

Evoluční principy v díle Ch. R. Darwina a jejich pojetí v současné evoluční biologii

Shrnutí nejvýznamnějších Darwinových myšlenek v konfrontaci s novodobými teoriemi evoluční biologie: co je aktuální, a co již bylo překonáno³⁾

PhDr. LUCIE MÜLLEROVÁ

Katedra biologie a environmentálních studií, Pedagogická fakulta Univerzity Karlovy
M. D. Rettigové 4, Praha 1, 116 39; e-mail: lucka.mullerova@seznam.cz

ABSTRAKT:

Příspěvek se zabývá kritickou analýzou Darwinovy evoluční teorie, resp. hlavních myšlenek Charlese R. Darwina, v kontextu s novodobými teoriemi evoluční biologie. Cílem studie je shrnout Darwinovy nejvýznamnější myšlenky a závěry, které jsou dodnes platné a odlišit je od již překonaných idejí. Přestože evoluční biologie prochází prudkým vývojem a zahrnuje mnoho samostatných vývojových teorií, je zřejmé, že některé názory Ch. R. Darwina jsou z perspektivy moderních poznatků stále aktuální a nově ožívají.

ABSTRACT:

The paper deals with a critical analysis of Darwin's theory of evolution, or rather the crucial ideas of Charles R. Darwin. Darwin's conclusions are critically discussed in context with modern theories of evolutionary biology. The aim of this study is to stress the main Darwin's ideas which are currently still valid and those that have already been overcome. Although evolutionary biology passes through rapid development and involves many individual evolutionary theories, it appears that some of Darwin's deductions are still current and newly come to life from the perspective of modern knowledge.

KLÍČOVÁ SLOVA:

Darwin, evoluce, darwinismus, neodarwinismus, přírodní výběr, pohlavní výběr, skupinový výběr, dějiny vědy

KEYWORDS:

Darwin, Evolution, Darwinism, Neo-Darwinism, Natural Selection, Sexual Selection, Group Selection, History of Science

ÚVOD

Evoluční teorie Charlese R. Darwina je už více jak 150let jednou z nejvíce diskutovaných vědeckých teorií. Někteří lidé Darwinovu teorii téměř „uctívají“ a dogmaticky, někdy až demagogicky prosazují Darwinovy znamenité vědecké objevy. Jiní jeho poznatky zpochybňují nebo k nim již z principu časové perspektivy přistupují jako k zastaralým.

O Darwinově osobě i teorii již bylo sepsáno mnoho odborných a populárně naučných textů i knih. Přesto však dnes chybí studie, které by shrnuly Darwinem definované evoluční myšlenky a závěry, jež jsou v dnešní době stále aktuální, a jednoznačně označily ty, které jsou již překonané. Kromě toho bývají Darwinovi často mylně připisovány názory, které s jeho evoluční teorií vůbec nesouvisí a Darwin je nikdy nevyšlovlil. Například někteří autoři Darwinovi vytýkají, že samovolný vznik života v přírodě nikdo nedokázal (např. Zillmer 1998). Tato námitka by však měla být správně adresována A. J. Oparinovi (1924), neboť Darwinova evoluční teorie se vznikem života vůbec nezabývá. Darwinovy poznatky jsou aplikovány čistě na biologickou evoluci, nikoliv na evoluci chemickou (Huxley 1953: 2-3).

V jiném případě někteří autoři školních učebnic řadí mezi Darwinovy závěry skutečnost, že organismy s výhodnými alelami se většinou dožijí reprodukčního věku (např. Bocian - Forrest & Smith 2013: 311). Tento názor rozhodně nemůže být přisuzován Darwinovi, jelikož ten ve své době neznal dnes platné zákony genetiky (Mendel 1866), a už vůbec neměl ponětí o existenci alel. V souvislosti s těmito mylnými interpretacemi se do povědomí lidí stále více dostává zkreslený pohled nejen na samotnou osobu Ch. R. Darwina, ale především na jeho evoluční teorii.

Cílem této studie je shrnout nejvýznamnější Darwinovy evoluční myšlenky i poznatky a konfronto-

vat je s novodobými teoriemi evoluční biologie. Zároveň studie jednoznačně sumarizuje Darwinovy hlavní evoluční závěry, které jsou v kontextu s novými trendy evoluční biologie stále aktuální, kriticky reformuluje a aktualizuje Darwinovy ideje již překonané a připomíná ty, které zcela zapadly jako mylné. Nedílnou součástí příspěvku je také stručná charakteristika hlavních evolučních směrů od druhé poloviny 19. století do současnosti, tj. darwinismus, neodarwinismus a postneodarwinismus, které ideově navazují na původní evoluční koncept Ch. R. Darwina.

Je nutné si uvědomit, že všichni významní vědci bádají pod vlivem své doby, a nežijí odtřezeni od „vědeckého“ života dané epochy. Darwin nebyl první, kdo se zamýšlel nad vývojem druhů, například už J. B. Lamarck (1801) zformuloval teorii, že každá živočišná forma vznikla důsledkem pozvolných přechodů. Každopádně Lamarckovy poznatky ve své době nezbudily rozruch ani uznání. Nikdo jim v podstatě nevěnoval pozornost. Darwinova publikace *Vznik druhů*³⁾ (Origin of species) se naopak ihned setkala s bouřlivou reakcí, jak ze strany kritiků, tak stoupenců.

Darwin (1892) ve svém životopise píše: „Říká se, že úspěch [knihy] *Vznik druhů* je důkazem toho, že dané téma viselo ve vzduchu, nebo že lidská mysl na to byla připravena. Nemyslím si, že je to úplně pravda, neboť jsem příležitostně zkoumal nemalý počet přírodovědců, a vždy se objevil alespoň jeden, který pochyboval o proměnlivosti druhů“ (Darwin 1892: 42). Darwin se v tomto případě odkazuje přímo na svého blízkého přítele Ch. Leylla, který ačkoliv Darwina vždy se zájmem poslouchal, s jeho teorií nikdy úplně nesouhlasil. Ch. Leyll ve své době definoval základní a dodnes platný princip geologických pochodů (Lyell 1830-1833); podal důkazy o tom, že geologické procesy, které v současnosti probíhají a zásadně mění zemskou kůru, postu-

povaly se stejnými výsledky i v geologické minulosti (tzv. princip aktualismu). Leyllovy poznatky byly pro Darwina velkou inspirací při formulaci jeho vývojové koncepce. „Přišel jsem na myšlenku, že podle Lyellova příkladu v geologii a sbíráním všech fakt vztahujících se k přeměnám živočichů a rostlin je snad možné vrhnout světlo i na tuto skutečnost“ (Darwin 1892: 39-40).

Ve světě vědy se většina závažných myšlenek objevuje nezávisle na sobě více než jednou (Merton 1965; resp. Gould 1980). To je i případ Darwinovy evoluční teorie, respektive jeho koncepce přírodního výběru. V roce 1858 obdržel Darwin od A. R. Wallace esej (On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type) s prosbou, aby ji doručil Linnéovské společnosti v Londýně. Tento krátký text v podstatě obsahoval přehledný souhrn Darwinovy doposud „tajné a nevydané“ teorie. V červenci 1858 na schůzi Linnéovské společnosti byl nakonec čten Wallaceův dopis s ukázkou Darwinova manuskriptu. Prvenství teorie bylo samozřejmě přiřazeno Darwinovi. Bez nadsázky lze tvrdit, že evoluční teorie byla ve své době na spadnutí. Kdyby to nebyl Ch. R. Darwin, tak je to A. R. Wallace, kdo zformuluje základní evoluční principy. Nicméně Darwinovy poznatky a myšlenky nezůstaly naléhavé jen pro svou dobu, ale jsou stále významné i pro současné pojetí evoluční biologie.

EVOLUČNÍ SMĚRY NAVAZUJÍCÍ NA DARWINOVU EVOLUČNÍ TEORII

V následující části jsou stručně představeny nejdůležitější evoluční směry, které přímo ideově navazují na Darwinovu koncepci evoluce, a zároveň jsou kriticky zdůrazněny odlišnosti, popř. zcela jiná pojetí Darwinových myšlenek v moderních směrech evoluční biologie.

DARWINISMUS A NEODARWINISMUS

V zásadě není úplně snadné vymezit ostrou hranici a konkrétní definici darwinismu či neodarwinismu, přesto je možné vystihnout určité prvky, které tyto pojmy charakterizují. V prvé řadě je důležité si uvědomit, že darwinismus není teorie, ale spíše směr, popř. paradigma vědeckého myšlení, které akceptuje Darwinovu evoluční teorii, a tedy vývoj druhů přírodním výběrem. Tato skutečnost je následně reflektována ve vědeckých pokusech a interpretacích realizovaných od druhé poloviny 19. století, přesněji od vydání Darwinovy knihy *Vznik druhů* (1859). Darwinismus je vědecký směr odrážející se v přírodovědeckých sfé-

rách, podobně jako třeba gotika je umělecký sloh, jehož pohled na krásu a účinnost se odráží v dobových stavbách druhé poloviny 12. století. V architektuře se přirozeně umělecké slohy vyvíjejí či mění, tzn., později přichází renesanční stavby, které se od gotických určitým způsobem liší. Stejně i v evoluční biologii následuje po darwinismu nový myšlenkový směr - neodarwinismus. Ten ve svých výzkumech akceptuje Mendelovy zákony dědičnosti, přijaté začátkem 20. století, a na přírodní výběr i následný vývoj druhů pohlíží z pohledu genů. Určit však konkrétní předěl mezi darwinismem a neodarwinismem není úplně možné. Podobně jako na některých stavbách pozorujeme občas gotické a renesanční prvky zároveň, tak i v evoluční biologii se darwinistické a neodarwinistické pojetí někdy vyskytuje současně vedle sebe, nebo se vzájemně prolíná.

