

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Martin Kabát

Makroevoluční vztah mezidruhové a vnitrodruhové morfologické variace

Macroevolutionary relationship between interspecific and intraspecific morphological
variation

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Jan Toman, Ph. D.

Praha, 2025

Poděkování

Poděkování náleží mému školiteli Mgr. Janu Tomanovi, Ph.D. a já mu touto cestou děkuji za jeho ochotu, podporu, rady a připomínky při psaní této práce. Děkuji také společně s ním všem členům své rodiny a svým přátelům za jejich oporu a trpělivost.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Duchcově, 6.8. 2025

Martin Kabát podpis

Abstrakt

V makroevolučním měřítku lze u řady evolučních linií v průběhu jejich existence pozorovat postupné ubývání mezidruhové a vnitrodruhové variability. V souvislosti s tím bylo navrženo, že linie vykazující uvedený „motiv“ zpravidla přicházejí také o svůj makroevoluční potenciál, tedy schopnost vyštěpovat nové evoluční inovace. Příslušný pattern byl historicky i aktuálně zkoumán u několika fosilních i recentních skupin organismů, jejichž přehled byl primárním cílem této práce; zaměřili jsme se zejména na ramenonožce, trilobity a vybrané skupiny obratlovců, okrajově také na některé další taxony. Souhrnně tyto výzkumy vyznívají ku prospěchu hypotézy o postupné ztrátě obou typů variability. Zdá se tedy, že jde o relevantní makroevoluční jev, který si zasluhuje další pozornost.

Zajímavé je, že se studovaný pattern úzce kryje s historickým paleontologickým konceptem zvaným Rosaovo pravidlo. To popisuje postupný progresivní úbytek vnitrodruhové variability v průběhu času, který je doprovázen postupnou ztrátou druhové bohatosti evolučních linií. Většina navržených vysvětlení tohoto jevu nezohledňuje veškeré faktory, které se ho týkají. Některá vůbec neberou v potaz jeho samotnou existenci a jako vysvětlení navrhují nedostatek výzkumných dat. Další zdůrazňují jako důvod pozorování metodologický přístup k fosilnímu záznamu či vyzdvihují vysvětlení založena na ekologickém prostoru ekosystémů. Spojení tří zdánlivě odlišných přístupů ke studiu evolučního vývoje, tedy studia ontogenetických zákonitostí, změn morfologie v čase a schopnosti vyštěpovat evoluční novinky, však naznačuje, že za ním patrně budou stát jevy související s evolucí evolvability.

Klíčová slova: makroevoluce, makroevoluční potenciál, evolvabilita, Rosaovo pravidlo, mezidruhová a vnitrodruhová variabilita, ontogeneze, vývojová robustnost

Abstract

On a macroevolutionary scale, a gradual decrease in interspecific and intraspecific variability can be observed in a number of evolutionary lineages during their existence. In line with this, it has been suggested that lineages exhibiting the aforementioned “motif” usually also lose their macroevolutionary potential, i.e. the ability to generate significant evolutionary innovations. The relevant pattern has been historically and currently investigated in several fossil and recent groups of organisms, the overview of which was the primary goal of this work; we focused mainly on brachiopods, trilobites and selected groups of vertebrates, and marginally also on few other taxons. Taken together, these studies support the hypothesis of a gradual loss of both types of variability. It therefore seems that the studied pattern is a relevant macroevolutionary phenomenon that deserves further attention.

Interestingly, it closely coincides with a historical paleontological concept called Rosa’s rule. This describes a gradual, progressive decrease in intraspecific variability over time, which is accompanied by a gradual loss of species richness of evolutionary lineages. Most of the proposed explanations for this phenomenon do not take into account all the factors at play. Some even question its very existence and attribute the phenomenon to a lack of research data. Others emphasize the methodological approach to the fossil record as a possible explanation or stress concepts based on the ecological space of ecosystems. The combination of three seemingly diverging approaches to study evolutionary changes, i.e. ontogenetic mechanisms, temporal changes in morphology and the ability to produce evolutionary novelties, however points to phenomena related to the evolution of evolvability.

Key words: macroevolution, macroevolutionary potential, evolvability, Rosa's rule, interspecific and intraspecific variability, ontogeny, developmental robustness

Obsah

Úvod.....	1
Vnitrodruhová variace	3
Vnitrodruhová variabilita a robustnost	3
Problematika kanalizace vývoje	4
Mezidruhová variace a trend snižování disparity.....	5
Evolvabilita	8
Zkoumané taxony	9
Vhodnost, opodstatněnost, taxonomická úroveň	9
Konkrétní výběr	9
Ramenonožci.....	9
Členovci	12
Strunatci	16
Další zkoumané taxony	19
Diskuze	21
Závěr	28
Seznam použité literatury	29

Úvod

Organismy za dobu své existence vytvořily nespočetné množství morfologických forem. Studium fosilního záznamu a recentních organismů ovšem ukazuje, že se variace na úrovni druhů i vyšších taxonů často vyznačují také postupným úbytkem jejich různorodosti, vzájemné odlišnosti.

V tomto směru je pro naše potřeby důležitá dvojice popisných pojmů – *diverzita* a *disparita*. První označuje biologickou rozmanitost, respektive počet taxonů, hlavně druhů, které jsme schopni spolehlivě vymezit u definované skupiny (tedy taxonu vyššího řádu; Tuomisto, 2010). Druhý označuje tvarovou a funkční bohatost organismů nebo jinými slovy vzájemnou odlišnost mezi těmito taxony (Hopkins & Gerber, 2017).

Diverzita ani disparita se v průběhu existence evolučních linií nevyvíjely zcela náhodně. Na základě studia fosilního záznamu a recentní diverzity lze dokonce pozorovat některé fenomény, pro které *moderní syntéza* nenabízí hodnověrné vysvětlení. Jedním z nich jsou systematické změny disparity v průběhu existence evolučních linií spojené se snižováním jejich variability. Tyto fenomény se netýkají pouze morfologie, ta je ovšem ve velké většině případů nejlepším (a často jediným) zdrojem informací o fenotypu vyhynulých zástupců. Právě na základě morfologických změn tak můžeme fenomén zkoumat v delších časových měřítkách. Na ně se také zaměřím v této práci.

Především je zářející, že můžeme u řady linií organismů v průběhu jejich existence pozorovat zmíněnou *klesající úroveň disparity*, a to mnohdy tak očividnou, že je v biologii i moderní syntéze považována za artefakt (Jablonski, 2002; Erwin, 2008). Dále byla také interpretována jako důsledek ekoprostorových příčin souvisejících se zaplňováním jednotlivých nik v ekosystémech (Bush & Pruss, 2013).

Ačkoliv se oba typy vysvětlení opírají o exaktní předpoklady, studie provedené na některých vyhynulých i recentních skupinách s vyhynulými zástupci ukazují na možný třetí typ vysvětlení. A sice že, klesající úroveň morfologické disparity může být důsledkem měnící se genetické architektury, tj. způsobu „nakládání s genetickou informací“ v rámci organismů tvořících evoluční linií. Nejde totiž o soubor několika ojedinělých případů, ale spíše motiv opakující se v řadě taxonů různé úrovně.

V této práci se soustředím zejména na kmen ramenonožců (Brachiopoda), třídu trilobitů (Trilobita) a řadu dalších kladů, mezi kterými jsou nejvíce diskutováni strunatci (Chordata). Důvodem tohoto výběru jsou dílčí výhody, které pro tento typ srovnání jednotlivé skupiny vykazují, a které si ve větším detailu uvedeme na příslušném místě. Obecně ale lze konstatovat, že v potaz musíme vzít více proměnných, které se vztahují k jednotlivým taxonům. Jde například o charakteristiky jejich evoluce, dobrou identifikovatelnost a vyjasněné příbuzenské vztahy či kompletnost fosilního záznamu.

Práce si klade za primární cíl shromáždit observační data týkající se trendů v disparitě u vybraných evolučních linií, porovnat je co do jejich vyznění z hlediska vnitrodruhové a mezidruhové variability a vztahů těchto dvou faktorů a dále tato data systematizovat s úmyslem vytyčit směry pro další výzkum. Sekundárním cílem práce je výsledky porovnat s predikcemi teorií o tendencích ve změnách vnitro a mezidruhové variability, makroevolučního potenciálu, a jejich souvislostí.

Vnitrodruhová variace

Vývoj organismů ve fylogenetickém smyslu popisujeme pojmem *kladogeneze*. Kladogeneze zastřešuje veškeré procesy, které se týkají odštěpování či splývání „větvi“ pomyslného evolučního stromu, přičemž evoluční vývoj vede od předka k jeho potomkům (Gould & Eldredge, 1977; Flegr, 2015).

Kontrastní, avšak příbuzný pojem je *anageneze*. Ta popisuje fenotypovou změnu v rámci evoluční linie, bez vyhynutí či speciace jeho zástupců (Futuyma, 1987; Flegr, 2015). Jde o proces vzájemného odlišování (vzácněji pak připodobňování) vznikajícími evolučními novinkami na úrovni genomu, jeho architektury (tj. například chromozomových přestaveb či epigenetických značek), ontogeneze, fyziologie, morfologie či ekologie. Vyjmenované typy anagenetických změn se dají chápat také jako úrovně, na kterých lze jednotlivé druhy studovat, a dle kterých je lze posuzovat (Bilsborough, 1972). Na základě anagenetických novinek lze následně rekonstruovat s různou mírou opodstatnění vzájemné příbuzenské vztahy organismů, což nás vrací ke kladogenezi zmíněné výše (Strotz & Allen, 2013).

Vnitrodruhová variabilita a robustnost

Vnitrodruhová variabilita popisuje genotypové a fenotypové odlišnosti na úrovni jedinců stejného druhu (O'Dell & Rajakaruna, 2011, v Harrison & Rajakaruna, 2011). Fenotypové projevy těchto odlišností mohou být morfologické, anatomické, fyziologické, ekologické i etologické (O'Dell & Rajakaruna, 2011). Vždy jsou však způsobené genetickými změnami, změnami prostředí, nebo změnou vztahů mezi geny, tj. změnami genotypo-fenotypové mapy, prostředím a fenotypem. Důležitým faktorem tedy je i to, jak je genetická informace „překládána“ do fenotypu.

Důležitým faktorem, a prvkem „překlada“ genetické informace, který ovlivňuje míru variability a potažmo disparity, je *robustnost*. Pro naše účely si ji můžeme definovat jako schopnost vyprodukovat funkční jedince i za odlišných vnějších a vnitřních podmínek (Félix & Wagner, 2006): Organismus s vysokou mírou robustnosti své genetiky, ontogeneze a fyziologie tvoří i za poměrně znatelných změn na některé z těchto úrovní stále funkční jedince (Wagner, 2005).

Robustnost je integrální vlastností každého organismu a vyplývá ze všech úrovní jeho struktury a fungování, odrážejí se na ní ale také specializované mechanismy produkující stejné a stejně fungující jedince za různých podmínek. Příkladem jsou chaperony jako například heat-shock proteiny, enzymatické dráhy mnohých eukaryot (Krakauer & Plotkin, 2002), ale také ontogenetické mechanismy (Kesavan et. al., 2019) a jejich struktura a provázanost (Eldar et. al., 2003). Projevem robustnosti je také součinnost, integrace, těchto mechanismů. Ačkoliv může v některých případech, například u pohlavně se množících organismů, fungovat robustnost jako kapacitátor pro budoucí generování variability (Masel, 2005), tak patrně v kratším časovém

měřítku může působit spíše opačným směrem, a naopak evoluci nových vnitrodruhových variací ztěžovat. Při vysoké úrovni robustnosti genetické informace organismu totiž mají mutace mnohem menší fenotypové projevy (Wagner, 2005).

Problematika kanalizace vývoje

Robustnost můžeme považovat za prvek evolvability, tedy schopnosti systému podléhat evoluci. Stejně jako další aspekty evolvability. Zmínit lze však například procesy genetické asimilace, která může robustnost narušit, „odkrýt“ skrytou genetickou variabilitu, a opětovně vystavit fenotyp selekci (Vigne et. al., 2021). Robustnost rovněž není pouze statická, ale může nabýt formy *vývojové kanalizace*. Umožňuje tedy, že se pod vlivem různých podmínek okolí může vývoj organismu ubírat různými kanály k různým fenotypům. Polemika na téma povahy vývojové kanalizace do určité míry trvá (Loison, 2019; Raju et. al., 2023). Řada dat však svědčí pro jeho existenci a evoluční signifikanci, jak shrnují Scheiner a Levis (Scheiner & Levis, 2021). S vývojovou kanalizací souvisejí také pojmy *genetická* a *environmentální kanalizace*, tedy robustnost ke genetickým změnám a změnám prostředí. Vzhledem k tomu, že jsou tyto procesy založené na genetické architektuře, tak se jejich působení promítá i do evolučních změn, které mohou v daných liniích vznikat (Toman, 2020).

Samotná fenotypová variace tedy neodráží pouze množství nově vznikajících mutací, ale také, a zejména, procesy kanalizace vývoje a jejich modifikace (Waddington, 1953; Loison, 2019; Scheiner & Levis, 2021).

Z tohoto důvodu se můžeme oprávněně domnívat, že zvyšující se robustnost aspektů ontogeneze a fyziologických mechanismů může vést ke snížení nejprve vnitrodruhové variability, prostřednictvím toho variability mezidruhové, a nakonec, na observační úrovni, také morfologické disparity. S těmito procesy pracuje například také teorie zamrzlé evoluce; hromadění neproměnlivých znaků pak označuje za „evoluční zamrzání“ (sensu Flegr, např. Flegr, 2015).

Vývojová kanalizace může dále vést až ke vzniku několika odlišných, typizovaných, fenotypů (například ekotypů – viz např. Bortman et. al., 2005). Tyto fenotypy jsou pak projevem *fenotypové plasticity*, tj. vlastnosti taxonu, kdy stejný genotyp za odlišných podmínek vytváří různé fenotypy (West-Eberhard, 2003).

Fenotypy, které se objevují za změny abiotických podmínek, jsou pak známy jako *ekotypy* či *ekospécie* (Bortman et. al., 2005).¹ Z makroevolučního hlediska tedy existence fenotypové plasticity akcentuje důležitou roli vývojové kanalizace jakožto převodníku mezi úrovní genů a úrovní fenotypu – role, která nutně staví na robustnosti vývoje a omezuje tak spektrum výsledných fenotypů, ale stále reflektuje vliv prostředí.

¹ Tyto odlišné fenotypy v rámci jednotlivých druhů, či jejich komplexy, jsou podmíněny tím, že jednotlivé fenotypy jsou schopny se mezi sebou dále křížit (Bortman et. al., 2005).

Procesy spojené s robustností se projevují na úrovni morfologie, kde se dají dobře dokumentovat u recentních i fosilních organismů (například Nagano et. al., 2023). Zároveň s nimi přicházejí i změny na úrovni fyziologie, chování a dalších, které ale stejně jako změny na úrovni genomu můžeme pozorovat pouze u recentních organismů. Z tohoto vyplývá, že ve výzkumu recentních či subrecentních organismů můžeme pro odhalení variability v rámci druhů nasadit celou řadu nástrojů (například Perri, 2016). Ve fosilním záznamu jde ale o postupy pouze těžko použitelné a při malém počtu zkoumaných jedinců spíše nepoužitelné vůbec. Odkázání jsme zde na studium fosilií, tedy morfologií a ve velmi omezené míře údaje o vývoji a chování těchto druhů.

Mezidruhová variace a trend snižování disparity

Ekotypy zmíněné výše jsou sice projevy vnitrodruhové variace, nicméně mohou podléhat speciaci a být výchozími body pro vznik nových druhů. Mají tedy i přesah do mezidruhové variace, a to prostřednictvím procesu ekologické speciace (Rundle & Nosil, 2005). Příkladem je v tomto směru zatím relativně málo, jako typický se uvádí mořský plž *Littorina saxatilis* z východního Atlantiku. Tento druh vytváří dvojici ekotypů v závislosti na habitatu – zónách nízkého či vysokého přílivu. Vzájemně tyto ekotypy odděluje reprodukční bariéra (Rundle & Nosil, 2005). Je pravděpodobné, že se jedná o počínající či probíhající proces speciace, která patrně dá vzniknout dvěma příbuzným, ale samostatným druhům. Speciace je přitom způsobena pouze odlišnými stanovišti, se kterými *L. saxatilis* musí vypořádat, k čemuž je patrně kanalizována.

