issue 53, 2/3: 203-214.
- Jablonka, E., Lamb, M. 2005. *Evolution in four dimensions*. Cambridge/London: MIT Press.
- Jablonka, E., Lamb, M. 2007. The expanded evolutionary synthesis – a response to Godfrey-Smith, Haig and West Ebergard. *Biology and Philosophy* 22: 453-472.
- Jacob, F. 1977. Evolution and tinkering. *Science* 196: 1161-1166.
- Johnson, M. H., Day, M. L. 2000. Egg timers: how is developmental time measured in the early vertebrate embryo? *Bioessays* 22: 57-63.
- Kauffman, S. A. 1993. *The Origins of Order: Self-Organization and Selection in Evolution*. New York: Oxford University Press.
- Kauffman, S. A. 1995. *At Home in the Universe: The Search for the Laws of Self-Organization and Complexity*. New York: Oxford University Press.
- Kauffman, S. A., Smolin, L. 1997. A Possible Solution For The Problem Of Time In Quantum Cosmology. http://www.edge.org/3rd_culture/smolin/smolin_p3.html. Stránka navštívená 17. 8. 2007.
- Khochbin S., Nonchev, S. (Eds.) 2009. *Epigenetics & Development*. *International Journal of Developmental Biology*, Special Issue, 53, 2/3.
- Khochbin S., Nonchev, S. 2009. Preface. *Epigenetics & Development*. *International Journal of Developmental Biology*, Special Issue 53, 2/3: 189-190.
- Klingenberg, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73: 79-123.
- Kováč, V. 1992. Early development of the yellow pope, *Gymnocephalus schraetser*. *Folia Zoologica* 41: 372-385.
- Kováč, V. 1993a. Early development of ruff, *Gymnocephalus cernus*. *Folia Zoologica* 42: 269-280.

- Kováč, V. 1993b. Early development of the Balon's ruff, *Gymnocephalus baloni* Holčík et Hensel 1974. *Folia Zoologica* 42: 351–362.
- Kováč, V. 1994. Early development of three *Gymnocephalus* species: reflections on the evolution of the genus. *Environmental Biology of Fishes* 40: 241–253.
- Kováč, V. 2000. Early development of *Zingel streber*. *Journal of Fish Biology* 56: 1381–1403.
- Kováč V. 2002. Synchrony and heterochrony in ontogeny (of fish). *Journal of Theoretical Biology* 217: 499–507.
- Kováč, V. 2007. *Pánom života je čas*. Bratislava: Albert Marenčin Vydavateľstvo PT.
- Kováč, V. 2009. Genes and Development. In: Hutchins M., Geist V., Pianka E. (Eds.) *Grzimek's Animal Life Encyclopedia, Evolution*. Farmington Hills (Michigan, USA): Gale Cengage. *In press*.
- Kováč, V., Copp, G.H., Sousa, R. P. 2009. Life-history traits of invasive bighead goby *Neogobius kessleri* from the middle Danube with a reflection of who may win the goby competition *Journal of Applied Ichthyology* 25: 33–37.
- Kryžanovskij, S. G. 1949. Ekologo-morfologičeskije zakonomernosti razvitia karpovych, vjunovych i somovych ryb (Cyprinoidei a Siluroidei). *Trudy Instituta Morfologii Životnyh A. N. Severcova* 1: 5–332.
- Kryžanovskij, S. G., Disler, N. N., Smirnova, E. N. 1953. Ekologo-morfologičeskije zakonomernosti razvitia okunevidnyh ryb (Percoidei). *Trudy Instituta Morfologii Životnyh A. N. Severcova* 10: 3–138.
- Larson, E. J. 2006. *Evolúcia. Neobyčajná história jednej vedeckej teórie*. Bratislava: Slovart. (Slovenský preklad anglického originálu Larson, E. J. 2004. *Evolution – The Remarkable History of a Scientific Theory*. New York: Random House Publishing Group).
- Lewontin, R. 2000. *The Triple Helix. Gene, Organism and Environment*. Cambridge (Massachusetts): Harvard University Press.
- Maxam, A., Gilbert, W. 1977. A new method for sequencing DNA. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 74: 560–564.
- McFarlane, M. B., Cripe, D. J., Thompson, S. H. 2000. Larval growth and development of cultured Pacific bonito. *Journal of Fish Biology* 57: 134–144.
- McNamara, K. J. 1988: The abundance of heterochrony in the fossil record, s. 287–325. In: McKinney, M. L. (Ed.) *Heterochrony in Evolution*. New York: Plenum Publishing Corporation.
- Novomeská A., Kováč V. 2009. Life-history traits of non-native black bullhead *Ameiurus melas* with comments on its invasive potential. *Journal of Applied Ichthyology* 25: 79–84.
- Osse, J. W. M., van den Boogart, J. G. M., van Snick, G. M. J., van der Sluys, L. 1997. Priorities during early growth of fish larvae. *Aquaculture* 155: 249–258.
- Pagel M., Venditti, C., Meade, A. 2006. Large Punctuational Contribution of Speciation to Evolutionary Divergence at the Molecular Level. *Science* 314: 119–121.
- Pulquério, M. J. F., Nichols, R. 2007. Dates from molecular clock: how wrong can we be? *Trends in Ecology and Evolution* 22: 180–184.
- Raff, R. A. 1996. *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago: The University of Chicago Press.
- Raff, R. A., Wray, G. A. 1989. Heterochrony: developmental mechanisms and evolutionary results. *Journal of Evolutionary Biology* 2: 409–434.