Darwinismus je v některých případech považován jako zastaralý až nesprávný výklad evoluce organismů. Myšlenka darwinismu je však ve svém základu stále správná, jenom se na ni postupem času připojily nové poznatky. Výzkum (Müllerová 2012) ukázal, že žáci středních škol si jsou většinou vědomi toho, že darwinismus vychází z knih Ch. R. Darwina, ale neodarwinismus s těmito principy evoluce již často nespojují. Lidé mohou neodarwinismus totiž vnímat jako něco nového, a tudíž neslučitelného s tím původním, a už si neuvědomují, že neodarwinismus nevrací darwinismus, ale pouze na něj navazuje.

Jak už bylo řečeno, neodarwinismus vznikl reakcí na nové biologické objevy v začátcích 20. století. Jak poznamenal J. Huxley (1942): „na základě podmínek daného prostředí a genofondu³⁾ určité skupiny, může selekce působit buď jako stabilizační síla nebo jako iniciátor změny a podle toho snížit nebo zvýšit vnitřní variabilitu. Potřebujeme tedy srovnávací studii zabývající se jak selekcí, tak genetickými základy“ (Huxley 1942: 129).

Huxley vymezil pojem evoluční syntéza, čímž spojil především darwinismus, Mendelovy zákony dědičnosti a populační genetiku. Hodnotíme-li totiž evoluci organismů z pohledu genů, je třeba zahrnout nejen jedince, ale celou populaci, kde se geny daného organismu mohou zachovávat i po jeho smrti. Hlavní příčinou evoluce z pohledu neodarwinismu jsou tedy náhodné události, které v podobě mutací nastávají uvnitř genů dané populace určitého druhu (Futuyma 1986).

V prvotním záchvěvu objevu genových mutací se však v období neodarwinismu zrodil i tzv. „mutacioni- ▶

³⁾ Huxley nepoužil pojem genofond, ale „genetická struktura dané skupiny“ (the genetic structure of the group). V té době populační genetika a její terminologie teprve vznikala.

¹⁾ Tento příspěvek byl podpořen Grantovou agenturou Univerzity Karlovy v Praze; projekt č. 1006213.

²⁾ Zkrácený název „Origin of species“ bývá také překládán jako „O původu druhů“. Nový český překlad (Darwin 2006) však pracuje se zkráceným názvem „Vznik druhů“, proto je v textu tento překlad zachován.

► smus“ (Vries 1901). Tento směr kladl hlavní význam v evoluci organismů mutacím a odsunul přírodní výběr do pozadí. Na druhou stranu, v období darwinismu se objevovali zastánci tzv. „selekcionismu“ (Wallace 1870), kteří příkládali v opačném duchu velký důraz přírodnímu výběru, respektive selekci pouze výhodných znaků a adaptací. Tento selekcionistický přístup se částečně ukazoval i v neodarwinismu, když byl příkládán význam jenom jednoznačně výhodným genetickým mutacím. J. Flegl (2007) kriticky hodnotí úskalí obou radikálních směrů. V případě mutacionismu by totiž jakýkoliv složitější výhodný znak vznikl velice nepravděpodobně, jelikož přírodní výběr by neměl dostatečný prostor, aby fixaci mutací nějak „směřoval“. A v případě selekcionistů by zase jakákoliv změna byla (spolu s jedincem) vystavená tvrdé selekci a následné likvidaci dřív, než by dala vznik něčemu opravdu prospěšnému (Flegl 2007). Do této „bezvýhodné“ situace přišli vědci s teorií genetického driftu, jehož principy nejlépe formuloval R. Fisher (1930). V podstatě osvětlili skutečnost, že na úrovni genů přírodní výběr za určitých okolností nepůsobí, zda se mutace v populaci druhů zafixuje nebo zanikne, rozhodnou náhodné procesy (Fisher 1930).

Přestože Darwin přišel s teorií přírodního výběru, tak mu nikdy nepřikládal takovou moc, jako samotní selekcionisté. Nechával evoluci mnohem větší pole působnosti, což zdůrazňoval především v pozdějším vydání *Vzniku druhů* (Darwin 1872b), kde dodává: „*Bylo by zde dobré poznamenat, že u všech organismů musí probíhat mnoho náhodného ničení, které má jen nepatrný nebo dokonce žádný vliv na průběh přírodního výběru... Nesmírné množství živočichů a rostlin je tedy ročně ničeno, a to bez ohledu na to, zda jsou či nejsou lépe přizpůsobeny svým životním podmínkám. Důvodem jsou náhodné příčiny, které by se nepodařilo odvrátit ani po jistých změnách tělesné stavby daných jedinců, za jiných okolností pro druh prospěšných*“ (Darwin 1872b: 68; resp. Darwin 2007: 109-110).

Darwin pochopitelně náhodnými událostmi nemyslel genetický drift, tedy náhodné změny ve frekvenci alel určité populace druhu, hodnotil spíše náhodné životní katastrofy. Ale v podstatě tím připouštěl možnost, že přírodní výběr není jediným faktorem, který ovlivňuje vývoj organismů.

Ve druhé polovině 20. století se stále více rozvíje molekularní biologie a přibývala nová data, která potvrzovala skutečnost, že některé významné evoluční procesy probíhají mimo přímý dosah přírodního výběru. Předmětem zájmů se stala teorie neutrální evoluce, kterou významně zpracoval M. Kimura (1968). Kimura prokázal, že drtivá většina rozdílů na molekulární úrovni je z hlediska selekce „neutrálních“, a proto molekulární změny reprezentované těmito rozdíly nijak neovlivňují zdatnost daného jedince. Z toho plyne, že takové genomické znaky a jejich exprese nejsou předmětem přírodního výběru. Proto je podle Kimury (1968) spíše než selekce významnějším mechanismem molekulární evoluce genetický drift, který „pracuje“ s neutrálními alelami.

I v tomto případě se však můžeme znovu vrátit k Darwinovu pojetí přírodního výběru, a potažmo evoluce organismů. „Zachovávání prospěšných individuálních rozdílů a odchylek a ničení škodlivých nazýváme přírodním výběrem neboli přežitím silnějšího. Odchylky ani škodlivé, ani prospěšné by pak

podle mé teorie nebyly ovlivněny přírodním výběrem a byly by ponechány jako proměnlivý prvek, což je zřejmě případ polymorfních druhů“ (Darwin 1859: 81; resp. Darwin 2007: 103). Samozřejmě ani zde Darwin zmíněnou neutrální odchylkou nemění mutaci z hlediska genotypu, ale je patrné, že akceptoval neutrální vlastnosti jako nedílnou součást evolučních mechanismů. Což se později prokázalo také na úrovni genů, a v určité míře i ve vztahu k polymorfismu, resp. pseudopolymorfismu (Flegl 2005: 162).

POSTNEODARWINISMUS

Postneodarwinismus je současný nastupující názorový proud evoluční biologie. Uvedený termín formuloval J. Flegl (2005) na základě toho, že některé výzkumy přerostly myšlenkový rámec původního neodarwinismu, respektive evoluční syntézy, a v podstatě vedou ke změně evolučního paradigmatu. První kroky, dle Flegla (2005), učinili G. C. Williams (1966) a W. D. Hamilton (1964a, 1964b) tím, že seznámili odbornou veřejnost s genocentrickým pojetím evoluce, lépe řečeno s teorií mezialelické kompetice.

Hamilton ve své práci zkoncipoval také genetické aspekty i výhodnost sociálního chování a principy příbuzenského výběru. Podle Hamiltona pracuje příbuzenský výběr tak, že upřednostňuje ty geny, které podporují kopie svých genů v jiných jedincích. A jelikož máme nejvíce shodných genů se svými blízkými genetickými příbuznými, bude se altruismus uplatňovat právě mezi nimi (Hamilton 1964a; 1964b). R. Dawkins danou ideu explicitně zpopularizoval teorií sobeckého genu (Dawkins 1976).

Současně se tedy tato teorie začala odrážet i v nově pojatých disciplínách - sociobiologii (Wilson 1975) a navazující evoluční psychologii (Cosmides & Tooby 1992). Nicméně už Darwin zmiňoval, že ve vzdálené budoucnosti vidí otevřená pole pro důležité výzkumy, a v zásadě předpověděl, že „*psychologie bude postavena na nový základ a to na nutnosti osvětlit získání každé duševní síly a schopnosti postupným vývojem. Tím bude vrženo světlo na původ člověka a jeho dějiny*“ (Darwin 1859: 488).