Změny vnitrodruhové variace tedy úzce souvisejí se změnami variace mezidruhové.

Na tento fenomén jako jeden z prvních upozornil italský zoolog a paleontolog Daniele Rosa v závěru 19. století při studiu kambrických a ordovických zástupců třídy trilobitů. Povšimnul si snižování vnitrodruhové variace, konkrétně v počtu tělních článků, mezi evolučně odvozenějšími druhy těchto členovců oproti evolučně bazálnějšími. Tento proces byl doprovázen postupnou ztrátou druhové bohatosti celé třídy (Rosa, 1899). Po něm byl také tento proces pojmenován jako *Rosaovo pravidlo* (též nazýváno *Rosaův zákon progresivní ztráty variability*), které hovoří o globálním trendu postupného snižování tvarové a funkční vnitrodruhové variability v průběhu evolučního vývoje linií organismů.

Z makroevolučního hlediska se jedná o velice zajímavý fenomén. Zdánlivě totiž odporuje předpokladům moderní syntézy o postupné diverzifikaci organismů. Historicky bylo navrženo několik možných vysvětlení:

- 1) Jedná se o artefakt, který je způsoben metodologií studia paleontologického záznamu (Jablonski, 2002; Erwin, 2008).
- 2) Jedná se o důsledek ekoprostorových faktorů (Foote, 1991a; Erwin, 1994; Jernvall et. al., 1996; Sahney et. al., 2010; Bush & Pruss, 2013). Vlastnosti ekologického prostoru, které organismy obsazují, mají

nepřímý vliv na morfologie, které se u nich vyvíjejí. Děje se tak skrze obsazenost prostoru. Respektive, pokud obsazují organismy zcela nový ekoprostor, první mají oproti posledním mnohem širší možnosti diverzifikace, zatímco poslední proti prvním možnosti velmi omezené.

- 3) Jedná se o důsledek faktorů, které mají genetickou či vývojovou podstatu a mají vliv na vývojovou kanalizaci druhů (Gould, 1989; Wagner, 1995b; Valentine & Jablonski, 2003; Ciampaglio, 2004).² Do této kategorie připočítáváme například selekci na robustnost ontogenetických mechanismů, stabilizující selekci (Schmalhausen, 1949; D'Abramo & Rispoli 2019) a celkovou optimalizaci vývojových drah.

Nutno podotknout, že navzájem se tato vysvětlení nevylučují.

Výše zmíněná stabilizující selekce (sensu Schmalhausen, 1949) představuje se o selekci na fenotypovou robustnost a vývojovou kanalizaci ve značně proměnlivém prostředí (Schmalhausen, 1949). Nejedná se o pojem zaměnitelný s negativní selekcí, tedy selekcí proti v daném kontextu škodlivým mutacím; selekce zde probíhá aktivně proti extrémním formám daných fenotypových znaků (Campbell & Reece, 1982). Neděje se tak jen v důsledku genetických faktorů, ale například i podmínek prostředí ovlivňujících ontogenezi. Proces tedy udržuje vnitrodruhovou variabilitu na určité úrovni zatížené selekčním tlakem, pod kterým se nacházejí robustnost a vývojová kanalizace daného druhu, a může tedy v makroevolučním měřítku působit proti vzniku významných evolučních novinek. Její rozsah v přírodě nemusí být tak značný, jak si představoval Schmalhausen (Kingsolver et. al., 2001). Přinejmenším od 80. let 20. století však víme, že je těžké ji z metodologických důvodů detekovat (Lande & Arnold, 1983).

Rosa (1918, 1931) také zavádí pojem *hologeneze*. Jedná se v praktickém slova smyslu o jednu z mnoha variací na téma ortogenetického pojetí evolučního vývoje. Podle tohoto konceptu biologická evoluce není či nemusí být řízena vnějšími faktory, ale pouze faktory vnitřními, které vycházejí z morfologie, fyziologie a genetiky organismu (Rosa, 1918). Ortogenetické náhledy na evoluci byly upozaděny s nástupem moderní syntézy (Bowler, 1989; Larson, 2004). Dá se však konstatovat, že vzhledem k výše zmiňované kanalizaci vývoje organismů pro ně dnes přinejmenším zčásti dokážeme formulovat kauzální vysvětlení (Yampolsky & Stoltzfus, 2001; Levit & Olsson, 2006; Stoltzfus & Yampolsky, 2009).

Na sklonku 20. století se k problematice vlivu genetických, ontogenetických a fyziologických mechanismů na evoluci organismů přiblížila tzv. „ortoselekce“ (Jacobs et. al., 1995; Levit & Olsson, 2006). Pojem zastřešuje selekci pod vlivem nejen přirozeného výběru, ale také vlivů molekulárních mechanismů, genetické architektury, robustnosti, vývojové kanalizace a faktorů prostředí.

Jedná se o poměrně starý pojem, který poprvé zavedl německý zoolog Ludwig Hermann Plate (Plate, 1913) ve vztahu k širší teorii ortogenetického pojetí evolučního vývoje, pouze o něco, později než Daniele Rosa. Plate jeho prostřednictvím spatřoval nejen vliv přirozeného výběru, ale také přímého vlivu prostředí (v lamarckistickém slova smyslu), na evoluční vývoj živých organismů (Plate, 1913). Pojem „ortoselekce“ (do

² A prakticky tedy jsou evolucí evolvability.

češtiny snad jako „přímá selekce“) se i přes jeho v té době lamarckistické konotace dostal do rodící se moderní syntézy, a to především díky postavě anglického evolučního biologa Juliana Huxleyho; konečně řada Plateho myšlenek dala moderní syntéze teoretické základy (Levit & Olsson, 2006; Levit & Olsson, 2007).

Plate považoval „ortoselekcii“ za důsledek přirozeného výběru, ve smyslu, že individuální variace jsou sice náhodné, ale progresivní charakter mají pouze některé z nich. Pouze ty budou nakonec vyselektovány (Plate, 1913). V současnosti je známo, že tomu tak není (Amicone & Gordo, 2021), nicméně v obecnějším slova smyslu lze toto pojetí „ortoselekcce“ interpretovat jako větší pravděpodobnost existence a evoluce určitých morfologií nebo obecně fenotypů, oproti fenotypům jiným. Proces potom podle něj může doplňovat přednostní vznik určitých fenotypů zapříčiněný vnitřními důvody (Plate, 1913).

V Plateho pojetí je také celkové vyznění pojmu ortogeneze či ortogenetické pojetí evolučního vývoje mírně odlišné od běžného chápání – zastával stanovisko, že vnější faktory mohou přímo, v lamarckistickém smyslu slova, například skrze vliv na vývoj, ovlivnit individuální varietu určité populace do té míry, že nebude příliš či vůbec odpovídat na selekci (Plate, 1913, 1922, 1925). Jedná se, vzhledem k výše zmíněnému, prakticky o „ortogenezi naruby“, nicméně dá se ještě interpretovat jako působení určitého faktoru prostředí na evoluční linii v průběhu celého jejího vývoje (Levit & Hossfeld, 2006). Předpokládá tedy stálý selekční tlak, který vede k optimalizaci ontogenetických a fyziologických funkcí zástupců této linie. Podobá se tak stabilizující selekci (sensu Schmalhausen, 1949).

Toto tvrzení navíc Plate podložil zajímavým postřehem, a sice, že je nápadné, že téměř žádná evoluční linie nevykazuje ve své anagenezi střídání progresu a regrese; typický je, naopak, pattern přímý s klesající či stoupající tendencí (Levit & Hossfeld, 2006). Můžeme to interpretovat tak, že postupná optimalizace biologických funkcí, která byla výše zmíněna několikrát, přináší postupně klesající počet „evolučních experimentů“, tj. evolučních novinek, a spolu s tím se snižuje i makroevoluční potenciál, tedy schopnost vyštěpovat nové evoluční inovace. Linie se vyvíjejí kanalizovaným směrem. Selekcce ve prospěch evolučních novinek pak v tomto smyslu naráží na dvojici významných překážek – vývojovou kanalizaci, související se ontogenetickými mechanismy, a jí nadřazenou robustnost. Obojí jsou prvky evoluce evolvability.

Pokud tedy v tomto sledu srovnáme pomyslnou kaskádu, narážíme zde na posun od vnitrodruhové variability k variabilitě mezidruhové. Pomocí selekce se optimalizují základní funkce daného jedince. Optimalizace, vzhledem k vlastnostem jeho genotypu a genotypo-fenotypové mapy, probíhá za změn robustnosti jeho molekulárních, ontogenetických a fyziologických mechanismů. Vzniká kanalizace, fenotypová plasticita a podobné jevy. Nicméně u jeho potomků v dalších generacích druhu, potažmo dceřiných druhů, nastává problém se selekcí proti původní optimalizaci. Tímto způsobem dochází k postupné ztrátě variability daného druhu, jeho populací a případných potomků. Tedy změně, kterou bychom teoreticky mohli pozorovat na základě fosilního materiálu jako trend v disparitě.

Zde se dostáváme zpět k Rosaovu pravidlu, protože u vyšší taxonomické jednotky, kam daný druh náleží, se u jejího posledního společného předka dá předpokládat relativně malá úroveň robustnosti a tím pádem vyšší míra evolvability (Masel, 2013). U jeho potomků, kteří z většiny vznikli právě optimalizací a zvýšením úrovně

robustnosti, se tak zmíněný pattern bude s větší pravděpodobností opakovat. Disparita se tedy začne postupně snižovat také u velké většiny z nich.

Závěrem k této části práce je dobré uvést ještě jeden podstatný fakt, a sice, že Rosaovo pravidlo, stabilizující selekce ani „ortoselekce“ patrně nesměřují k určitému cíli. Všechny tyto fenomény by se daly srovnat s pojmem *progress without goal*, jehož autorem je zmiňovaný Julian Huxley (Huxley, 1942). Označuje postupné zesložitování organismálních struktur, zvyšování efektivity a úrovně organizace u organismů, nicméně nemá daný účel ani cíl (Huxley, 1942). Stejně tak, ani postupné snižování makroevolučního potenciálu, vnitrodruhové a mezidruhové variace nic takového neobnáší.

Evolvabilita

Pojem *evolvabilita* označuje v obecném měřítku schopnost systému podléhat adaptivní evoluci. Vztaženo k organismům samotným se jedná o schopnost jejich populací tvořit genetickou adaptivní diverzitu, která dále podléhá selekci (Kirschner & Gerhart, 1998). Existuje však řada alternativních definic (například Wagner & Altenberg, 1996; Hansen, 2006; Sniegowski & Murphy, 2006).

Ačkoliv byl tento pojem několikrát zmíněn výše, jak poznamenává Toman (Toman, 2020), není způsob jeho uchopení biologickou veřejností jednoznačný. Například Wagner a Altenberg (1996) pak přidávají také poznámku, že velmi záleží na způsobu, jakým se na pojem nahlíží. Vedle jednoduchého chápání evolvability jako genetické, dědičné variace schopné podlehnout selekci může totiž také být chápána jako proměnlivost genotypo-fenotypové mapy. Možnou smysluplnou cestou uvažování nad evolvabilitou je pak ale také její chápání jako způsobu, jak bude linie na selekční tlaky odpovídat (Toman, 2020). To nás přibližuje nejen k jejímu pojetí jakožto proměnlivosti genotypo-fenotypové mapy, ale určitým způsobem také k Plateho pojetí ortogeneze (Plate, 1922).

Prvkem evolvability je také výše zmiňovaná robustnost. Výše uvedený Wagner (2005) také poukazuje na nutnost reverzibility robustnosti, aby se zvýšila evolvabilita u konkrétního druhu (Wagner, 2005). Druhy, které nemají robustnost vyvinutou příliš silně či pevně tak mohou mít vyšší makroevoluční potenciál.

Jako taková tedy evolvabilita zastřešuje okruh jevů rozebíraných v této části práce, a sice vliv vnitřních vlastností organismů na jejich pokračující evoluci.

Zkoumané taxony

Vhodnost, opodstatněnost, taxonomická úroveň

Taxony, které byly v této bakalářské práci zvoleny jako předmět pro demonstraci snižování vnitro – a mezidruhové variability v průběhu existence kladů, byly vybrány z několika důvodů.

- Prvním je kvalitní fosilní záznam zahrnující fosilie ze širokého časového rozpětí bez větších mezer.
- Druhým je možnost demonstrovat vnitrodruhovou variaci pomocí dostatečně kvalitního zachování tohoto záznamu.
- Třetím je rozličnost taxonomických úrovní jednotlivých taxonů. Rozličné taxonomické úrovně byly zvoleny z důvodu demonstrace fenoménu ztráty mezidruhové i vnitrodruhové variability na různě velkých taxonomických jednotkách. Z tohoto důvodu budu dále postupovat „shora dolů“, tedy směrem od kmenů po třídy a řády. U skupin, které v současnosti nemají standartní taxonomické zařazení, používám pojem *klad*.

Konkrétní výběr

Ramenonožci

Kmen ramenonožců zahrnuje mořské, přisedlé a zpravidla také v sedimentu žijící živočichy, kteří mají podobně jako mlži (*Bivalvia*) tělo ukryto mezi dvojicí misek. Jejich nejstarší doklady nacházíme ve vrstvách spodního kambria (Topper et. al., 2013). Z hlediska své morfologie jsou dodnes, nesystematicky, dělení na inartikulátní (evolučně bazální typy) a artikulátní (evolučně odvozenější typy) (Ax, 2003).

Recentně jsou reprezentováni zhruba 400 druhy (Emig et. al, 2013). Ve fosilním záznamu je patrná mnohem širší diverzita, rozeznáváno je přibližně 12 000 (Ax, 2003) až 30 000 druhů (Emig et. al., 2013). Zároveň i diverzita na úrovni tříd význačně poklesla, zatímco v devonu ještě existovalo sedm tříd tohoto kmene, recentně nalézáme pouze trojici z nich a těžiště jejich diverzity se nachází v rámci třídy *Terebratulida* (Emig et. al., 2013).

Makroevoluční vzorce v evoluci této skupiny se pokusila zmapovat řada autorů. Příznivými faktory pro studie pojednávající o fenoménu snižování disparity u tohoto kmene jsou především časová konzistence ve fosilním záznamu bez výrazných mezer (Sperling et. al., 2011) a také konzistence ve smyslu studia morfologické evoluce. Jednotlivé třídy jsou dobře morfologicky definovatelné (Milsom & Rigby, 2009) a trojice z nich, jak bylo zmíněno výše, má i své recentní zástupce.

U ramenonožců bylo pozorováno několik makroevolučních fenoménů, které souvisejí s jejich evoluční plasticitou a variací na úrovni mezidruhové i vnitrodruhové:

Mezidruhová variace

Poměrně obsáhle v tomto směru působí studie R. R. Alexandera z roku 1976, která popisuje morfologickou variaci napříč geologickými útvary u několika druhů ramenonožců (Alexander, 1976). Autor se zde zaměřil na morfologii spodní misky druhů *Lepidocyclus capax* (ordovický), *Stegerhynchus whitii* (silurský), *Megalopterorhynchus baldwini* (devonský), '*Camarotoechia purduei*' (karbonský – spodní karbon), *Wellerella osagensis* (karbonský – svrchní karbon), *Leiorhynchus weeksi* (permský), '*Pugnooides iriassicus*' (triasový) a *Tetrarhynchia sp.* (jurský). Morfologická variace spodních misek na úrovni vnitrodruhové variability zde nemohla být zdůvodněna v rámci druhů ani mezi nimi možnými odchylkami v ontogenezi, sexuálním dimorfismem ani taxonomickým zařazením, pouze u malé části variace pak mohly sehrát roli environmentální příčiny. Ani interakce na úrovni hustoty populace, velikosti vzorku a velikosti konkrétních jedinců tyto změny nezpůsobovaly, respektive ve studii nebyly tyto faktory shledány jako statisticky významné.

Po zohlednění abiotických faktorů pak byla jako nejpravděpodobnější příčina v tomto směru shledána kompetice na mezidruhové úrovni. Nižší diverzita ramenonožčích konkurentů na konkrétních stanovištích přispívala k vyšší vnitrodruhové (a tedy i mezidruhové) variabilitě druhů. Druhy s menší okolní konkurencí byly zastoupeny více variabilními jedinci (Alexander, 1976). Autor se zde ovšem hlouběji nezabýval časovým rámcem trendů ve vnitrodruhové variabilitě (Alexander, 1976).