- Rass, T. S. 1946. Stupeni ontogeneza kostistych ryb (Teleostei). Zoologičeskij žurnal 25: 137-148.
- Rass, T. S. 1948. O periodach žizni i zakonomernostiach razvitia i rosta u ryb. Izvestia Akademii Nauk SSSR, Seria biologia 3: 295-305.
- Reilly, S. M. 1994. The ecological morphology of metamorphosis: heterochrony and the evolution of feeding mechanisms in salamanders. S. 319-337. In: Wainwright, P. C., Reilly, S. M., (Eds.) Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology. Chicago: The University of Chicago Press.
- Reilly, S. M., Wiley, E. O., Meinhardt, D. J. 1997. An integrative approach to heterochrony: the distinction between interspecific and intraspecific phenomena. Biological Journal of the Linnean Society 60: 119-143.
- Richardson, M. K. 1995. Heterochrony and the phylotopic period. Developmental Biology 172: 412-421.
- Richardson, M. K. 1997. The forgotten fraud. Physiological Society Magazine 29: 30-31.
- Richardson, M. K., Keuck, G. 2002. Haeckel's ABC of evolution and development. Biological Reviews 77: 495-528.
- Robert, J. S. 2004. Embryology, epigenesis and evolution. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rollo, D. C. 2004. Life = epigenetics, ecology, and evolution ($L = E^3$): A review of Developmental plasticity and evolution, by Mary Jane West-Eberhard. Evolution & Development 6: 58-62.
- Sakakura, Y., Tsukamoto, K. 1999. Ontogeny of aggressive behaviour in schools of yellowtail, *Seriola quinqueradiata*. Environmental Biology of Fishes 56: 231-242.
- Shea, B. T. 1989. Heterochrony in human evolution: the case for neoteny reconsidered. Yearbook of Physical Anthropology 32: 1-70.
- Schlosser, G., Wagner, G. P. (Eds.) 2004. Modularity in development and evolution. Chicago: The University of Chicago Press.
- Sinervo, B., Svensson, E. I. 2004. The origin of novel phenotypes: correlational selection, epistasis, and speciation. s. 171-194. In: Hall, B. K., Pearson R., Müller, G. B. (Eds.) Environment, Development and Evolution. Toward a Synthesis. The Vienna Series in Theoretical Biology. Cambridge/London: The MIT Press.
- Turing, A. 1952. The Chemical Basis of Morphogenesis. Philosophical Transactions of the Royal Society, Part B 237: 37-72.
- Vasnevov, V. V. 1946. Divergencia i adaptacia v ontogeneze. Zoologičeskij žurnal 25: 185-200.
- Vasnevov, V. V. 1953. Etapy razvitia kostistych ryb. s. 207-217. In: Očerki po obščim voprosam ichtiologii. Moskva/Leningrad: Akademia Nauk SSSR.
- Vernidub, M. F., Guzeva, M. I. 1950. O morfofiziologičeskich etapach v razvitii ličinok ryb. Doklady Akademii nauk SSSR 71: 585-588.
- Waddington, C. H. 1940. Organisers and Genes. Cambridge: Cambridge University Press.
- Waddington, C. H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characteristics. Nature 150: 563-565.
- Waddington, C. H. 1953a. Epigenetics and evolution. s. 186-199. In: Brown, R., Danielli, J. F. (Eds.) Evolution. (SEB Symposium VII). Cambridge: Cambridge University Press.
- Waddington, C. H. 1953b. Genetic assimilation of an acquired character. Evolution 7: 118-126.
- Waddington, C. H. 1961. Genetic assimilation. Advances in Genetics 10: 257-290.

