

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
Katedra filosofie a dějin přírodních věd



BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Recepce Darwina v biologických vědách

Reception of Darwin in biology

Jiří Richter

Školitel: doc. RNDr. Anton Markoš, CSc.

Praha 2012

Poděkování

Smělý a barevný / dříme zde v přihrádce
když potká jiný čas, vidí v něm znamení
V čase se zastaví / svůj zrak tam zanechá
hledat již nemusí, utváří vícehlas.

Děkuji svým rodičům za to, že se rozhodli mě vychovat a za to, jak k tomu přistupovali a přistupují. Děkuji své sestře za pětadvacet čtyřlístků, které mi dala k jiné příležitosti.

Děkuji Adélce za to, jaká je.

Děkuji docentu Markošovi, který po boku Charlese Darwina dozíral na mou pracovní morálku při psaní a nakonec Jáchymovi Metličkovi a panu doktoru Rho, bez nichž by tato práce nikdy nevznikla.

Čestně prohlašuji, že tato bakalářská práce byla vypracována samostatně, jen s použitím citované literatury a pod vedením doc. RNDr. Antona Markoše, CSc, vedoucího této práce.

V Praze dne 27.8.2012

Abstrakt

Recepce Darwina v biologických vědách je historickým nahlédnutím do příběhu evoluční biologie, metodicky soustředěným na různorodost vnímání díla Charlese Darwina jeho následovníky. Neobvyklý vliv, který Darwinovy myšlenky měly na široké pole biologických věd, vedl k ustanovení unikátní tradice, jinde ve vědě málo vídané. Každých padesát let, počínaje datem vydání *Původu druhů*, se přírodovědci po celém světě srocují k oslavám Charlese Darwina – jako myslitele i jako osobnosti. V současné době existuje neuvěřitelný objem darwinovské literatury, proto tato jubilejní setkání poskytují dobré záchytné body pro zorientování se v otázkách, které v evoluční biologii vyvstávaly a vyvstávají. Takto k darwinovským oslavám přistupuje i **Recepce Darwina v biologických vědách**.

Klíčová slova: Charles Darwin; darwinismus; evoluce; dějiny; historie; recepce; přírodní výběr; adaptace; variabilita

Abstract

Reception of Darwin in biology conveys a story of evolutionary biology with emphasis on the divergent reception of Charles Darwin's theories by biologists in the past 150 years. Given the influence of Darwin's thought, a unique tradition has emerged in the scientific field. Every fifty years starting from the publishing of *The Origin of Species*, scientists gather to celebrate Charles Darwin as a thinker and a person. An immense amount of literature on Darwin and evolutionary biology has been produced by authors and publishers worldwide, thus the recurring commemorative events provide a fine start to the historical survey of Darwinism and are used as such in **Reception of Darwin in biology**.

Keywords: Charles Darwin; Darwinism; evolution; history; reception; commemoration; natural selection; adaptation; variability

RECEPCE DARWINA V BIOLOGICKÝCH VĚDÁCH

Darwinismus ve světle padesátého, stého a stopadesátého výročí vydání Původu druhů

Poděkování.....	2
Abstrakt	3
Abstract.....	3
Úvod.....	6
První část.....	7
Úvod k první části: „Soumrak darwinismu“	7
Co je darwinismus? Rok 1909 a první ucelené interpretace.....	8
Cesta k teorii.....	8
Příčiny variability podle Darwina	11
Dědičnost podle Darwina	11
Přírodní přechody podle Darwina	12
<i>Causa finalis</i> čili teleologie u Darwina	12
Nahradit darwinismus?.....	13
Soupeřící teorie roku 1909: Weismann, de Vries, Haeckel, Bateson.....	14
Obrana darwinismu	16
Příčiny variability.....	17
Otázka po druhu	17
Adaptace a ortogeneze	18
Problém altruismu	18
Výhledy.....	19
Druhá část.....	20
Úvod k druhé části: Nová syntéza a stále silnější idolizace Charlese Darwina	20
Rok 1959: 100 let po vydání <i>Origin of species</i>	22
Úloha historie v biologii.....	22
Gradualismus x paleontologický záznam.....	22

Příčiny variability	23
Vliv prostředí a bean-bag genetics neboli genocentrická evoluce	23
Adaptace - neolamarckismus.....	23
Vnímání druhu v čase nové syntézy.....	24
Altruismus	24
Výhledy.....	24
Třetí část.....	25
Úvod k třetí části: Diverzifikace evoluční biologie.....	25
2009: Současná situace.....	25
Koncepce druhu; na koho nebo na co působí přírodní výběr?	25
Víceúrovňová selekce	26
Kladistika (fylogenetická systematika)	27
Altruismus, teorie her	27
Síla přírodního výběru, adaptace.....	28
Evo-devo: evolučně-vývojová biologie.....	28
Teorie přerušovaných rovnováh - návrat saltacionismu?	28
Nové evoluční teorie – další syntéza na obzoru?	29
Závěr	30
Bibliografie	31
Příloha – ilustrace.....	36

Úvod

Ve stopadesáti letech následujících poněkud uspíšené vydání *Origin of species*¹ Charlese Darwina se svět biologických věd bouřlivě proměňoval. Darwinovi byl mezi vědci přiznáván zvláštní status - snad díky jeho pokornému přístupu ke kritice spojenému s neúnavným sběrem příkladů a empirických důkazů pro svou teorii, snad proto, že do deterministické novověké vědy přinesl zcela nový prvek. V každém případě se záhy po vydání svého nesmrtelného díla stal ikonou zastřešující celosvětová setkání vědců, pořádaných na jeho počest v jubilejních letech Darwinova narození a vydání *Původu druhů* – v letech 1909, 1959 a 2009.

Padesát let je ve vědě dlouhá doba a proto i každá z konferencí vystupovala z naprosto odlišného vědeckého pozadí. Jakkoliv byl v centru pozornosti vždy Darwin, pohledy na jeho teorie se v průběhu let radikálně měnily – od jejich prohlašování za přežitá a nepotřebná po totální adoraci.

I interpretace historických událostí se s uběhlým časem a s podrobnějším studiem publikací i nepublikovaných materiálů proměňují – u Darwina s jeho obsáhlou korespondeční činností obzvláště, což později uvidíme třeba na příkladu takzvaných Darwinových pěnkav.

Samotný *Původ druhů* se rychle stal silně hermeneutickým textem, u nějž s drobnou nadsázkou platí, že co vědec, to jiná interpretace. Objevují se i vzájemně naprosto kolidující výklady toho, s jakými předpoklady Darwin k psaní přistupoval a k jakým závěrům dospěl (do očí bijící ukázkou řečeného je otázka po Darwinově vnímání druhu, viz (Richards, 2010).

Evoluční myšlení zahrnuje velkou mnohost témat, které si tato práce zdaleka neklade za cíl obsáhnout. Zde se budeme věnovat zejména různosti pohledů na původ druhů, variabilitu, dědičnost a přírodní výběr – tedy základním kamenům darwinismu, jak se jejich pojetí proměňovalo za 150 let od zveřejnění teorie. Naopak místo zde nebude pro otázky vzniku života, pohlavního výběru, sociálního a kulturního dosahu darwinismu, anorganické a kulturní evoluce a kreacionistických bojů.

¹ v češtině jako *O vzniku druhů přírodním výběrem, neboli uchováním prospěšných plemen v boji o život* – v této práci je použito zkratek *O původu druhů* či *Původ druhů*

Úvod k první části: „Soumrak darwinismu“²

Léta předcházející přelomu devatenáctého a dvacátého století byla pro darwinovskou biologii obdobím zmatků, intelektuálních třenic, nepochopení, odsuzování, obhajování, ba i ostentativního ignorování. Silně se v intelektuálních kruzích projevovaly tendence prohlašovat darwinismus za překonaný, jak ukazuje Rádl ve svých *Biologických teoriích novověku*. „Nicméně každý (...) vidí, že to, co zbylo z velkolepého hnutí, jsou jen disjecta membra: vzpomínka na zašlou slávu a často jen vypreparovaný darwinismus, dobrý pro pedagogické účely (...)“. V Rádlovi se dočteme, že ačkoliv darwinisté ještě žijí, jejich myšlenky už nikdo ani nevyvrací. (Rádl, 2006, p. 404)

Podobné naladění je pak vidět z přímo triumfálně znějícího názvu sbírky útočně laděných esejů *At the Deathbed of Darwinism*³ (Dennert, 1904), kde je darwinismus zpochybňován ze všech možných úhlů, aby nakonec byl prohlášen za nahrazený rodícími se teoriemi, které jsou v souladu s deistickým⁴ principem – tedy především ortogenetickými. Do této sbírky jsou zapracována prohlášení mnoha význačných botaniků, zoologů a paleontologů – jmenovitě například Wigand, Nägeli, von Sachs a mnoho dalších. Pro celé toto období (od osmdesátých let do let nultých) se později ujalo označení „soumrak darwinismu“⁵.

Samotný princip organické evoluce, tedy to, že pozemský život v průběhu své historie prošel určitým vývojem, zpochybňován nebyl. Co dělalo nicméně stále přírodovědcům větší a větší problém, byl evoluční *mechanismus*, za který v této době často nebyli ochotni uznávat přírodní výběr (Bowler, 1983) (Kellogg, 1907).

Vernon Kellogg, entomolog ze Stanford University a především horlivý komentátor soudobého vědeckého dění, podává ve svém přehledu *Darwinism To-day* (Kellogg, 1907) upřímnou výpověď o tehdejší situaci. Snaží se uvést na pravou míru dezinterpretace Darwinových teorií, zejména zdůrazňuje, že darwinismus není synonymní s evolucí, nýbrž že se tímto termínem označují „mechanická vysvětlení obecně přijímaného faktu společného původu organismů“⁶ Co to ale znamená? Co slovo „darwinismus“, alespoň v této době, představuje a zastřešuje? Tento termín je zatěžkán mnoha různými kontexty, v nichž byl a je užíván. Jeho dosah míří daleko za hranice přírodní vědy, kam jej Darwin původně usadil. V této práci se proto soustředíme pouze na jeho přírodovědný význam. V čem v devatenáctém století spočívá? Kellogg uvádí přímo spektrum teorií. Za primární a nejdůležitější považuje teorii **přírodního výběru**, za další součásti teorie **pohlavního výběru**

² Rádl (2006) uvádí termín „úpadek darwinismu“, zde je nicméně použito překladu J. Huxleyho označení „eclipse of Darwinism“

³ Orig. *Vom Sterbelager des Darwinismus*, 1903

⁴ Dennert uvádí „theistic principles“ (Dennert, 1904), nicméně z kontextu vyplývá, že podle dnešních definic jde o deismus.

⁵ Orig. „Eclipse of Darwinism“, tento výraz poprvé použil Julian Huxley v knize *Evolution: A modern synthesis* (Huxley, 1963), kde vytváří narativ moderní evoluční syntézy

⁶ „(...) a mechanical explanation of the accepted fact of descent.“ (Kellogg, 1907)

a **pangeneze** (které jsou nicméně obě podle Kellogga zdiskreditované, teorii pohlavního výběru se navíc tato práce nevěnuje). Na Kelloggově analýze lze dobře ukázat, jak byl darwinismus biologi interpretován, s jakými problémy se potýkal a jaké alternativy se nabízely. Následující oddíl se věnuje představení této analýzy s porovnáváním s přednáškami z konferencí při darwinovských oslavách z roku 1909 – konkrétně té největší, na univerzitě v Cambridge.

Co je darwinismus? Rok 1909 a první ucelené interpretace

Jak již bylo řečeno výše, samotný princip evoluce⁷ předmětem sporů nebyl.⁸ Zdrojem nedorozumění bylo nicméně to, že se často evoluce s darwinismem ztotožňovala. Peter Bowler píše: „Termín „darwinismus“ začal být pokládán za prakticky synonymní s evolucionismem. Nicméně naše porozumění dějinám tohoto tématu zásadně utrpí, pokud nebudeme dbát na rozlišování.“⁹ V této době „soumraku darwinismu“ existovalo k Darwinovým teoriím mnoho alternativ, všechny však potřebovaly evoluční princip, stavěly na nějaké formě dějinných proměn a vzájemných souvislostí přírodních druhů.

Co bylo tedy obsahem Darwinových teorií a jak byly vnímány padesát let po svém uveřejnění? Pochopitelnou součástí (nebo spíše předpokladem), jak již bylo uvedeno výše, je **descendenční teorie**, kterou Kellogg definuje jako

„tvrzení, že všechny různé stávající i již vymřelé druhy organismů jsou navzájem příbuzné a pocházejí ze společných předků“¹⁰.

Dějiny descendenční teorie se táhnou velmi daleko do minulosti, někteří autoři ji vidí i v Aristotelově *scala naturae*, hierarchizaci veškerého živého i neživého. K moderní definici, tak jak ji uvádí Kellogg, se počala přibližovat v 18. století, například s Goethem nebo Erasmem Darwinem (v jeho *Zoonomii* (Darwin, 1800)), ve Francii v Lamarckově *Philosophie Zoologique* (Lamarck, 1809).

