

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Mgr. Tomáš Mihulka

**Teorie víceúrovňové selekce**  
**Multilevel selection theory**

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Jana Švorcová, Ph.D.

Praha 2018

## **Poděkování**

Za možnost volby tématu, upřímný zájem o téma práce, cenné rady a trpělivost děkuji své školitelce dr. Janě Švorcové.

## **Prohlášení**

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

V Praze 7. 5. 2018

---

Tomáš Mihulka

## Abstrakt

Víceúrovňová selekce je pokusem o sjednocení rozdílných přístupů k problému úrovně selekce. Tato práce zkoumá principy, východiska, varianty a problémy této koncepce. Zvláštní důraz je kladen na vztah této teorie ke genocentrismu a prezentaci evidence obhajující užitečnost víceúrovňové selekce při analýze evolučních změn.

## Abstract

Multilevel selection is an attempt to unify different approaches to the Level of selection problem. This paper examines the principles, starting points, variants and problems of this concept. Particular emphasis is placed on the relationship of this theory to Gene's-eye view and the presentation of evidence of the usefulness of Multilevel selection in analyzing evolutionary changes.

## Obsah

1. Úvod.....	5
2. Selektce.....	7
2.1. Jednotka selektce.....	7
2.2. Úrovně selektce.....	8
2.2.1. Individuální selektce.....	9
2.2.2. Genocentrismus, redukcionismus a příbuzenský výběr.....	10
2.2.3. Skupinová selektce.....	11
2.2.4. Realismus proti pluralizmu.....	14
3. Víceúrovňová selektce.....	17
3.1. Emergentní vlastnosti, fitness a dědičnost.....	18
3.2. Typy víceúrovňové selektce.....	19
3.3. Dva druhy víceúrovňové selektce.....	20
4. Problémy MLS.....	22
4.1. MLS1 není víceúrovňová?.....	22
4.2. Kauzalita u MLS.....	22
4.3. Genocentrismus a MLS, role kauzality, kontextuální závislost genu.....	23
4.4. Skupinová selektce a MLS.....	25
4.5. Druhovú selektce a MLS.....	26
4.6. Další evidence a přínos MLS.....	28
5. Závěr.....	30
Bibliografie.....	31

# 1. Úvod

V klasické evoluční teorii je *jednotkou selekce* (unit of selection) organizmus, tedy jedinec. Ten se účastní kompetice s ostatními jedinci v populaci. Jinak řečeno organizmus se snaží pro sebe získat co nejvíce zdrojů, a zvýšit tak počet svých potomků. Z pozice jedince však nebylo možné vysvětlit některé univerzálně rozšířené fenomény, například spolupráci.

S rozvojem genetiky v polovině 20. století vyšlo najevo, že selekční proces má za následek změny ve frekvenci genů v populaci. To vedlo v 60. a 70. letech k posunu důrazu z jednotlivce na geny, především díky pracím G. C. Williamse, W. D. Hamiltona a populárně R. Dawkinse. Tento obrat v následujících desetiletích vyústil do konfliktu mezi zastánci genocentrizmu (gene's-eye view),<sup>1</sup> který považuje za jednotku selekce gen, a přívrženci skupinové selekce (group selection),<sup>2</sup> pro které je jednotkou selekce skupina organismů. Oba tyto přístupy pak nabízejí vysvětlení výše zmiňovaných fenoménů, se kterými si individuální selekce neví rady.

Ve snaze o sjednocení vzniklých přístupů k problému úrovně selekce představili v roce 1988 J. Damuthová a I. L. Heisler tzv. *víceúrovňovou selekci* (multilevel selection, MLS). Ta počítá se situací, kdy k „(...) selekci dochází současně na více než jedné úrovni“<sup>3</sup> (1988).<sup>4</sup> Nesnaží se tedy upřednostňovat jedinou skupinu entit (geny, jednotlivce, skupiny), ale za jednotku selekce, v závislosti na situaci a výhodnosti vysvětlení, považuje různé entity na různých úrovních vysvětlení/reality.<sup>5</sup> V devadesátých letech pak D. S. Wilson a E. Sober vzkřísili v rámci své obhajoby skupinového výběru i tuto koncepci.<sup>6</sup>

Cílem této práce je popsat koncepci víceúrovňové selekce, její principy a východiska. Teorie je v souladu s literaturou dělena na dvě dílčí části (MLS1 a MLS2). Důležitým bodem je

---

<sup>1</sup> Tento přístup je problematizován v kapitole Genocentrismus a redukcionismus.

<sup>2</sup> Viz kapitolu 2.2.3.