Specificky u evolučně nejbazálnější třídy Linguliformea pak byly podrobně popisovány změny morfologie v průběhu její existence od kambria (Liang et. al., 2023). Autoři zde poznamenali, že nejvyšší morfologické disparity třída nabyla ve spodním ordoviku. Od této doby postupně docházelo k úbytku morfologicky odlišných forem, na kterém má, v případě řádu Lingulida, podíl také vymírání na konci ordoviku. Naopak u řádu Discinida se zdá být disparita více či méně stálá po celé fanerozoikum. Za příčinu tohoto jevu autoři považují evoluční kontingenci (Liang et. al., 2023), tj. evoluční důsledky historie dané vývojové linie.

J. L. Benedetto ve své práci uvádí, že u ramenonožců sehrály důležitou roli při vzniku taxonů vyššího řádu změny vývojových mechanismů (Benedetto, 2018). Zástupci třídy Rhynchonelliformea z kambria, ordoviku a siluru vykazují výrazné ontogenetické změny vedoucí ke vzniku nových nadčeledí a čeledí, které se, vzhledem k dobré fosilní dokumentaci, dají označit za proces tzv. peramorfózy.³ U zkoumaných zástupců se měnila po dobu několika milionů let i stavba znaků, které jsou v rámci skupiny obecně považovány za značně „stabilní“ – rozměry schránek, jejich ornamentace a také vnitřní morfologické struktury jako tzv. kardinalia⁴ (Benedetto, 2018). Později podobné procesy nenacházíme.

Evolučním změnám kmene, které proběhly na přelomu permu a triasu, ve vztahu k disparitě, se věnuje řada prací (Zhang et. al., 2015; Chen et. al., 2018; He et. al., 2019). Zabývají se především otázkami vlivu velkého vymírání na konci permu na morfologii přeživších zástupců. Zhang a kol. popisují postupný pokles tělesné velikosti zkoumaných druhů, který naopak druhy vyštěpené později, po permo-triasovém vymírání,

³ Proces odstranění či spíše posunutí fáze dospělosti a charakterizovaný pokračujícím růstem a morfologickými změnami (Futuyma, 2013).

⁴ Struktury vápenatého složení vycházející ze zadní části dorzální misky blízko zámkové linie.

nevykazují. Autoři také připomínají možné ekologické vysvětlení v podobě snížené dostupnosti kyslíku (Zhang et. al., 2015). Práce Chena a kol. z roku 2018 popisuje významné snížení průměrné velikosti přeživších zástupců, tzv. liliputánský efekt, a její následný krátký nárůst v nejspodnějším triasu. Tento jev autoři připisují selektivnímu vymření větších druhů na hranici prvohor a druhohor (Chen et. al., 2018).

Vnitrodruhová variace

U starších zástupců kmene, konkrétně druhu *Dzieduszyckia siemiradzki*, ze svrchního devonu byla diskutována vnitrodruhová variace v rámci trojice populací z čínských lokalit spodního famenu (Li et. al., 2023). Autoři zde popisují morfologicky vzájemně odlišné populace napříč různými biotopy na trojici odlišných jihočínských lokalit, načež citují vzájemně se překrývající znaky u dvou dvojic z nich. Z těchto důvodů vyvozují, že zásadní vliv pro jejich evoluci mělo geografické měřítko a patrně jejich vlastní vývojové nastavení, respektive vlastnosti jejich zárodečného vývoje. Faktor prostředí byl v této studii shledán jako méně významný, a to z důvodu, že i dvě populace v odlišných biotopech měly stejné morfologické znaky (Li et. al., 2023). Míra vnitrodruhové variability byla rozdílná v rámci konkrétních znaků, obecně se však dá popsat jako relativně velká, kdy jsou některé znaky (jako například tzv. ventrální interarea u jedné populace) velmi dobře vyvinuté, zatímco u zbylých dvou kompletně chybí (Li et. al., 2023).

Z devonských vrstev, konkrétně ze středního devonu státu New York, pak pocházejí podobné nálezy, které přehledně zpracovali Flessa a Bray (1977). Ve své studii se zabývali druhem *Ambocoelia umbonata*, konkrétně agregacemi zástupců, kteří vykazovali morfologickou variaci na úrovni populace nezávislou na velikosti. Popisují také její klesající trend u geologicky, řádově několik desítek až stovek tisíc let, mladších agregací na stejném místě (Flessa & Bray, 1977).

Ve fosilním záznamu pak ramenonožci byli také ještě ve svrchním permu skupinou variabilní i z hlediska vnitrodruhové variace. Data z mořských sedimentů shromážděna pro více než 400 jednotlivých druhů v relativně krátkém časovém úseku svrchního permu, mezi 254 až 252 miliony let, ukázala schopnost jejich populací reagovat na batymetrické změny svého prostředí pomocí změn celkové velikosti těla (Shi et. al., 2015).

Ramenonožci jako kmen ustupují ze scény jako hlavní složka bentické fauny ve spodním triasu, a to v důsledku vymírání na hranici permu a triasu (Gould et. al., 1980). Jejich disparita se ovšem od začátku druhohor do současnosti udržovala či překračovala úroveň, kterou měla před vymíráním na přelomu permu a triasu (Guo et. al., 2024). Nicméně, toto je dáno patrně tím, že nové morfologie se u kmene objevily krátce po tomto vymírání a až do současnosti jsou spíše „udržovány“ a dále se příliš nevyvíjejí (Guo et. al., 2024). Disparita kmene ovšem neklesá ani po dalších velkých vymíráních (Ciampaglio, 2004). Mezidruhová variabilita obecně není na příliš vysoké úrovni. U vnitrodruhové variability je naopak nápadná větší míra variability u zkoumaných morfologických znaků druhů evolučně starších.

Členovci

Kmen členovců (Arthropoda) je doposud nejpočetnějším živočišným kmenem (Ødegaard, 2000) a také patrně nejpočetnějším kmenem organismů vůbec (Stork, 2018). Z důvodu metodologie a také počtu jeho zástupců se v rámci něho v práci blíže zabývám třídou trilobitů (viz níže). Nicméně, v rámci tohoto kmene existují i jiné klady, které potenciálně vykazují zajímavé trendy ve vnitrodruhové a mezidruhové variabilitě, respektive makroevolučním potenciálu, ale které ještě v těchto souvislostech nebyly ještě obšírněji zkoumány.

Korýše („Crustacea“) lze uvést jako příklad takového kladu. V současné době je početnou skupinou, uvnitř které se jako vnitřní skupina oddělují šestinozí (Hexapoda, a to v rámci kladu Pancrustacea; například Regier et. al., 2005; či Lozano-Fernandez et. al., 2019). Diskutovány jsou u nich trendy vedoucí ke stále přísnější tělesné tagmatizaci a její redukci, která je patrně výsledkem systematických změn ontogeneze (Ahyong, 2020). U živočichů byl tento fenomén popsán jako Willistonovo pravidlo, které hovoří o postupné redukci tělních segmentů, které se integrují a specializují. U původně složitě uspořádaných struktur se snižují počty jejich paralelně homologických částí, jako jsou tělní články či končetiny (Williston, 1914).

Většina morfologicky definovatelných skupin korýšů vznikla patrně díky přestavbám na úrovni genotypo-fenotypové mapy (Aria, 2020). To se týká i skupin se značně zjednodušenou morfologií. Aria také komentuje, že těmito přestavbami se nevyznačoval pouze vznik kladu Pancrustacea, ale i jeho pozdější terestrializace, kdy se neuplatňovaly pouze redukce morfologií, ale také nárůst jejich typů a jejich integrace (Aria, 2020). Stejný autor dále zmiňuje, že u kladu Euarthropoda⁵ patrně došlo ještě v kambriu k rozpojení rychlosti molekulární a morfologické evoluce. Jako důležitou příčinu rapidního rozrůznění členovců⁶ autor uvádí evoluci a diverzifikaci genetické regulační sítě (Aria, 2020), tj. právě genotypo-fenotypové mapy.

Co se týče disparity korýšů, podle některých autorů (Wills, 1998b) vykazují relativně stálou disparitu již od doby počátku jejich vývoje. Některé studie na relativně stálou úroveň disparity poukazují u členovců obecně (Briggs et. al., 1992; Wills et. al., 1994), jiné naopak zdůrazňují její klesající tendenci (Lofgren et. al., 2003).

Jak už ale bylo řečeno, explicitně se trendům ve variabilitě a makroevolučním potenciálu věnovaly hlavně studie provedené na trilobitech.

Trilobiti

Třída trilobitů zahrnuje v současnosti vyhynulé vodní, především mořské, členovce, typické pro éru prvohor, kterými je také ohraničeno jejich časové rozšíření. Ve fosilním záznamu je nalézáme od spodního kambria do svrchního permu (Clarkson, 1988). Jsou považováni také za typickou skupinu kambrické evoluční fauny (Sepkoski, 1981). V současnosti je známo přes 22 000 druhů této třídy (Hopkins et. al., 2023) a jimi zastávané ekologické niky byly podobně rozsáhlé (Fortey, 2004). Přes dobře vymezený tělní plán u nich existovala pestrá

⁵ Do kterého spadají všichni recentní zástupci členovců, a který je považován také za členovce *sensu stricto* (Nielsen, 2001).

⁶ A i jiných kambrických skupin (Aria, 2020).

paleta tělesných morfologií; proto, jak bylo několikrát zmíněno výše, jsou skupinou, kde lze velmi podrobně zkoumat vnitrodruhovou i mezidruhovou variaci. Vedle rozsáhlého, vypovídajícího fosilního záznamu byli vybráni jako modelová skupina také z důvodu jejich historického významu ve výzkumu fenoménu snižování vnitrodruhové a mezidruhové variability (Rosa, 1899).

Právě u zmíněných trilobitů byl dokumentován fenomén souvislosti snižování mezidruhové variace v závislosti na snižování variace vnitrodruhové a postupně sílící fixace a konzervace morfologických znaků. Ve vztahu k této skupině je pak také často skloňován pojem *morfologický prostor* – jedná se o mnohorozměrný prostor zaplněný body, kde každý bod reprezentuje určitý fenotyp, morfologii, definovaný kvantitativními znaky. Tento nástroj umožňuje vizualizovat rozsah disparity.

Původně byly u starších kambrických a ordovických trilobitů studovány rozsahy změn tělních článků v rámci jednotlivých druhů (Rosa, 1899). Jak poznamenává Toman, právě tělní články lze interpretovat jako původní plastické moduly, které mohly mít zpočátku evoluce taxonů vyšších řádů nezávislý vývoj (Flegr, 2015; Toman, 2020). U trilobitů tomu patrně nebylo jinak (Rosa, 1899; Webster, 2007). Například počet tělních článků u starších zástupců se měnil, zatímco u mladších tyto změny nenacházíme. Konečně, jak bylo uvedeno výše, také u jiných skupin členovců docházelo k postupně přísnější tagmatizaci tělesného uspořádání a jejím redukcím (Ahyong, 2020; Aria, 2020).

Výše zmíněný Webster (2007) ve své práci shrnuje vnitrodruhovou variabilitu znaků u 982 druhů v průběhu celého období jejich stratigrafického rozšíření (od spodního kambria po svrchní perm). Nejširší vnitrodruhová variabilita v největším počtu znaků byla u starších druhů trilobitů, konkrétně středně kambrických. V tuto dobu vykazovalo 75 % všech zkoumaných druhů variabilitu v alespoň jednom morfologickém znaku. Tento podíl postupně kolísal. U svrchně kambrických druhů klesl na pouhých 8 %, ve spodním ordoviku se zvýšil na 40 %, ale následoval opětovný pokles až do devonu, kdy po sérii vymírání na jeho konci klesl na nulu. Trilobiti objevující se po konci devonského útvaru už vnitrodruhovou variabilitu v těchto znacích nevykazují vůbec (Webster, 2007).

Podobné výsledky, tj. pokles disparity a mezidruhové variability tvaru hlavové části u trilobitů, přinesli také Suarezová a Esteve (2021). Ve své studii se zaměřili na morfologickou disparitu u trilobitů vztaženou ke schopnostem svinout se do kuličky („enrollment“), kterou tito členovci měli. Přímo ji ovlivňovala tělesná stavba, hlavně stavba hrudních článků a hlavového štítu; právě ty se tedy staly hlavním předmětem zájmu obou badatelů.

Bodové změny ve stavbě hrudních článků, které vedly ke zjednodušení jejich morfologie, patrně umožnily hlavám trilobitů dosáhnout širšího množství morfologických tvarů (Suarez & Esteve, 2021). Jejich zjednodušení patrně umožňovalo se těsněji svinout pomocí článků těla, tudíž hlavový štít byl tak méně využit při samotném svinutí. Autoři se domnívají, že trilobiti právě z tohoto důvodu mohli obsadit řadu dalších ekologických nik. Při menší míře disparity zmíněných znaků totiž jejich schopnost obsadit a adaptovat se na novou niku klesala. Poznamenávají taktéž, že vyšší míra morfologické a funkční disparity koreluje také s rozšířením trilobity obsazovaného morfologického prostoru v kambriu a ordoviku. Přidávají ovšem také, že

nárůst disparity i mezidruhové variability hlavové části trilobitů, byť v mnohem menší míře, se udál také na přelomu karbonu a permu (Suarez & Esteve, 2021).

Velkou variabilitu kambriických trilobitů prokázaly také značné změny v obsazovaném morfologickém prostoru. Na vyvíjející se morfologie přitom neměly vliv zeměpisná šířka, obývaný substrát a hloubka (Hopkins, 2014). Podle této interpretace byla evoluce morfologií v této počáteční, kambriické, fázi existence trilobitů do jisté míry nezávislá na parametrech prostředí. Později, v ordoviku, pak nová místa morfologického prostoru obsazovali hlavně tropičtí trilobiti z hlubších vod (Hopkins, 2014).

Opačné vyznění má studie Serraové a kol. (2023), která se zabývala společenstvem trilobitů z lokality Cordillera Oriental v Argentině. Spolu se svým týmem u nich studovala morfologickou evoluci a trendy v disparitě z přelomu kambria a ordoviku. Zatímco ve svrchním kambriu a nejspodnějším ordoviku byla absolutní disparita trilobitů (ve vztahu k jiným lokalitám stejného stáří) na této lokalitě spíše nízká, ve spodním ordoviku badatelé pozorovali absolutní disparitu vysokou – počet unikátních morfologií jednotlivých druhů společenstva se zvýšil, a to i ve vztahu k jiným, stejně starým lokalitám. Ve spodním ordoviku také došlo k časovému oddělení morfologické disparity a diverzity, což podle autorů naznačuje určitou ekologickou stratifikaci (Serra et. al., 2023). Tato stratifikace se pak shoduje s postupným celosvětovým nárůstem počtu ekologických nik, které trilobiti obsadili. Nárůst disparity tedy autoři připisují koexistencí evolučních faun, které vedly ke změnám v místních ekosystémech (Serra et. al., 2023).

Jiní autoři poukazují na oddělení disparity a diverzity i v evolučním, nejen ekologickém, slova smyslu. Konkrétně u čeledi Pterocephaliidae na počátku její existence v kambriu druhová diverzita i morfologická disparita narostla, ale diverzita začala posléze klesat. Naproti tomu disparita se udržela na přinejmenším srovnatelné úrovni jako v kambriu po celý ordovik (Hopkins, 2013). Zajímavé je, že u jednotlivých kladů v rámci čeledi disparita klesala v průběhu času a měnila se také míra vnitrodruhové i mezidruhové variability; s poklesy disparity přišly i poklesy v obou typech variability. Autorka pak ve spojení s tímto poukazuje na patrně vyšší míru extinkce určitých druhů čeledi v důsledku ekologických změn (Hopkins, 2013). Uzavírá svou studii tím, že morfologická evoluce výrazně nezměnila svůj charakter ani rychlost od počátku existence čeledi, pouze se změnila míra vymírání (Hopkins, 2013).

Stejně jako docházelo u kambriických a ordovických trilobitů k funkčnímu oddělení vývoje některých tělesných částí, docházelo zároveň k opačnému procesu – tedy integraci.