Cesta k teorii

Darwin vnímal v přírodě život a jeho mnohé podoby jako kontinuum (Pievani, 2009). Ptal se proto na *mechanismus*, jakým život k těmto podobám dospěl. Cesta jeho myšlenek byla formována a modulována mnoha zkušenostmi, dobře zdokumentovanými zejména díky zachované Darwinově hojné korespondenci.¹¹

⁷ V anglofonní literatuře označovaný jako *theory of descent*, někdy překládáno jako *descendenční teorie*

⁸ Tedy ve vědecké komunitě. U veřejnosti naopak osoba Ch. Darwina teprve vzbudila o evoluci zájem a důvěru v ni. Jak píše Butler: „But to the end of time, if the question be asked, “Who taught people to believe in evolution?” there can only be one answer - that it was Mr. Darwin.“ (Butler, 1878, p. 266)

⁹ „The term „Darwinism“ has come to be regarded as virtually synonymous with evolutionism, yet understanding of the later history of the topic will be confused if some distinction is not made.“ (Bowler, 1983, p. 188)

¹⁰ „the declaration that the various living as well as the now extinct species of organisms are descended from one another and from common ancestors“ (Kellogg, 1907, p. 11)

¹¹ Darwinova korespondence je od roku 1974 spravována pod hlavičkou *Darwin Correspondence Project* spojenými silami pracovníků Harvard a Cambridge University. Dopisy jsou katalogizovány a zveřejněny na internetových stránkách projektu, v době psaní této práce www.darwinproject.ac.uk

Silný vliv na něj měl Lyell, jehož *Principles of Geology* (Lyell, 1830) četl Darwin při své plavbě kolem Země na HMS Beagle a v nichž se seznámil s vysvětlením stávající podoby neživé pozemské přírody pomocí *malých postupných změn*¹². U Thomase Huxleyho čteme: „Nemůžu než věřit, že Lyell (...) byl tím určujícím faktorem, který před Darwinem umetl cestu. Neboť *důsledný uniformitarianismus postuluje evoluci úplně stejně v živé přírodě jako v neživé*. Zrození nového druhu jiným způsobem než přirozeným by byla o tolik rozsáhlejší „katastrofa“ než jakákoliv z těch, které Lyell úspěšně odstranil ze střízlivé geologické spekulace.“¹³ (kurzíva JR) Darwinovi kniha učarovala natolik, že se téměř rozhodl stát geologem, ačkoliv ze studií měl kvůli špatným zkušenostem z přednášek ke geologii dokonalý odpor¹⁴. (Poulton, 1909)

Dalšími vlivy byly přímé zkušenosti z plavby na HMS Beagle, během níž na nesčetných místech pozoroval a sbíral vzorky exotických nerostů i druhů organismů. Zejména zastávka na Galapázkých ostrovech poskytla Darwinovi podnět pro uvažování nad kontinuitou života. Darwin zde pozoroval několik druhů ptáků, u kterých zjistil mnohé drobné odlišnosti a přizpůsobení prostředí jednotlivých ostrovů. Díky studii Davida Lacka (1947) byla dlouho za přímé vodítko k Darwinově myšlenkovým pochodům považována jeho pozorování pěnkav, nicméně Frank Sulloway (1982) později ukázal, že Darwin v podstatě na jejich blízkou příbuznost nemohl z pozorování usuzovat a učinil tak až mnohem později, jak píše Bowler (1983): „Darwinovy vlastní vzorky ani nebyly označeny tak, aby bylo možné rozlišit, který pochází z jakého ostrova, takže byly vzdáleny tomu, aby odhalovaly význam geografické izolace. Darwin se pokoušel rekonstruovat historii této skupiny z jiných sbírek až poté, co byl přesvědčen o pravdě evoluce.“¹⁵ (kurzíva Bowler)

Zmíněnou inspiraci Malthusem Darwin potvrzuje jasnými slovy. Po přečtení prohlašuje „Tehdy jsem konečně měl teorii, na které jsem mohl pracovat.“ (Huxley, 1960), převzatá citace) Více o Darwinově vztahu k Malthusovi v (Bowler, 1976).

Nepříliš často zmiňovaný vliv teologa Williama Paleyho byl zásadní, protože Darwina přivedl k přemýšlení nad jevem přizpůsobení organismů na své prostředí – tedy nad adaptací. Francisco Ayala (2004) interpretuje *Původ druhů* jako „trvalou snahu o řešení Paleyho problému, jak zapracovat design organismů do vědeckého explanačního rámce.“¹⁶

¹² Tato teorie, protikladná k Cuvierově teorii katastrof, se označuje jako *uniformitarianistická* (tento termín poprvé použil William Whewell v (1827))

¹³ „I cannot but believe that Lyell (...) was the chief agent for smoothing the road for Darwin. For *consistent uniformitarianism postulates evolution as much in the organic as in the inorganic world*. The origin of a new species by other than ordinary agencies would be a vastly greater "catastrophe" than any of those which Lyell successfully eliminated from sober geological speculation.“ (kurzíva JR) (Huxley, 1887, p. 9)

¹⁴ „Jedinou stopou, kterou na mně zanechaly [přednášky z geologie a zoologie na edinburghské univerzitě], bylo odhodlání až do konce života neotevřít žádnou knihu o geologii, či se nějakým jiným způsobem věnovat vědě.“ (Darwin, 1887)

¹⁵ „Far from revealing the significance of geographic isolation, Darwin's own specimens were not labeled to show the island from which they came. He was forced to try to reconstruct the group's history from other collections *after* he had become convinced of the truth of evolution.“ (Bowler, 1983) (kurzíva Bowler)

¹⁶ „sustained effort to solve Paley's problem of how to account for the design of organisms within a scientific explanatory framework“ (Ayala Pereda, 2004, pp. 55-56)

O tom, které skutečnosti Darwina k jeho teoriím vedly, bylo již napsáno mnoho, takže zde interesovaného čtenáře odkážeme na již zmíněnou Bowlerovu historiografii (Bowler, 1983), případně na Goulda (2002) a posuneme se k samotným teoriím, které Darwin představil veřejnosti od roku 1858, a tím k *definici darwinismu*. Ta podle Kellogga (1907) zní obecně takto:

„jisté racionální, kauzálně-mechanické (tudíž nikoli teleologické) vysvětlení příčin vznikání nových druhů.“¹⁷

Darwinův argument je pak podle Kellogga (1907) postaven jako indukce z pozorovaných fakt:

pozorovaná fakta		odvozená (a částečně také pozorovaná) fakta
1) počet jedinců každého druhu se zvyšuje geometrickou řadou, a to nezávisle na způsobu rozmnožování	→	jedinci, kteří mají jakékoliv vzájemné ekologické vztahy, narážejí z důvodu nadprodukce ¹⁸ na nedostatek prostoru a potravy a tedy spolu o ně aktivně či pasivně soupeří
2) u každého jedince z té samé generace, ba i ze stejného vrhu existují drobné (a někdy i větší) odlišnosti od ostatních – variace ve tvaru ¹⁹ a funkci	→	v této kompetici jsou pravděpodobněji úspěšní ti jedinci, jejichž odlišnosti (variace) jsou takového rázu, že jim dávají výhodu nad ostatními – nechávají je přežít, alespoň do té doby, než se rozmnoží
3) potomstvo má v podstatě stejnou formu a fyziologii jako jeho rodiče – tedy tyto vlastnosti se na potomstvo přenášejí, a to s výše zmíněnými drobnými odchylkami	→	jedinci, kteří budou svými odchylkami zvýhodněni, tyto odchylky také předají svému potomstvu (tedy alespoň jako nejhojnější vlastnost mezi potomky)

Tabulka 1: Darwinova teorie podle (Kellogg, 1907)

Bod 1., tedy kompetice mezi jedinci či druhy nazývá Kellogg jednoduše „struggle“ a vidí ji ve třech módech: **a)** aktivní kompetice o potravu, prostor či příležitost k rozmnožení - mezi jedinci jednoho druhu; **b)** aktivní či pasivní kompetice o potravu či prostor s jedinci jiného druhu anebo boj o přežití vlastní či svých mláďat; **c)** aktivní či častěji pasivní boj s fyzikálně chemickými podmínkami okolního prostředí.

Prakticky stejně popisuje Darwinovu teorii Wallace (Wallace, 1889), Tabulka 2, použité odkazy (Darwin, 1869) (Lyell, 1830):

A Demonstration of the Origin of Species by Natural Selection.

PROVED FACTS	NECESSARY CONSEQUENCES (afterwards taken as Proved Facts).
RAPID INCREASE OF ORGANISMS, pp. 29, 265; ("Origin of Species," p. 75, 5th Ed.)	STRUGGLE FOR EXISTENCE, the deaths equalling the births on the average, p. 30; ("Origin of Species," chap. III.)
TOTAL NUMBER OF INDIVIDUALS STATIONARY, pp. 30, 266.	
STRUGGLE FOR EXISTENCE.	SURVIVAL OF THE FITTEST, or Natural Selection; meaning simply, that on the whole those die who are least fitted to maintain their existence; ("Origin of Species," chap. IV.)
HEREDITY WITH VARIATION, or general likeness with individual differences of parents and offspring, pp. 266, 287-291, 308; ("Origin of Species," chap. I., II., V.)	
SURVIVAL OF THE FITTEST.	CHANGES OF ORGANIC FORMS, to keep them in harmony with the Changed Conditions; and as the changes of conditions are permanent changes, in the sense of not reverting back to identical previous conditions, the changes of organic forms must be in the same sense permanent, and thus originate SPECIES.
CHANGE OF EXTERNAL CONDITIONS, universal and unceasing.—See "Lyell's Principles of Geology."	

Tabulka 2: Darwinova teorie podle (Wallace, 1889)

¹⁷ „certain rational, causo-mechanical (hence, non-teleologic) explanation of the origin of new species.“ str. 13 ve (Kellogg, 1907, p. 13)

¹⁸ Darwinův výraz pro produkci více než dvou potomků rodičovským párem je „*superfecundity*“, z lat. *fecunditas*, tj. plodnost

¹⁹ orig. „form“

Kromě speciálních případů²⁰ je, podle Darwina a jeho následovníků, vyústěním těchto podmínek nutně *přírodní výběr jedinců a druhů*.²¹ Rekurzivně pak v každé další generaci budou úspěšní ti vybavení lepšími vlastnostmi, což ve větším časovém měřítku povede k „modifikacím směřujícím vždy vstříc lepší adaptaci, větší fitness, vstříc tvarování těla a jeho chování tak, aby dosáhlo bezpečného souladu s vnějšími podmínkami.“²² Kellogg pak základní ideu darwinismu definuje takto: „Důsledný a automatický přírodní výběr je hlavní myšlenkou darwinismu, alespoň takového darwinismu, jak je dnes Darwinovými následovníky vykládán.“²³ Marsha Richmond ve své analýze oslav roku 1909 pohledy na darwinismus shrnuje: „(...) vědecký význam [darwinismu] spočívá v mechanismu přírodního výběru. Přesto různí biologové, jak je dobře známo, zastávali protikladné názory o roli a míře významu přírodního výběru v průběhu evoluce – a to na škále od ultraselekcionistů k neolamarckistům - pro které byl jednou hlavní důraz na adaptace, jindy na ortogenezi - a pokračující dále k těm, kteří prosazovali skokové procesy ve speciaci místo postupných.“²⁴

Příčiny variability podle Darwina

Darwin viděl příčiny variability organismů v měnícím se vnějším prostředí (tedy nikoliv v nějaké síle uvnitř organismu). Podle Winthera (2000) rozeznával dva druhy příčin variability, nepřímou a přímou. Jako nepřímé označoval vliv prostředí na pohlavní orgány, kterou takto nazval, protože indukuje změny až v následující generaci. Vliv prostředí na tělesné části organismu nazýval přímou příčinou, která působila skrze používání a nepoužívání orgánů.²⁵

Dědičnost podle Darwina

Teorie přírodního výběru vysvětluje mechanismus vzniku adaptací, nicméně k vytvoření kompletního (alespoň v daném vědomostním rámci) evolučního modelu potřebuje nutně teorii vysvětlující mechanismus dědičnosti. Darwin si toho byl vědom, a proto ve své *Variation of Animals and Plants Under Domestication* (1868) uvádí teorii, kterou nazval Pangenesis. Její podstatou jsou diskrétní částice (gemule či pangeny), které kolují v krevním řečišti (nebo v nějaké primitivnější době s podobnou funkcí) a při rozmnožení se předávají do další generace, nahromaděné

²⁰ jako altruistického soužití eusociálního hmyzu, symbiózy, extrémně příznivých klimatických podmínek, blíže viz (Kellogg, 1907)

²¹ „The resultant of these existing conditions is, according to Darwin and his followers, an inevitable natural selection of individuals and of species.“ (Kellogg, 1907, p. 14)

²² „modification always towards adaptation, towards fitness, towards a moulding of the body and its behaviour to safe conformity with external conditions.“ (Kellogg, 1907, p. 15)

²³ „A rigorous automatic Natural selection is the essential idea in Darwinism, at least in Darwinism as it is held by the present-day followers of Darwin.“ (Kellogg, 1907, p. 15)