<sup>3</sup> „(...) selection is occurring simultaneously at more than one level.“

<sup>4</sup> U cizojazyčné literatury byl pořízen vlastní překlad. Originální znění je vždy uvedeno v poznámce pod čarou.

<sup>5</sup> Ve skutečnosti je obtížné říci, kdo s danou teorií přišel jako první. Pojem *víceúrovňová selekce* je v daném kontextu již dříve zmiňován například v práci A. Arnolda a K. Fristrupa *The theory of evolution by natural selection: a hierarchical expansion* (1982). Podle Google Books Ngram Viewer se pak obdobná spojení ve větší míře objevují v literatuře někdy od počátku 80. let (Anon, 2013).

<sup>6</sup> Viz kapitoly 2.2.3. a 4.4.

obhajoba modelu víceúrovňové selekce vůči jiným přístupům a její slučitelnost s genocentrizmem. Na několika místech se práce dotýká i problémů koncepce a její kritiky.

## 2. Selektce

Víceúrovňová selektce se už podle názvu zabývá mnohými tématy spjatými s jednotkou (resp. úrovní) selektce. Proto je před přechodem k popisu této teorie (kapitola 3.) nutné zmínit nejznámější přístupy k řešení problému selektce.

### 2.1. Jednotka selektce

Problém *úrovně selektce* (level of selection) je jedním ze základních problémů teoretické a evoluční biologie. Jde o to, na jaké úrovni se v biologické evoluci odehrává základní proces, který formuje organizmy. Podle S. Okashy lze tento problém rozdělit na tři dílčí faktory (podrobněji viz níže): (1) *abstraktní povaha principů přirozeného výběru*, (2) *hierarchická organizace entit*, (3) *problém adaptací* (2013, s. 10, 11).

Pokud chceme co nejsporněji hovořit o evolučně biologickém vývoji bez ohledu na úroveň popisu, musíme předpokládat několik podmínek. Ty jako první shrnul v článku *The units of selection* R. Lewontin (Lewontin, 1970; dále pak D. T. Campbell, 1983; D. Dennett, 1996). Jde o principy *variace*, *replikace* a *selektce*. Právě tato axiomatizace evolučního vývoje představuje *abstraktní povahu několika málo základních principů přirozeného výběru* (1).

Princip replikace znamená, že vlastnosti organismů musí být děděny. Dalším nezbytným principem je variabilita potomstva. Potomci tedy dědí vlastnosti rodičů, ale zároveň se liší jak od rodičů, tak sami mezi sebou, což vede k jejich rozdílné biologické zdatnosti – tedy schopnosti mít další potomky. Zde již působí selektce, která se „stará“ o to, aby do další generace přežily pouze některé vlastnosti, tedy pouze někteří jedinci.

Pro Darwina, tedy i klasický darwinismus, byl jednotkou přirozeného výběru (selektce) jedinec (organismus). Jedinci spolu soupeří o to, kdo z nich se pomnoží a dá vzniknout další generaci. Mendelovy objevy na poli genetiky a objevení principu mutace však v průběhu 1. poloviny 20. století obrátily pozornost na dědičnost vloh. Právě studium dědičnosti a distribuce vloh v populaci vedlo ke vzniku populační genetiky. Tento obrat ke genetice společně s důrazem na graduální evoluční změny a statistickou, kvantitativní analýzu genových frekvencí v populaci postupně vyústil v tzv. Moderní evoluční syntézu (jinak také evoluční syntéza nebo neodarwinistická syntéza) a postupně i v moderní podobu neodarwinizmu.

Přenos důrazu na geny v druhé polovině 20. století označujeme souhrnně jako genocentrismus. V opozici k tomuto pohledu na biologickou evoluci stojí přístup, který klade důraz na roli skupinového výběru. Jistým sjednocení těchto přístupů může být kompletní axiomatizace klasického darwinizmu, kterou provedla M. B. Williamsová (1970). Pokud jde o předmět této axiomatizace, Lewontin mluví o tom, že takto axiomatizovanou teorii lze aplikovat na „(...) geny, organizmy, populace a z druhé strany na prebiotické molekuly a ekosystémy“<sup>7</sup> (1970, s. 2), což jsou některé z entit Okashou zmiňované *biologické hierarchie* (2). Sám Lewontin danou axiomatizaci ještě zúžil a precizoval (viz níže a výše v kapitole 2.1. Jednotka selekce).