To zdokumentovala například studie Baulta a kol. (2023) pojednávající o severoafrických společenstvech trilobitů ze spodního až svrchního devonu (Bault et. al., 2023). Vývojové mechanismy hlavového štítu a pygidia, tj. zadečku, byly u spodnodevonských druhů časově oddělené a vyznačovaly se jinou dynamikou. Disparita těchto znaků u zkoumaných zástupců v tuto dobu narůstala spolu s druhovou diverzitou. Po sérii anoxických událostí ve středním devonu došlo k poklesu morfologické i druhové diverzity a zároveň se, patrně v důsledku změn prostředí a z toho plynoucí optimalizace fyziologických a ontogenetických mechanismů, integrovaly mechanismy a dynamika vývoje hlavového štítu a pygidia. Následovalo sice krátké zvýšení disparity i diverzity v období svrchního devonu, nicméně tyto druhy a společenstva trilobitů následně

pokračovaly v původně vytyčeném trendu snižování diverzity a disparity až do jejich vymření na konci tohoto geologického útvaru (Bault et. al., 2023).

Výzkum hlavového štítu a pygidia také přinesl i další objevy, které mohou být podkladem pro širší úvahy o makroevolučním potenciálu trilobitů. U pygidia a jeho ontogenetického vývoje byla demonstrována částečná nezávislost na vývoji ostatních částí těla trilobitů. Disparita tedy v případě tohoto tělního oddílu nejspíše nebyla podmíněna ekologií (Serra et. al., 2025). Evoluce a disparita hlavového štítu naproti tomu byla patrně, alespoň do určité míry, podmíněna ekologickou pozicí a interakcemi s jinými organismy v ekosystémech (Serra et. al., 2025). Na druhou stranu, morfologická evoluce tohoto tělního oddílu nereagovala na změny prostředí, které souvisely s vlastnostmi jako obývanou hloubkou či typem substrátu (Serra et. al., 2025).

Trilobiti také patrně vykazovali po celé kambrium konstantní rychlost a úroveň morfologické evoluce; ta se měnila až v dalších geologických útvarech prvohor (Paterson et. al., 2019).

Rychlost evoluce, disparita a variabilita byly blíže studovány například u řádu Phacopida (Cronier, 2013; Martin et. al., 2022). Podčeleď *Asteropyginae*, náležící do čeledi *Acastidae*, zahrnuje zástupce, kteří jsou typickou součástí společenstev devonu, a právě v tomto geologickém útvaru dosahují značné morfologické disparity. Studie Martinové a kol. (2022) podrobněji zkoumá jejich disparitu v průběhu devonu na příkladu tvaru a celkové morfologii glabely (Martin et. al., 2022).⁷ Zdaleka nejvíce obsazených míst v morfologickém prostoru zaujímala glabela na konci spodního devonu, naopak nejméně na konci středního devonu. Samy osobě tyto údaje naznačují relativně rychlou evoluci glabely – oba časové úseky jsou totiž od sebe vzdáleny pouze kolem 15 až 20 milionů let. Po konci středního devonu přišlo ještě jedno zvýšení disparity ve svrchním devonu (Martin et. al., 2022); dále žádné další nenacházíme, samotná podčeleď i čeleď vymírají na konci svrchního devonu (Feist, 1991). Glabela tedy v tomto smyslu odráží postupnou větší konzervativnost ontogeneze hlavového štítu u řádu Phacopida.

Bližšího studia se dostalo výzkumu disparity a variability také u řádu Harpetida (Beech & Lamsdell, 2021). Podobně jako řád Phacopida také Harpetida vymírá na konci devonu. Jeho zástupci jsou typičtí výrazně podkovovitým tvarem hlavového štítu a jeho postranními výběžky, někdy sahajícími až k zadečku či dokonce za něj. Objevují se ve vrstvách kambria, největšího rozmachu z hlediska disparity ale nabývají v ordoviku (Beech & Lamsdell, 2021). Tehdy obsazují nejvíce míst v morfologickém prostoru. Po vymírání na konci tohoto geologického útvaru jejich disparita klesá, byť relativně pomalu. Především už ale úplně či takřka úplně ztratili schopnost pronikat do nových míst morfologického prostoru (Beech & Lamsdell, 2021).

O postupném úbytku disparity i celkovém úbytku makroevolučního potenciálu hovoří ještě celá řada prací. Především se intenzivně diskutovaným faktem stala konzervativnost ontogeneze trilobitů ve vztahu k tělním článkům (Hughes, 1991; Webster, 2007). Ta souvisí i se změnami ve vnitrodruhové a mezidruhové variabilitě – kambriční trilobiti měli například nízkou integraci trojice vybraných morfologických znaků hlavového štítu.

⁷ Výrazný „hrbol“ kryjící nervové centrum ve středu hlavové části těla trilobitů.

Integrace těchto znaků, každých dvou z nich, se lišila nejen v rámci jednoho druhu, ale i mezidruhově (Webster & Zelditch, 2011).

Důležitým pozorováním je, že z kambria přežily především skupiny trilobitů s konzervovaným počtem tělních článků (McNamara, 1986), respektive ty, které měly více integrovaný, kanalizovaný vývoj a menší vnitrodruhovou variabilitu v počtu tělních článků (Wills & Fortey, 2000). Webster (2007) také uvádí korelaci vnitrodruhové variability s vyšší mírou speciace a vymírání druhů trilobitů (Webster, 2007). Návaznost na vnitrodruhové variability na vyšší či nižší makroevoluční potenciál uvádí i jiní autoři (viz například Hopkins, 2011); jisté je, že míra vývojové integrace a s tím související morfologické variability sehrála roli v makroevoluci této skupiny.

Z výše uvedených studií tedy vyplývá, že u trilobitů se dlouhodobě snižovala schopnost vyštěpovat evoluční novinky s adaptivním významem. Výraznou schopnost vytvářet nové evoluční adaptace a celkově širokou disparitu i oba typy variability vykazovali trilobiti především v kambriu a ordoviku (Webster, 2007; Hopkins, 2014; Serra et. al., 2023). Obdobím celkového snížení disparity i variability pro ně bylo především vymírání na přelomu ordoviku a siluru – po něm řada kladů v rámci třídy vykazuje klesající disparitu (Cronier, 2013; Beech & Lamsdell, 2021). Disparita pak pomalu pro celou třídu narůstala v siluru, přičemž další nárůst je dokumentován ve fosilním záznamu spodního a středního devonu (Martin et. al., 2022; Bault et. al., 2023). Po frasnó-famenském vymírání ve svrchním devonu mizí všechny řady třídy, až na řád *Proetida*, který setrvává ve fosilním záznamu až do svrchního permu (Hopkins et. al., 2023). Jeho zástupci však byli relativně uniformními. Disparita i oba typy variability u nich setrvaly na nízkých hodnotách (Webster, 2007), byť i u nich mohlo dojít k občasným zvýšením (Suarez & Esteve, 2021).

Strunatci

V kmenech strunatců se objevují zajímavé makroevoluční trendy zejména mezi obratlovci (Vertebrata), konkrétně klady archosaurů (Archosauria), a dále také savců (Mammalia). Významným metodologickým problémem u studia vnitrodruhové variability tohoto kmene je však nižší kvalita a kvantita fosilního záznamu, oproti výše zmíněným skupinám.

Archosauri

Změny úrovně morfologické disparity byly dokumentovány v obou jeho odděleních, Pseudosuchia i Avemetatarsalia. Obě mají poměrně robustní fosilní záznam, a i recentně jsou reprezentovány žijícími zástupci. První zmíněný zahrnuje linii vedoucí k současným krokodýlům (Crocodylia) a všechny její vyhynulé zástupce. Druhý zmíněný zahrnuje linii vedoucí k současným ptákům (Aves) a všechny její vyhynulé zástupce, včetně kladů ptakoještěřů (Pterosauria) a dinosaurů (Dinosauria, mezi které patří právě i ptáci).

U oddělení Pseudosuchia a konkrétně Crocodylomorpha, které vzniká ve svrchním triasu, komentují někteří autoři nárůst makroevolučního potenciálu v druhohorách doprovázený zvýšením disparity, které vedlo

ke zvýšení intenzity diverzifikace (Foth et. al., 2021). Dělo se tak i přes fakt, že řada triasových kladů na přelomu triasu a jury mizí. Jiní připomínají mnohem větší ekologickou diverzitu celého kladu oproti současnosti, jejíž nárůst akceleroval v období spodní až střední jury (Stubbs et. al., 2013).

Naproti tomu, u řádu Crocodylia, tedy jediných recentních zástupců celého oddělení, je popisována relativně uniformní vnější morfologie i preferované životní strategie od svrchní křídly (Grigg, 2015). V druhohorách a později v kenozoiku u nich docházelo ke zdokumentované redukci makroevolučního potenciálu a obou typů variability (Rio & Mannion, 2021). Znatelná redukce diverzity a disparity řádu proběhla v paleogénu, u nadčeledi Crocodyloidea, i neogénu, u nadčeledi Gavialoidea a Alligatoidea (Rio & Mannion, 2021).⁸

V rámci kladu Avemetatarsalia lze uvést řád Pterosauria, který donedávna sloužil jako exemplární příklad všeobecného snižování makroevolučního potenciálu spojeného se snižováním diverzity i disparity. Za vrcholné období jejich evoluce byla považována svrchní jura až spodní křída, kdy existovala široká paleta forem co do velikosti, morfologie i ekologické pozice (Butler et. al., 2013). Přestože jsou známi pouze z fosilního záznamu, bylo poměrně nápadné, že se na sklonku svého výskytu pterosaury omezovali prakticky výhradně na gigantické, morfologicky uniformní typy (Butler et. al., 2012; Witton, 2013), u kterých by se dalo hovořit jako o formách „evolučně zamrzlých“ (sensu Flegr, 2015).

Recentní objevy nicméně prokázaly lokálně poměrně širokou paletu druhů (Longrich et. al., 2018) i existenci malých druhů této skupiny, které ukazují na možnou zásadní limitaci fosilním záznamem. Na tuto skutečnost, tedy tafonomický bias, poukazují i některé starší publikace (Buffetaut et. al., 1996). Právě tomuto jevu, a nikoliv makroevolučním procesům, také jiní autoři přisuzují hlavní roli trendu snižování diverzity i disparity řádu (Butler et. al., 2009). Byť ve druhé polovině svrchní křídly byl pokles především morfologické rozrůzněnosti znatelný (Yu et. al., 2023), patrně nikdy nedosáhl úrovně, kdy by se konce druhohor dožila pouze jedna až dvě čeledi tohoto řádu, jak bylo zmiňováno některými předchozími autory. Abundance jejich fosilních pozůstatků z nejsvrchnější křídly naopak ukazuje přežití přinejmenším tří čeledí (Longrich et. al., 2018) a zástupců v poměrně širokém velikostním i ekologickém rozpětí.

Pokles diverzity i disparity u Pterosauria byl množstvím autorů (například Slack et. al., 2006) spojován se vzrůstající konkurencí ze strany ptáků ve druhé polovině křídového útvaru. Ptáci však patrně neměli na postupné snížení makroevolučního potenciálu Pterosauria větší vliv (Butler et. al., 2009; Martill & Smith, 2024), a to i pokud k nějakému vůbec docházelo. Ve skutečnosti totiž po poklesu diverzity a znatelnějším poklesu disparity v první polovině svrchní křídly některé ekologické niky pterosaury ve druhé polovině křídového období znovu obsadili (Longrich et. al., 2018). Nutno ovšem také podotknout, že autoři připomínají

⁸ Vyhynutí některých zástupců v pozdním neogénu nicméně přinejmenším částečně s poklesem makroevolučního potenciálu nesouvisí. Vliv na vymírání v epoše pleistocénu až holocénu měl také patrně alespoň z části člověk (Mead et. al., 2002; Hekkala et. al., 2021).

možný pokles disparity ve svrchní křídě u známých svrchnokřídových ptakoještěřů (Butler et. al., 2009; Martill & Smith, 2024). Jiní pak přímo komentují evoluci skupiny v průběhu křídového útvaru jako charakterizovanou klesajícím makroevolučním potenciálem se značným poklesem disparity, a také se vracejí k možné roli Aves jako činitele ovlivňujícího evoluci ptakoještěřů (Yu et. al., 2023).

Zatímco trilobiti jsou známi z desítek tisíc druhů, u Pterosauria jsou naše znalosti omezeny pouze na zhruba 250 až 280 druhů. Data zástupců tedy nejsou na dostatečné úrovni (popřípadě pouze lokálně, u některých druhů na některých lokalitách, viz například Longrich et. al., 2018), aby dovedla dobře odlišit například ekotypové či jiné variační odlišnosti v rámci druhů, či podat robustní informace o makroevolučním potenciálu kladu a jeho změnách jako u trilobitů.

Když shrneme všechny dostupné informace dohromady, zdá se, že disparita ptakoještěřů měla několik vrcholů, a dílčích drobných poklesů. Ke konci existence skupiny poklesla mírněji, než se předpokládalo. Má však klesající tendenci. Tafonomický bias, třebaže značný (Buffetaut et. al., 1996, Butler et. al., 2013), se však daří v posledních letech snižovat (Longrich et. al., 2018), a tak se snad patterny v disparitě u této skupiny brzy vyjeví v jasnějším světle.

Savci

Vedle těchto kladů byly trendy ve morfologické disparitě studovány také u některých skupin savců.

Evoluce významných třetihorních megaherbivorů⁹ z nadčeledi Brontotheriioidea byla před nedávnem charakterizována ztrátou morfologické variability, ale zároveň limitovaným nárůstem variability v tělesné hmotnosti (Sanisidro et. al., 2023). Stejní autoři také uvádějí, že, i přes zdánlivou evoluční stagnaci nadčeledi, která bývá popisována na základě fosilního záznamu jako vedoucí k jejímu vyhynutí (Cope, 1896; Depéret, 1907), došlo k optimalizaci biomechaniky a fyziologie větších zástupců. Celkově lze říct, že zatímco morfologická variabilita na mezidruhové úrovni postupně klesala, dělo se tak za optimalizace fyziologických funkcí (Sanisidro et. al., 2023).

U řádu šelem (Carnivora) byly v souvislosti se změnami disparity na úrovni vnitrodruhové a mezidruhové komentovány hlavně ekologické faktory (Meloro & O'Higgins, 2011; Law, 2021). Law (2021) dále konstatuje, že morfologie tělních plánů v rámci řádu byla ovlivněna především evolučními posuny na úrovni čeledí (Law, 2021). Předci jednotlivých kladů si byli vzájemně podobní, nicméně jejich potomci mají dodnes poměrně ustálené sady znaků, a současné skupiny se od sebe dají povětšinou velmi dobře odlišit. Relativně dobrým příkladem změn ve variabilitě kladů, které do řádu patří, je evoluce čelistních kostí. Ty jsou si co do morfologie evolučně bazálních zástupců velmi podobné, nicméně postupně, a zejména v kenozoiku, se zvýšila jejich vzájemná disparita. Přes počáteční nárůst disparity čelistních kostí však v průběhu třetihor zpomalila

⁹ Herbivoři dosahující v dospělosti tělesné hmotnosti vyšší než 1 tuna.

rychlost jejich morfologické evoluce. Morfologická disparita tohoto znaku je od pozdního kenozoika na mezidruhové i vnitrodruhové úrovni relativně stálá, bez větších výkyvů (Meloro & Tamagnini, 2021).

Další zkoumané taxony

Výše uvedené taxony dobře reprezentují problematiku vztahů mezidruhové a vnitrodruhové variace napříč evolučními liniemi živočichů. Vedle těchto linií, které patrně ztrácí svůj makroevoluční potenciál a celková disparita má u nich klesající tendenci, patrně existují i takové, u kterých k podobnému jevu nedochází. Několika z nich budu věnovat níže.

Studie zaměřené výzkum trendů v disparitě byly provedeny také na rozsivkách (Diatomeae; SAR, Stramenopiles). Jejich typickým znakem jsou schránky složené z krystalků oxidu křemičitého, jsou tedy významnými producenty křemíku. Za povšimnutí stojí postupný úbytek tohoto prvku za dobu existence této skupiny, kdy nejstarší fosilní formy z druhohor mají přibližně o pětinu více křemíku ve stěnách oproti mladším neogenním zástupcům (Finkel & Kotrc, 2010). Postupný úbytek tohoto prvku ve schránkách může být evoluční adaptací – stejní autoři poznamenávají, že i díky tomu se hladina křemíku v mořské vodě dostala na úroveň, která udržuje pro rozsivky potřebné minimum pro syntézu vlastních schránek (Finkel & Kotrc, 2010). Zároveň, se měnila i adaptivní morfologie jejich schránek. Právě struktura a morfologie schránky rozsivek nejspíše hrála roli v optimalizaci jejich ontogeneze a fyziologie. Změny na této úrovni následně vedly k vyštěpení trojice hlavních recentních kladů (Medlin, 2016). Jde tedy o příklad fyziologické optimalizace, která má celkový vliv na makroevoluční potenciál skupiny.