Postneodarwinismus je ve skutečnosti tvořen celou řadou teoretických směrů, které mají kořeny už v 60. a 70. letech 20. století. Obecně vycházejí z předpokladu, že přírodní výběr není jen změna frekvence alel v populaci daného druhu a že selekce se uplatňuje již při replikaci DNA. Tento směr je také spojován s předpokladem, že evoluce není gradualisticky plynoucí proces, ale proces velmi komplexní, s různými tempy evoluce v odlišných etapách fylogeneze druhů, což potvrdili N. Eldredge a J. S. Gould (1972) teorií přerušovaných rovnováh, jež dala vznik tzv. punktualistické evoluci.

Současná moderní koncepte evoluční biologie se v neposlední řadě zabývá i vzájemným vztahem ontogeneze a fylogeneze; výzkum tohoto „životního cyklu“ je označován jako „evo-devo“. S tímto přístupem začal C. H. Waddington (1953, 1956), který propojil evoluci, embryologii a genetiku. Waddington postuloval teorii epigenetické krajiny, ve které stanovil pravidla epigenetického vývoje a zdůraznil, že epigeneze není striktně geneticky daná, ale že existují určité možnosti „buněčného rozhodování“ na základně konkrétních specifických podnětů během vývoje (Waddington 1953, 1956).

Aplikujeme-li teorii epigenetického vývoje do oblasti přírodního výběru, získáme tzv. princip proudu koryta řeky (Waddington 1961, 1975). Vše, co se udržuje v korytě, je v zásadě schopno přejít na další generace, to co se vylíje z koryta, je buď zárodkem vzniku nového druhu, nebo předmětem selekce s možnou extinkcí populace či celého druhu. Waddington (1953) zdůrazňoval i význam evolučních a vývojových konsteintů, jež jsou na jedné straně určitým protikladem faktoru náhody, a na druhé straně usměrňujícím faktorem přírodního výběru (Waddington 1953).

Z obecného hlediska byla vlastní Darwinova teorie o původu druhů v mnohých aspektech tomuto postmodernímu pojetí evoluce v zásadě bližší než jakákoliv varianta neodarwinismu. Možná by se daný směr mohl spíše než postneodarwinismus nazývat postmoderní darwinismus.

DARWINOVO DÍLO S EVOLUČNÍ TEMATIKOU

Fakta vztahující se k původu druhů a přírodnímu výběru začal Darwin zaznamenávat už v roce 1837 a pokračoval přes více než 20 let. V důsledku Wallaceova dopisu a zaslání eseje, nechal Darwin publikovat svoji knihu předčasně, konkrétně 24. listopadu roku 1859, pod názvem *The origin of species by means of natural selection, or preservation of favored races in the struggle for life*. Během svého života Darwin publikaci ještě několikrát upravoval a doplňoval novými poznámkami. Poslední upravená verze vyšla v roce 1876. Český překlad byl poprvé vydán roku 1914.⁹ Nejnovější české vydání pochází z roku 2007 a nese název *O vzniku druhů přírodním výběrem*.

Poznámky týkající se vzniku člověka Darwin také shromažďoval mnoho let, ale neměl v úmyslu nic na toto téma zveřejňovat, aby neposlil předsudky proti svým názorům (Darwin 1871a: 1). „*Považoval jsem za zcela dostačující, ukázu-li v prvním vydání Vzniku druhů [1859], že tímto dílem by mohlo být vrženo světlo na vznik člověka a na jeho historii*“ (Darwin 1871a: 1; resp. Darwin 2006: 17).

Ačkoliv v Darwinově době mnozí vážení přírodovědci jakoukoliv formu evoluce stále popírali, velká část přírodovědců tuto teorii přijala, a nakonec se k nim přidala i laická veřejnost. Proto se Darwin rozhodl své poznámky uspořádat a obecné principy evoluce aplikovat i na člověka ve dvousvazkovém díle *The descent of man, and selection in relation to sex*, které publikoval v roce 1871. Kromě evolučního původu člověka zde Darwin detailně popisuje i principy pohlavního výběru, které v předešlé knize *Vzniku druhů* představil jen částečně. Během svého života tento dvoudílný svazek Darwin doplňoval dalšími poznámkami. Poslední Darwinem upravená verze vyšla roku 1882.

Český překlad tohoto díla je rozdělen na dvě samostatné knihy. První se zabývá pouze původem člověka a poprvé byla přeložena v roce 1970. Nejnovější český překlad pochází z roku 2006 s názvem *O původu člověka*. Druhá kniha se věnuje pouze principům pohlavního výběru a do češtiny byla poprvé přeložena až v roce 2005 pod názvem *O pohlavním výběru*.

Mezi méně známé publikace patří Darwinova esej *The Expression of the Emotions in Man and Animals* vydaná roku 1872. Původně měla být součástí již zmíněného svazku týkajícího se původu člověka, ale nakonec se Darwin rozhodl publikovat tuto esej

samostatně. Kniha se zabývá evolučním vznikem výrazů a gest, jež jsou jak u lidí, tak mnohých zvířat bezpečně užívány pod vlivem různých emocí. K druhému vydání tohoto díla si Darwin vedl několik poznámek a sbíral nové materiály, avšak neměl již příležitost další poznatky zveřejnit. Tohoto úkolu se tedy po Darwinově smrti ujal jeho syn Francis Darwin, který v prvním textu provedl drobné opravy dle poznámek uvedených v otcově exempláři. V roce 1892 se pak tato publikace přece jen dočkala druhého vydání. Poprvé a zatím naposledy byl tento druhý výtisk přeložen do českého jazyka v roce 1964 pod názvem *Výraz emocí u člověka a u zvířat*. Vzhledem ke staršímu datu českého vydání je překlad poněkud zastaralý. Novodobá interpretace zmíněného díla by byla jistě přiměřená a mohla by přispět k lepšímu obeznámení této problematiky s širokou českou veřejností.

DARWINOVY PRINCIPY PŘÍRODNÍHO VÝBĚRU

Následující část pojednává o hlavních aspektech přírodního výběru, tak jak je Darwin koncipoval ve své publikaci (1859), popřípadě v jejích pozdějších vydáních. Zároveň jsou jeho vědecké závěry konfrontovány a provázány s novými evolučními poznatky a výzkumy vycházejících z dob neodarwinismu a současného postneodarwinismu.

PŘÍRODNÍ VÝBĚR VERSUS UMĚLÝ VÝBĚR

Přírodní výběr je některými vědci vnímán jako protiklad výběru umělého, tzn. výběru prováděného člověkem. Například v učebnici evoluční biologie J. Flegl poznamenává, že „*Darwin zavedl výraz natural selection jako analogii či spíše jako protiklad termínu umělý výběr...*“ (Flegl 2005: 101). Typickým příkladem umělého výběru je šlechtění druhů, které však Darwin uvádí spíše jako připodobnění určitého typu selekce (tzn. výběr ve prospěch člověka), nikoliv jako opačnou kategorii přírodního výběru. „*Klíčem je moc člověka v hromadícím výběru: příroda dává postupně odchylky, člověk je hromadí v určitém směru*“ (Darwin 1859: 30; resp. Darwin 2007: 55). Přestože je během šlechtění vliv přírodního výběru výrazně potlačěn, nemůže být z tohoto procesu zcela vyloučen, což Darwin dokazuje tvrzením, že ve dvou oblastech s velice odlišnými podmínkami se jedincům stejného druhu daří často různě. A tak se procesem šlechtění (tzn. umělého výběru) mohou díky přírodnímu výběru vytvořit dvě podplémna (Darwin 1859: 38).

V některých školních učebnicích je za protikladný atribut přírodního a umělého výběru považován také nepředvídatelný či žádaný znak selekce (Burrows et al. 2012). Je sice pravdou, že během šlechtění člověk dává vzniknout sobě užitečným plemenům, což můžeme považovat za onen žádaný výsledek, a sám Darwin tuto skutečnost poznamenává. Ale na druhou stranu, jak Darwin uvádí, i v procesu šlechtění se u organismů objevují neočekávané znaky. „*[Zahrádkáři] dosáhli tak skvělých výsledků z tak bídného materiálu, avšak jejich umění bylo bez pochyby prosté a vzhledem k výsledku téměř nezamýšlené. Šlo vlastně o stále pěstování těch nejlepších známých odrůd, které se občas objevily*“ (Darwin 1859: 37; resp. Darwin 2007: 60). V podstatě i J. Flegl (2005) s určitými výhradami dále připouští, že do kategorie přírodního (respektive přirozeného)¹⁰ výběru je možné zařadit i neuvědomělý výběr prováděný člověkem (Flegl 2005: 101). Je pravdou, že ►

⁹ Darwin se domníval, že tato kniha byla do českého jazyka přeložena již za jeho života, jelikož to sám uvedl ve svém životopise. „Do dneška (1876)... Byla přeložena téměř do všech evropských jazyků, i do takových jako je španělský, český, polský a ruský“ (Darwin 1892: 42).

¹⁰ J. Flegl rozlišuje výběr přírodní a přirozený. Pojem přirozený výběr vnímá v širším slova smyslu a zahrnuje do něj výběr přírodní i pohlavní. Samotný přírodní výběr pak chápe jen jako výběr prováděný prostředím (Flegl 2005: 101).

► nepředvídatelnost znaku v procesu přírodního výběru v kontrastu s výběrem umělým výrazně podtrhuje oportunistický směr evoluce, ale je důležité si uvědomit, že i v případě přírodního výběru je oportunismus platný pouze do jisté míry. Například vznik aerodynamického tvaru těl u létajících živočichů je znak, který se ve své podstatě dá částečně předpokládat; podobně jako sekundárně vyvinutý hydrodynamický tvar těla u kytovců.