²⁴ „(...) its [Darwinism's] scientific meaning invokes the mechanism of natural selection. Yet different biologists, as is well known, held contrasting views about the role and extent of natural selection in the evolutionary process, spanning the spectrum from the ultraselectionists to neo-Lamarckians who stressed adaptation and sometimes orthogenesis and including others who advocated saltatory rather than gradual speciation.“ (Richmond, 2006, p. 462)

²⁵ Orig. princip „use & disuse“, centrální lamarckistický princip

v pohlavních buňkách. Gemule jsou esencemi znaků (vlastností) a jejich podoba je modulována individuální zkušeností. (Darwin, 1868)

Přírodní přechody podle Darwina

Přístup k povaze přechodů v přírodě se u Darwina během života silně vyvíjel. Darwin si byl dobře vědom diskrétní povahy pozorovatelných organismů – individuí i vyšších skupin. Předpokládal, že „když se jeden druh změní na jiný, změna musí probíhat skokem“²⁶ Na tomto základě vznikl jeho známý první „strom života“ (Obr. 1 v příloze) Po návratu z plavby na HMS Beagle začal vytvářet teorii přírodního výběru. Pievani (2009) píše, že „tato blížící se teorie vyvolala v Darwinově mysli pěkně dramatické dilema mezi dřívějším saltacionismem a pozdějším, teoreticky podloženým, gradualismem a kontinuismem.“²⁷ Po přečtení Malthusovy práce už byl přesvědčeným gradualistou. Musel se ale vyrovnat s paleontologickými a geologickými daty, která mluvila jednoznačně pro dramatické skoky. Odpovědí byla jeho hypotéza extrémní neúplnosti historického záznamu. (Pievani, 2009)

Causa finalis čili teleologie u Darwina

Darwin není pro všechny přírodovědce představitelem myšlení, díky němuž se biologie zbavila teleologických principů, tedy jasně protikladného svým předchůdcům jako byl například William Paley. Zvláštní situace v této otázce je vidět na Beattyho tabulce (Tabulka 3).

	For Promoting Teleology	For Undermining Teleology
Darwin Praised	Gray	Huxley Helmholtz duBois-Reymond
Darwin Blamed	Kölliker	von Baer

Tabulka 3: Interpretace Darwinových názorů v otázce teleologie (Beatty, 1990), převzato z (Lennox, 1993)

Téměř okamžitě po vydání *Původu druhů* sepsal Asa Gray esej nazvanou *Natural Selection not inconsistent with Natural Theology* (Gray, 1861) kde se vyjadřuje k nastalým obavám na teologickém poli, že „Darwinova specifická hypotéza, pokud jí dobře rozumím, ponechává doktrínu konečné příčiny, funkce a druhového designu tam, kde dosud stály.“²⁸ Později ještě upozorňuje na

²⁶ „if one species does change into another it must be per saltum“ (Herbert, 1980, p. 66)

²⁷ „this forthcoming theory created in Darwin’s mind a quite dramatic dilemma between the early intuitive saltationism and the later, theoretically founded, gradualism and continuism.“ (Pievani, 2009, p. 357)

²⁸ „Darwin’s particular hypothesis, if we understand it, would leave the doctrines of final causes, utility, and special design just where they were before.“ (Gray, 1861, p. 36)

„Darwinovu velkou službu, kterou prokázal přírodním vědám tím, že je přivedl zpět k teleologii“.²⁹ Lennox uvádí, že „Darwin, jak tvrdili Thomas Huxley i Asa Gray, neviděl mezi přírodním výběrem a teleologií žádný rozpor“³⁰.

Michael Ghiselin považuje tento pohled za „mýtus“ a uvádí, že „Darwinova biologie byla teleologická pouze v případě, že je termín teleologie definován způsobem, který opomíjí Darwinův význam pro metafyziku a epistemologii moderní vědy.“³¹

Nahradit darwinismus?

Když se v šedesátých letech devatenáctého století začalo mluvit o darwinismu³², mladí vědci žasli nad Darwinovou pečlivostí, důsledností a neochotou ke spekulacím. Protivníkům se dostávalo často z řad vědců starší generace – Richarda Owena, von Baera, Nägeliho, Wiganda, ale i Darwinových vrstevníků, jako Julius von Sachs, Eimer, Driesch, de Vries a dalších. Mnoho bylo kněží a teologů, kteří se bránili proti samotné descendenční teorii. (Kellogg, 1907) V podstatě světlou výjimkou mezi disputacemi o filosoficko-teologických předpokladech Darwinovy teorie byla kniha *Genesis of Species* (Mivart, 1871), kde se St. George Mivart snažil v evoluci zachovat místo pro tvořivou božskou sílu. Mivart měl nicméně vzdělání přírodního vědce.³³

Postupně začali botanici, zoologové, paleontologové, antropologové nalézat případy, které jim přišly pomocí darwinismu nevysvětlitelné. Přírodní výběr začali považovat jednou za přeceněnou, jindy za nedoceněnou sílu. Kolem roku 1909 tyto pocity o aktuálním stavu evolučních teorií kulminovaly jak v množství různorodých publikací, tak na mezinárodních konferencích – v Cambridge pod hlavičkou Darwinovy alma mater Christ's College a v Baltimore, pod hlavičkou AAAS³⁴. Vernon Kellogg (a po něm i Marsha Richmond (Richmond, 2006)) si povšimli, že řečníci na obou sjezdech své přednášky vystavěli v podstatě identicky. Každý nejprve vzdal pompézní hold nesmrtelnému mistrovi, načež se jal tu zlehka, tu rázně poukazovat na důvody, proč mistrova vysvětlení nedostačují – a každý zakončil vyložením své dávky „faktorů“. Faktorů environmentálních, mutačních, adaptačních, faktorů deterministických variací, izolace a všech možných dalších.³⁵

²⁹ „Darwin's great service to natural science in bringing back to it Teleology“ (Gray, 1874, p. 479)

³⁰ „Darwin, as both Thomas Huxley and Asa Gray claimed, saw no conflict between natural selection and teleology.“ (Lennox, 1993, p. 416)

³¹ „Darwin's biology was teleological only if the term teleology is defined in a manner that fails to recognize his contribution to the metaphysics and epistemology of modern science.“ (Ghiselin, 1994, p. Abstract)

³² Je špatným zvykem prací zkoumajících historii evoluční biologie, že často opomíjejí vliv Alfreda Wallace. Wallace nejenže rozhodujícím způsobem přispěl k časnému uveřejnění Darwinovy práce (společně se svou na totéž téma), ale byl během svého života nevidanou autoritou na poli evoluční biologie. Později se stal společně s A. Weismannem předním zastáncem panadapcionismu.

³³ Na Mivartovu práci dodnes odkazují někteří kreacionisté, například Robert F DeHaan a Carl Resler z University of Texas.

³⁴ American Association for the Advancement of Science

³⁵ „Each speaker first recognizes the lasting debt of science and of himself to the immortal master, and then gently or forcefully [sic] proceeds to show how the master's explanation fails to explain, and to unload and display his own precious personal baggage of "factors"; factors of environment, of mutation, of adaptation, of determinate variation, of isolation and what not.“ (Kellogg, 1910, p. 383)

Nahradit darwinismus se tedy různými cestami pokoušeli téměř všichni řečníci. Činili tak ale nenápadně, možná nevědomě – všichni vycházeli z Darwinových textů a vlastně s nimi byli všichni nějakým způsobem v souladu. Mezi Darwinem a každým dalším přírodovědcem se valila divoká řeka interpretací. Weismann mluvil o všemocné přírodní selekci, které materiál dodává selekce germinální. De Vries o skokových mutacích. Haeckel v Darwinovi našel oporu pro svou rekapitulační teorii, Bateson poukazuje na to, že přírodní výběr nemusí vyústit ve smysluplné (účelné) jevy. Pokusíme se zde poskytnout přehled o prizmatech, jimiž se soudobí vědci dívali na Darwina. Použijeme informace o tehdejších námitkách proti darwinismu, navrhovaných alternativách a později budeme sledovat jejich vývoj až do dnešní doby.

Soupeřící teorie roku 1909: Weismann, de Vries, Haeckel, Bateson³⁶

Síla přírodního výběru byla palčivou otázkou především Cambridgeské konference. Zde editoři sborníku (v čele s prof. Sewardem) požádali Augusta Weismanna, aby uvedl centrální pojednání na téma „selekční teorie“. Fakt, že většina ostatních přispěvatelů se k jeho pohledu vyjadřuje (a zdaleka ne vždy souhlasně!), naznačuje, že toto téma nebylo zdaleka vyčerpáno ani Darwinem, ani soudobými přírodovědci – naopak se v něm stále otevírají možnosti pro nalézání nových a nových modelů přírody.

Zoolog **Weismann** (Weismann, 1909) považuje selekci za jediný mechanismus evoluce, „jediné možné vysvětlení fenoménu evoluce a adaptace“. Adaptace je podle něj tím jediným, co může za aktuální podobu druhu a organismu. „V organismech závisí *všechno* na adaptaci; všechno musí být propuštěno úzkou branou selekce, jinak se nemůže žádným způsobem účastnit vytváření celku organismu.“³⁷

Weismann zde také zásadně nesouhlasí s konceptem přenosu získaných vlastností do další generace.

Botanik **Hugo de Vries** (1909) z Darwina vyčítá dva druhy variability – fluktuace (malé změny, vznikající vždy a všude) a mutace (zřídka se objevující změny organismu, význačné především tím, že po svém vzniku už jsou pevné ve své podobě, nemění se tam a zpět jako fluktuace).

De Vries argumentuje, že fluktuace jsou vždy přítomné změny bez evolučního významu, mohou být způsobené vlivem prostředí, nehod a podobně. Někakým způsobem mění vzhled či funkce organismu, nicméně nejsou materiálem, který by mohl zapříčinit vznik nového druhu. Mohou se fixovat, ale pokud tak činí, není to důsledkem vlivu přírodního výběru, jak de Vries cituje z *Originu*.³⁸

³⁶ Citace ze sborníku Darwin and modern science jsou nestránkované. Autor měl k dispozici pouze nečleněný vlastní text.

³⁷ „EVERYTHING in organisms depends on adaptation; that is to say, everything must be admitted through the narrow door of selection, otherwise it can take no part in the building up of the whole.“ (zvýraznění Weismann) (Weismann, 1909)

³⁸ „From the same chapter I may here cite the following paragraph: "Thus as I am inclined to believe, morphological differences,... such as the arrangement of the leaves, the divisions of the flower or of the ovarium, the position of the ovules, etc.—first appeared in many cases as fluctuating variations, which sooner or later became constant through the nature of the organism and of the surrounding conditions... but NOT THROUGH

Mutace nemusí být nutně větší změny než fluktuace. Lze je pozorovat při šlechtění – na námitku, že se nikdy nepodařilo vyšlechtit žádný nový druh³⁹, de Vries odpovídá: „Nepředstírám, že šlechtění nových znaků je analogií k vzniku nových druhů v přírodě. Předpokládám, že vyšlechtěné novinky mají vždy původ ve ztrátě nějakého orgánu či kvality, zatímco hlavní evoluční linie živočišné či rostlinné říše jsou samozřejmě řízeny progresivními změnami. Darwin sám si byl tohoto rozdílu vědom. Ale skokový původ vyšlechtěných novinek je dosud nejjednodušší paralelou přirozených mutací, neboť se vztahuje k těm jevům a útvarům, které jsou nejlépe známé běžnému studentovi evoluce.“⁴⁰

De Vries v žádném případě nesouhlasí s Weismannem, co se týče jeho ultraselekcionismu.

Pro **Williamu Batesona** také nebyla selekce jediná síla, která vytváří v přírodě změny – „[Darwin] si alespoň nedělal žádné iluze, co se týče všemocnosti selekce (...)“⁴¹ Bateson důvěřuje v otázce dalších evolučních mechanismů de Vriesovi, nicméně sám je citacemi z *Originu* nedokládá. Tvrdí, že Darwin variabilitu vnímal jednoduše, jako „jakýkoliv rozdíl mezi rodičem a potomkem“⁴². Co se adaptací týče, Bateson vyrukuje s poměrně neobvyklým názorem, pro který v Darwinovi dokonce nalézá oporu⁴³, a sice, že na organismech se objevují struktury, pro které nelze nalézt žádný význam (ve smyslu účelu). „(...) přírodní úkazy budeme správně interpretovat tehdy, když přestaneme předpokládat, že nalezneme účelnost všude, kde se setkáme s jednoznačně rozlišitelnými strukturami nebo uspořádáním. Tuším, že takové jevy jsou často spíše podobného původu jako značky, které zůstanou na materiálu po nástrojích, které je opracovávají, artefakty z výrobního procesu, které svému nositeli dávají asi takovou výhodu, jako vzorkování, které zanechá lis na listech papíru či žebrování na spodku orientálního tácu dělá tyto objekty pro nás krásnějšími.“⁴⁴ Tento postřeh se později znovu objeví u Goulda a Lewontina (1979).