U takto drobných organismů hraje roli při studiu disparity velikost. Ta byla také zmiňována jako jedna z ukázek změn makroevolučního potenciálu. Postupně se zmenšila nejmenší možná velikost schránky, zatímco největší možná velikost se zvětšila (Finkel et. al., 2005). Rozsivky jsou také celkově charakterizovány velkou vnitrodruhovou variabilitou. Mezidruhová variabilita je také výrazná, nicméně je nápadné opakování určitých morfologií s pouze malými obměnami.

Pro studium trendu snížení disparity jsou výhodné z důvodu dobře pozorovatelné a analyzovatelné morfologie schránek. Poskytují i dobře doložitelný fosilní záznam, protože jejich schránky dobře fosilizují. Vedle toho představují i dobrý materiál pro studium trendů fyziologické optimalizace, která na úrovni jednobuněčných může s makroevolučním potenciálem úzce souviset.

V rámci superskupiny Archaeplastida, konkrétně Viridiplantae a Embryophyta pak lze jmenovat oddělení kapradňorostů (Monilophyta), zahrnující podtřídy Equisetidae, Ophioglossidae, Marattiidae a Polypodiidae. Autoři u tohoto oddělení tradičně zmiňovali jako vrcholnou fázi jeho evoluce období prvohor až druhohor (Němejc, 1961), od svrchního karbonu po svrchní juru. Modernější práce ovšem ukazují kolísavý trend diverzity i disparity mezi jeho zástupci (Kovach & Batten, 1993; Schneider et. al., 2004). Za zmínku také stojí,

že, přes patrný útlum vyštěpování nových linií po vzniku krytosemenných rostlin, makroevoluční potenciál kaprad'orostů významně narostl na konci křídly. Právě do této doby dostupná data kladou vznik řady moderních čeledí (Huang et. al., 2019).

Kaprad'orosty celkově tedy vykazují přinejmenším obdobnou disparitu jako v období dříve zmiňovaného vrcholu svého evolučního vývoje. Recentně nacházíme zástupce v prakticky všech vegetačních patrech, a to včetně stromových (Schuettpelz, 2007). Většina ze současných stromovitých forem pak náleží do řádu Cyatheaales, který je autory popisován jako evolučně poměrně mladý (Sosa et. al., 2016). V samotném řádu pak byl vznik stromovitých forem opakovaný (Judd et. al., 2008). Kaprad'orosty tedy hypotézu o snižování disparity v průběhu času nepodporují.

Zajímavou skupinou hodnou další pozornost v tomto ohledu jsou i také hlavonožci (Cephalopoda; Animalia, Mollusca).

Jejich disparita nevykazuje zřetelně klesající tendenci. V tomto ohledu je zajímavé, že do jisté míry patrně dokáží (konkrétně jejich podtřída Coleoidea) obejít i uvažované „evoluční zamrzání“ založené na zrychlující se konzervaci genetické architektury. Jev, který by s tímto mohl mít souvislost, je konvergentní, nezávislá evoluce genů pro protokadheriny nepozorovaná u jiných živočichů (Albertin et. al., 2015). Nadto oplývají novými mechanismy regulujícími ontogenezi, genovými rodinami – které fungují jako autonomní transkripční faktory schopné modulovat RNA i příslušné proteiny (O'Brien et. al., 2018). Takováto „privatizace mikroevoluční variace“ může hrát v makroevolučním měřítku význačnou roli při jejich speciaci a udržení si makroevolučního potenciálu.

Zásadním problémem řady dalších kandidátních skupin pro studium evoluce evolvability je jejich povětšinou fragmentární fosilní záznam, který by dával jejich výzkumu v rámci makroevolučních dějů potřebnou oporu. Ačkoliv se evoluční vztahy mezi nimi daří stále lépe dokumentovat (Burki et. al., 2020) a odhadovat (často velmi dávnou, viz například Yoon et. al., 2004; Brocks et. al., 2023) divergenci jednotlivých kladů v minulosti, dobré fosilní doklady buď chybějí nebo nejsou jednoznačné (Brocks et. al., 2023; Retallack et. al., 2013). Širší makroevoluční trend bychom tedy u těchto skupin mohli odvodit v drtivé většině pouze na základě molekulárně fylogenetických studií a charakteru větvení jejich fylogenetických stromů.

Další podobné zkreslení také nastává při výzkumu makroevolučního potenciálu a trendů ve variabilitě u skupin druhově početných, ale z hlediska disparity velmi uniformních, například zástupců třídy Diplonemea (Discoba, Euglenozoa), jejichž diverzita se dá počítat na tisíce až statisíce (Flegontova et. al., 2016).

Diskuze

Výše jsme se zaměřili na trendy v disparitě, variabilitě a, obecné důsledky evoluce evolvability charakteristické zvyšováním vývojové robustnosti a integrace, respektive optimalizací evolučních reakcí. Jako modelové skupiny organismů v ní byly vybráni ramenonožci, trilobiti a dále někteří strunatci, respektive obratlovci. Studium trendů v disparitě a variabilitě se nabízí i další skupiny, které jsou ale zatíženy specifickými nedostatky – například rozsivky a kaprad'orosty.

U **ramenonožců** byly shrnuty trendy, které hovoří ve prospěch postupného úbytku mezidruhové a vnitrodruhové variability v geologickém čase. Mladší druhy tohoto kmene jsou méně variabilní v obou typech zmíněné variability. Disparita kmene nicméně zůstává od spodního ordoviku relativně stálá, což je, vzhledem ke studované problematice, poměrně zajímavá skutečnost.

J. L. Benedetto ve své práci shrnuje, že zásadní význam pro kladogenezi celé třídy mohla mít v minulosti heterochronie jejích zástupců (Benedetto, 2018). Heterochronické změny byly také navrženy autory mluvícími o evolučním zamrznání a analogických makroevolučních procesech (viz například Wimsatt, 1981; Wimsatt, 2021) jako jedna z cest, jak zachovat schopnost vytváření výrazných evolučních novinek.

Další autoři poukazují na evoluční radiaci ramenonožců krátce po velkém vymírání na konci ordoviku. Zvláště se zaměřují na zástupce, které nazývají jako „Lazarus-progenitors“ (Rong & Zhang, 1999). Jedná se o druhy, které byly buď považovány za v dané stratigrafické vrstvě již vymřelé, ale náhle se znovuobjevily ve fosilním záznamu, nebo za předky dalších druhů. Tyto druhy se ve fosilním záznamu po vymírání masivně rozšiřují a vytvářejí řadu nových evolučních adaptací. Paradoxně ani druhy objevující se před či během vymírání nemají tak masivní zastoupení a disparitu ve fosilním záznamu (Rong & Zhang, 1999). Splňují proto podmínky na druhy evolučně plastické sensu Flegr (2015) nebo druhy, které přechodně dokázaly přestavět svou genetickou architekturu, aby umožnila také vznik výraznějších evolučních novinek. Jejich schopnosti se adaptovat odpovídá i masivní expanze po konci vymírání (Rong & Zhang, 1999; Flegr, 2015).

To, že přeživší druhy posléze zažily opětovný pokles tělesné velikosti i diverzity, pak autoři připisují faktorům prostředí (Chen et. al., 2018). Sama osobě ale tato data také mohou ukazovat na skutečnost, že původně evolučně plastické druhy relativně krátce na to zamrzly (Flegr, 2015) a další markantní změna mořského prostředí znamenala jejich vyhynutí.

Studie R. R. Alexandera zaměřující se na ramenonožce byla kritizována z důvodu, že cílila pouze na jeden konkrétní morfologický znak (Alexander, 1976). Pokud by se u jiných znaků projevovaly jiné patterny variace a jejich změn, mohly uniknout pozornosti badatele. Tato studie má však i své nesporné výhody. Na druhou stranu totiž dokázala znak konstantně dokumentovat a porovnávat napříč dlouhým obdobím sedmi geologických útvarů, a přesto u všech studovaných taxonů tento konkrétní znak konstantně dokumentovat (Alexander, 1976).

Ramenonožci také posloužili jako referenční skupina organismů k vytvoření modelu pro predikci vzrůstu či poklesu průměrného fitness a intenzity selekce (Smits, 2019). Při masových vymíráních by, dle tohoto modelu, měla sice průměrná fitness klesnout, spolu s tím by však měla naopak vzrůst průměrná úroveň a intenzita selekce s přímým vlivem na morfologické znaky odlišující jednotlivé druhy (Smits, 2019). Evolučně plastické druhy sensu Flegr (2015) by tedy mohly v období masového vymírání získat výraznou selekční výhodu oproti druhům, které výrazné evoluční novinky vyštěpovat nedovedou (Flegr, 2015). Data Ronga a Zhanga by mohla posloužit k testování tohoto modelu (Rong & Zhang, 1999).

U ramenonožců je také nutné pozastavit se nad další důležitou otázkou a sice, zda některá data týkající se posunů makroevolučního potenciálu kmene na přelomu permu a triasu nejsou pouze lokálního charakteru. Práce si je vědoma, že v tomto směru čerpala především z čínských dat. Pouze malá část datového souboru (Alexander, 1976; Fless & Bray, 1977; Benedetto, 2018) z těchto lokalit nepochází. Ramenonožci také přinejmenším v minulosti konstantně reagovali na kompetitivní prostředí (Alexander, 1976; Flessa & Bray, 1977). Přestože tedy lze trendy v disparitě i variabilitě u ramenonožců pozorovat, patrně nebudou tak přímočaré.

U **trilobitů** jsou trendy ve snižování disparity, mezidruhové a vnitrodruhové variability ještě zřejmější. Některé práce zdůrazňují složitější vztah morfologií a jejich schopnosti podléhat evoluci (Holmes, 2023, Serra et. al., 2025). Jak uvádí Holmes (2023), celková disparita hlavové části u trilobitů narostla velmi rychle a dosáhla maxima krátce po objevení se skupiny v kambriu (Holmes, 2023). Samotné hlavové části, jmenovitě glabela a oční zářezy, však vykazovaly postupnější nárůst disparity, který byl do určité míry navíc podmíněn taxonomickou příslušností. Stejný autor dále uvádí, že v jednotlivých evolučních liniích trilobitů pak morfologie a disparita podléhaly evoluci odlišně, opět v závislosti na konkrétní taxonomické příslušnosti. Nicméně, jako hlavní příčinu výše uvedených skutečností uvádí vnější, ekologické, faktory (Holmes, 2023).

Poněkud zvláštní souvislostí s ramenonožci, které si všiml McNamara (1986), je, že roli v evoluci trilobitů také hrála peramorfóza. Právě změny v regulaci ontogeneze, společně s peramorfózou také pedomorfóza, mohly dle práce tohoto autora vést k rapidní druhové i morfologické diverzifikaci třídy v kambriu (McNamara, 1986). K tomuto tvrzení se přiklánějí i jiní autoři (Stubblefield, 1936; Hupé, 1953; Whittington, 1981).

Foote (1993) poznamenává, že existují skupiny trilobitů, které měly na celkovou disparitu třídy významný vliv. Jedná se konkrétně o nadčeleď Olenelloidea, podtřídu Librostoma, řády Proetida a Phacopida a podřády Asaphina, Cheirurina a Phacopina. Tyto morfologicky disparátní klady dominovaly svého času obsazeným ekologickým nikám i variabilitě morfologického prostoru (Foote, 1993). Sama osobě je tato korelace nápadnou, přesto dále nerozvedenou. Vedle ní samotné je pak na místě poznamenat, že zmíněné řády i podřády spadají do podtřídy Librostoma, která se také prosadila jako nejdéle existující taxon vyššího řádu mezi trilobity – přežila až do konce permu. Kontrastně s touto prací a Websterovou studií (Webster, 2007) však například

studie Smitha a Liebermana (1999) nenachází u zmíněné nadčeledi Olenelloidea více ontogenetických nebo fyziologických překážek nebo zvýšení robustnosti v průběhu jejich evoluce (Smith & Lieberman, 1999).

Práce M. J. Hopkinsové (2014) hovoří o ordovické radiaci trilobitů jako o radiaci morfologií především tropických hlubokovodních zástupců. Patrně ji způsobila regrese mořské hladiny ve svrchním kambriu (Rudkin et. al., 2003). Ordovik lze celkově, i přes vyhynutí řady zástupců včetně řádů na konci kambria (Clarkson, 1998), charakterizovat jako období vrcholu morfologické i druhové diverzity trilobitů (Bault et. al., 2022). Po ordovickém vymírání tato diverzifikace morfologií mizí a nová tělní uspořádání se prakticky neobjevují (Clarkson, 1998), byť byli trilobiti evolučně úspěšnou skupinou až do devonu (Adrain et. al., 1998). Tato zmínka je směřována ke zvláštní okolnosti, kdy se po vymření části třídy na konci kambria uvolnily ekologické niky a prostor pro obsazení novými druhy z hlubších vod. Došlo ke značnému rozvoji, rychlé morfologické diverzifikaci (Clowes, 2000) a kolonizaci nového území, která nebyla nepodobná kolonizační speciaci na ostrovech či biologickým invazím.

Podivným odrazem tohoto procesu je, že oba procesy, jak kolonizační speciace (jako zvláštní případ peripatrické speciace), tak invazivita druhů jsou podle teorie zamrzlé evoluce způsoby, jak mohou „zamrzlé“ druhy „rozmrzat“ (Flegr, 2015). Díky zmizení genetického polymorfismu populace mohou druhy procházející tímto procesem zplastičtět a začít generovat nové evoluční inovace (sensu Flegr, viz např. Flegr, 2015). A určitou okolností, která by tento proces naznačovala i u trilobitů, je i fakt, že po ordovickém vymírání většina silurských trilobitích společenstvech odrážela ta ordovická (Fortey & Owens, 1997).

U řady prací, které byly ve vztahu ke snižování disparity u trilobitů zmíněny výše, byly jako hlavní příčina snížení disparity uvedeny ekologické faktory (Martin et. al., 2022; Holmes, 2023; Serra et. al., 2025; částečně též Serra et. al., 2023). Především jde o snížení tvarové bohatosti glabely (Martin et. al., 2022). Vliv ekologie na trendy v disparitě je diskutován jak u trilobitů, tak i v obecném rámci, jak práce představila výše. Přesto celkový trend snižování disparity i variability u třídy trilobitů ekologie vysvětluje neuspokojivě, na což poukazují jiné, výše zmíněné práce (například Webster, 2007 nebo Suarez & Esteve, 2021).

Znaky jako snížení počtu tělních článků či postupné zjednodušení tvaru hlavového štítu mohou být vysvětleny i bez implementace ekologických faktorů, například prostřednictvím sdružování genů pro tyto znaky do společně děděných clusterů. Doprovodné ontogenetické změny se navíc u trilobitů prokazatelně děly (Bault et. al., 2023).

U **strunatců**, respektive obratlovců, jsou pak trendy ve snižování disparity pozorovatelné u několika skupin plazů a savců. U oddělení Pseudosuchia je dobré se pozastavit především kvůli interpretaci dosud získaných dat a jejich zasazení do širšího kontextu. Oproti výše zmíněným skupinám totiž přinejmenším jedna práce (Stockdale & Benton, 2021) zmiňuje korelaci mezi rychlostí evoluce a diverzifikace a zemským klimatem. V chladnějších dobách oddělení vykazovalo v obou faktorech pokles, zatímco v teplejších znatelný nárůst (Stockdale & Benton, 2021). Patrně však nepůjde o fenomén aplikovatelný obecně a pro jeho silnější

podpoření bude zapotřebí více podobných dat. U širšího kladu Crocodylomorpha zahrnujícího jak recentní Crocodylia, tak jeho vyhynulé příbuzné, pak lze také zmínit práci Stubbse a kol. (2021), která při diskutování makroevolučního potenciálu celé skupiny také zmiňuje spíše ekologické bariéry v podobě obsazení nik. Pokles mezidruhové i vnitrodruhové variace řádu je tedy naznačen také spíše skrze vnější vlivy (Stubbs et. al., 2021). Jak jsme ale viděli v úvodu, vnější vlivy samotné neumožňují propojit variabilitu na úrovni mezidruhové a vnitrodruhové.

Ptakoještěři je zde na místě zmínit hlavně z důvodu limitace našich evolučních implikací právě fosilním záznamem a jeho kompletností, jak bylo propíráno výše.