ÚSILÍ O PŘEŽITÍ A NÁSLEDNÝ VÝVOJ DRUHŮ

Pojem „struggle for existence“ bývá často nepřesně překládán jako „boj o život“, v takovém případě by však místo slova „struggle“ mělo být uvedeno slovo „fight“. Tento nešťastný překlad může vyvolávat nesprávnou představu, že v průběhu evoluce jde jen o aktivní boj mezi slabými a silnějšími jedinci. „Úsilí o přežití“ však zahrnuje mnohem složitější komplexnost aktivních i pasivních vztahů závislých jak na živé, tak neživé přírodě.

Podle Ch. R. Darwina má ze všech těchto vztahů největší vliv úsilí o přežití mezi jedinci stejného druhu, tzn. vnitrodruhová konkurence, protože právě v tomto případě si jedinci konkurují o území, stejný zdroj potravy atp. Do dnešní doby je vnitrodruhová konkurence zdůrazňována jako klíčový „motor“ biologické evoluce. Sice můžeme namítnout, že úsilí o život je mnohem drsnější ve vztahu predátora a kořisti, jenže v tomto případě jde o život jen kořisti, predátorovi jde spíše o večeři. Nevýhnutelnou součástí „vítězného“ boje pak není jen samotný život jedince, ale následně i jeho úspěch v zanechání potomstva, což samo o sobě zvyšuje onu konkurenci mezi jedinci stejného druhu; přeci jen si predátor a kořist nekonkurují v získání partnera.

Darwin zdůrazňuje, že v souladu s jeho koncepcí přírodního výběru musí být každá vlastnost prospěšná jemu samému a nic nevznikne jen pro dobro jiných druhů (Darwin 1859: 211-212). A tak i každý symbiotický vztah se tedy primárně vyvíjí na základě vlastního užítku pro daný organismus. Tento zisk však může mít velice rozmanité podoby, od lepšího zdroje potravy až k obraně proti predátorům. V konečném důsledku má pak každý organismus sklon se neustále přizpůsobovat vnějším podmínkám. A toto „vylepšování“ organismů nevyhnutelně vede k vývoji mnohých jiných druhů na celém světě, jež jsou na sobě vzájemně závislé. Přičemž organismy se „nezdokonalují“ proto, že by samy chtěly, ale proto, že v neustálém konkurenčním boji jim nic jiného nezbývá.

Námítka typu, jak je možné, že se po celém světě stále nachází tolik nízkých forem života, pokud mají všechny organismy sklon a „povinnost“ se postupně vyvíjet, je důsledkem nepochopení samotné podstaty evoluce. Darwin se s takovými námitkami také setkával. Proto v pozdějším vydání Vzniku druhů zdůrazňoval: „pro naši teorii přírodní výběr, neboli přežití silnějšího, nutně neznamena postup ve vývoji, ale pouze využívání těch odchylek, které se objevují a které zvýhodňují kterýkoliv organismus v jeho složitých životních vztazích“ (Darwin 1872a: 98; resp. Darwin 2007: 147). Evoluce podle Darwina nemá lineární charakter, naopak je založena na nepravidelném větvení. Na základě jednotlivých výraznějších odlišností mezi organismy určité skupiny Darwin demonstroval postupný přechod od variety k eventuálnímu poddruhu či druhu. Tento

fakt objasnil na základě „principu rozbíhání i sbíhání znaků“ a postupně rozrůzněné organismů ilustroval na tzv. stromu, respektive diagramu (Darwin 1859: 116-117), jenž se stal inspirací pro pojetí kladogramu, lépe řečeno schématu kladogeneze (Flegr 2005: 428-425).

INTENZITA PŮSOBNÍ PŘÍRODNÍHO VÝBĚRU ANEB TEORIE PŘERUŠOVANÝCH ROVNOVÁH

Darwin zastával tzv. gradualistický průběh evoluce, což znamená plynulou akumulaci nepatrných změn z generace na generaci. Nesmíme ovšem předpokládat, že tato akumulace změn probíhá dle Darwina stále stejně plynule. „Musím zde však poznamenat, že nepředpokládám, že by tento proces pokračoval stále tak pravidelně... Je mnohem pravděpodobnější, že každá forma dlouho zůstává nepozměněna a pak se najednou zase mění“ (Darwin 1859: 118-119; resp. Darwin 2007: 139). Toto tvrzení je však zásadní i pro teorii přerušovaných rovnováh formulovanou v roce 1972 N. Eldredgem a S. J. Gouldem. Tato teorie předkládá, že druh vznikl, respektive nabyl svého charakteristického fenotypu, velmi rychle například v důsledku změny vnějších podmínek, a pak se již po dobu své existence téměř nemění (Eldredge & Gould 1972), čemuž odpovídají i geologické záznamy. Teorie přerušovaných rovnováh nahradila gradualistický pohled na vývoj druhů tzv. vývojem punktualistickým. Ale jaký je zásadní rozdíl těchto dvou pohledů, když sám Darwinem představený gradualistický průběh evoluce působí různě rychle? Odlišnost těchto teorií není v tom, v jaké pravidelnosti změny nastanou, ale v jakém rozsahu se projevují. S. J. Gould píše že, „procesy, jako jsou mutace a selekce, přece mohou ve vyšších sférách posloupnosti evolučních stupňů fungovat naprosto odlišným způsobem“ (Gould 1980; resp. Gould 1988: 11). Tímto S. J. Gould v žádném případě neuznává evoluci ve skocích tzv. saltacionismus, ale spíše připouští, že drobné změny mohou mít v určité fázi vývoje radikální dopad. Darwin předpokládal, že postupem času bude možné doplnit geologický záznam a nalézt „přechodné variety napojující na sebe všechny vymřelé i žijící formy života těmi nejjemnějšími gradualistickými stupni. Ten, kdo by vyvrátil tento pohled na charakter geologického záznamu, vyvrátil by zároveň celou mou teorii“ (Darwin 1859: 342). Teorie punktualismu sice nevyvrací Darwinovu evoluční teorii, ale ani nepředpokládá, že by bylo možné najít všechny možné stupně vývoje, právě proto, že některé přechody ani nemusí existovat, nebo být zaznamenány. V našem světě je mnoho událostí, kdy mají malé příčiny velké následky (Gladwell 2000). Představme si například, že každý den klesá venkovní teplota o jeden stupeň Celsia. Je to v podstatě nepatrná změna, jenže v momentě, kdy se dostane teplota pod nulu, jsou následky výrazné - z vody se stává sníh. Možná, že podobně zásadní změny se odrážejí i při akumulaci drobných mutací na fenotypu či genotypu daného organismu, jež následně vedou k adaptivní radiaci a vzniku nových druhů. Nikoliv vlivem makromutací, ale tzv. poslední kapkou mikromutace, vedoucí k zásadní změně organismu. Těžko pak zaznamenáme všechny přechodné formy organismů, stejně jako přechod mezi deštěm a sněhem. „Neodmítám existenci pozvolných změn. Dokonce si myslím, že tento druh proměn převládá. Jsem ale přesvědčen, že přerušované změny jsou pro přírodu charakteris-

tičtější podpisem“ (Gould 1995; resp. Gould 2005: 202).

VZNIK NOVÝCH DRUHŮ ANEB SYMPATRICKÁ A ALOPATRICKÁ SPECIACE

Darwin rozlišoval dvě hlavní východiska pro vznik nových druhů, což v současnosti nazýváme alopatickou a sympatickou speciací. Dříve byl kladen důraz spíše na alopatickou speciaci, při které se v důsledku geografického oddělení populací každá část populace následně odlišně přizpůsobuje danému prostředí, což vede ke vzniku nových druhů. Značný podíl endemitů vyskytujících se zejména na ostrovech jsou důkazem tohoto tvrzení. I Darwin tuto skutečnost představil (Darwin 1859: 105), ale větší význam přikládal vzniku nových druhů z jednoho původního druhu bez působení geografické bariéry, dnešními slovy tzn. sympatické speciací. „Ačkoliv nepochybuji o tom, že je izolace velmi důležitá pro vznik nových druhů, celkem vztato věřím spíše tomu, že rozsáhlá oblast je důležitější zvláště pro vznik takových druhů, které by měly být schopny vydržet po dlouhá období a co nejvíce se rozšířit.“ (Darwin 1859: 105; resp. Darwin 2007: 126-127). Podle Darwina je rozsáhlá oblast díky své četnější konkurenci z hlediska speciace efektivnější a vede k větší rozmanitosti druhů. „Právě nové formy, které vznikly na velkých prostorách a již zvířily nad mnoha konkurenty, se budou značně rozšiřovat a dají vzniknout největším novým variétám a druhům a budou tedy hrát důležitější úlohu v dějinách organického světa“ (Darwin 1859: 106; resp. Darwin 2007: 127). To je potvrzeno skutečností, že organismy menšího australského kontinentu stále ustupují migrujícím organismům z Eurasie. Tyto Darwinovy závěry o významu sympatické speciace korespondují se současnými nálezy, jelikož se objevují důkazy o tom, že sympatická speciace je mnohem běžnější, než jsme se dříve domnívali, a je značný její vliv na variabilitu organismů (Mihulka & Storch 2000).