NATURAL SELECTION (The italics are mine (H. de V.)); for as these morphological characters do not affect the welfare of the species, any slight deviation in them could not have been governed or accumulated through this latter agency." ("Origin of Species" (6th edition), page 176.)" (de Vries, 1909)

³⁹ V této době to již byla velmi obvyklá námitka proti Darwinově metodě. Mnohé ze svých závěrů totiž vyvozoval z experimentů se šlechtěním organismů. Pro detailní analýzu viz (Richards, 1997)

⁴⁰ „I do not pretend that the production of horticultural novelties is the prototype of the origin of new species in nature. I assume that they are, as a rule, derived from the parent species by the loss of some organ or quality, whereas the main lines of the evolution of the animal and vegetable kingdom are of course determined by progressive changes. Darwin himself has often pointed out this difference. But the saltatory origin of horticultural novelties is as yet the simplest parallel for natural mutations, since it relates to forms and phenomena, best known to the general student of evolution.“ (de Vries, 1909)

⁴¹ „He [Darwin] at least was under no illusion as to the omnipotence of Selection (...)“ (Bateson, 1909).

⁴² „Any difference between parent and offspring was a variation.“ (Bateson, 1909)

⁴³ „There is a passage in the sixth edition of the "Origin" which has I think been overlooked. On page 70 Darwin says "The tuft of hair on the breast of the wild turkey-cock cannot be of any use, and it is doubtful whether it can be ornamental in the eyes of the female bird."“ (Bateson, 1909)

⁴⁴ „(...) we shall be rightly interpreting the facts of nature if we cease to expect to find purposefulness wherever we meet with definite structures or patterns. Such things are, as often as not, I suspect rather of the nature of tool-marks, mere incidents of manufacture, benefiting their possessor not more than the wire-marks in a sheet of paper, or the ribbing on the bottom of an oriental plate renders those objects more attractive in our eyes.“ (Bateson, 1909)

Zoolog **Ernst Haeckel** (1909) se ohrazuje proti nazývání Weismannovy doktríny neodarwinismem – Darwin totiž oproti Weismannovi nesouhlasil s omnipotencí selekce, naopak princip transmise získaných znaků vnímal jako potřebný, byť vyjadřoval určité pochybnosti o jeho funkčnosti. (Darwin, 1868)

Pro svou teorii rekapitulace nalézá v Darwinovi podporu: „Darwin poukazuje na fundamentální význam embryologie ve spojení s jeho descendenční teorií: „Základní embryologická fakta (...) jsou vysvětlena pomocí principu variace u velkého množství potomků jednoho pradávného předka, protože se v ontogenezi neobjevují příliš brzy a dědí se v odpovídající fázi.“ ("Origin of Species" (6th edition), page 396.)) Potom poukazuje na pozoruhodnou podobnost embryí a larev blízce příbuzných živočichů, které v dospělé fázi patří velmi odlišným druhům a rodům, což může podle něj být vysvětleno pouze jejich společným evolučním původem.⁴⁵

Paleontologický pohled, zastupovaný **Henrym Osbornem** (1909), je v otázce síly přírodního výběru poměrně odtažitý, ale spíše se přiklání k názoru, že jsou to de Vriesovy mutace, nikoliv variace (fluktuace), co je v evoluci podstatné.

Obrana darwinismu

Darwinismus v této době nestál ani zdaleka osamocen uprostřed kompetujících teorií. Mnoho přírodovědců (dnes nazývaných ortodoxními darwinisty) v roce vystoupilo s jeho obhajobou. Sir Edward Bagnall Poulton mezi nimi zaujímal přední místo. *Původ druhů* v (Poulton, 1909) označuje jako knihu vyspělou a vyváženou a porovnává jej se „zbrklými a chaotickými námitkami a soupeřícími návrhy předloženými jeho [Darwinovými] kritiky“⁴⁶.

Poulton brání darwinismus proti ortogenetické teorii Nägeliho, proti koncentrovanému útoků výše zmíněného Mivarta, dále například zavrhuje (jako „divokou fantazii“) Beccariho teorii, která metaforizuje fyziologický a kulturní vývoj lidského jedince a přenáší určité jejich aspekty na evoluci organismů. Organismy zde od vzniku života procházejí obdobím mládí, kdy jsou tvárné, jejich vlastnosti se mohou rychle měnit – toto období nazývá „plasmatickou epochou“. Jak organismy postupně evolučně stárnou, některé z vlastností, které si v plasmatické epoše „vyzkoušely“, se stávají stálou součástí organismu a fixuje se biologický druh – stejně jako člověk, který si projde bouřlivým obdobím mládí, kdy zkouší různé náhledy na svět a i jeho svaly a kosti jsou tvárné, postupně svou identitu fixuje. (Beccari, 1904) Zde tedy ortodoxní darwinista Beccariho myšlenku odmítá, nicméně o sto let později uvidíme, že Jaroslav Flegr (1998) se ke stejným principům vrací s tím, že jeho teorie je „v určitém slova smyslu *návratem* (...) *k původní Darwinově teorii*“ (Flegr, 2009, p. 36) (kurzíva JR)

⁴⁵ „Darwin pointed out (...) the fundamental importance of embryology in connection with his theory of descent: "The leading facts in embryology (...) are explained on the principle of variations in the many descendants from some one ancient progenitor, having appeared at a not very early period of life, and having been inherited at a corresponding period.“ ("Origin of Species" (6th edition), page 396.)) He then shows that the striking resemblance of the embryos and larvae of closely related animals, which in the mature stage belong to widely different species and genera, can only be explained by their descent from a common progenitor.“ (Haeckel, 1909)

⁴⁶ „the rash and haphazard objections and rival suggestions advanced by his [Darwin's] critics.“ (Poulton, 1909)

Příčiny variability

Georg Klebs (1909) nalézá příčinu variability pouze ve vnějších podmínkách a cituje Darwina: „(...) variabilita jakéhokoliv druhu je přímo nebo nepřímo způsobena změněnými životními podmínkami. Anebo, z jiného úhlu pohledu, pokud by bylo možné vystavit všechny jedince daného druhu absolutně uniformním životním podmínkám po mnoho generací, neobjevila by se žádná variabilita.“⁴⁷

Změny druhů, ať už to znamená vznik nového znaku nebo přeměna druhu v jiný, jsou podle Klebse mechanickou záležitostí vnějších podmínek a pouze jich. „Z kauzálně mechanického hlediska není a priori myslitelné, aby se jeden druh proměnil v jiný, dokud se vnější podmínky drží neměnné.“⁴⁸

Podle de Vriese (1909) je situace složitější. Uvádí dvě příčiny variability – vnitřní a vnější. Vnitřní příčina je určena historicky, povahou daného organismu – a ukládá v sobě potenciál k variabilitě. Vnější příčiny jsou pak aktuální podmínky, ve kterých se organismus nachází – vliv prostředí a výživy – a ty určují, jaké konkrétní variace se manifestují.

Otázka po druhu

Co je to druh? I dnes existuje více konceptů, které nějakým způsobem vysvětlují podstatu druhu. Proto není žádným překvapením, že ani v raně post-darwinovské době neexistoval jednotný názor. Dokonce ani u Darwina nebylo jasné, jak k druhům přistupoval, interpretace se liší: Bateson čte v Darwinovi, že druhy v podstatě neexistují. (Bateson, 1909) Georg Klebs zase tvrdí, že pro Darwina byl druh jasně linnéovské povahy, což dává do kontrastu se soudobým vědeckým náhledem: „Co se týče otázky po druhu, dnešní věda se k ní staví jinak než Darwin. Pro něj variabilitu prezentovaly linnéovské druhy.“⁴⁹ Podle (Ereshefsky, 2009) je pro Darwina druh nedefinovatelný. Darwin seznává, že neexistuje hranice mezi druhy a varietami, že soudobá taxonomie je pragmatická záležitost a není pro něj přesvědčivé ani kritérium sterility či plodnost kříženců. Píše: „(...) lze tedy ukázat, že sterilita ani fertilita neposkytuje jasné hledisko pro rozlišení mezi druhy a varietami.“⁵⁰

⁴⁷ „(...) variability of every kind is directly or indirectly caused by changed conditions of life. Or, to put the case under another point of view, if it were possible to expose all the individuals of a species during many generations to absolutely uniform conditions of life, there would be no variability.“ ("The variation of Animals and Plants" (2nd edition), Vol. II. page 242.)“ (Klebs, 1909)

⁴⁸ „From a causal-mechanical point of view it is not a priori conceivable that one species can ever become changed into another so long as external conditions remain constant.“ (Klebs, 1909)

⁴⁹ „As regards the question, what is a species, science of to-day takes up a position different from that of Darwin. For him it was the Linnean species which illustrates variation“ (Klebs, 1909)

⁵⁰ „(...) it can thus be shown that neither sterility nor fertility affords a clear distinction between species and varieties“ (Darwin, 1859, p. 248)

Adaptace a ortogeneze

Ortogenetické teorie⁵¹ vyplňovaly nezanedbatelnou část přírodovědného diskurzu. Některé, jako třeba Nägeliho teorie založená na principu sebenaplňování⁵², Darwinovu selekční teorii nepotřebovaly vůbec. Jiné ortogenetické teorie (eimerovského typu, jak je Kellogg kategorizuje podle Theodora Eimera, jednoho z předních zastánců ortogeneze) naopak vysvětlují původ drobných počátečních kroků, které vedou k adaptacím. Ty darwinismus vysvětlit nedokázal (protože maličké počáteční kroky v tehdejší pojetí nemohly mít žádný selekční potenciál) a eimerovská ortogeneze zde slouží jako regulární vědecká teorie. (Kellogg, 1907) (Bowler, 1983) (Eigenmann, 1909)

Bateson, ačkoliv jinak ortodoxní darwinista, poněkud krypticky připouští, že „s experimentálním důkazem toho, že variace sestává především z vybalování a znovuzabalování původní komplexity si nemůžeme být tak jistí, jak bychom možná chtěli, že pořadí těchto událostí není predeterminováno“⁵³

Paleontolog Osborn narážel na problém selekční hodnoty malých počátečních kroků, nutných pro vznik adaptivních struktur. S ním se vyrovnával postulováním vnitřní síly organismů, která nejprve řídí „adaptivní radiaci“ a posléze linearizuje vývoj vzniknuvších druhů. (Osborn, 1909) (Bowler, 1983)

Problém altruismu

Darwin jakožto velmi pokorný vědec si byl vědom námitek, které by proti jeho teorii mohly být vzneseny, a k množství z nich se vyjadřuje již v *Původu druhů*. Jedním z problémů, se kterým se Darwin potýkal, byl fenomén altruismu, který pozoroval u hmyzu s reprodukčně specializovanými kastami, z nichž některé kasty byly složeny ze sterilních jedinců. Příslušníci těchto kast se často projevovali obětavě, až na úroveň sebeobětování ve prospěch jedinců schopných rozmnožení. Jelikož nositelé altruistických znaků se ale sami nerozmnožují, měl by altruismus časem z populace vymizet – to se ovšem neděje. (Darwin, 1859) Jakkoliv se Darwin snažil udržet svou teorii jednoúrovňovou (Gould, 2002), zde takové řešení nenalezl a tvrdí, že „přírodní výběr lze aplikovat na skupinu⁵⁴ stejně jako na jednotlivce, čímž se dostaneme ke kýženému cíli.“⁵⁵

⁵¹ Tedy takové, které se snaží dokázat, že variace a adaptace nejsou náhodné či závislé na prostředí, nýbrž predeterminované. (Kellogg, 1907)

⁵² Orig. „Vervollkommungsprinzip“, Kellogg překládá jako „principle of progressive development“

⁵³ „with the experimental proof that variation consists largely in the unpacking and repacking of an original complexity, it is not so certain as we might like to think that the order of these events is not pre-determined“ (Bateson, 1909)

⁵⁴ Darwin zde neuvažuje ledajakou skupinu, ale pouze takovou, v níž jsou jedinci vzájemně pokrevně spřízněni (orig. „kin“). (Dugatkin, 2007)

⁵⁵ „selection may be applied to the family, as well as the individual and may thus gain the desired end“ (Darwin, 1859, p. 238)

Výhledy

Ačkoliv Bateson píše, že „evoluční ortodoxie se vyvinula příliš rychle, a (...) velkou část bude třeba odstranit“⁵⁶, rok 1909 byl plný krásných vědeckých disputací nad mnoha velmi různorodými teoriemi. Není proto divu, že následně dodává: „zůstává nám nicméně uspokojení z naděje na dosažení jistoty v otázkách fyziologie dědičnosti a variability - díky experimentálním metodám, do kterých nás zasvětil Mendel – na jejichž podloží bude možné vybudovat pevnější struktury.“⁵⁷

Budoucnost hlavního proudu evoluční biologie je v této době skutečně v nových experimentálních metodách, které postupně povedou k takzvané moderní syntéze – zrodu matematických modelů genetiky postavené na Darwinově populačním myšlení. (Mayr, 2004)

⁵⁶ „evolutionary orthodoxy developed too fast, and (...) a great deal has got to come down“ (Bateson, 1909)