U šelem potom dostupná literatura naznačuje relativně rychlé skoky při evoluci do nových ekologických prostorů (Meloro & O'Higgins, 2011; Law, 2021). Obecný trend jejich evoluční historie by tedy odpovídal spíše modelu přerušované rovnováhy. Podřád kočkotvářích (Feliformia) vedle toho patrně vykazuje ekologicky podmíněnou disparitu (Meloro & O'Higgins, 2011). Evolučně i geologicky mladší zástupci podřádu pak mají pomalejší rychlost speciace, ale jejich disparita a variabilita přitom neklesá (Law et. al., 2024). Model postupného snižování variability tedy příliš nepodporují. Zmiňovaná konzervativnost rychlosti ontogenetického vývoje šelem byla prolomena u ploutvonožců (Pinnipedia), kteří z hlediska tvarové evoluce čelistních kostí vykazují rychlejší tempo než jejich suchozemští příbuzní. Nicméně nevykazují větší disparitu (Meloro & Tamagnini, 2021).

Savci jakožto monofyletická skupina vykazují výrazně konzervativní znak v podobě stavby páteře a počtu obratlů, který se výrazně nemění a výjimek (recentních i fosilních) je poskromnu. Podobně vývojově stálý znak je stavba kůstek středního ucha, která však nemá u současných savců monofyletický původ (Zima & Macholán, 2021). Konvergentní charakter mohou mít i další znaky: například několikrát se u savců objevující variace na trichromatismus. Tento příklad ukazuje na možnost rozvolnění genetické architektury s adaptivními dopady (Griebel, 2002; Zhao et. al., 2009). Jako příklad velké rozvolněnosti můžeme jmenovat také obrovskou variabilitu podoby savčího chrupu, která je některými autory zmiňována jako „vstup do nové adaptivní zóny“ (Butler, 1972). Savci jako monofylum tedy obsahují relativně pestrou paletu velmi zamrzlých, a naopak velmi dynamicky proměnlivých znaků.

Opět se ovšem, podobně jako u šelem, pohybujeme hlavně na úrovni střední či vyšší taxonomické úrovně. Sám osobě to odráží fakt, že mezi savci lze definovat řády právě na základě jejich morfologie a pouze málo savčích řádů má zástupce, kteří se od morfologie typické pro daný řád výrazně odlišují. Výjimkami jsou v tomto směru řády ploutvonožci a také kytovci (Cetacea), kteří náleží do řádů šelem, respektive sudokopytníků (Artiodactyla) (Zima & Macholán, 2021). Právě ti by mohli být dalším zajímavým cílem výzkumu makroevolučního potenciálu a jeho proměn.

Většina výše zmíněných studií týkajících se disparity a variability jsou konkrétními kazuistikami. Z obecnějšího hlediska je ovšem nutno zasadit změny makroevolučního potenciálu a s tím souvisejí změny

disparity a obou typů variability do širšího evolučního kontextu. Jak jsme viděli v úvodu, paradigma moderní syntézy nepokrývá zcela veškeré evoluční fenomény, a především se příliš nezabývá morfologií a ontogenezí organismů ve vztahu k makroevoluci. Znáмым příkladem je objev *Hox genů*, které demonstrovaly, že morfologické změny u mnohobuněčných živočichů (Metazoa) často nejsou podmíněny změnami v kódujících sekvencích genů, ale častěji jde o změny jejich použití a vzájemných interakcí v průběhu ontogeneze (Scott & Weiner, 1984; McGinnis et. al., 1984; de Rosa et. al., 1999; Rose & Oakley, 2007).

V tomto ohledu je nápadné, že u zmíněných Metazoa nevznikají nové tělní plány přinejmenším od období takzvané *kambrické exploze*, pouze se mírně mění ty stávající (Gould, 1989). Většina tříd u současných Metazoa pak vznikla v pozdější *velké ordovické biodiverzifikační události* (Droser & Finnegan, 2003; Servais et. al., 2010); v tuto dobu radioval například také fytoplankton (Servais et. al., 2010). Ještě před kambrickou explozí můžeme patrně dokumentovat *avalonskou explozi* (Shen et. al., 2008), která se odehrávala v období ediakary a znamenala rychlou evoluci ediakarské fauny, stejně jako mnohobuněčných živočichů obecně (Shen et. al., 2008).

Na těchto „evolučních explozích“ si lze povšimnout poměrně zajímavé okolnosti, a sice postupně klesajícího okruhu znaků, které mohly projít radikálními evolučními přestavbami. Zatímco u kambrické exploze byly „definovány“ základní morfologie pro prakticky všechny současné živočišné kmeny (Gould, 1989), u ordovické biodiverzifikační události se měnily morfologie na úrovni tříd (Droser & Finnegan, 2003). Určitým způsobem tento jev odráží Rosaovo pravidlo – změnám podléhají stále více okrajové znaky s tím, jak roste konzervace vývoje přibývá v jednotlivých skupinách.

Podobně jako Rosaovo pravidlo postupné snižování disparity předpokládá také teorie zamrzlé plasticity (Flegr, 1998), respektive její několikrát výše zmiňovaná makroevoluční implikace *teorie zamrzlé evoluce* (Flegr, 2015). Ta předpokládá, že v průběhu evolučního vývoje dochází k postupnému snižování makroevolučního potenciálu evolučních linií z důvodu přibývání evolučně stabilních, „zamrzlých“, znaků a jejich okruhů, které již efektivně neodpovídají na selekci (Flegr, 2015). Jedná o důsledek zesložitování struktur spojených s genotypo-fenotypovou mapovou, regulačních a vývojových mechanismů, které vedou mj. ke v úvodu zmíněnému nárůstu robustnosti a kanalizace. V důsledku toho dochází ke zpomalení rychlosti speciace a zároveň se snižuje i pravděpodobnost vyštěpení výrazných evolučních novinek, tedy znaků typických pro zakladatele nových kladů vysoké taxonomické úrovně. Tyto fenomény mají své důsledky ve formě rostoucí rychlosti vymírání v rámci taxonu (Flegr, 2015).

S Rosaovým pravidlem je nicméně v souladu také několik dalších empirických pozorování a teoretických konceptů formulovaných v průběhu 20. a 21. století. Například Rabosky a Lovette (2008) poznamenávají postupně klesající četnost speciací související se stářím daného taxonu (Rabosky & Lovette, 2008). Dále ovšem svá zjištění nerozvádějí.

Šířeji, ovšem také abstraktněji, v tomto kontextu vystupuje dílo Williama A. Wimsatta a jeho syna Williama C. Wimsatta. W. A. Wimsatt se zabýval především embryologií a organologií u letounů (Chiroptera)

(Kwiecinski et. al., 1987), načež se zaměřil teoretický koncept robustnosti (Wimsatt, 1981). W. C. Wimsatt pak rozvedení teoretického konceptu robustnosti výrazněji přenesl do biologické sféry, kde robustnost samotnou chápe jako odolnost vůči výkyvům (Wimsatt, 2021). V tomto kontextu vyštěpení inovací (například i v rámci evolučních linií) závisí na vlastnostech daného systému a jeho interagujících složek. Podle W. C. Wimsatta není tedy od věci nazývat živé systémy včetně organismů jako *jednoduché a komplexní*, respektive komplexifikující, zesložitující, se. Stejný badatel uvádí, že toto rozlišení je použitelné, protože závisí na počtu jejich vnitřních, vzájemně interagujících složek (Wimsatt, 2021). Vyštěpení evolučních novinek tedy není pouze výsledek počtu jednotlivých složek v organismu, ale zároveň také počtu jejich vzájemných interakcí. Příliš provázané interakce s možností vzájemné záměny, tedy uspořádání velmi robustní, produkují větší množství vzájemně souvisejících jevů (které nazývá *causal thickets*), čímž ale znesnadňují vyštěpení novinek (Wimsatt, 2021). Podle tohoto konceptu tedy se zvyšující se komplexitou organismů stoupá jejich robustnost a zmenšují se možnosti na vyštěpení nových, inovativních změn, které by znamenaly rozsáhlé změny morfologie, a tedy i disparity.

Na teoretické rovině došel k podobným závěrům také Rupert Riedl, který přispěl k prosazení pojmu evolvabilita a zároveň poukazoval na roli ontogeneze ve fylogenezi a selekci v 70. letech 20. století (Wagner & Laubichler, 2004). Sám také spatřoval, že paradigma moderní syntézy ignoruje roli morfologie a ontogeneze v evoluci (Riedl, 1984).

Riedl si byl vědom, že vývojová a funkční integrace (tedy interakce jednotlivých aspektů organismů jako genů, genetické architektury, ontogenetických mechanismů a morfologie) mají důsledky pro pokračující evoluci organismů (Wagner & Laubichler, 2004). Riedl zároveň postuloval, že se morfologické znaky vyvíjejí nepřímo úměrně k tomu, jaký mají vliv na základní fungování organismu. Nové morfologie tedy mohou, v jeho podání, mít rozličný vliv na funkčnost, a tento vliv určuje, jakým způsobem budou dále podléhat selekci a vyvíjet se. Ty důležité, například s velkým množstvím interakcí, se budou měnit méně pravděpodobně. Poukazoval také na fakt, že nové znaky se vyvíjejí za přítomnosti těch již vyvinutých, což může další evoluci nových znaků ovlivňovat (Wagner & Laubichler, 2004).

Michael Conrad, americký teoretický biolog, se v 70. letech 20. století také zabýval evolvabilitou a možnostmi evoluce zatížené předchozími adaptacemi. Roku 1972 publikoval první hypotézu hovořící o evoluci evolvability (Conrad, 1972). Argumentoval, že ke „znovunastartování“ generování evolučních novinek je zapotřebí mutací rovnajících adaptivní krajinu organismu. Mutace to ovšem musejí být takové, kterou budou poskytovat propojení s již existujícími adaptacemi a vlastnostmi daného druhu, v opačném případě se ztrácejí a adaptivní význam jim chybí (Conrad, 1979). Určitým způsobem nás to tedy vrací k výše zmiňované ortoselekci.

Konečně, určitých limitací popisu evolučního vývoje v pojetí moderní syntézy se dotkl i Stephen J. Gould ve své knize *Wonderful Life*, která pojednává o evoluci života ve vztahu k Burgesským břídlícím, známému kambrickému lagerstätte (Gould, 1989). Autor zde naráží na důležitost historie daného kladu pro jeho další

vývoj, tedy pojem kontingence zmíněný výše. Přitom ovšem zdůrazňuje, podobně jako Huxley (1942), že evoluce nemá jasně daný cíl, který bylo možné na počátku vývoje evoluční linie odhadnout (Gould, 1989).

Na tomto místě je také dobré připomenout trojici možných vysvětlení snižující se disparity a klesající úroveň variability obou typů u organismů:

- 1) Jedná se o artefakt, který je způsoben metodologií studia paleontologického záznamu (Jablonski, 2002; Erwin, 2008).
- 2) Jedná se o důsledek ekoprostorových faktorů (Foote, 1991a; Erwin, 1994; Jernvall et. al., 1996; Sahney et. al., 2010; Bush & Pruss, 2013).
- 3) Jedná se o důsledek faktorů, které mají genetickou či vývojovou podstatu a mají vliv na vývojovou kanalizaci druhů (Gould, 1989; Wagner, 1995b; Valentine & Jablonski, 2003; Ciampaglio, 2004).

Výše zmíněné koncepty jasně ukazují na třetí možnost. Té nasvědčuje i fakt, že jako jediná přímo spojuje trendy v disparitě, respektive variabilitě, se změnami makroevolučního potenciálu. Jak zdůrazňují (Quental & Marshall, 2011), ekoprostorová vysvětlení nemohou vysvětlit, proč se snižující se diverzifikací se snižuje i schopnost vyštěpovat evoluční novinky. K podobnému závěru dospívají i Rong a Zhang (1999) studující disparitu ramenonožců za velkého permského vymírání.

Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo na příkladu vybraných kladů zdokumentovat trendy v mezidruhové, respektive vnitrodruhové variabilitě a makroevolučním potenciálu. Následně jsem analyzoval jejich možnou souvislost s ohledem na teoretické koncepty zabývající se evolucí evolvability. Tento fenomén souvisí i s *Rosaovým pravidlem*, resp. *zákonem progresivní ztráty variability*. Ačkoliv byl původně tento fenomén popsán na reprezentativní skupině organismů, trilobitech, postupně byl jeho význam upozaděn.

Často nebyl připomínán vůbec či byly zmiňovány jako možné příčiny jevy či fenomény mu odpovídající pouze vzdáleně. Současné paleontologické a makroevoluční studie však naopak naznačují, že se jedná o dobře podložený biologický jev, kterému dávají pevnou teoretickou podporu. Kombinuje doposud známé okolnosti změn genetické architektury organismů, z toho plynoucí ontogenetické a morfologické implikace a následně jejich fenotypové projevy a celkové důsledky pro disparitu. Na druhou stranu, výzkum tohoto typu je zatížen řadou dalších okolností, které výzkum tohoto fenoménu u známých taxonů ztěžují. Mezi nejzávažnější patří limitace fosilním záznamem, co do počtu známých druhů tak i počtu objevených jedinců, a správná interpretace pozorovaných morfologických změn spolu s diverzitou.

Navzdory těmto limitacím ale byla zdokumentována řada různých taxonů na rozličných taxonomických úrovních, od kmenů po řády, které vykazují evoluční trend snižování disparity, vnitrodruhové i mezidruhové variability a makroevolučního potenciálu. Nejmarkantněji byl studován u třídy trilobitů, kde byl také původně popsán. Obdobný trend se ukázal být ještě přítomen u ramenonožců a dále také u některých skupin strunatců, respektive obratlovců.

Vedle těchto skupin pak existují i takové, u kterých se postupné snížení makroevolučního potenciálu ve vztahu k oběma typům variability předpokládá na základě dostupných dat. A patrně existují také skupiny organismů, které ho dovedou účinně překonat, jako kaprad'orosty nebo hlavonožci. Tyto skupiny, stejně jako celý fenomén, proto vyžadují naši další výzkumnou pozornost.

Do budoucna by podrobnější popis jeho mechanismů, působení a rozsahu mohl přinést podstatné informace o evoluci jako takové.

Seznam použité literatury

- Adrain, J. M.; Fortey, R. A.; Westrop, S. R. (1998). Post-Cambrian trilobite diversity and evolutionary faunas. *Science*. 280 (5371): 1922–1925.
- Ahyong, S. T. (2020). Evolution and Radiation of Crustacea v Poore, G. C. B. & Thiel, M. (2020): Evolution and Biogeography: The Natural History of the Crustacea. Oxford University Press. New York, United States of America.
- Albertin, C. B.; Simakov, O.; Mitros, T.; Wang, Z. Y.; Pungor, J. R.; Edsinger-Gonzales, E.; Brenner, S.; Ragsdale, C. W.; Rokhsar, D. S. (2015). The octopus genome and the evolution of cephalopod neural and morphological novelties. *Nature*. 524 (7564): 220–224.
- Alexander, R. R. (1976). Intraspecific variability in rhynchonellid brachiopods: test of a competition hypothesis. *Lethaia*. 9 (3): 235–244.
- Amicone, M. & Gordo, I. (2021). Molecular signatures of resource competition: Clonal interference favors ecological diversification and can lead to incipient speciation. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*. 75 (11): 2641–2657.
- Ax, P. (2003). *Multicellular Animals*. Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg, Germany.
- Bault, V.; Balseiro, D.; Monnet, C.; Crônier, C. (2022). Post-Ordovician trilobite diversity and evolutionary faunas. *Earth-Science Reviews*. 230: 104035.
- Bault, V.; Cronier, C.; Monnet, C. (2023). Coupling of taxonomic diversity and morphological disparity in Devonian trilobites?. *Historical Biology*. 36 (32).
- Beech, J. D. & Lamsdell, J. (2021). Phylogeny, disparity and mass extinction response in the trilobite order Harpetida. *Papers in Palaeontology*. 7: 2205–2225.
- Benedetto, J. L. (2018). Heterochrony, a pervasive mechanism in generating evolutionary trends in brachiopods: some examples from Ordovician and Silurian rhynchonelliforms. CICT ERRA, Velez Sarsfield 1611, X5016GCA, Cordoba, Cordoba, Argentina.
- Bilsborough, A. (1972). Anagenesis in Hominid Evolution. *Man*. 7 (3): 481–483.
- Bortman, M.; Brimblecombe, P.; Freedman, W.; Cunningham, M. A.; Cunningham, W. P. (2003). *Environmental Encyclopedia (3rd Edition)*. Gale/Thomson-Gale. Farmington Hills, United States of America.
- Bowler, P. J. (1989). *Evolution: The History of an Idea*. University of California Press. Berkeley, United States of America.
- Briggs, D.; Fortey, R.; Wills, M. (1992). Morphological disparity in the Cambrian. *Science*. 256: 1670–1673.
- Brocks, J. J.; Nettersheim, B. J.; Adam, P.; Schaeffer, P.; Jarrett, A. J. M.; Güneli, N.; Liyanage, T.; van Maldegem, L. M.; Hallmann, C.; Hope, J. M. (2023). Lost world of complex life and the late rise of the eukaryotic crown. *Nature*. 618 (7966): 767–773.
- Buffetaut, E.; Clarke, J. B. & Le Loeuff, J. (1996). A terminal Cretaceous pterosaur from the Corbières (southern France) and the problem of pterosaur extinction. *Bulletin de la Societe Geologique de France*. 167 (6): 753-759.
- Burki, F.; Roger, A. J.; Brown, M. W.; Simpson, A. (2020). The New Tree of Eukaryotes. *Trends in Ecology & Evolution*. 35 (1).
- Bush, A. M. & Pruss, S. B. (2013). Theoretical Ecospace for Ecosystem Paleobiology: Energy, Nutrients, Biominerals, and Macroevolution. *The Paleontological Society Papers*. 19: 1–20.
- Butler, P. M. (1972). Some functional aspects of molar evolution. *Evolution*. 26 (3): 474–483.