Posledním problémem, který vychází z Okashovy klasifikace, je vznik adaptací. Tedy vlastností, které vznikají účelně s cílem zvýšení biologické zdatnosti organismů. Předpokladem je, že komplexní adaptace vzniknou vždy, když jsou aplikovány tři základní Lewontinovy evoluční principy, tedy evoluční algoritmus. Algoritmus je aplikován na některé z úrovní jedinec/gen/skupina. Mluvíme tedy o *úrovni selekce*. Daná entita hierarchie, na kterou je algoritmus aplikován, se stává *jednotkou selekce*. Komplikace však nastává, pokud je adaptace pro danou entitu nevýhodná. Příkladem je altruistické chování jednotlivce, které je pro jednotlivce nevýhodou, avšak pro entitu na jiné úrovni hierarchie, tedy pro skupinu, je altruismus přínosný. Právě toto Okasha nazývá *problém vzniku adaptací* (3).

## 2.2. Úrovně selekce

Základní rozdělení úrovní selekce bývá nejčastěji na *vnitrodruhový* a *mezidruhový výběr*. Vnitrodruhový výběr může zahrnovat individuální selekci, skupinový výběr a příbuzenský výběr a soupeří v něm především jedinci o přenos svých genů do další generace. Jde tedy o postupný proces přizpůsobení se daným podmínkám a důležitou sílu darwinizmu. Mimo úroveň druhu hovoříme o mezidruhovém výběru. V něm spolu soupeří druhy o to, který z nich se v danou chvíli více hodí pro určité prostředí (Flegr, 2009, s. 112).

---

<sup>7</sup> „(...) genes, organisms, populations, species, and at opposite ends of the scale, prebiotic molecules and ecosystems.“



### 2.2.1. Individuální selekce

Individuální selekce je hlavní úroveň, na které vysvětluje teorii přírodního výběru Darwin. Právě mezi jednotlivci v rámci populace probíhá přírodní výběr. Jednotlivci se množí, přičemž jejich vlastnosti jsou přenášeny do další generace. Přitom nenalezneme dva shodné jedince, což dává možnost prostředí, aby z těchto jedinců „vybíralo“ ty zdatnější. Již Darwinovi bylo jasné, že za proměnlivostí jednotlivců musí být ještě něco hlubšího.<sup>8</sup>

*„Ať již je příčina každé drobné odchylky potomků od rodičovské formy jakákoliv, a každá musí mít nějakou příčinu, důvodně se domníváme, že je to právě neustálé hromadění takovýchto prospěšných odchylek přírodním výběrem, které dává vzniknout všem důležitějším uzpůsobením stavby v souladu se zvyky každého druhu.“* (Darwin, 2007 [1859] , s. 187)

Pojetí selekce na úrovni jedince (organizmu) se zdá jako nejintuitivnější, a jak vidíme, vyžadovala si ho i Darwinova neznalost přesných mechanismů dědičnosti a proměnlivosti. Sám však později jako nositele dědičnosti navrhoval hypotetickou částici. Té dal název „gemule“. Darwin jejich vlastnosti odvodil z pozorování dědičnosti a ze studia literatury (především J. B. Lamarcka), přičemž i částečně spekuloval. Podobnost s vlastnostmi genů je však až zarážející.

*„Předpokládám, že buňky, před jejich proměnou ve zcela netečný nebo tzv. „zformovaný materiál“<sup>9</sup> odštěpí zrnka nebo atomy, které volně cirkulují systémem, a pokud jsou správně vyživovány, tak se dělením rozmnoží a dále se pak vyvinou ve stejné buňky, jako jsou ty, z nichž pochází. Tyto granule, pro zřetelnost je nazýváme buňky-gemule, nebo protože buněčná teorie ještě není dostatečně etablována, prostě gemule. Jsou přenášeny z rodičů na potomky a plně se rozvinou v generaci, která uspěje. Často jsou ale přenášeny v dormantním stavu skrze mnoho generací, a až poté se projeví. (...) Gemule jsou odštěpovány jakoukoli buňkou nebo jednotkou, nejen v dospělosti, ale ve všech fázích vývoje.“<sup>10</sup>* (Darwin, 1868, s. 374)

---

<sup>8</sup> To, zda Darwin připouští kromě individuální úrovně i další úrovně selekce, je v současné literatuře stále předmětem sporu (Ruse 1980, s. 615; individuální interpretace) vs. (Borrello, 2005; Sober, 2011; Pievani, 2014; interpretace skupinová).

<sup>9</sup> Tady můžeme hovořit o somatické linii buněk.