Darwin dokonce poznamenal, že v případě malé izolované oblasti, kde je počet jedinců velmi malý, nemá přírodní výběr takový vliv při vzniku nových druhů. „Nečtetnost jedinců značně brzdí vznik nových druhů přírodním výběrem, protože se snižuje pravděpodobnost výskytu prospěšných odchylek“ (Darwin 1859: 105; resp. Darwin 2007: 126). Darwin sice neuvěřil, jaký jiný proces by se na vzniku druhů mohl podílet, ale v dnešní době tyto poznatky korespondují se současně popsáním principem, kterým je tzv. efekt hrdla láhve, resp. efekt zakladatele (Mayr 1963), kdy je v malé většinou izolované populaci frekvence genů posunuta ve prospěch specifické zakladatelské populace, a na vzniku nových druhů se nepodílí přírodní výběr, ale spíše genetický drift (Mayr 1963).

O VŠEOBECNOSTI POHLAVNÍHO SPOJOVÁNÍ

Je obvyklé, že v případě gonochoristů se spolu kříží dva jedinci. Ale Darwin hledal smysl toho, proč se tomu děje i při množení hermafroditů. Není divu, že bez současné znalosti genetiky nemohl předložit žádné přesvědčivé argumenty, které by vedly k objasnění onoho záhadného křížení. Přesto Darwin došel k závěru, „že se žádný organismus nemůže oplodňovat sám po nekonečně mnoho generací... ale že je občasné spojení s jiným jedincem, třeba i po dlouhém období nezbytné“ (Darwin 1859: 97; resp. Darwin 2007: 119). Dále dokládá, že „u živočichů

i rostlin dává míšení mezi rozdílnými variétami či mezi jedinci stejné variety, ale jiné větve, potomkům vitalitu a plodnost, a naopak, úzké příbuzenské míšení vitalitu a plodnost snižuje“ (Darwin 1859: 96-97; resp. Darwin 2007: 119).

Po více než sto padesáti letech M. Ridley (1993) pojednává o podobné diskuzi. Na přelomu 20. a 21. století vědci zkoumali, zda má pohlavní rozmnožování jako takové omlazující účinek. Na rozdíl od Darwina se však nezabývali hermafroditními organismy, ale asexuálními jedinci, u kterých také byla prokázána jistá potřeba „párování“. Mnohé vědce zarazela skutečnost, že populace nálevníků, která sice měla dostatek potravy, ale nedostala možnost se sexuálně rozmnožovat, začala postupně snižovat svou vitalitu, tělesné rozměry a rychlost asexuálního rozmnožování. Teprve G. Bell (1988) z McGillovy univerzity předložil jasné důkazy této podivuhodné skutečnosti. V prvocích, kteří se nemohli pohlavně množit, se totiž postupně hromadily zhubné a neutrální mutace (tzv. efekt Müllerovy rohatky), a v momentě, kdy jedinci podstoupili pohlavní křížení, ve svém genotypu snížili počet genetických „chyb“, které nashromáždili během obzvláště rychlého asexuálního plození (Bell 1988; resp. Ridley 1993). Tento princip koresponduje i s evoluční teorií červené královny (Van Valen 1973), jež se vztahuje na neustálý dynamický boj mezi kořisti a predátorem. Pohlavní rozmnožování má podle teorie Červené královny význam právě v boji s asexuálně se množícími parazity. Rychlá reprodukce parazitů umožňuje totiž v důsledku mutací poměrně rychlý vznik rezistence. Proto bylo v historii evoluce výhodné „vytvořit“ pohlavní rozmnožování, a zajistit tak genovou variabilitu, která umožňuje sice menší počet potomků, ale zato odolnějších vůči parazitům (Ridley 1993).

PRINCIPY POHLAVNÍHO VÝBĚRU

Ačkoliv Ch. R. Darwin ve své publikaci (1871a, 1871b) detailně zpracoval působení a vliv pohlavního výběru, jeho význam nebyl dlouhou dobu mezi vědci doceněn. Dokonce Darwinův soudobý objevitel přírodního výběru, Alfred R. Wallace (1870), Darwinovu koncepci pohlavního výběru neuznával. Wallace předpokládal, že organismy usilují v podstatě pouze o život, nikoliv o rozmnožování. Pohlavní výběr, tak jak jej koncipoval Darwin, dával poměrně velký prostor vůli zvířat, obzvláště samicím, a v důsledku toho byla ponechána možnost vzniku i takových znaků, které z hlediska boje o přežití nejenže jsou nepotřebné, ale dokonce mohou být na obtíž. Tyto skutečnosti byly pro Wallaceovo pojetí přírodního výběru neslučitelné. Wallace uznával pohlavní výběr vyjádřený pouze soubojem samců, neboť to odpovídalo jeho koncepci přírodního výběru, v němž organismy usilují o život (Wallace 1870; Gould 1980).

Každopádně, v dnešní době jsou Darwinem stanovené principy pohlavního výběru nejen uznávané, ale mnohdy nově objevované. Tato kapitola představuje klíčové aspekty pohlavního výběru, tak jak je formuloval Ch. R. Darwin, a jak je později vyjadřovali představitelé neodarwinismu a postneodarwinismu.

VOLBA SAMIC A RODIČOVSKÉ INVESTICE

Dle Darwina je součástí přírodního výběru i tzv. výběr pohlavní, který „závisí na přednostech, kte-

⁶⁾ Primární pohlavní znaky souvisí čistě s reprodukčními orgány.

Podle Darwina má ze všech těchto vztahů největší vliv úsilí o přežití mezi jedinci stejného druhu, tzn. vnitrodruhová konkurence.

Podstatnou otázkou ovšem zůstává, jaký mechanismus u samic fixuje schopnost preferovat určité typy samců...

► *ré zvýhodňují určitého jedince před ostatními jedinci stejného pohlaví a druhu pouze v souvislosti s rozmnožováním*“ (Darwin 1871a: 256; resp. Darwin 2005: 19). Prostřednictvím pohlavního výběru se pak samci a samice liší sekundárními pohlavními znaky^o projevujícími se jak na anatomii a fyziologii, tak i na samotném chování organismů. Sekundární pohlavní znaky dle Darwina „závisí na vůli, volbě a soupeření jednotlivců jednoho nebo druhého pohlaví“ (Darwin 1871a: 258; resp. Darwin 2005: 21). Darwin upozoroval, že tato volba náleží spíše samcům. „Ačkoli jsou samice poměrně pasivní, obvykle vykonávají nějakou volbu a přijímají ty samce, kterým dávají přednost před ostatními“ (Darwin 1871a: 273; resp. Darwin 2005: 34). Kdežto samci „vyhledávají jedince druhého pohlaví a při námluvách hrají aktivnější roli“ (Darwin 1871a: 273; resp. Darwin 2005: 34). Darwin výstižně poznamenal, že „kdyby se měli samci a samice vyhledávat navzájem, nebylo by to výhodné a znamenalo by to určitou ztrátu energie“ (Darwin 1871a: 273; resp. Darwin 2005: 34). A přirozeně si položil otázku: „Proč má ale tím hledajícím být téměř vždy právě samec?“ (Darwin 1871a: 273; resp. Darwin 2005: 34). V pozdějším vydání knihy Darwin (1874) dochází k názoru, že takto si samci a samice vyrovnávají energetické výdaje. „Samice musí spotřebovat mnoho organických látek kvůli vytvoření vajíček, zatímco samci vynakládají více energie na divoké zápasy s rivaly, na hledání samic, na vydávání různých zvuků, na vylučování pachů atd. Tyto energetické výdaje se obvykle soustřeďují do krátkého časového období“ (Darwin 1874: 224; resp. Darwin 2005: 36).

V roce 1972 publikoval R. L. Trivers studii, v níž věnoval pozornost evolučním otázkám rodičovské investice, kterou vymezil jako „jakoukoli investici rodiče do určitého potomka, zvěšující u potomka pravděpodobnost přežití (a tedy také jeho úspěch při rozmnožování) na úkor schopnosti rodiče investovat do dalšího potomka“ (Trivers 1972: 139). Na tomto základě poměru investic Trivers objasnil míru žádostivosti samců a vybíravosti samic, což ovšem přesně kopíruje Darwinovo pojetí energetických výdajů. Trivers tyto investice však rozšířil na vklad do potomků během celého života rodičů, jenž se v konečném důsledku odráží i v samotném vývoji lidské psychiky.

SAMICÍ PREFERENCE A SEKUNDÁRNÍ POHLAVNÍ ZNAKY SAMCŮ

Darwin objasnil nápadnější modifikaci a větší variabilitu sekundárních pohlavních znaků samců právě v důsledku samicí volby. „Samice se nejvíce nadchnou či dávají přednost páření s nejvíce zdobenými samci nebo se samci, kteří jsou nejlepšími pěvci nebo kteří se nejlépe staví na odív. Je však zřejmě možné, že by zároveň daly přednost silnějším a energičtějším samcům...“ (Darwin 1871a: 262; resp. Darwin 2005: 25).