- Butler, R. J.; Barrett, P. M.; Nowbath, S.; Upchurch, P. (2009). Estimating the effects of sampling biases on pterosaur diversity patterns: Implications for hypotheses of bird/pterosaur competitive replacement. *Paleobiology*. 35 (3): 432-446.
- Butler, R. J.; Brusatte, S. L.; Andres, B.; Benson, R. B. J. (2012). How do geological sampling biases affect studies of morphological evolution in deep time? A case study of pterosaur (Reptilia: Archosauria) disparity. *Evolution*. 66 (1): 147-62.
- Butler, R. J.; Benson, R. B. J.; Barrett, P. M. (2013). Pterosaur diversity: Untangling the influence of sampling biases, Lagerstätten, and genuine biodiversity signals. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 372: 78–87.
- Campbell, N. A. & Reece, J. B. (1982). *Biology*. Benjamin Cummings. San Francisco, United States of America.
- Chen, J.; Songa, H.; He, W.; Tonga, J.; Wang, F.; Wu, S. (2018). Size variation of brachiopods from the Late Permian through the Middle Triassic in South China: Evidence for the Lilliput Effect following the Permian-Triassic extinction. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 519.
- Ciampaglio, C. (2004). Measuring changes in articulate brachiopod morphology before and after the Permian mass extinction event: do developmental constraints limit morphological innovation?. *Evolution & Development*. 6: 260–274.
- Clarkson, E. N. K. (1998). *Invertebrate Paleontology and Evolution* (4th ed.). Wiley/Blackwell Science. Hoboken, United States of America.
- Clowes, C. (2000). „Trilobite Origins“. [online]. Dostupné na: <https://web.archive.org/web/20110514222917/http://www.peripatus.gen.nz/Taxa/Arthropoda/Trilobita/TriOri.html> [cit. 2025-07-27].
- Conrad, M. (1972). The importance of molecular hierarchy in information processing v Waddington, C. H. (1972): *Towards a Theoretical Biology* (4th ed.). Edinburgh University Press. Edinburgh, United Kingdom.
- Conrad, M. (1979). Bootstrapping on the adaptive landscape. *BioSystems*. 11 (2–3): 167–182.
- Cope, E. D. (1896). *The Primary Factors of Organic Evolution*. Open Court Publishing Co. Chicago, United States of America.
- Cronier, C. (2013). Morphological disparity and developmental patterning: Contribution of phacopid trilobites. *Palaeontology*. 56 (6).
- D'Abramo, F. & Rispoli, G. (2019). Ivan I. Schmalhausen (1884–1963) v Nuno de la Rosa, L. & Müller, G. (2019): *Evolutionary Developmental Biology*. Springer International Publishing. Cham, Switzerland.
- Depéret, C. (1907). *Les Transformations du Monde Animal*. Flammarion. Paris, France.
- Droser, M. L. & Finnegan, S. (2003). The Ordovician Radiation: A Follow-up to the Cambrian Explosion?. *Integrative and Comparative Biology*. 43 (1): 178–184.
- Eldar, A.; Rosin, D.; Shilo, B.; Barkai, N. (2003). Self-Enhanced Ligand Degradation Underlies Robustness of Morphogen Gradients. *Developmental Cell*. 5 (4): 635–646.
- Emig, C. C.; Bitner, M. A.; Alvarez, F. (2013). Phylum Brachiopoda. *Zootaxa*. 3703 (1): 75–78.
- Erwin, D. (1994). The Permo-Triassic extinction. *Nature*. 367: 231–236.
- Erwin, D. (2008). Macroevolution of ecosystem engineering, niche construction and diversity. *Trends in Ecology & Evolution*. 23 (6): 304–310.
- Feist, R. (1991). The Late Devonian trilobite crisis. *Historical Biology*. (5): 197–214.
- Félix, M. & Wagner, A. (2006). Robustness and Evolution: Concepts, Insights and Challenges from a Developmental Model System. *Heredity*. 100 (2): 132–140.

- Finkel, Z.; Katz, M. E.; Wright, J. D.; Schoefield, O.; Falkowski, P. (2005). Climatically driven macroevolutionary patterns in the size of marine diatoms of the Cenozoic. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 102 (25): 8927–8932.
- Finkel, Z. & Kotrc, B. (2010). Silica Use Through Time: Macroevolutionary Change in the Morphology of the Diatom Fustule. *Geomicrobiology*. 27 (6): 596–608.
- Flegontova, O.; Flegontov, P.; Malviya, S.; Audic, S.; Wincker, P.; De Vargas, C.; Bowler, C.; Lukeš, J.; Horák, A. (2016). Extreme Diversity of Diplonemid Eukaryotes in the Ocean. *Current Biology*. 26 (22): 3060–3065.
- Flegr, J. (2010). Elastic, not plastic species: Frozen plasticity theory and the origin of adaptive evolution in sexually reproducing organisms. *Biology Direct*. 5 (1): 2.
- Flegr, J. (2015). *Evoluční tání aneb o původu rodů*. Academia. Praha, Česká republika.
- Flessa, K. W. & Bray, R. G. (1977). On the measurement of size-independent morphological variability: An example using successive populations of a Devonian spiriferid brachiopod. *Paleobiology*. 4 (4): 350–359.
- Foote, M. J. (1991a). Morphologic patterns of diversification: examples from trilobites. *Paleontology*. 34: 461–485.
- Foote, M. J. (1993). Contributions of Individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology*. 19 (4).
- Fortey, R. A.; Owens, R. M. (1997), Evolutionary History v Kaesler, R. L. (1997): *Treatise on Invertebrate Paleontology, Part O, Arthropoda 1, Trilobita: Introduction, Order Agnostida, Order Redlichiida* (1st ed.). Boulder, CO & Lawrence, KS: The Geological Society of America, Inc. & The University of Kansas. Lawrence, United States of America.
- Fortey, R. A. (2004). The Lifestyles of the Trilobites. *American Scientist*. 92 (5): 446–453.
- Foth, C.; Sookias, R. B.; Ezcurra, M. D. (2021). Rapid Initial Morphospace Expansion and Delayed Morphological Disparity Peak in the First 100 Million Years of the Archosauromorph Evolutionary Radiation. *Frontiers in Earth Science*. 9: 763.
- Futuyma, D. J. (1987). On the role of species in anagenesis. *The American Naturalist*. 130 (3): 465–473.
- Futuyma, D. J. (2013). *Evolution*. Sinauer Associates. Sunderland, United States of America.
- Gould, S. J. (1989). *Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History*. W. W. Norton & Co. New York, United States of America.
- Gould, S. J. & Eldredge, N. (1977). Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered. *Paleobiology*. 3 (2): 115–151.
- Gould, S. J.; Calloway, C. Bradford (1980). Clams and brachiopods—ships that pass in the night. *Paleobiology*. 6 (4): 383–396.
- Griebel, U. (2002). Color vision in marine mammals: a review. *The Vienna School of Marine Biology: A Tribute to Jörg Ott*. Facultas Universitätsverlag, Wien: 73-87.
- Grigg, G. (2015). *Biology and Evolution of Crocodylians*. Cornell University Press. Ithaca, United States of America.
- Guo, Z.; Benton, M. J.; Stubbs, T. L.; Chen, Z. (2024). Morphological innovation did not drive diversification in Mesozoic–Cenozoic brachiopods. *Nature Ecology & Evolution*. 8 (10): 1948–1958.
- Hansen, T. (2006). The Evolution of Genetic Architecture. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 37: 123–157.
- He, W.; Shi, G. R.; Zhang, K.; Yang, T.; Shen, S.; Zhang, Y. (2019). *Brachiopods around the Permian-Triassic Boundary of South China*. Springer Nature Singapore.

- Hekkala, E.; Gatesy, J.; Narechania, A.; Meredith, R.; Russello, M.; Aardema, M. L.; Jensen, E.; Montanari, S.; Brochu, C.; Norell, M.; Amato, G. (2021). Paleogenomics illuminates the evolutionary history of the extinct Holocene "horned" crocodile of Madagascar, *Voay robustus*. *Communications Biology*. 4 (1): 505.
- Holmes, J. (2023). Contrasting patterns of disparity suggest differing constraints on the evolution of trilobite cephalic structures during the Cambrian 'explosion'. *Palaeontology*. 66 (2).
- Hopkins, M. J. (2011). How species longevity, intraspecific morphological variation, and geographic range size are related: a comparison using Late Cambrian trilobites. *Evolution*. 65 (11): 3253–3273.
- Hopkins, M. J. (2013). Decoupling of taxonomic diversity and morphological disparity during decline of the Cambrian trilobite family Pterocephaliidae. *Journal of Evolutionary Biology*. 26 (8).
- Hopkins, M. J. (2014). The environmental structure of trilobite morphological disparity. *Paleobiology*. 40 (3): 352–373.
- Hopkins, M. J. & Gerber, S. (2017). *Morphological Disparity* v Nuno de la Rosa, L.; Müller, G. (2017): *Evolutionary Developmental Biology: A Reference Guide*. Springer International Publishing, Cham, Switzerland.
- Hopkins, M. J.; Wagner, P. J.; Jordan, K. J. (2023). Permian trilobites and the applicability of the "living fossil" concept to extinct clades. *Frontiers in Ecology and Evolution*. 11.
- Huang, C.; Qi, X.; Duoyuan, C.; Qi, J.; Ma, H. (2019). Recurrent genome duplication events likely contributed to both the ancient and recent rise of ferns. *Journal of Integrative Plant Biology*. 62 (4).
- Hupé, P. (1953). Quelques remarques sur la croissance et la segmentation des Trilobites. *Bulletin de la Societe Geologique de France*. 3 (1-3): 3–11.
- Huxley J. (1942). *Evolution: The Modern Synthesis*. Allen & Unwin. London, United Kingdom.
- Jablonski, D. (2002). Survival without recovery after mass extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99: 8139–8144.
- Jacobs, S. C.; Larson, A.; Cheverud, J. M. (1995). Phylogenetic Relationships and Orthogenetic Evolution of Coat Color Among Tamarins (Genus *Saguinus*). *Systematic Biology*. 44 (4): 515–532.
- Jernvall, J.; Hunter, J.; Fortelius, M. (1996). Molar tooth diversity, disparity and ecology in Cenozoic ungulate radiations. *Science*. 274: 1489–1492.
- Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellogg, E. A.; Stevens, P. F. & Donoghue, M. J. (2008). *Plant Systematics: A Phylogenetic Approach* (3rd Edition). Sinauer Associates, Sunderland, United States of America.
- Kesavan, G.; Hans, S.; Brand, M. (2019). Cell-fate plasticity, adhesion and cell sorting complementarily establish a sharp midbrain-hindbrain boundary. *bioRxiv*. 147 (11).
- Kingsolver, J. G.; Hoekstra, H. E.; Hoekstra, J.; Berrigan, D.; Vignieri, S. N.; Hill, C. E.; Hoang, A.; Gilbert, P.; Beerli, P. (2001). The Strength of Super Genetic Selection in Natural Populations. *The American Naturalist*. 157 (3): 245–261.
- Kirschner, M. & Gerhart, J. (1998). Evolvability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 95: 8420–8427.
- Kovach, W. L. & Batten, D. J. (1993). Diversity changes in lycopsid and aquatic fern megaspores through geologic time. *Paleobiology*. 19 (1): 28–42.
- Krakauer, D. C.; Plotkin, J. B. (2002). Redundancy, antiredundancy, and the robustness of genomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 99 (3): 1405–1409.
- Kwiecinski, G. G.; Cukierski, M. A.; Horst, G. R. (1987). William A. Wimsatt: Dedication and biography. *American Journal of Anatomy*. 178 (4): 309–311.

- Lande, R.; Arnold, S. J. (1983). The Measurement of Selection on Correlated Characters. *Evolution; International Journal of Organic Evolution*. 37 (6): 1210–1226.
- Larson, E. J. (2004). *Evolution*. Modern Library. New York, New York state, United States of America.
- Law, Ch. J. (2021). Ecological Drivers of Carnivoran Body Shape Evolution. *The American Naturalist*. 198 (3).
- Law, Ch. J.; Linden, T. J.; Flynn, J. J. (2024). Skull evolution and lineage diversification in endemic Malagasy carnivorans. *Royal Society Open Science*. 11 (10).
- Levit, G. S. & Hossfeld, U. (2006). The Forgotten “Old-Darwinian” Synthesis: The Evolutionary Theory of Ludwig H. Plate (1862–1937). *NTM International Journal of History & Ethics of Natural Sciences Technology & Medicine*. 14 (1): 9–25.
- Levit, G. S. & Olsson, L. (2006). 'Evolution on Rails': Mechanisms and Levels of Orthogenesis. *Annals of the History and Philosophy of Biology*. (11): 99–138.
- Levit, G. S & Olsson, L. (2007). Evolution on Rails Mechanisms and Levels of Orthogenesis ve Wissemann, V. (2006): *Annals of the History and Philosophy of Biology*. Universitätsverlag Göttingen. Göttingen, Germany.
- Li, T.; Dong, L.; Sun, Y.; Yuan, Z.; Nie, T.; Ling, K. (2023). Quantitative Study of the Morphological Variations among *Dzieduszyckia* Populations from the Devonian Rongxian Formation, South China and their Influencing Factors. *Acta Geologica Sinica (English Edition)*. 97 (3).
- Liang, Y.; Strotz, L.; Topper, T.; Holmer, L. E.; Budd, G.; Chen, Y.; Fang, R.; Yazhou, H.; Zhang, Z. (2023). Evolutionary contingency in lingulid brachiopods across mass extinctions. *Current Biology*.
- Lofgren, A.; Plotnick, R.; Wagner, P. (2003). Morphological diversity of Carboniferous arthropods and insights on disparity patterns through the Phanerozoic. *Paleobiology*. 29: 349–368.
- Loison, L. (2019). Canalization and genetic assimilation: Reassessing the radicality of the Waddingtonian concept of inheritance of acquired characters. *Seminars of Cell and Developmental Biology*. 88: 4–13.
- Longrich, N. R.; Martill, D. M.; Andres, B.; Penny, D. (2018). Late Maastrichtian pterosaurs from North Africa and mass extinction of Pterosauria at the Cretaceous-Paleogene boundary. *PLOS Biology*. 16 (3): e2001663.
- Lozano-Fernandez, J.; Giacomelli, M.; Fleming, J. F.; Chen, A.; Vinther, J.; Thomsen, P. F.; Glenner, H.; Palero, F.; Legg, D. A.; Iliffe, T. M.; Pisani, D.; Olesen, J. (2019). Pancrustacean Evolution Illuminated by Taxon-Rich Genomic-Scale Data Sets with an Expanded Remipede Sampling. *Genome Biology and Evolution*. 11 (8): 2055–2070.
- Martill D. M. & Smith (2024). Cretaceous pterosaur history, diversity and extinction. *Geological Society London Special Publications*. 544 (1).
- Martin, R. P.; Carranza, N. L.; LaVine, R. J.; Lieberman, B. (2022). Morphological evolution during the last hurrah of the trilobites: morphometric analysis of the Devonian asteropyginid trilobites. *Paleobiology*. 49 (2): 1–17.
- Masel, J. (2005). Cryptic Genetic Variation Is Enriched for Potential Adaptations. *Genetics*. 172 (3): 1985–1991.
- Masel, J (2013). Q&A: Evolutionary capacitance. *BMC Biology*. 11: 103.
- McGinnis, W.; Levine, M. S.; Hafen, E.; Kuroiwa, A.; Gehring, W. J. (1984). A con-served DNA sequence in homoeotic genes of the *Drosophila*, *Antennapedia* and *bithorax* complexes. *Nature*. 308: 428-33.
- McNamara, K. J. (1986). The role of heterochrony in The evolution of Cambrian Trilobites. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 61 (2): 121–156.