⁵⁷ „but this satisfaction at least remains, that in the experimental methods which Mendel inaugurated, we have means of reaching certainty in regard to the physiology of Heredity and Variation upon which a more lasting structure may be built.“ (Poulton, 1909)

Úvod k druhé části: Nová syntéza a stále silnější idolizace Charlese Darwina

Biologie ve třicátých a čtyřicátých letech dvacátého století prošla revizí, v níž se po období, které Huxley označil jako soumrak darwinismu, vrátily Darwinovy myšlenky na scénu ve spojení s novým matematickým aparátem populační genetiky Wrighta, Fishera a Haldanea, který stavěl na Mendelově vysvětlení mechanismu dědičnosti.⁵⁸ O přírodním výběru jako mechanismu evoluce pro tuto chvíli spory vymizely a začal být brán jako fakt. S utišením situace a dosažením aspoň základního konsenzu byl uvolněn prostor pro vznik první instituce pro zkoumání evoluce⁵⁹ a pro vznik samostatné vědecké disciplíny – evoluční biologie. (Smocovitis, 1999)

Zvláštností nového oboru byl silný pocit příslušnosti k Darwinovi, jak píše Smocovitis (Smocovitis, 1999): „Velká část toho, co znamenalo být evolučním biologem dvacátého století, závisela na identifikaci s narativem Darwinova života a díla.“⁶⁰ Darwinovské slavnosti se pak staly svého druhu zvláštními rituály, které neplnily úlohu pouze vědecké konference, případně připomínky nedávno zesnulého – většinou tehdejších účastníků osobně známého – jako v roce 1909. Z pocitu příslušnosti pak v osmdesátých letech vykrytalizovavší obrovský objem darwinovské literatury Timothy Lenoir nazval ‚darwinovským průmyslem‘.⁶¹ (Lenoir, 1987)

Velmi jednoznačnou ukázkou toho, jakou roli začal Darwin pro biology (ale i další veřejnost) hrát jako historická osobnost, je grandiózní muzikál *Time will tell*, který nechal organizační tým chicagského sjezdu na zakázku zkomponovat a který vypráví o Darwinově životě⁶². Jinou ukázkou může být údajný náboženský zážitek, který na tomtéž sjezdu znemožnil Edgaru Andersonovi⁶³ přednést svůj příspěvek potom, co vystoupil k řečnickému pultu. Smocovitis (Smocovitis, 1999) k tomu dokonce říká, že tato slavnost neměla mnoho co do činění s historickou postavou Darwina nebo rozvojem jeho díla – namísto toho se ukázala jako projev poválečné americké kultury a jejího pojetí evoluční biologie jako vědy, která má potenciál měnit budoucnost ‚moderního člověka‘.⁶⁴

⁵⁸ Mendelovu práci (Mendel, 1866), nejprve nepříliš známou a s dědičností nespojovanou, v roce 1900 současně svými experimenty nevědomky duplikovali Hugo de Vries a Carl Correns. Oba přiznali Mendelovi prvenství. (Bowler, 1983)

⁵⁹ SSE – Society for the Study of Evolution

⁶⁰ „But so much of what it meant to be a twentieth-century evolutionary biologist hinged on identification with the narrative of Darwin's life and work.“ (Smocovitis, 1999, p. 279)

⁶¹ orig. ‚Darwin industry‘, současný stav viz (Wyhe, 2009)

⁶² Více o fenoménu komponované hudby na oslavu Charlese Darwina viz (Smocovitis, 2009)

⁶³ Edgar Anderson, botanik a evoluční biolog při botanické zahradě v Missouri. „With all the sanctification of Darwin and evolution through ritual acts and soaring music in a sacred setting, it was small wonder that Edgar Anderson returned from the convocation feeling that he had a "religious experience“.“ (Smocovitis, 1999, p. 305)

⁶⁴ „This celebration, for example, had little to do with the historical Darwin or the development of his work; instead it revealed much about postwar American culture and its embrace of a new synthetic science of evolutionary biology, a science that could potentially redirect the future of 'modern man.“ (Smocovitis, 1999, p. 323)

Nová syntéza proběhla podle Goulda (Gould, 2002) ve dvou fázích:

První fází bylo spojení Mendelových myšlenek (které byly po svém uvedení v roce 1900 původně použity jako základ *protidarwinistické* genetiky) s Darwinovými – tedy výše zmíněný základní konsenzus. Tuto fází označuje Gould podle Provinea (Provinea, 1986) jako *omezující*. Omezení spočívalo ve vypořádání se s ortogenetickou a saltační teorií (tedy s těmi tezemi, které byly v roce 1909 v pozadí největších rozepří a jsou popsány Kelloggem (Kellogg, 1907) jako dvě ze tří nejvlivnějších alternativ darwinismu⁶⁵) z myšlenkového pole evoluční biologie. Původní syntetický záměr Haldanea, Wrighta a Fishera⁶⁶ byl nicméně velmi tolerantní k neadaptivním jevům (tedy jevům neřízeným přírodním výběrem) a k pravidelnostem a uspořádanostem v přírodě. (Gould, 2002) Haldane ve své *The Causes of Evolution* nechává určitý - byť malý - prostor jak pro ortogenezi, tak pro saltacionismus. Sewall Wright zavádí *drift*, neadaptivní mechanismus evoluce⁶⁷.

Druhou fází, *utvrzující*, popisuje Gould jako „připojení tradičních biologických disciplín k ústřední teorii, vytvořené během první fáze“⁶⁸ s podstatnou výhradou, že postupně se původně pluralitní evoluční biologie⁶⁹ začala omezovat na jednoduše pochopitelný princip přírodního výběru až do prakticky weismannovské „all-sufficiency“. Přesvědčení o nalezení jednoduché odpovědi na otázku po základním mechanismu evoluce dostalo evoluční biologii na konferencích roku 1959 do stavu téměř dogmatického. Nová syntetická teorie byla nazvána neodarwinistickou.⁷⁰

V diskuzním pořadu na CBS Chicago předcházejícím chicagské konferenci vystoupili jako hosté Irva Kupcineta Sir Julian Huxley, Sir Charles Darwin (vnuk Charlese Darwina) a Sol Tax (antropolog a hlavní organizátor Chicagské konference). Huxley se zde vyjádřil o stavu evoluční biologie v podobném duchu, jako se vyjadřovali fyzici před objevem kvantové úrovně hmoty: „Není již potřeba se zabývat problémy s ustavováním faktu evoluce a víme, že přírodní výběr je hlavní faktor, který zapříčiňuje evoluční změny. Předměty našeho zájmu jsou v současné době detailní rozbor způsobů, jakými přírodní výběr pracuje, definování toho, co míníme 'zvyšováním uspořádanosti'⁷¹, vystopování obecných trendů, které se během evoluce objevují, a podobně.“⁷² To znamená, že už

⁶⁵ Jako třetí alternativu Kellogg uvádí lamarckismus

⁶⁶ Haldane, Wright a Fisher jsou uváděni coby tři ústřední protagonisté nové syntézy.

⁶⁷ Wright společně s driftem zavádí metaforu *adaptivní krajiny* („*zdatnostního povrchu*“ – *fitness surface*).

⁶⁸ „linking of traditional sub disciplines in biology to the core theory forged during the first phase“ (Gould, 2002, p. 504)

⁶⁹ Pluralitní ve smyslu evolučních mechanismů – zejména šlo o otázku signifikance náhodných jevů proti signifikanci selekce (Gould, 2002)

⁷⁰ To je poněkud nešťastné, uvážíme-li dříve zmíněný teoretický rámec Augusta Weismanna, který byl nazýván taktéž neodarwinismem, jakkoliv proti tomuto označení mnozí vědci vznášeli námitky (viz výše Haeckel).

⁷¹ Zvyšování uspořádanosti je – kromě prezentace novinek a vytváření diverzity – podle Huxleyho jedním z produktů evoluce. (Tax, 1960)

⁷² "We are no longer having to bother about establishing the fact of evolution, and we know that natural selection is the major factor causing evolutionary change. Our problems now concern working out in detail how natural selection operates, defining what we mean by 'increase of organization,' tracing the general trends that appear in the course of evolution, and so on." (Darwin, et al., 1960, p. 45)

v podstatě stačí pouze zaplnit prázdná místa v daném (a s jistotou správném) rámci, jak interpretuje Gould. (Gould, 2002)

Rok 1959: 100 let po vydání *Origin of species*

Úloha historie v biologii

„Napříč *Původem druhů* je dosti zřejmé, že [Darwin] konečně zavedl do biologie osvícené rozlišení, které se už dříve objevilo v geologii a kosmogonii a částečně také v sociologii (...) Uvědomil si, že uspořádání organických soustav má původ v posloupnostech historických událostí, které nenásledují žádný vnitřní vzorec, nýbrž jsou vytvářeny procesy inherentními povaze kosmu.“⁷³, píše Simpson. V roce 1958 poprvé Mayr a Pittendrigh rozlišují v biologii dva přístupy, zavedené takřka bez povšimnutí právě Darwinem. Rozlišují biologické fenomény na fyziologické (funkční; imanentní) a evoluční (historické). Historizace biologických věd je krokem, na jehož důležitost se v následujících letech budou silně měnit názory – zejména v druhé polovině dvacátého století se vzmachem molekulární biologie. (Mayr, 1958) (Pittendrigh, 1958)

Velmi důležitý poznatek, který vyplývá z historického pohledu je, jak dále píše Simpson, že „poznání veškerých událostí v historii života je v principu nemožné.“⁷⁴ Vzápětí však projevuje svůj pozitivistický postoj: „To naštěstí neznamená, že nemůžeme doufat, alespoň principiálně, ve vypracování kompletní sady zobecnění či „přírodních zákonů“, týkajících se takových událostí.“⁷⁵

Gradualismus x paleontologický záznam

Stále větší a větší množství paleontologických objevů tvrdě pokoušelo Darwinovu gradualistickou hypotézu – tedy hypotézu drobných kroků od jednoho druhu ke druhému – neboť fosilní záznam sestával ze zástupců dobře morfologicky odlišených druhů a žádných mezikroků. Podle Simpsona ale „náhlé objevení se vyšších kategorií je téměř s jistotou ovlivněno skutečnými evolučními jevy. To ale nevylučuje možnost, že tyto kategorie mají původ v postupných změnách, i přesto, že některé jejich fáze postupovaly extrémní rychlostí. Mezery [ve fosilním záznamu] by pak ve skutečnosti nereprezentovaly evoluční jev (“saltace”, “typostrofismus”, “magnimutace” atd.), ale pouze vzorkovací efekt“⁷⁶ „⁷⁷

⁷³ „it is quite clear throughout the *Origin of Species* that he [Darwin] had at last brought into biology the enlightening distinction previously achieved by geology and cosmogony and also by sociology (...) He saw that the configuration of organic systems results from and is explained by sequences of historical events, which follow no inherent pattern but are produced by processes that are inherent in the nature of the cosmos.“ (Simpson, 1960, p. 119)

⁷⁴ „complete knowledge of the individual events in the history of life is absolutely unobtainable, even in principle.“ (Simpson, 1960, p. 121)

⁷⁵ „Fortunately, this does not mean, at least in principle, that we cannot hope to attain an essentially complete set of generalizations about such events or an essentially complete formulation of the immanent “laws of nature” involved.“ (Simpson, 1960, p. 121)

⁷⁶ „sampling effect“ – ztráta kvality původní informace následkem výběru pouze její části; zde ve smyslu nemožnosti dosažení kompletního paleontologického záznamu, například kvůli organismům bez fosilizovatelných částí

⁷⁷ „the sudden appearance of higher categories is almost certainly influenced by a real evolutionary phenomenon. But this does not exclude the possibility that the origins of those categories were by graded transition, even though some phases occurred at unusually rapid rates. The gaps [in fossil record], then, would not, as such, truly

Mayr (1960) však plně podporuje Darwinovo přesvědčení o nepřítomnosti velkých skoků v přírodě. Ukazuje, že „většina mutací má drobný, pokud vůbec viditelný, účinek na fenotyp“⁷⁸ a že „silnější mutace jsou obvykle disruptivní a způsobují disharmonii fenotypu, jak správně předpokládal Darwin, a selekce tedy bude působit proti nim.“⁷⁹

Příčiny variability

Snahy o nalezení univerzálních principů, které v případě selekce vedly k jejímu povýšení na jediný mechanismus fixace znaků, vedly u problému variability k zanedbání příčin jiných, než genetických. Nadšení z genetiky, v níž kvantitativní poznání rostlo rychlým tempem, pohltilo Darwinovy externí příčiny variability. Z philadelphské konference byly publikovány dva články zabývající se variabilitou, Sterna a Dobzhanského (který je dokonce nazván tak obecně, jak to jen jde – *Variation and Evolution*), a v žádném není ani stopy po hledání příčin v prostředí obklopujícím organismus. Veškerá variabilita je interního původu. (Dobzhansky, 1959) (Stern, 1959)