- Wägele, J. W., Letsch, H., Klussmann-Kolb, A., Mayer, C., Misof, B., Wägele, H. 2009. Phylogenetic support values are not necessarily informative: the case of the *Serialia* hypothesis (a mollusk phylogeny). *Frontiers in Zoology* 2009, 6:12.
- Weibel, E. R., Taylor, C. R., Hoppeler, H. 1991. The concept of symmorphosis: a testable hypothesis of structure-function relationship. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 88: 357–361.
- West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.
- West-Eberhard, M. J. 2005. Developmental plasticity and the origin of species differences. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102, suppl. 1: 6543–6549.
- West-Eberhard, M. J. 2007. Dancing with DNA and flirting with the ghost of Lamarck. *Biology and Philosophy* 22: 439–451.
- Wilson, G. N., Optiz, J. M., Reynolds, J. F. 1988. Heterochrony and human malformation. *American Journal of Medical Genetics* 29: 311–321.
- Withfield J. 2008. Biological theory: Postmodern evolution?. *Nature* 455: 281–284.
- Záhorská E., Kováč, V. 2009. Life history traits of invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* from Slovakia. *Journal of Applied Ichthyology* 25: 466–469.
- Záhorská, E., Kováč, V., Falka, I., Beyer, K., Katina, S., Copp, G. H., Gozlan, R. E. 2009. Morphological variability of the Asiatic cyprinid, topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva*, in its introduced European range. *Journal of Fish Biology* 74: 167–185.
- Zelditch, M. L., Fink, W. L. 1996. Heterochrony and heterotopy: stability and innovation in the evolution of form. *Paleobiology* 22: 237–250.

12

REGISTER

A

adaptácie, 16, 53, 58
aktivácia, 9
alprehosť, 39, 63
altriciálne
 formy, 38, 44
 potomstvo, 42
 prejavy, 43
 trajektórie, 41
anatómia, 7
autokatalytické súbory, 61

B

Baer, Karl von, 22, 24, 28
Balon, 8, 37, 38
bifurkácia, 41, 63, 67
biogenetické pravidlo, 8, 21, 22, 23, 24, 25,
 28, 63,
 pozri tiež zákon rekapitulácie,
 biogenetické pravidlo
bioinformatika, 35
biologické invázie, 41, 42
biomedicína, 35
bunka, 9, 10, 12, 13, 14, 22, 32, 34, 35, 37,
 38, 39, 40, 52, 53, 61, 64, 67

C

cytoplazmatické oscilátory, 46

D

Darwin, Charles, 51, 52, 53, 59, 60, 64
de Beer, Gavin, 29

diferenciácia, 10, 12, 13, 22, 34, 35, 36, 37,
 38, 40
disipácia, 61
disipatívne štruktúry, 61
DNA, 33, 35, 37, 39, 45, 50, 52, 53, 67, 71,
 72, 74
Downov syndróm, 47

E

ekológia, 7, 8, 27, 34, 35, 62
Eldredge, Niles, 45
embryo, 9, 11, 15, 16, 17, 21, 22, 23, 28, 29,
 44, 50, 52, 71, 72
embryológia, 7, 21, 22, 25, 27, 30, 31, 34,
 35
emergentná
 vlastnosť, 41
 jednotka, 34
emergentný
 proces, 59
environmentálne iduktory, 32
epigeneticizmus, 8, 37, 53, 60
epigenetická
 krajina, 37, 38
 dedičnosť, 52
epigenetické
 dedičné systémy, 52
 informácie, 67
 interakcie, 37
 javy, 60
 mechanizmy, 7, 42, 51, 52
 modifikácie, 35,
 prejavy, 35, 51, 52
 procesy, 34, 36, 41, 44, 59
 siete, 32
 vlastnosti 51
epigenetický
 zdroj informácií, 38
 signál, 44