Podstatnou otázkou ovšem zůstává, jaký mechanismus u samic fixuje schopnost preferovat určité typy samců. To platí zejména u těch druhů, u kterých přináší výraznější sekundární pohlavní znaky samcům určité znevýhodnění z hlediska přežití (Flegr 2005). Už Darwin podotýkal, že díky pohlavnímu výběru mohou vzniknout znaky, které jsou z hlediska přírodního výběru, lépe řečeno z hlediska přežití daného jedince, nepraktické. Pohlavní výběr totiž nepůsobí tak přísně jako výběr pří-

rodní. Výsledkem přírodního výběru je život nebo smrt neúspěšných jedinců všech věkových kategorií, kdežto pohlavní výběr má vliv jen v době pohlavní dospělosti, kdy sice v konfliktu s ostatními rivaly může přijít jedinec o život, ale většinou poražený samec jen nezíská samici nebo získá samici slabší (Darwin 1871a: 278-279; resp. Darwin 2005: 38-39).

V současné době existuje celá řada teorií, které vznik samicích preferencí vysvětlují. Neznámější mechanismus popsal ve 20. století R. A. Fisher (1930). Jestliže samice preferují samce s určitým sekundárním pohlavním znakem, potom nositelé tohoto znaku mají v průměru více potomků a v populaci se postupně šíří gen pro daný znak (Fisher 1930). Až sem se Fisherovo pojetí velice shoduje s Darwinovými argumenty. Samci..., „kteří se ukáží být pro samice atraktivnější, zanechávají v porovnání se svými poraženými a méně atraktivními rivaly větší množství potomků, dědicích jejich přednosti.“ (Darwin 1871a: 256; resp. Darwin 2005: 23-24). Na první pohled se může zdát, že Fisher neformuloval nic nového, jen oprávil Darwinovo tvrzení. Ale na druhou stranu, tato teze nám objasňuje pouze způsob, jakým se v populaci šíří znaky samců, nikoliv jak vzniká samicí preference daného znaku. Fisher (1930) šel ve svých úvahách ještě o něco dále a tvrdil, že kromě druhotného pohlavního znaku samců se v populaci šíří i samicí preference pro daný znak (Fisher 1930). Tato preference se může šířit genetiky, tzn., že jedinci jsou nositeli určité alely preferující daný znak (Fisher 1930), nebo čistě etologicky, tzn., že samice někdy upřednostní určitého samce jen proto, že je atraktivní pro jiné samice (Fisher 1930; Rydley 1993). Toto chování samicím zaručuje určitou záruku, že vlastní potomci budou u samic podobně žádaní jako jejich otec. Nicméně i Darwin upozoroval, že samice si samce vybírají na základě různých principů. „Z pozoruhodných výjevů bychom se také mohli domnívat, že samice někdy dávají přednost tomu samci, který podle jejich měřítek sice není nejatraktivnější, ale kterého pokládají za nejméně odpudivého“ (Darwin 1971: 273; resp. Darwin 2005: 34). Fisher by však tento výrok pravděpodobně dokončil slovy: „...ale kterého pokládají za atraktivního jině samice“.

POČETNÍ POMĚR SAMCŮ A SAMIC

Darwin zkoumal početní poměr samců a samic u domestikovaných zvířat, kde vyšlo najevo, že u většiny z nich se rodí jedinci obou pohlaví přibližně ve stejném počtu. Ve volné přírodě jsou to většinou samci, kteří bývají při narození o něco málo početnější. Darwin však poznamenává, že z hlediska pohlavního výběru „je zajímavý nejen početní poměr jedinců obou pohlaví při narození, ale i v dospělosti...“ (Darwin 1871a: 264; resp. Darwin 2005: 26). U samců bývá úmrtnost nejen během porodu, ale i v průběhu několika prvních let života, značně vyšší. Také je třeba brát v potaz skutečnost, že právě samci některých druhů se navzájem zabíjejí při soubojích, a při svém dychtivém pátrání po samicích se častěji vystavují různým nebezpečím (Darwin 1871a: 264-265). Většinou tedy poměry samců a samic v dospělosti bývají danými okolnostmi kompenzovány. Touto skutečností se vědci zabývali i v pozdějších letech. S. J. Gould (1980) konstatuje, že přibližně shodný počet samců a samic se na první pohled zdá být

samozřejmý. „Koneckonců sexuální rozmnožování se neobejde bez párování. Rovnocenné množství zástupců obou pohlaví nutně vede k dokonalému spáření a tak je naplněn blažený darwinovský stav maximální rozmnožovací kapacity“ (Gould 1980; resp. Gould 1988: 69). Následně ale dodává, že při hlubším zkoumání není tento fakt zdaleka tak jasný. „Je-li maximální rozmnožovací kapacita tím nejlepším stavem pro všechny druhy, k čemu je výhodný rovnoměrný počet samců a samic? Vždyť počet potomků je dán převážně počtem samic“ (Gould 1980; resp. Gould 1988: 69-70).

Dobře víme, že jeden samec může oplodnit řadu samic. Populace druhů s početnějším rozením samic by svým svižnějším tempem rozmnožování měly tedy zvítězit v každém evolučním závodě nad těmi populacemi druhů, v nichž by zůstalo zachováno stejné množství zástupců obou pohlaví (Gould 1980). Z tohoto hlediska nám momentálně nemusí být zdaleka tak jasný, proč se v evoluci druhů zachoval většinou shodný počet samců a samic. S. J. Gould (1980) celou záležitost však dále objasňuje tím, že Darwinova teorie přírodního a potažmo pohlavního výběru se vztahuje výlučně na boj jedinců o úspěch v přežití a reprodukci. Není zásadní, co je dobré pro populaci, druhy či ekosystémy (Gould 1980). A právě rovnost počtu samců a samic je v tomto případě nejideálnější řešením (Gould 1980), což poprvé zformuloval a objasnil R. A. Fisher (1930). V době neodarwinismu se totiž výzkumy soustředily převážně na frekvenci alel v populaci druhů. Mnohdy pak někteří vědci hlavní roli při vysvětlení evolučních mechanismů přisuzovali spíše bojům mezi populacemi než mezi jedinci (např. Dobzhansky 1970: 306-307). To mohlo vést k nepřesnému pojetí evolučních principů a desinterpretaci přírodního výběru.

VYCHÝLENÍ POČETNÍHO POMĚRU SAMCŮ A SAMIC

Darwin v pozdějším vydání knihy věnované pohlavnímu výběru (Darwin 1874) pojednává, že za určitých okolností může na základě působení přírodního výběru vzniknout sklon k vyššímu plození jednoho pohlaví. To je patrné například u sociálního hmyzu, jako jsou včely nebo mravenci, kde je pro společenství důležitá početní převaha samic (Darwin 1874: 259). Na druhou stranu - v případě, kdy živočichové žijí ve stádech nebo v hejnech, v nichž jsou samci v čele a celou skupinu tak brání, je dle Darwina myslitelné, že „prostřednictvím přírodního výběru vzniká tendence k plození poměrně vyššího počtu samců, neboť jedinci lépe bráněného stáda pravděpodobně zanechají více potomků“ (Darwin 1874: 259; resp. Darwin 2005: 73).

Avšak Darwin o vlivu přírodního výběru v tomto ohledu i polemizuje. „Jedinec se sklonem plodit spíše samce než samice by například v boji o přežití neuspěl o nic lépe než jedinec s opačným sklonem, a proto tento sklon nevzniká prostřednictvím přírodního výběru“ (Darwin 1874: 259; resp. Darwin 2005: 74). Pro Darwina byla celá problematika natolik složitá, že považoval za lepší ponechat její řešení na pozdější dobu (Darwin 1874: 259).

Správný okamžik pravděpodobně nastal roku 1973, kdy R. Trivers spolu s D. Willardem (1973) předpověděli, že u zvířat, která pečují o svá mláďata, se setkáváme s mechanismy, kterými mohou „ovládat“ poměr pohlaví vlastních mláďat. Vše po-

stavili na tzv. soutěži, v níž vítězí ten, kdo má nejvíce vnučat (Trivers & Willard 1973). Darwin vztahoval biologickou zdatnost jedince k zanechání pouze vlastních potomků, kdežto Trivers a Willard aplikovali biologickou zdatnost jedinců na počet potenciálních vnučat. Na první pohled se daný rozdíl nejeví být tak zásadním, ale ve své podstatě právě z pohledu počtu potenciálních vnučat můžeme vysvětlit sklon plodit určité pohlaví působením přírodního, potažmo pohlavního výběru.

Daný princip výstižně vysvětluje M. Ridley (1993). Syn může oplodnit mnoho samic, ale také nemusí oplodnit žádnou. Dcera přináší na svět omezený počet potomků, ale málokdy se stává, že by nepřinesla ani jednoho. Dobře zabezpečená matka umožňuje tak svým potomkům mužského pohlaví dobré startovní podmínky, jelikož její syn má šanci si po dosažení dospělosti vybudovat harém. Pro danou matku je tedy z hlediska vlastní biologické zdatnosti výhodnější, zplodí-li spíše syna než dceru. Naopak pro matku málo zabezpečenou je jistější, přivede-li na svět dceru (Ridley 1993). Tato teorie se zpočátku zdála příliš divoká a nepodložená, ale později se dočkala statisticky empirických důkazů. Přičemž nejzajímavější výsledky pocházejí z výzkumů, které braly v úvahu sociální postavení zvířat (Hrdy 1987).