Ačkoliv Dobzhanského příspěvek *Evolution and Environment* z chicagského sborníku se zabývá úlohou vnějšího prostředí v evoluci, s Darwinovými názory na zdroje variability se vyrovnává snadno: „Mutace je tím zdrojem dědičných variací, který se Darwin marně snažil odhalit.“⁸⁰ a dává tak definitivně najevo, že vnější prostředí pro něj (a pro populační genetiky) není agentem produkce evolučních změn, ale pouze činitelem přírodního výběru. „Vnější prostředí tedy podněcuje, podmiňuje a ohraničuje evoluční změny; ale nerozhoduje přesně o tom, k jakým změnám, a zda vůbec, dojde.“⁸¹

Vliv prostředí a bean-bag genetics neboli genocentrická evoluce

Nadšení z objevu mendelovské a později molekulární genetiky vedlo k zanedbání závažnosti vlivu prostředí a selekčního významu fenotypu. (West-Eberhard, 2009) Mayr píše, že evoluční syntéza se zabývala prakticky jen „kuličkovou genetikou“⁸², která pracuje s přírodním výběrem tak, jako by zvláště působil na jednotlivé geny a individuální vývojovou biologii a ekologii ponechávala stranou. (Mayr, 1959)

Adaptace - neolamarckismus

Simpson v (Roe & Simpson, 1958) připomíná, že mechanismus adaptace je stále primárním problémem evoluční biologie, což se na chicagské konferenci potvrzuje. Ačkoliv v jiných otázkách byli účastníci konference až překvapivě zajedno, zde se objevují ne tak docela koherentní postoje.

represent an evolutionary phenomenon ("saltation," "typostrophism," "magnimutation," etc.) but only a sampling effect." (Simpson, 1960, p. 149)

⁷⁸ „most mutations appear to have only a slight, if not an invisible, effect on the phenotype“ (Mayr, 1960, p. 355)

⁷⁹ „more penetrant mutations are usually disruptive and produce disharmonious phenotypes, as correctly implied by Darwin, and will therefore be selected against.“ (Mayr, 1960, p. 355)

⁸⁰ „Mutation is the source of heritable variation which Darwin vainly tried to uncover.“ (Dobzhansky, 1960, p. 409)

⁸¹ The environment thus instigates, foments, conditions, and circumscribes evolutionary changes; but it does not decide exactly which changes, if any, will occur. (Dobzhansky, 1960, p. 408)

⁸² Orig. „beanbag genetics“, Mayrův pejorativní termín, který reflektuje rozšířené nahlížení genetiků na populace jako na pytlíky s mnoha různobarevnými kuličkami, reprezentujícími znaky (Mayr, 1959)

C. H. Waddington, přesvědčený neolamarckista, představuje své experimenty na octomilkách a připomíná výzkum motýla *Biston betularia*⁸³ (Heslop-Harrison, 1920). Na těchto příkladech pak ukazuje způsoby, jakým je možné v souladu s genetickým paradigmatem dosáhnout dědičnosti získaných znaků, respektive indukovat v organismech adaptace.

Ernst Mayr naproti tomu lamarckismus ve svém textu o evolučních novinkách (Mayr, 1960) ostře odsuzuje. Upozorňuje na existenci adaptací na molekulární úrovni, které nemají za následek žádnou novou strukturu a mohou být důsledkem mutací i jen jednoho genu.

Vnímání druhu v čase nové syntézy

V otázce druhu se taxonomové řídili pravidly morfologických odlišností, geografického výskytu a sterility a fertility kříženců⁸⁴ (Dobzhansky, 1937) ještě dlouho potom, co Darwin upozornil na nedostatky takového přístupu. (Darwin, 1859) Julian Huxley v souhlasu s Darwinem a Dobzhanským připomíná, že to, co v dané chvíli vnímáme jako druhy, jsou „fáze v procesu evoluční diverzifikace“⁸⁵

Mayr (1942) se zastává „biologického“ konceptu, založeného na mezidruhovém křížení. (Richards, 2010) Mayrův pohled kritizuje Simpson, který jej nazývá synchronním „genetickým konceptem“ a proti němu vyzdvihuje diachronní „evoluční koncept“, který formuluje jako „linii (sekvenci populací se společnými předky), která se vyvíjí odděleně od ostatních a se svou vlastní jednotnou evoluční rolí a tendencemi“⁸⁶ Dobzhansky navíc varuje, že u nepohlavně se rozmnožujících organismů nemá (biologický) koncept druhu žádný smysl. (Dobzhansky, 1937)

Altruismus

Skupinovou selekci, kterou Darwin nabídl na vysvětlení altruistických jevů u hmyzu, nějakým způsobem rozpracovávali Fisher, Haldane i Wright. Jejich pojetí (zejména Fisherův „fundamentální teorém přírodního výběru“ (Fisher, 1930)) spojilo problém altruismu s problémem základní jednotky selekce a naznačilo cestu k genocentrickému evolučnímu názoru, po které později kráčeli Colin Pittendrigh a William Hamilton (a mnozí další, viz dále). (Dugatkin, 2007)

Výhledy

Už při přípravách chicagského sjezdu (které trvaly téměř deset let!) se ukázalo, že biologie ani po moderní syntéze není jednotná, a naopak se znovu rozdvouje. Smocovitis si všimá námitek Alfreda Emersona, jednoho z členů organizačního týmu, k výběru témat panelových diskuzí. „Emersonův návrh na vyřazení témat týkajících se vývoje (tj. embryologie), na snížení důrazu na biochemii a na otázky po vzniku života, a místo toho na soustředění se na evoluční biologii šel v podstatě ruku v ruce

⁸³ Jedná se o známý a hojně diskutovaný případ adaptace zbarvení motýla na měnící se industriální prostředí.

⁸⁴ Rigiditu taxonomů, tedy že v praxi se stále řídí esencialistickým přístupem k druhům, kritizuje Mayr (1942).

⁸⁵ „stages in a process of evolutionary diversification“ (Huxley, 1940, p. 17)

⁸⁶ „lineage (an ancestral-descendant sequence of populations) evolving separately from others and with its own unitary evolutionary role and tendencies“ (Simpson, 1961, p. 153)

s propastí, která se v druhé polovině padesátých let rozevírala mezi novými, redukcionistickými, molekulárně biologickými vědami a biochemií a novou kategorií „organismální biologie“.⁸⁷

Třetí část

Úvod k třetí části: Diverzifikace evoluční biologie

Oslavy Darwinových dvoustých narozenin byly až podivně roztržštěné.⁸⁸ Obrovské množství univerzit, muzeí a dalších vědeckých institucí po celém světě pořádalo své vlastní události s bohatým doprovodným programem, kde vlastní vědecká diskuze byla spíše potlačena. Z většiny setkání neexistují žádné záznamy, z několika pouze videozáznamy a sborníky z naprostého minima. Podstatným zdrojem informací tedy jsou speciální jubilejní vydání vědeckých časopisů (které často obsahují obsáhlejší přehledové články o stavu jednotlivých disciplín evoluční biologie) a produkty výše zmíněného ‚darwinovského průmyslu‘.

2009: Současná situace

Koncepce druhu; na koho nebo na co působí přírodní výběr?

Do evoluční biologie v současné době vstupuje velmi široké pole biologických disciplín, což mimo jiné znemožňuje dosažení univerzálních konsenzů v tak základní otázce, jako je definice druhu. Mayden (1997) uvádí plných 22 používaných konceptů druhu, jejichž počet se dále zvyšuje. Zdaleka ne všechny jsou však diachronní koncepty – naopak lze vyzorovat časté snahy o pojetí ve své podstatě esencialistické a tedy stále⁸⁹, či jinak synchronní⁹⁰, což je pro praxi určitých oborů často výhodnější.

Je vůbec definice druhu pro dnešní evoluční myšlení podstatná? Pro Darwina to vlastně úplně klíčová kategorie nebyla⁹¹ (jak je zmíněno výše), protože bázi jeho teorie je selekce na úrovni jedince. Názory na úroveň, na kterou přírodní výběr působí – tedy o povaze *selekční jednotky*⁹² - se do

⁸⁷ „Emerson's suggestion to exclude those topics bearing on development (i.e., embryology), to reduce the emphasis on biochemistry and questions into the origin of life, and to focus instead on evolutionary biology was in fact consistent with the larger rift that was widening in the late 1950s between the newer reductionistic sciences of molecular biology and biochemistry and the new category of "organismic biology“.“ (Smocovitis, 1999, p. 296)

⁸⁸ Koonin píše: „The hallmark of the Darwinian discourse of 2009 is the plurality of evolutionary processes and patterns.“ (Koonin, 2009, p. Abstract)

⁸⁹ např. taxonomic či polythetic species concept

⁹⁰ např. recognition, phenetic či non-dimensional species concept

⁹¹ Nenechme se zmást názvem jeho hlavního díla – zamýšlený název byl „An Abstract of an Essay on the Origin of Species and Varieties Through Natural Selection“ (kurzíva JR), pozměněný z marketingových důvodů vydavatelem Johnem Murrayem (Freeman, 1977). Mayr k tomu dodává: „Darwin's book was misnamed, because it is a book on evolutionary changes in general and the factors that control them (selection, and so forth), but not a treatise on the origin of species.“ (Mayr, 1942, p. 147)

⁹² „Selection unit“. Ernst Mayr navrhuje termín „selekton“ (Mayr, 1997) pro jakoukoliv diskretní entitu poplatnou přírodnímu výběru.

dnešního dne značně různí. Tato otázka se nejčastěji vynořovala v souvislosti se snahami o vysvětlení altruistického chování, ale i dalších jevů. (Lewontin, 1970)

V roce 1963 Hamilton vystoupil s třístránkovým článkem „The Evolution of Altruistic Behavior“ (Hamilton, 1963), který poprvé výrazně zaznamenal možnost posunu selekční úrovně směrem *dolů*, pod úroveň jedince: „konečným kritériem, které určuje jestli se [gen] G bude rozšiřovat, není výhodnost jeho funkce pro nositele, ale výhodnost pro gen G.“⁹³ Na tomto základě (rozšířeném Williamsem (1966)) později Dawkins (1976) vybuodoval velice úspěšnou (a tedy i hojně kritizovanou) *informační* teorii sobeckého genu.

Dawkins zde předpokládá, že základní selekční jednotkou a tedy i základní funkční úrovní biologické evoluce je gen, nikoliv individuum či fenotyp. Jedinci jsou „vehikly“ genů - „replikátorů“, které je používají pro svou reprodukci. Pro Dawkinse již není podstatný historický vývoj biologických (tedy materiálních) entit a jejich přizpůsobování prostředí - evoluční úspěch totiž odráží počet kopií daného genu, respektive kopií informace, kterou gen reprezentuje. Gen by měl být základní jednotkou, protože informace každým genem reprezentovaná je unikátní a neměnná⁹⁴ a tudíž konečným příjemcem evolučních výhod. (Dawkins, 1976)

Komárek (2008) k úspěšnosti teorie (a to nejen v biologii) poznamenává souvislost s ve společnosti nastávajícím „informačním věkem“. Hamiltonův, Williamsův a Dawkinsův pohled na evoluci je nazýván genocentrickým, v současné době jsou jeho velkými propagátory Daniel Dennett či Helena Cronin, zarputilým odpůrcem zejména S. J. Gould. (Gould, 2002) (Sterelny, 2007)

Víceúrovňová selekce

Richard Lewontin v roce 1970 navrhl abstraktní definici přírodního výběru. (Lewontin, 1970) Z ní pak vychází komplexnější teorie víceúrovňové selekce⁹⁵. David Sloan Wilson a Edward Osborne Wilson (2008) uvádějí představu selekční hierarchie jako matrjošek, kde „na každé úrovni v hierarchii přírodní výběr zvýhodňuje jinou sadu adaptací. (...) Hierarchii můžeme rozšířit směrem dolů a pak studovat selekci mezi geny jednoho organismu, nebo nahoru a studovat selekci mezi entitami vyšší úrovně. Obecné pravidlo zní: Adaptace na úrovni X vyžaduje odpovídající selekční proces na úrovni X a její význam bývá umenšován selekcí na nižších úrovních.“⁹⁶ Pluralistický náhled, který otevřel dveře teorii víceúrovňové selekce, vyplynul z debat v osmdesátých a devadesátých letech, v nichž se

⁹³ „the ultimate criterion which determines whether [gene] G will spread is not whether the behavior is to the benefit of the behavior but whether it is to the benefit of the gene G“ (Hamilton, 1963, p. 354)

⁹⁴ Ve skutečnosti jsou geny samozřejmě proměnlivé, Dawkins ale předpokládá, že změní-li se gen, není již pokládán za tentýž – proto také teorie sobeckého genu mluví o „replikátorech“. (Dawkins, 1976)

⁹⁵ orig. „multilevel selection“

⁹⁶ „at each level in the hierarchy natural selection favors a different set of adaptations. (...) We can extend the hierarchy downward to study selection between genes within a single organism, or upward to study selection between even higher-level entities. The general rule is: Adaptation at level X requires a corresponding process of selection at level X and tends to be undermined by selection at lower levels.“ (Wilson & Wilson, 2008, pp. 380-381)

porovnávaly jednotlivé úrovně (nejprve genová selekce proti ortodoxní organismální, později selekce individuí proti selekci skupin). (Okasha, 2006)

Kladistika (fylogenetická systematika)

Konceptuálně složitý problém přirozené systematizace druhů a vyšších skupin, jehož řešení zahájil Darwin svým náčrtkem „stromu života“ (Obrázek 1), je v současné době předmětem kladistiky (neboli fylogenetické systematiky). Ta se jako obor etablovala v šedesátých letech díky práci Williho Henniga (Hennig, 1966), navazujíc na předchozí taxonomické špičky Haeckela, Agassize a Naefa (Williams & Ebach, 2009).