epigenetika, 31, 37
 epigenéza, 37, 38, 51, 52
 epistáza, 53, 54
 etapa (vývinová), 10, 15, 16, 40
 evo-devo, 7, 8, 27, 28, 30, 31, 33, 34, 35, 51, 53, 58, 60, 69, 70
 evolúcia, 8, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 35, 37, 38, 40, 43, 45, 46, 47, 48, 51, 52, 53, 54, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 67, 68
 evolučná biológia, 7, 8, 27, 31, 34, 35, 36, 58, 59, 60, 63, 67, 68
 evolučná vývinová biológia, 7, 8, 27, 28, 30, 33, 34, 35, 37, 46, 59
 evolučné procesy, 7, 8, 27, 29, 45, 50, 57, 60
 evolučno-vývinové mechanizmy, 34
 expresia génov, 7, 27, 35, 41

F

faryngula, 22
 fáza (vývinová), 10, 11, 35
 fenotyp, 7, 8, 11, 12, 21, 31, 32, 34, 35, 37, 38, 39, 41, 42, 44, 45, 49, 50, 52, 53, 54, 58, 60, 63, 67, 68
 fenotypová plasticita, 36, 40, 42, 45, 52, 53, 54, 64
 Fire, Andrew Z., 52
 frekvencia
 alel, 63
 génov, 27
 fylogénéza, 22, 23, 25, 50
 fylotypické štádium, 22
 fyziológia, 8

G

Garstang, Walter, 28, 29, 70
 gén, gény, 27, 31, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 41, 50, 52, 53, 54, 55, 59, 60, 67
 genetická asimilácia, 32, 36, 67
 genetika, 7, 8, 27, 28, 30, 31, 32, 35, 58, 59, 63
 génocentrizmus, 36, 37, 53
 genóm, 32, 36, 39, 45, 67
 genomika, 7, 35
 genotyp, 7, 8, 31, 32, 34, 37, 38, 39, 55, 67
 génové kaskády, 34

génové siete, 34
 Goldschmidt, Richard, 30, 31,
 Gould, Stephen J., 28, 33, 47
 gradualizmus, 59
 gynogenéza, 9, 67

H

Haeckel, Ernst, 8, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 30, 47, 63
 Hall, Brian K., 33
 heterochrónia, 8, 14, 15, 16, 17, 18, 23, 25, 29, 30, 36, 46, 47, 48, 49, 50, 53, 54, 67
 interspecifická, 50
 intracelulárna, 50
 intraindividuálna, 50
 intraspecifická, 49, 50
 hierarchická
 úroveň, 7, 14, 34, 36, 37, 50
 povaha ontogenézy, 37
 povaha prírody, 53
 hierarchické
 usporiadanie hmoty, 39
 usporiadanie ontogenézy, 37
 históny, 37
 holistický prístup, 8, 60
 homeoretické procesy, 13
 homeotické gény, 27
 homológia, 35
 hormóny, 54
 hox gény, 27
 hypotéza transmutácie, 51

CH

chromatín, 35
 chromozómy, 31, 36
 chromozómová pamäť, 52

I

imprinting, 36
 inaktivácia, 36
 indukcia, 32, 34, 35, 36
 interferencia RNA, 52

J

Jacob, François, 33
 juvenil, 18, 29
 juvenilizácia, 54

K

kanalizovanie (vývinu), 32, 63
 Kauffman, Stuart, 46, 59, 61,
 kód (genetický), 37
 komplexita, 60
 Kryžanovskij, Sergej, G., 62

L

Lamarck, Jean B., 51
 larva, 18, 29, 62

M

makroevolúcia, 35, 45, 58, 63
 makromutácie, 31
 matematické modely, 34, 61
 medicína, 35
 Mello, Craig C., 52
 Mečnikov, Il'ja I., 28, 29
 metamorfóza, 48
 metylácia, 36, 37
 mikroevolúcia, 35, 36, 63
 moderná syntéza, 27, 30, 31, 32, 35, 36, 52,
 58, 60, 64
 pozri tiež neodarvinizmus
 modularita, 25, 36, 63
 modul, 34, 37, 38, 40
 molekulárne hodiny, 57, 58
 molekulárna biológia, 8, 27, 28, 45, 50, 52,
 53, 57, 58
 morfogénéza, 35, 36, 37, 53
 morfológia, 8, 10, 27, 28, 50, 58, 62
 Morgan, Thomas H., 30, 63
 mutácia, 30, 31, 32, 33, 57, 58,
 59, 60