Velice extrémní situace nastává v případě, kde se populace skládá z rodinných příslušníků. Organismy, u kterých k pohlavnímu rozmnožování dochází mezi blízkými příbuznými jedinci - v ideálním případě mezi sourozenci - je pro samici nejvýhodnější, když se mezi všemi jejími potomky objeví jeden samec, který oplodní všechny samice ve vrhu (Hamilton 1967). A tyto případy nacházíme u některých parazitů (Hamilton 1967). Svým způsobem daný princip objasňuje i Darwinem zmíněný sklon plodit spíše samice v případě sociálního hmyzu.

V každém případě je důležité vyzdvihnout fakt, že všechny výše uvedené reprodukční strategie sice mají v evoluci své opodstatnění a statistickou průkaznost, ale jejich mechanismus není stále zcela objasněn.

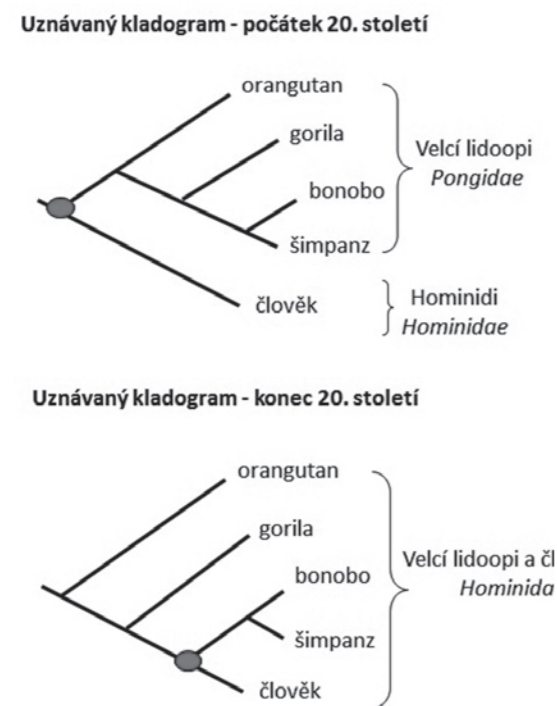
DARWINOVY POZNATKY K EVOLUCI ČLOVĚKA

Na rozdíl od pohlavního výběru, evoluční původ člověka měl mezi vědci značnou pozornost. V podstatě už po vydání knihy Vznik druhů (Darwin 1859) se vědci začali otázkou původu člověka zabývat. Pochopitelně, že ohlasy nebyly vždy kladné; ačkoliv se proces evoluce stával ve vědě všeobecně platným, ve vztahu k člověku se názory rozcháze-ly. U mnohých lidí zde zajisté hrály a stále hrají roli jak náboženské, tak čistě osobní představy. Na druhou stranu, mnozí vědci vznik člověka z dávného vyhynulého živočicha přijali a uznávali. Proto se Darwin (1871a, 1871b) v knize věnované evoluci člověka na některé autory již sám odkazuje (např. Huxley 1863). V publikaci zabývající se výrazy a gesty v důsledku mnohých emocí Darwin (1872a) popisuje obecné principy, jež je možné pozorovat nejen u lidí, ale i u ostatních živočichů. Tímto dílem Darwin de facto položil základy etologie člověka. V obou těchto publikacích Darwin koncipoval mnoho zajímavých poznatků. Následující kapitola se však věnuje pouze těm tématům, která mají z pohledu evoluce člověka významnou roli, popřípadě se objevují jako stále aktuální z hlediska současné evoluční biologie. ►

► **ZAŘAZENÍ ČLOVĚKA MEZI PRIMÁTY**

Obecně řečeno, Darwin se převážně snažil hledat stopy, které by signalizovaly náš živočišný původ. R. Foley (1995) píše, že ve 20. století vědci zaujali opačný přístup, zaměřili se spíše na rozdíly, kterými by mohli odlišit a následně definovat naši „lidskost“. Jelikož člověk je ve své podstatě unikátní, bylo velice snadné při různých úvahách o člověku sklouznout k nepřesným závěrům (Foley 1995). Darwin se tomuto přístupu varoval. „Pokud bereme v úvahu jisté důležité rozdíly v tělesné stavbě, můžeme člověka bezesporu řadit do samostatného podřádu. To se nám může zdát nedostatečné, zaměříme-li se pouze na jeho duševní schopnosti, a naopak z genealogického pohledu se nám to může jevit jako přehnané a můžeme se domnívat, že by člověku stačila jen samostatná čeleď, či dokonce jen samostatná podčeleď“ (Darwin 1871a: 195; resp. Darwin 2006: 177-178). Darwin poukazuje, že naše „příbuznost“ s lidoopy není tak úplně vzdálená, zatímco antropologové ve 20. století se naopak snažili člověka co nejvíce fylogeneticky oddálit od ostatních primátů (obr. 1). V dnešní době se paradoxně objevuje nový přístup ke studiu lidského původu, a člověk je zároveň ve své unikátnosti charakterizován i v jednotnosti s ostatními primáty (obr. 1), čímž se v zásadě vracíme k Darwinovým závěrům.

OBR. 1
Fylogenetické vztahy člověka a velkých lidoopů (upraveno podle Foley 1998: 80). Kladogram uznávaný na počátku 20. století znázorňuje, že člověk stojí samostatně od velkých lidoopů. Současně uznávaný model ukazuje, že šimpanzi mají blíže k člověku než k ostatním velkým lidoopům.



Z hlediska síly a velikosti těla Darwin uvádí, že není známo, zda lidský předek pochází z nějakého menšího živočicha, jako je šimpanz, nebo z živočicha mohutného, jako je gorila. Dále však vyvozuje, „že živočich takové velikosti, síly a dravosti, který se jako gorila sám ubrání svým nepřátelům, by se možná nestal společenským, což by bylo tou největší překážkou k získání vyšších duševních schopností, jako je například vzájemný soucit a láska. Pro člověka tedy mohlo být nesmírně výhodné, vyvinul-li se z nějakého poměrně slabého tvora“ (Darwin 1871a: 156; resp. Darwin 2006: 80).

V dnešní době je značná genetická příbuznost se šimpanzi všeobecně známá (Chen & Li 2001). Také

výzkumy potvrzují důležitost sociálního chování ve vztahu k rozvoji lidských vlastností (Boyd & Richerson 2006).

Darwin také došel k názoru, že „Afrika byla původně osídlena dnes již vyhynulými lidoopy, kteří blíže připomínali gorilu a šimpanze, a jelikož jsou tyto dva druhy nejbližšími příbuznými člověka, je ještě pravděpodobnější, že naši dávní předkové žili právě na africkém kontinentu“ (Darwin 1871a: 199; resp. Darwin 2006: 181). Ve 20. století R. L. Cann spolu s M. Stonekingem a A. C. Wilsonem (1987) dokázali africký původ lidského předka na základě mitochondriální DNA.

LIDSKÉ RASY

Darwin se zabýval problematikou, zda lze řadit lidské rasy mezi jediný živočišný druh. Přestože se v Darwinově době mnozí přírodovědci přikláněli k názoru, že by se lidské rasy měly řadit do několika druhů (Waitz 1863; Tuttle 1866), Darwin došel k závěru, že tomu tak není. „Nejzávažnější ze všech důvodů proti uznání lidských ras jako odlišných druhů je však skutečnost, že různé rasy přecházejí jedna v druhou...“ (Darwin 1871a: 226; resp. Darwin 2006: 200). Tomuto tvrzení odpovídá i současný objev molekulární genetiky (Cann - Stoneking & Wilson 1987), který prokázal, že na genetické úrovni nelze u člověka hovořit o jasně oddělených velkých skupinách.

Antropolog T. Dacík (2000) píše, že pojem rasa vyjadřuje skupinu biologické taxonomické jednotky, a tudíž je pojmem biologickým, přesto bývá často vnímán s faktory kulturními a sociálními, tím se tematika rasy přesouvá do zorného úhlu psychologie, sociologie atp. (Dacík 2000). V historii lidstva se problematika lidských ras ocitla až v absurdních extrémech. Příkladem nám může být tzv. sociální darwinismus, který vznikl v 2. polovině 20. století a je přímou ukázkou devalvace Darwinova konceptu přírodního výběru v aplikaci na člověka. Darwin v žádném případě neuznával nadřazenost určité rasy. Rozmanitost ras byla pro Darwina důkazem proměnlivosti člověka a nedílnou součástí evoluce. „Přírodovědci, kteří uznávají princip evoluce... jistě nezapochybují o původu všech lidských ras z jednoho základu...“ (Darwin 1871a: 229; Darwin 2006: 202).