Recentní kritiky kladistiky přiznávají oboru jistou míru úspěchu, ovšem pouze jako jedné z metod analýzy fylogeneze, nikoliv jako metodě definitivní. (Mayr & Bock, 2002) Knox (1998) připomíná Darwinovo stanovisko ohledně taxonomie: „Darwin, Simpson, i další tvrdili, (...) že klasifikace organismů nemůže být založena čistě na znalosti genealogie. Klasifikace i genealogie mohou být vyjádřeny pomocí hierarchických modelů, a tyto modely spolu souvisí, ale strukturně jsou odlišné. Možná se systematici potřebují nejprve pokusit o sjednocení modelů, než si uvědomí, že tyto hierarchie nelze redukovat na jediný, jednoduchý model.“⁹⁷ Neochota ponechat kladistiku jako jedinou na taxonomickém piedestalu pramení z uvědomění, že linnéovská/darwinovská taxonomie je ke kladistice komplementární a že taxonomie slouží i k praktickým účelům. (Knox, 1998) Kladistika se v množství případů nemůže chlubit velkou přehledností svých výsledků.

Altruismus, teorie her

Darwinovo řešení problému altruistického chování pomocí principu skupinové selekce položilo základ nejen pro výše zmíněná zkoumání úrovní selekce, ale především po období moderní syntézy pro nové matematické modely altruismu. W. D. Hamilton (1963) (1964) navázal na otce moderní syntézy (kteří podle (Dugatkin, 2007) již stáli na prahu formulace matematického modelu) a uveřejnil rovnici, která později vešla ve známost jako Hamiltonovo pravidlo.⁹⁸ Hamiltonovu práci, navazujíc na fundamentální Fisherův teorém, doplnil George Price (1970) na statistický (kovarianční) model. Vznikla tak Priceova rovnice, která matematicky popisuje evoluci a přírodní výběr a může být použita například pro modelování evoluce altruismu.

George Robert Price společně s Johnem Maynardem Smithem (Smith & Price, 1973) následně zavedli do evoluční biologie koncept evolučně stabilních strategií, vycházejících z teorie her.

⁹⁷ „Darwin, Simpson, and others stated, (...) that classification cannot be based solely on a knowledge of genealogy. Both classification and genealogy can be represented using hierarchical models, and the models are interrelated, but the models are structurally different, and therefore not the same. Perhaps systematists needed to try to force the merger before they could accept that these hierarchies cannot be reduced to a single, simple model.“ (Knox, 1998, pp. 44-45)

⁹⁸ Dugatkin zde uvádí zajímavý postřeh: „Hamilton’s model filled a psychological void for those studying evolution and behavior. Up until 1963, evolutionary biologists who focused on behavior suffered from what one might call “physics envy,” in that they saw mathematical equations not only as tools that promote hypothesis generation and hypothesis testing, but also as objects that garner respect from other scientists.“ (Dugatkin, 2007, p. 1378)

Síla přírodního výběru, adaptace

V roce 1968 uvedl Motoo Kimura takzvanou neutrální teorii molekulární evoluce (Kimura, 1968), v níž navrhuje myšlenku, že na molekulární úrovni je naprostá většina změn v genomech pro přírodní výběr neutrální a proto je evoluce z velké části poháněna náhodnými procesy genetického driftu. Význam adaptivní evoluce tím posunul na druhé místo. Ačkoliv teorie neutrální evoluce byla od té doby mnohokrát kritizována (viz zejména (Fay, 2011)), stala se integrální součástí molekulárně biologického přístupu k evoluci (Crow, 1996).

Zpět k Darwinovu pluralistickému přístupu se v záležitosti adaptací vrací Lewontin a Gould (1979). Odhalují současný panadapcionistický přístup (jakkoliv krytý vedlejšími neadaptivními principy), založený na Weismannových a Wallacových postojích. Odmítají přístup, který vysvětluje vznik každé adaptace nezávisle na ostatních. Proti němu staví princip evolučních omezení⁹⁹, především vývojových, které mohou být při ustanovených tělesných plánech nejsilnějším principem, který určuje cestu evolučním změnám. Odkazují zde na Darwinovy „růstové korelace“¹⁰⁰, které Darwin popisuje takto: „Jakákoliv změna v embryu nebo larvě téměř s jistotou vyvolá změny v dospělém živočichu. (...) selekce, a tedy umocňování, jakékoliv znaku (...) téměř s jistotou (...) změni i další části struktury“¹⁰¹. V průběhu evoluce takto pak vznikají *spandrelly*, tedy neadaptivní struktury mající původ ve změnách tělesných plánů poplatných evolučním omezením.

Evo-devo: evolučně-vývojová biologie

Porozumění mezi dvěma již dlouho pevně zakořeněnými obory nastalo coby důsledek přesvědčení biologů, že ani genetické mechanismy, na které působí selekce, nejsou jedinou příčinou evolučních změn. Evo-devo znamená, že „zatímco přírodní výběr zůstává primárním vysvětlení adaptivní evoluce, jeho funkci doplňují mechanismy, které vyvolávají otázky původně ležící ve středu konkurečního vývojového modelu. Někteří biologové také získali podezření, že starobylá evoluční vylepšení, která stála u zrodu tělních plánů hlavních živočišných linií nevznikala pomocí akumulace malých adaptivních změn, ale pomocí rozsáhlejší transformace vývojových drah.“¹⁰²

Teorie přerušovaných rovnováh - návrat saltacionismu?

Dlouhotrvající přesvědčení mnoha paleontologů o existenci náhlých změn v podstatě druhů, pramenící ze zkušenosti s fosilním záznamem organismů, bylo po nějaký čas zastíněno úspěchem genetiky. V roce 1972 ale Eldredge a Gould, oba paleontologové, vystupují s článkem (Eldredge &

⁹⁹ Orig. „constraints“

¹⁰⁰ Orig. „growth correlation“

¹⁰¹ „Any change in the embryo or larva will almost certainly entail changes in the mature animal. (...) selecting, and thus augmenting, any peculiarity, (...) will almost certainly (...) modify other parts of the structure“ (Darwin, 1859, pp. 11-12) Darwin dokládá příkladem takřka invariantní hluchoty modrookých koček.

¹⁰² „while natural selection remains as the prime explanation of adaptive evolution, it is being supplemented by mechanisms that seem to raise issues that were once central to the rival developmental model. Some biologists also suspect that the ancient evolutionary developments that founded the body-plans of the main animal groups were driven, not by the accumulation of small adaptive changes, but by more rapid transformations of developmental pathways.“ (Bowler, 2009)

Gould, 1972), v němž velmi úspěšně uvádějí syntézu problému diskretnosti paleontologických nálezů s převládající teorií graduální evoluce pod názvem *teorie přerušovaných rovnováh*.¹⁰³

Eldredge a Gould tvrdí, že druhy jsou po většinu doby existence v evoluční stázi, velmi zřídka střídané rychlou kladogenezí (rozdělením druhu na dva dceřiné).

Teorie přerušovaných rovnováh tedy není skutečnou saltacionistickou teorií. Günter Theissen ve svém podrobném přehledu (Theissen, 2009) nicméně vidí obnovený saltacionismus v teoriích evolučně vývojové biologie, konkrétně v případech, kdy změna malého počtu genů vyvolá velké změny ve fenotypu, ba dokonce vznik nových struktur.

Koonin (2009) uvádí post-genomický pohled na evoluci, v níž je místo pro diskretní změny. „Ani duplikace a horizontální genový transfer jednotlivých genů nejsou „nekonečně malé“ změny v genomu, nemluvě o delecích či inzercích větších oblastí, genomových přeuspořádáních, duplikacích celých genomů a, samozřejmě, endosymbióze. Evoluční (nebo přímo revoluční) skoky jsou možné, obzvláště u populací ve fázi bottlenecku, a jsou zásadní pro větší evoluční přeměny.“¹⁰⁴

Nové evoluční teorie – další syntéza na obzoru?

Jaroslav Flegr (1998) upozorňuje na zásadní problém Darwinovy teorie, a sice její uplatnitelnost pouze u nepohlavně se rozmnožujících organismů. Proto jsou sexuální druhy po většinu své existence v evoluční stázi, tedy nikoli pod vlivem adaptivních evolučních mechanismů. Adaptivní struktury se mohou objevit pomocí akumulace mutací pouze za specifických podmínek, konkrétně u geneticky uniformních populací. Malé populace mohou vzniknout odštěpením z velkých díky geografickým překážkám nebo kvůli drastické redukci velké populace, následně se geneticky homogenizují následkem inbreedingu a genetického driftu. V tomto stádiu „evoluční plasticity“ se plně uplatňuje (neo)darwinistický evoluční model.

Rose a Oakley mluví o probíhající postmoderní syntéze evolučního myšlení, která nastává s postupným odmítáním panadaptacionismu nové syntézy a především s přijímáním plurality přístupů v kombinaci genomiky, bioinformatiky, evoluční genetiky a evolučně-ekologicky-vývojové biologie. (Rose & Oakley, 2007) Co se týče kreditu Darwinovi, autoři se nebojí ozřejmit, že „tato komplexita [mluví se o komplexitě stromu života, od Darwinovy doby rozšířeného o další rozměry díky objevům horizontálního genového transferu, vyšších genových jednotek, duplikací chromozomů a genomů] pouze zdokonaluje Darwinovu nejsilnější myšlenku – univerzální společný původ veškerého života.“¹⁰⁵

¹⁰³ Orig. „punctuated equilibria“

¹⁰⁴ „Even duplication and HGT of single genes are not ‘infinitesimally small’ genomic changes let alone the deletion or acquisition of larger regions, genome rearrangements, whole-genome duplication and, of course, endosymbiosis. Evolutionary (or even revolutionary) leaps are possible, especially during population bottlenecks, and are crucial for major evolutionary transitions.“ (Koonin, 2009, p. 474)

¹⁰⁵ „this complexity only enhances Darwin's most profound insight – the universal common ancestry of life“ (Rose & Oakley, 2007)

Závěr

Charles Darwin je bezpochyby stále nejvýznamnější osobností na poli evoluční biologie. Jeho přínos je velmi rozmanitý – nejen, že přišel s teorií, která byla neobyčejně syntetická a proto přitažlivá pro velmi široké pole zájemců o přírodní vědy, ale především dokázal pod vlajkou své teorie sjednotit disciplíny věd o životě, které v době jeho mládí těžko hledaly styčné body.

Jeho odkaz se neskývá pouze na teoretickém poli vědy, ale má i podobu, kterou lze nejlépe popsat jako ikonickou. Darwin se stal fenoménem, který sjednotil biologii i na mezilidské úrovni. Pravidelné darwinovské slavnosti jsou toho nejlepším důkazem, ačkoliv občas nabývají až bizarních podob.

Dílo Charlese Darwina je zejména díky soustředěné snaze pracovníků z Christ's College v Cambridge čím dál tím lépe prozkoumáno. Skrze tyto texty je stále jasnější a jasnější mnohohrstevnatost jeho osobnosti, která stojí za podrobné studium.

Bibliografie

- Ayala Pereda, F. J., 2004. In William Paley's shadow: Darwin's explanation of design. *Ludus Vitalis*, XII(21), pp. 53-66.
- Bateson, W., 1909. *Heredity and variation in modern lights*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Beatty, J., 1990. Teleology and the Relationship Between Biology and the Physical Sciences in the Nineteenth and Twentieth Centuries. V: Durham & Purrington, editoři *Some Truer Method: Reflections on the Heritage of Newton*. New York: Columbia University Press, pp. 113-144.
- Beccari, O., 1904. *Wanderings in the great forests of Borneo*. 1st editor London: Archibald Constable & Co. Ltd..
- Bowler, P. J., 1976. Matthus, Darwin, and the Concept of Struggle. *Journal of the History of Ideas*, 37(4), pp. 631-650.
- Bowler, P. J., 1983. *Evolution. The history of an idea*. Revised edition editor Los Angeles, California: University of California Press.
- Bowler, P. J., 2009. The eclipse of pseudo-darwinism? Reflections on some recent developments in Darwin studies. *History of Science*, 47(4), pp. 431-444.
- Butler, S., 1878. *Life and Habit*. 1st editor New York: E. P. Dutton & Co..
- Crow, J. F., 1996. Memories of Motô. *Theoretical population biology*, Svazek 49, pp. 122-127.
- Darwin, C. R., 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. 1st editor Cambridge: Harvard University Press.
- Darwin, C. R., 1868. *The Variation of Animals and Plants Under Domestication*. 1st editor New York: Orange Judd & Co..
- Darwin, C. R., 1869. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 5th editor London: John Murray.
- Darwin, E., 1800. *Zoonomia; or, The laws of organic life*. Dublin: B. Dugdale.
- Darwin, F., 1887. *The life and letters of Charles Darwin*. London: John Murray.
- Darwin, S. C. a další, 1960. *"At random": a television preview*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Dawkins, C. R., 1976. *Selfish Gene*. 30th Anniversary Edition, 2006 editor New York: Oxford University Press.
- de Vries, H., 1909. *Variation*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Dennert, E., 1904. *At the Deathbed of Darwinism*. autorizovaný anglický překlad editor Burlington, Iowa: German Literary Board.
- Dobzhansky, T., 1937. *Genetics and the Origin of Species*. 2nd editor místo neznámé: Columbia University Press.
- Dobzhansky, T., 1959. Variation and Evolution. *Proceedings of American Philosophical Society*, 103(2), pp. 252-263.