- Mead, J. I.; Steadman, D. W.; Bedford, S. H.; Bell, C. J.; Spriggs, M. (2002). New Extinct Mekosuchine Crocodile from Vanuatu, South Pacific. *Copeia*. 2 (3): 632.
- Medlin, L. K. (2016). Evolution of the diatoms: Major steps in their evolution and a review of the supporting molecular and morphological evidence. *Phycologia* 55(1):79-103.
- Meloro, C. & O'Higgins, P. (2011). Ecological Adaptations of Mandibular Form in Fissiped Carnivora. *Journal of Mammalian Evolution*. 18 (3): 185-200.
- Meloro, C. & Tamagnini, D. (2021). Macroevolutionary ecomorphology of the Carnivora skull: adaptations and constraints in the extant species. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 196 (3).
- Milsons, C. & Rigby, S. (2009). *Brachiopods. Fossils at a Glance*. John Wiley and Sons. New York, United States of America.
- Nagano, M.; Sakamoto, M.; Chang, K.-H.; Doi, Hideyuki (2023). Predator-induced plasticity in relation to prey body size: A meta-analysis of *Daphnia* experiments. *Freshwater Biology*. 68 (8):1293–1302.
- Němejc, F. (1961). *Paleobotanika II – Systematická část*. Československá akademie věd. Praha, Československá socialistická republika.
- Nielsen, C. (2001). *Animal Evolution: Interrelationships of the living phyla* (2nd ed.). Oxford University Press. Oxford, United Kingdom.
- O'Brien, C. E.; Roumbedakis, K.; Winkelmann, I. E. (2018). The current state of cephalopod science and perspectives on the most critical challenges ahead From Three Early-Career Researchers. *Frontiers in Physiology*. 9: 700.
- Ødegaard, F. (2000). How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society*. 71 (4): 583–597.
- O'Dell, R. E. & Rajakaruna, N. (2011). *Intraspecific Variation, adaptation and evolution v Rajakaruna, N. & Harrison, S. (2011): Serpentine: The Evolution and Ecology of a Model System*. University of California Press. Los Angeles, United States of America.
- Paterson, J.; Edgecombe, G. D.; Lee, M. S. Y. (2019). Trilobite evolutionary rates constrain the duration of the Cambrian explosion. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 116 (10): 201819366.
- Perri, A. (2016). A wolf in dog's clothing: Initial dog domestication and Pleistocene wolf variation. *Journal of Archaeological Science*. 68: 1–4.
- Plate, L. H. (1913). *Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung: Ein Handbuch des Darwinismus* (4th ed.). Verlag von Wilhelm Engelmann. Leipzig, Berlin, Germany.
- Plate, L. H. (1922). *Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre*. Gustav Fischer Verlag. Jena, Germany.
- Plate, L. H. (1925). *Die Abstammungslehre: Tatsachen, Theorien, Einwände und Folgerungen in kurzer Darstellung*. Gustav Fischer Verlag. Jena, Germany.
- Quental, T. B. & Marshall, C. B. (2011). The molecular phylogenetic signature of clades in decline. *PLoS One*. 6.
- Rabosky, D. L. & Lovette, I. J. (2008). Explosive evolutionary radiations: Decreasing speciation or increasing extinction through time?. *Evolution*. 62: 1866–1875.
- Raju, A.; Xue, B.; Leibler, S. (2023). A theoretical perspective on Waddington's genetic assimilation experiments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 120 (51): e2309760120.
- Regier, J. C.; Shultz, J. W.; Kambic, R. E. (2005). Pancrustacean phylogeny: hexapods are terrestrial crustaceans and maxillopods are not monophyletic. *Proceedings of the Royal Society B*. 272 (1561): 395–401.

- Retallack, G. J.; Krull, E. S.; Thackray, G. D.; Parkinson, D. H. (2013). Problematic urn-shaped fossils from a Paleoproterozoic (2.2 Ga) paleosol in South Africa. *Precambrian Research*. 235: 71–87.
- Riedl, R. (1984). *Evolution and Evolutionary Knowledge: On the Correspondence between Cognitive Order and Nature*. Wuketits, F. M. (1983): *Concepts and Approaches in Evolutionary Epistemology*. Springer. New York, United States of America.
- Rio, Jonathan P.; Mannion, Philip D. (2021). Phylogenetic analysis of a new morphological dataset elucidates the evolutionary history of Crocodylia and resolves the long-standing gharial problem. *PeerJ*. 9: e12094.
- Rosa, D. (1899). *La Riduzione progressiva della variabilità ei suoi rapporti coll'estinzione e coll'origine delle specie*. Clausen. Torino, Italy.
- Rosa, D. (1918). *Ologenesi: nuova teoria dell'evoluzione e della distribuzione geografica dei viventi*.
- Rosa, D. (1931). *L'Ologénèse; Nouvelle Théorie de l'Évolution et de la Distribution Géographique des Êtres Vivants*. Felix Alcan, Paris, France.
- de Rosa, R.; Grenier, J. K.; Andreeva, T.; Cook, C. E.; Adoutte, A.; Akam, M.; Carroll, S. B.; Balavoine, G. (1999). Hox genes in brachiopods and priapulids and protostome evolution. *Nature*. 399 (6738): 772–776.
- Rose, M. R. & Oakley, T. H. (2007). The new biology: beyond the Modern Synthesis. *Biology Direct*. 2 (1).
- Rundle, H. D. & Nosil, P. (2005). Ecological speciation. *Ecology Letters*. 8 (3): 336–352.
- Sahney, S.; Benton, M. J.; Ferry, P. A. (2010). Links between global taxonomic diversity, ecological diversity and the expansion of vertebrates on land. *Biology Letters*. 6 (4): 544–547.
- Sanisidro, O.; Mihlbachler, M. C. & Cantalapiedra, J. L. (2023). A macroevolutionary pathway to megaherbivory. *Science*. 380 (6645): 616–618.
- Scheiner, S. M. & Levis, N. (2021). *The Loss of Phenotypic Plasticity Via Natural Selection: Genetic Assimilation v Pfenning, D. W. (2021): Phenotypic Plasticity & Evolution: Causes, Consequences, Controversies*. CRC Press. Boca Raton, United States of America.
- Schneider, H.; Schuettelpelz, E.; Pryer, K.; Cranfill, R.; Magallon, S.; Lupia, R. A. (2004). Ferns diversified in the shade of angiosperms. *Nature*. 428 (6982): 553–557.
- Schuettelpelz, E. (2007). *The evolution and diversification of epiphytic ferns*. Duke University. Durham, United States of America.
- Scott, M. P. & Weiner, A. J. (1984). Structural relationships among genes that control development: sequence homology between the Antennapedia, Ultrabithorax, and fushi tarazu loci of *Drosophila*. *Proceedings of National Academy of Science USA*. 81: 4115–4119.
- Sepkoski, J. J. (1981). A factor analysis description of the Phanerozoic marine fossil record. *Paleobiology*. 7 (1): 36–53.
- Serra, F.; Balseiro, D.; Waisfeld, B. G. (2023). Morphospace trends underlying a global turnover: Ecological dynamics of trilobite assemblages at the onset of the Ordovician Radiation. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 615 (7).
- Serra, F.; Balseiro, D.; Allaire, D.; Waisfeld, B. G. (2025). Trilobite cranial and pygidial disparity patterns: two sides of the story. *Historical Biology*. 1 (4).
- Servais, T.; Owen, A. W.; Harper, D. A. T.; Kröger, B. R.; Munnecke, A. (2010). The Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): the palaeoecological dimension. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 294 (3–4): 99–119.
- Shen, B.; Dong, L.; Xiao, S.; Kowalewski, M. (2008). The Avalon Explosion: Evolution of Ediacara Morphospace. *Science*. 319 (5859): 81–84.

- Shi, G. R.; Zhang, Y.; Shen, S.; He, W. (2015). Nearshore–offshore–basin species diversity and body size variation patterns in Late Permian (Changhsingian) brachiopods. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 448
- Slack, K. E.; Jones, C.; Harrison, A. G. L.; Fordyce, R. E.; Arnason, U.; Penny, D. (2006). Early Penguin Fossils, Plus Mitochondrial Genomes, Calibrate Avian Evolution. *Molecular Biology and Evolution*. 23 (6): 1144–1155.
- Smith, L. H. & Lieberman, B. (1999). Disparity and constraint in olenelloid trilobites and the Cambrian Radiation. *Paleobiology*. 25 (4): 459–470.
- Sniegowski, P. & Murphy, H. (2006). Evolvability. *Current Biology*. 16: R831–R834.
- Sosa, V.; Ornelas, J. F.; Ramírez-Barahona, S.; Gándara, E. (2016). Historical reconstruction of climatic and elevation preferences and the evolution of cloud forest-adapted tree ferns in Mesoamerica. *PeerJ*. 4.
- Stockdale, M. T. & Benton, M. J. (2021). Environmental drivers of body size evolution in crocodile-line archosaurs. *Communications Biology*. 4 (1): 38.
- Stoltzfus, A.; Yampolsky, L. Y. (2009). Climbing Mount Probable: Mutation as a Cause of Nonrandomness in Evolution. *Journal of Heredity*. 100 (5): 637–647.
- Stork, N. E. (2018). How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth?. *Annual Review of Entomology*. 63 (1).
- Sperling, E. A.; Pisani, D.; Peterson, K. J. (2011). Molecular paleobiological insights into the origin of the Brachiopoda. *Evolution & Development*. 13 (3): 290–303.
- Strotz, L. C. & Allen, A. P. (2013). Assessing the role of cladogenesis in macroevolution by integrating fossil and molecular evidence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 110 (8): 2904–9.
- Stubblefield, C. J. (1936). Cephalic sutures and their bearing on current classification of trilobites. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*. 11 (4): 407–440.
- Stubbs, T. L.; Pierce, S. E.; Rayfield, E. J.; Anderson, P. S. L. (2013). Morphological and biomechanical disparity of crocodile-line archosaurs following the end-Triassic extinction. *Proceedings of the Royal Society B*. 280 (20131940): 20131940.
- Stubbs, T. L.; Pierce, S. E.; Elsler, A.; Anderson, P. S. L.; Rayfield, Emily J. & Benton, Michael J. (2021). Ecological opportunity and the rise and fall of crocodylomorph evolutionary Innovation. *Proceedings of the Royal Society B*. 288 (1947): 20210069.
- Suarez, M. G. & Esteve, J. (2021). Morphological diversity and disparity in trilobite cephalia and the evolution of trilobite enrolment throughout the Palaeozoic. *Lethaia*. 54 (5).
- Toman, J. (2020). *Evoluce³: Evoluční trendy, evolvabilita a teorie zamrzlé evoluce*. Academia. Praha, Česká republika.
- Topper, T.; Holmer, L. E.; Skovsted, C. B.; Brock, G. A.; Balthasar, U.; Larsson, C. M.; Stolk, S. P.; Harper, D. A. T. (2013). The Oldest Brachiopods from the Lower Cambrian of South Australia. *Acta Paleontologica Polonica*. 58 (1): 93–109.
- Tuomisto, H. (2010). A consistent terminology for quantifying species diversity? Yes, it does exist. *Oecologia*. 4: 853–860.
- Valentine, J. & Jablonski, D. (2003). Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective. *International Journal of Developmental Biology*. 47: 517–522.
- Vigne, P.; Gimond, C.; Ferrari, C.; Vielle, A.; Hallin, J.; Pino-Querido, A.; El Mouridi, S.; Mignerot, L.; Frøkjær-Jensen, C.; Boulin, T.; Teotónio, H.; Braendle, C. (2021). A single-nucleotide change underlies the genetic assimilation of a plastic trait. *Science Advances*. 7 (6): eabd9941.

- Wagner, A. (2005). *Robustness and evolvability in living systems*. Princeton University Press. Princeton, New York, United States of America.
- Wagner, G. (1995b). The biological role of homologues: A building block hypothesis. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen*. 19: 279–288.
- Wagner, G. & Altenberg, L. (1996). Perspective: Complex adaptations and the evolution of evolvability. *Evolution*. 50: 967–976.
- Wagner, G. & Laubichler, M. (2004). Rupert Riedl and the re-synthesis of evolutionary and developmental biology: Body plans and evolvability. *Journal of Experimental Zoology Part B Molecular and Developmental Evolution*. 302 (1): 92–102.
- Waddington, C. H. (1953). Genetic Assimilation of an Acquired Character. *Evolution*. 7 (2): 118–126.
- Webster, M. (2007). A Cambrian peak in morphological variation within trilobite species. *Science*. 317: 499–502.
- Webster, M. & Zelditch, M. L. (2011). Evolutionary Lability of Integration in Cambrian Ptychoparioid Trilobites. *Evolutionary Biology*. 38 (2): 144–162.
- West-Eberhard, M. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford University Press. Oxford, United Kingdom.
- Wikipedia the free encyclopedia. „List of pterosaur genera“. [online]. Dostupné na: https://en.wikipedia.org/wiki/List_of_pterosaur_genera [cit. 2025-07-11].
- Williston, S. W. (1914). *Water Reptiles of the Past and Present*. University of Chicago Press. Chicago, United States of America
- Wills, M. A.; Briggs, D.; Fortey, R. A. (1994). Disparity as an evolutionary index: comparison of Cambrian and Recent arthropods. *Paleobiology*. 20: 93–130.
- Wills, M. A. (1998b). Crustacean disparity through the Phanerozoic: comparing morphological and stratigraphic data. *Biological Journal of the Linnean Society*. 65: 455–500.
- Wills, M. A. & Fortey, R. A. (2000). The shape of life: How much is written in stone?. *BioEssays*. 22 (12): 1142–1152.
- Wimsatt, W. A. (1981). *Robustness, Reliability, and Overdetermination* v Brewer, M. & Collins, B. (1981): *Scientific Inquiry in the Social Sciences*. Jossey-Bass. San Francisco, United States of America.
- Wimsatt, W. C. (2021). *Levels, Robustness, Emergence, and Heterogeneous Dynamics: Finding Partial Organization in Causal Thickets* v Brooks, D. S.; DiFrisco, J.; Wimsatt, W. C. (2021): *Levels of Organization in the Biological Sciences*. MIT Press, Cambridge, United States of America.
- Witton, M. (2013). *Pterosaurs*. Princeton University Press. Princeton, United States of America.
- Whittington, H. B. (1981). Paedomorphosis and cryptogenesis in trilobites. *Geological Magazine*. 118 (6): 591–602.
- Yampolsky, L. Y. & Stoltzfus, A. (2001). Bias in the introduction of variation as an orienting factor in evolution. *Evolution & Development*. 3 (2): 73–83.
- Yoon, H. S.; Hackett, J. D.; Ciniglia, C.; Pinto, G.; Bhattacharya, D. (2004). A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. *Molecular Biology and Evolution*. 21 (5): 809–818.
- Yu, Y.; Zhang, C.; Xing, X. (2023). Complete macroevolution of pterosaurs. *Current Biology*. 33 (4).
- Zhang, Y.; Shi, G. R.; He, W.; Wu, H.; Lei, Y.; Zhang, K.; Du, C.; Yang, T.; Yue, M.; Xiao, Y. (2015). Significant pre-mass extinction animal body-size changes: Evidences from the Permian-Triassic boundary brachiopod faunas of South China. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 448 (1).

Zhao, H.; Rossiter, S. J.; Teeling, E. C.; Li, C.; Cotton, J. A.; Zhang, S. (2009). The evolution of color vision in nocturnal mammals. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 106 (22): 8980-8905.

Zima, J. & Macholán, M. (2021). *Systém a fylogeneze savců*. Academia. Praha, Česká republika.