Darwin (1872a) také prokázal, že všechny hlavní výrazy projevované člověkem jsou tytéž na celém světě (Darwin 1872a: 361; resp. Darwin 1964: 268). To, dle Darwina, poskytuje další důkaz ve prospěch názoru, že různé rasy pocházejí z jediného rodového kmene, který byl jistě téměř úplně lidský ve stavbě těla a do značné míry i v duševním založení před obdobím, nežli se rasy od sebe oddělily (Darwin 1872a: 361; resp. Darwin 1964: 268). Na Darwinovu myšlenku o podobnosti výrazů napříč různými kulturami navázaly například i výzkumy P. Ekmana, jež Darwinův poznatek v zásadě potvrdily (např. Ekman, Sorenson & Friesen 1969). V pozdějších letech se při svém šetření P. Ekman (1971, 1993) soustředil převážně na lidské populace, které se izolovaně vyvíjely bez kontaktu s „moderní“ civilizací. „Když jsem se začal zabývat obličejovými výrazy, domníval jsem se, že je třeba zodpovědět jen jednu otázku - jsou výrazy univerzální nebo kulturně specifické. Objevil jsem však více, než jednu odpověď. Některé projevy zahrnují oba aspekty, jsou jak univerzální, tak kulturně specifické“ (Ekman 1993: 391). Tento důkaz o variabilitě a zároveň jednotnosti obličejových výrazů v podstatě zvyšuje pravděpodobnost jejich evolučního původu.

Z hlediska rozdílných znaků jednotlivých ras Darwin nepopírá, že by určitý vliv mohly mít vnější pod-

mínky, ale mnohem větší důležitost přičítá pohlavnímu výběru. „Já osobně jsem toho názoru, že ze všech příčin, které vedly k rozrůznění lidských ras a do určité míry i odlišení člověka a nižších živočichů, byl zdaleka nejúčinnější pohlavní výběr“ (Darwin 1871b: 384; resp. Darwin 2006: 289). Darwin se odkazuje na soudobé výzkumy, kterými dokládá, že vnímání krásy je u různých kmenů a národů odlišné (např. Waitz 1863). Rozdílnou barvu pleti Darwin také přisuzuje působení pohlavního výběru. „Lidé všech ras pokládají barvu pleti za nesmírně důležitý prvek krásy, a tudíž jde o znak, který se se vši pravděpodobností mohl pozměnit výběrem...“ (Darwin 1871b: 381; resp. Darwin 2006: 287). Otázkou vzniku barvy pleti se vědci stále zabývají. Někteří zkoumají především vliv vnějších podmínek a uvádějí například, že světlá barva pleti je adaptací na nižší přísun UV záření, a tedy i omezenou syntézu vitamínu D₃ v chladnějších místech Evropy (Webb, Kline & Holick 1988; Jablonski 2000). Tuto teorii ovšem komplikuje geografické rozšíření ras, jelikož chladné oblasti jsou kromě Evropy i jinde na severní polokouli, přesto tu většinou tak výrazné zesvětlení barvy pleti nepozorujeme (Jablonski 2000). Mnohem pravděpodobnější se zdají být výzkumy podporující právě faktor pohlavního výběru. Například P. Frost (1990) zjistil, že se barva pleti poněkud mění v době puberty a před prvním porodem, a proto se domnívá, že v minulosti mohl odstín pleti hrát významnou roli při posuzování feminity.

ROZUMOVÉ SCHOPNOSTI ČLOVĚKA

Darwin píše, že různé objevy a vynálezy zaručily člověku už na jeho nejnižším stádiu vývoje výlučné postavení a jsou přímým důsledkem lidských rozvinutých pozorovacích schopností, paměti a inteligence (Darwin 1871a: 137). V souvislosti se vznikem lidského intelektu Darwin objasňuje, že mnohé rozumové schopnosti se u člověka mohly vyvinout díky jeho tělesné stavbě, přičemž zásadní roli vidí ve struktuře rukou. „Člověk by nikdy nebyl získal své dominantní postavení ve světě, kdyby nedovedl používat své obdivuhodné přizpůsobené ruce, provádějící všechno podle jeho vůle“ (Darwin 1871a: 141; resp. Darwin 2006: 67). Darwin v podstatě vychází a navazuje na názory tehdejšího významného anatoma Ch. Bella (1840), který zdůrazňoval, že ruka ve spojení s intelektem staví lidskou bytost na nejvyšší stupeň (Bell 1840). Z hlediska vývoje Darwin poukazuje na skutečnost, že ruce a paže by těžko mohly dospět k takové dokonalosti, aby si vyráběly sofistikované zbraně, a mířily na přesný cíl, pokud by byly trvale užívány k chůzi či ke šplhání na stromech. V takovém případě by byl totiž otupen hmat, na jehož jemnosti nejvíce záleží (Darwin 1871a: 141). V důsledku vyvíjející se bipedie mohl tak „člověk“ stále více používat ruce k jiným účelům, což vedlo k rozvoji jeho rozumových schopností.

Fakt, že by vývoj intelektuálních schopností souvisel i s velikostí mozku, respektive mozkovny, Darwin částečně uznával a dokládal vědeckými výzkumy své doby (např. Broca 1864). Ale na druhou stranu, Darwin nepovažoval tuto změnu za zásadní a tvar i velikost lebky spojoval převážně s příčinou anatomických změn, které se v rozvoji intelektu nemusely projevit, „téměř určitě dochází ke změně tvaru lebky v případech, kdy se nějaký živočich celkově zvětší nebo zmenší, aniž se změní jeho mozkové schopnosti“ (Darwin 1871a: 147; resp. Darwin 2006: 71). Na počátku 20. století tomu však bylo jinak, vědci se při vý-

zkumech souvisejících s evolucí člověka zaměřovali spíše na komparaci velikosti mozkovny (např. Dubois 1933; Shellshear & Smith 1934). Paradoxně později se prokázalo, že kvantitativní zvětšování mozku nebylo primárním faktorem hominizace (Holloway 1966). Mnohem významnější byla funkční restrukturalizace a změněný způsob využívání mozku, jenž úzce souvisel s vývojem komplexu „ruka - mozek“ (Wilson 1999; Vancata 2007). Používání rukou mělo rozhodující význam nejen pro rozvoj nástrojové činnosti, ale také pro vývoj motoriky, kognitivních schopností, komunikace a učení, i pro formování lidského chování a sociální organizace (Wilson 1999).

ŘEČ ANEB PRVEK DOROZUMÍVÁNÍ

Darwin vnímal řeč v širším slova smyslu jakožto prvek dorozumívání a nepovažoval jej za vyloženě lidský atribut. „Člověk se od zvířat neliší porozuměním artikulované řeči, neboť každý ví, jak i psi rozumějí mnoha slovům a větám... Také samotná schopnost artikulace není typicky lidským znakem, neboť ji mají i papoušci a jiní ptáci... Člověk se tedy od ostatních živočichů liší téměř nekonečně velkou schopností spojovat nejružnější zvuky a myšlenky, což je zřejmě důsledek vysokého vývojového stupně jeho duševních schopností“ (Darwin 1871a: 54; resp. Darwin 2006: 104). Darwin dále předpokládá, že „lidoopi, nepoužívají svého hlasového ústrojí k mluvení, což je bezpochyby známkou jejich nedostatečně vyvinuté inteligence“ (Darwin 1871a: 58; resp. Darwin 2006: 108). V tomto tvrzení se však Darwin unáhlil; v současnosti víme, že lidoopi nemohou mluvit, protože mají nízko postavený hrtan. Četnými experimenty bylo naopak dokázáno, že jsou schopni naučit se znakové řeči (Patterson 1985), a to na úrovni zhruba čtyřletého dítěte. Darwin si ale byl vědom toho, že živočichové se mezi sebou dorozumívají i jinými způsoby, než je artikulovaná řeč. Uvedl například mravence, kteří mají značně vyvinutou dorozumívací schopnost pomocí tykadla (Darwin 1871a: 58). Také píše, že „lidé by mohli k dorozumívání používat prsty... Ale kdybychom takto přišli o ruce, bylo by to pro nás značně nevýhodné“ (Darwin 1871a: 58; resp. Darwin 2006: 108). Proto se dá rozumět tomu, jak důležitá byla evoluce hlasového ústrojí, jež měla vliv na vývoj řeči. Darwin také pojednává, „že dlouhodobé užívání a zdokonalování řeči naopak působilo na samotný mozek, neboť ho podporovalo v myšlení a umožňovalo mu uchopit i dlouhé sledy myšlenek“ (Darwin 1871a: 57; resp. Darwin 2006: 106). V tomto smyslu je vhodné odkázat na nedávny objev (Lai et al. 2000), který prokázal mutaci konkrétního genu ovlivňujícího migraci neuronů. Tento objev totiž vnesl nový pohled i do problematiky vzniku a vývoje řeči (Lai et al. 2000). Někteří autoři se domnívají, že tento gen byl v průběhu evoluce rodu Homo rozhodující pro vznik řeči a na ni navazujících vyšších kognitivních schopností (např. Enard et al. 2002).

OBLIČEJ

Ze všech částí těla si nejvíce a nejpozorněji všímáme obličeje. Darwin zmiňuje, že je to naprosto přirozené, jelikož právě obličej „je hlavním sídlem výrazu a zdrojem hlasu. Zároveň je hlavním sídlem krásy i ošklivosti a po celém světě se nejvíce zdobí. Obličej byl tudíž po mnoho generací podroben zevrubnému sebezpozorování víc než kterákoli jiná část těla“ (Darwin 1872a: 328 - 329).

Ve 20. století také etolog K. Lorenz (1971) upozornil, jak důležitou roli sehrává v dějinách evoluce obličeje. My, lidé, totiž určitým způsobem vnímáme charakte-

Etolog Konrad Lorenz (1971) upozornil, jak důležitou roli sehrává v dějinách evoluce obličeje.