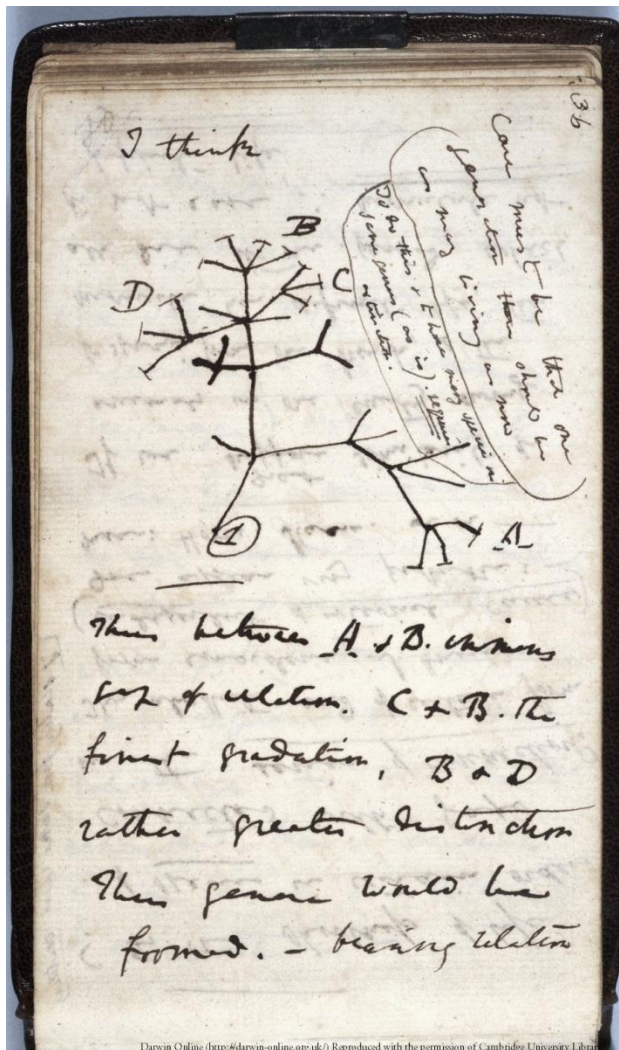
- Dobzhansky, T., 1960. *Evolution and environment*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Dugatkin, L. A., 2007. Inclusive Fitness Theory from Darwin to Hamilton. *Genetics*, Svazek 176, pp. 1375-1380.
- Eigenmann, C. H., 1909. *Adaptation*. New York, Henry Holt and Company.
- Eldredge, N. & Gould, S. J., 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. V: T. J. M. Schopf, editor *Models in paleobiology*. San Francisco: Freeman, Cooper, pp. 82-115.
- Ereshefsky, M., 2009. Darwin's solution to the species problem. *Synthese*, Svazek 175, pp. 405-425.
- Fay, J. C., 2011. Weighing the evidence for adaptation at the molecular level. *Trends in Genetics*, 27(9), pp. 343-349.
- Fisher, R. A., 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. 1st editor Oxford: Clarendon Press.
- Flegr, J., 1998. On the "origin" of natural selection by means of speciation. *Riv Biol - Biol Forum*, Issue 91, pp. 291-304.
- Flegr, J., 2009. *Darwinismus - standardní, i když překonaná vědecká teorie*. Praha, CEP - Centrum pro ekonomiku a politiku, pp. 31-40.
- Freeman, R. B., 1977. *The works of Charles Darwin: an annotated bibliographical handlist*. 2nd editor Dawson: Archon Books.
- Ghiselin, M. T., 1994. Darwin's Language May Seem Teleological, but His Thinking is Another Matter. *Biology and Philosophy*, 9(4).
- Gould, S. J., 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gray, A., 1861. *Natural Selection not inconsistent with Natural Theology*. London: Trübner & Co..
- Gray, A., 1874. Notice by Asa Gray. *The American Naturalist*, 8(8), pp. 475-479.
- Haeckel, E., 1909. *Charles Darwin as an anthropologist*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Hamilton, W. D., 1963. The Evolution of Altruistic Behavior. *The American Naturalist*, 97(896), pp. 354-356.
- Hamilton, W. D., 1964. The genetical evolution of social behaviour. I and II. *Journal of Theoretical Biology*, Svazek 7, pp. 1-52.
- Hennig, W., 1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: University of Illinois Press.
- Herbert, S., 1980. The red notebook of Charles Darwin. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Historical Series*, Svazek 7, pp. 1-164.
- Heslop-Harrison, J. W., 1920. Genetical Studies in Moths. *Journal of Genetics*, 9(195).
- Huxley, J., 1940. *The New Systematics*. 1st editor Oxford: Clarendon Press.
- Huxley, J., 1960. *The emergence of darwinism*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Huxley, J., 1963. *Evolution: A modern synthesis*. 2nd editor London: Chatto & Windus.
- Huxley, T. H., 1887. On the reception of the 'Origin of species'. V: *Life and Letters of Charles Darwin*. London: John Murray, pp. 179-205.
- Kellogg, V. L., 1907. *Darwinism to-day*. New York: Henry Holt and Co..

- Kellogg, V. L., 1910. Celebrating Darwin's Greatness and Darwinism's Weakness. *The American Naturalist*, 44(522), pp. 382-384.
- Kimura, M., 1968. Evolutionary rate at the molecular level. *Nature*, 217(5129), pp. 624-626.
- Klebs, G., 1909. *The influence of environment on the forms of plants*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Knox, E. B., 1998. The use of hierarchies as organizational models in systematics. *Biological Journal of the Linnean Society*, Svazek 63, pp. 1-49.
- Komárek, S., 2008. Nad Darwinovým "Původem druhů". *Vesmír*, Svazek 87, pp. 564-565.
- Koonin, E. V., 2009. The Origin at 150: is a new evolutionary synthesis in sight?. *Trends in Genetics*, 25(11), pp. 473-475.
- Lack, D., 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lamarck, J.-B.-P.-A., 1809. *Philosophie zoologique, ou Exposition des Considérations relatives à l'histoire naturelle des Animaux...* 1st editor Paris: L'imprimerie de Duminil-Lesueur.
- Lennox, J. G., 1993. Darwin WAS a Teleologist. *Biology and Philosophy*, 8(4), pp. 409-422.
- Lenoir, T., 1987. The Darwin Industry. *Journal of the History of Biology*, 20(1), pp. 115-130.
- Lewontin, R. C., 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, Svazek 1, pp. 1-18.
- Lewontin, R. C. & Gould, S. J., 1979. The Spandrels of San Marco and the Panglossian Paradigm: A Critique of the Adaptationist Programme. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 205(1161), pp. 581-598.
- Lyell, C., 1830. *Principles of Geology: being an attempt to explain the former changes of the Earth's surface, by reference to causes now in operation*. 1st editor London: John Murray.
- Mayden, R. L., 1997. A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. V: M. F. Claridge, H. Dawah & M. Wilson, editoři *Species: the units of biodiversity*. New York: Chapman & Hall, pp. 381-424.
- Mayr, E., 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Mayr, E., 1958. Behavior and Systematics. V: A. Roe & G. G. Simpson, editoři *Behavior and Evolution*. New Haven: Yale University Press, pp. 341-362.
- Mayr, E., 1959. Where are we?. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, Issue 24, pp. 1-14.
- Mayr, E., 1960. *Evolutionary novelties*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Mayr, E., 1997. The objects of selection. *PNAS*, 94(6), pp. 2091-2094.
- Mayr, E., 2004. *What makes biology unique?*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Mayr, E. & Bock, W. J., 2002. Classifications and other ordering systems. *Journal of Zoological Systematics and Evolution*, Svazek 40, pp. 169-194.
- Mendel, J. G., 1866. *Versuche über Pflanzenhybriden*. Brno, autor neznámý
- Mivart, S. G., 1871. *On the Genesis of Species*. London: Macmillan and co..

- Okasha, S., 2006. The Levels of Selection Debate: Philosophical Issues. *Philosophy Compass*, Svazek 1, pp. 1-12.
- Osborn, H. F., 1909. *Darwin and paleontology*. New York, Henry Holt and Company.
- Pievani, T., 2009. The world after Charles R. Darwin: continuity, unity in diversity, contingency. *Rendiconti Lincei*, 20(4), pp. 355-361.
- Pittendrigh, C. S., 1958. Adaptation, Natural Selection, and Behavior. V: A. Roe & G. G. Simpson, editoři *Behavior and Evolution*. New Haven: Yale University Press, pp. 390-416.
- Poulton, S. E. B., 1909. *Fifty years of darwinism*. New York, Henry Holt & Company, pp. 8-56.
- Price, G. R., 1970. Selection and covariance. *Nature*, 227(5257), pp. 520-521.
- Provine, W., 1986. *Sewall Wright and evolutionary biology*. Chicago: University of Chicago Press.
- Rádl, E., 2006. *Dějiny biologických teorií novověku, díl II*. Praha: Nakladatelství Academia.
- Richards, R. A., 1997. Darwin and the Inefficacy of Artificial Selection. *Studies in History and Philosophy of Science*, 28(1), pp. 75-97.
- Richards, R. A., 2010. *The Species Problem: A Philosophical Analysis*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Richmond, M., 2006. The Darwin Celebration of 1909: Re-evaluating Evolution in Light of Mendel, Mutation, and Meiosis. *Isis*, III(97).
- Roe, A. & Simpson, G. G., 1958. *Behavior and evolution*. New Haven: Yale University Press.
- Rose, M. R. & Oakley, T. H., 2007. The new biology: beyond the Modern Synthesis. *Biology Direct*, 2(30).
- Simpson, G. G., 1960. *The history of life*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Simpson, G. G., 1961. *Principles of Animal Taxonomy*. New York: Columbia University Press.
- Smith, J. M. & Price, G. R., 1973. The logic of animal conflict. *Nature*, 246(5427), pp. 15-18.
- Smocovitis, V. B., 1999. The 1959 Darwin Centennial Celebration in America. *Osiris*, 14(2), pp. 274-323.
- Smocovitis, V. B., 2009. Singing His Praises Darwin and His Theory in Song and Musical Production. *ISIS*, 100(3), pp. 590-614.
- Sterelny, K., 2007. *Dawkins vs. Gould: Survival of the Fittest*. 2nd editor Cambridge: Icon Books.
- Stern, C., 1959. *Variation and Hereditary Transmission*. místo neznámé, American Philosophical Society.
- Sulloway, F. J., 1982. Darwin and His Finches: The Evolution of a Legend. *Journal of the History of Biology*, Issue 15, pp. 1-54.
- Tax, S., 1960. *Panel two: The evolution of life*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Theissen, G., 2009. Saltational evolution: hopeful monsters are here to stay. *Theory in biosciences*, 128(1), pp. 43-51.
- Wallace, A. R., 1889. *Darwinism. An exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. London and New York: Macmillan and co..

- Weismann, A., 1909. *The Selection Theory*. Cambridge, Cambridge University Press.
- West-Eberhard, M. J., 2009. Darwinism in the twenty-first century. *RENDICONTI LINCEI-SCIENZE FISICHE E NATURALI*, 20(4), pp. 297-299.
- Whewell, W., 1827. Review of Lyell's Principles of Geology. *British Critic, quarterly theological review and ecclesiastical record*, Svazek 9, pp. 180-206.
- Williams, D. M. & Ebach, M. C., 2009. What, Exactly, is Cladistics? Re-writing the History of Systematics and Biogeography. *Acta Biotheoretica*, Svazek 57, pp. 249-268.
- Williams, G. C., 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Oxford: Oxford University Press.
- Wilson, D. S. & Wilson, E. O., 2008. Evolution "for the Good of the Group". *American Scientist*, Svazek 96, pp. 380-389.
- Winther, R. G., 2000. Darwin on Variation and Heredity. *Journal of the History of Biology*, 33(3), pp. 425-455.
- Wyhe, J. v., 2009. Darwin online and the evolution of the Darwin industry. *History of science*, 47(158), pp. 459-473.

Příloha - ilustrace



Obrázek 1: Darwinův první náčrtek „stromu života“, v té době ještě saltatorního konceptu provázanosti druhů v přírodě.

Strana 36 z Darwinova deníku označeného B. Scan přístupný na www.darwin-online.org.uk