N

neodarvinizmus, 27, 32, 35, 45, 52, 53, 57,
 58, 60, 64
 pozri tiež moderná syntéza
 neolamarckizmus, 60
 nerovnovážna termodynamika, 61
 neurula, 22

O

onotgénéza, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16,
 17, 21, 22, 23, 24, 25, 27, 28, 30, 32, 33,
 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47,
 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 58, 59, 61,
 62, 63, 64, 67, 68
 ontogenetické trajektórie, 36, 42, 45, 63
 oplodnenie, 9, 67
 oscilačná reakcia, 61

P

paleontológia, 7, 34
 pamäť génových aktivít, 52
 partenogénéza, 9
 pedomorfóza, 54
 perióda (vývinová), 10, 54, 62
 plasticita, 45, 54
 polymorfizmus, 36
 populačná genetika, 35, 52
 prah (vývinový), 10, 13, 14
 prekociálna
 forma, 38, 41, 42, 44
 prekociálne
 prejavy, 43
 smerovanie, 41
 Prigogine, Ilya, 61
 prírodný výber, 27, 32, 52, 53, 57, 58, 60,
 67, 68

R

rakovina, 7
 redukcionizmus, 8, 27, 53, 57, 60, 67
 rekapitulácia, 21, 24, 25, 28
 pozri tiež zákon rekapitulácie,

biogenetické pravidlo
 RNAi, 52
 Roux, Wilhelm, 30
 rozmnožovanie, 9, 48

S

saltatorický pohľad na ontogenézu, 10
 sebaorganizácia hmoty, 61
 pozri tiež sebausporiadanie hmoty
 sebausporiadanie hmoty, 27, 59, 61
 pozri tiež sebaorganizácia hmoty
 selekcia, 32, 49
 Schmalhausen, Ivan I., 33, 63
 speciácia, 54, 63
 stabilizovaný stav, 10, 11, 12, 13, 14, 40, 41
 stasis, 45, 64
 symmorfoza, 18
 synchronia, 14, 15, 16, 17, 18, 47, 49, 50
 synchronizovaný stav, 14, 15, 16, 17, 18
 systematika, 7
 systémová biológia, 7

Š

štádium (vývinové), 10, 11, 22, 23, 25, 28
 štrukturálna dedičnosť, 52

T

taxonómia, 25
 teória alternatívnych ontogenéz a evo-lúcie,
 38, 40, 42, 45
 teória o etapovitosti vývinu rýb, 62

teória o synchronii a heterochronii, 14, 25,
 46, 49, 50
 teória prerušovanej rovnováhy, 45
 teória saltatorickej ontogenézy, 10, 14, 11,
 12, 13, 25, 32, 40, 61
 terminálne pridávanie, 24, 28
 trajektórie (vývinové), 14, 32, 38, 32, 41,
 54, 55
 transdukčné kaskády, 35
 transkripcia, 35
 Turing, Alan, 61, 73

V

vývinová biológia, 7, 8, 25, 26, 27, 32, 33,
 35, 37, 45, 52, 53, 58, 63, 64
 výviná genetika, 34
 vývinové obmedzenia, 31

W

Waddington, Conrad H., 31, 32, 33, 37, 38,
 63
 Wallace Arthur, 52, 58
 Weissman, August, 64, 70
 Weissmanova bariéra, 52, 64

Z

zákon rekapitulácie, 22, 23, 25
 pozri tiež rekapitulácia,
 biogenetické pravidlo
 zygota, 9, 28, 34, 67

Vladimír Kováč

Vybrané aspekty evolučnej vývinovej biológie

AQ-BIOS, spol. s r. o.

Odborná recenzia:

Prof. RNDr. Karol Hensel, CSc.

Doc. RNDr. Ján Kodada, CSc.

www.aqbios.com

ISBN 978-80-970224-5-7

www.aqbios.com
ISBN 978-80-970224-5-7