<sup>10</sup> „I assume that cells, before their conversion into completely passive or "formed material," throw off minute granules or atoms, which circulate freely throughout the system, and when supplied with proper nutriment multiply by self-division, subsequently becoming developed into cells like those from which they were derived. These granules for the sake of distinctness may be called cell-gemmules, or, as the cellular theory is not fully established, simply gemmules. They are supposed to be transmitted from the parents to the offspring, and are generally developed in the generation which immediately succeeds, but are often transmitted in a dormant state during many generations and are then developed. (...) Gemmules are supposed to be thrown off by every cell or unit, not only during the adult state, but during all the stages of development.“

Po genetických objevech na počátku 20. století byla v průběhu 30. a 40. let 20. století R. Fisherem (1930), J. B. S. Haldanem (1932) a S. Wrightem teorie individuální selekce upravena pro jeden lokus. Později došlo k modifikaci, která vzala v úvahu tzv. frekvenčně závislou selekci (Wright, 1942). Tím tedy dochází ke vzniku neodarwinizmu v podobě výše zmíněné (kapitola 2.1.) Moderní evoluční syntézy.

### **2.2.2. Genocentrismus, redukcionismus a příbuzenský výběr**

Pohled na evoluci z hlediska genu lze vystopovat už ve zmíněné (viz předchozí kapitolu) Fisherově knize (1930).<sup>11</sup> Fisher zde předkládá pohled na přírodní výběr jako na sílu vybírající geny pro konkrétní alely.<sup>12</sup> Biologickou evoluci lze pak vnímat jako změnu ve frekvenci genů.

Takový přístup se v 60. letech 20. století zdál vhodný i Hamiltonovi, který v něm navíc viděl řešení problému s altruismem. Pokud je biologická evoluce vedena změnami ve frekvenci genů, pak by v genofondu po určité době měly převážit geny, které se budou mít snahu množit za jakoukoli cenu, sobecké geny. Cestou k tomu by měly být geny, které svého nositele dělají sobečtějším. My však naopak často pozorujeme naprosto opačný jev, tedy altruistické chování. Hamilton přišel i s řešením tohoto problému, kterým je příbuznost jedinců. Ta však z hlediska individuální selekce fenomén altruismu nevysvětluje. Pak by převážili ve skupině jednotlivců sobci. Je třeba přejít na úroveň genů, kdy příbuzní, kteří spolu sdílí altruistické geny, mají větší tendenci si pomáhat, a tak předávají do další generace s větší pravděpodobností nejen geny vlastní, ale i ty z těl příbuzných, což dává těmto genům výhodu proti těm v tělech sobců. Tento proces je znám jako *příbuzenský výběr* (kin selection).

Hamilton přišel i s konceptem *inkluzivního fitness*. Výsledné fitness jednotlivce se podle tohoto přístupu skládá z jeho fitness a z vlivu jednotlivce na fitness ostatních jedinců v populaci. Model inkluzivního fitness a modely počítající s fitness jednotlivých genů jsou matematicky ekvivalentní. Výše zmiňovaný Williams (1966), a později i populárně Dawkins (1976) tento genocentrický přístup, který byl do té doby především řešením problému altruismu, ještě rozšířili a začali jím vysvětlovat vznik veškerých adaptací.

---

<sup>11</sup> Podle J. S. Goulda Moderní syntéza začala již Fisherovým článkem *The correlation between relatives on the supposition of Mendelian inheritance* (Fisher 1919).

<sup>12</sup> Později jsou zakomponovány i další důležité procesy. Např. genetický drift a vliv migrace.

Pokud by se selekce v evoluční biologii omezila pouze na úroveň genů, pak by pro víceúrovňovou selekci v biologii nebylo místo. To však nepřipouští hned několik autorů (Maynard Smith & Szathmáry 1995; Sober & Wilson 1998; Gould 2002). Rozlišují selekci na úrovni genů od genocentrického pohledu na evoluci.<sup>13</sup> Pokud k selekci dochází mezi geny uvnitř jednoho organismu, pak autoři hovoří o selekci na *úrovni genů* (genic level). Příkladem jsou například všechny geny a elementy genomu, které získávají selekční výhodu nad ostatními geny v genomu.<sup>14</sup> Pokud jde o selekci na vyšších úrovních, tedy mezi organizmy, skupinami nebo koloniemi nebo i výše, a zároveň lze tuto změnu zaznamenat jako *změnu ve frekvenci genů*, tak o těchto procesech hovoříme jako o genocentrismu (gene's-eye view; jinak také o pohledu z hlediska genů).

Podle Okashy je klasickým příkladem uplatnění genocentrismu právě příbuzenský výběr (2013, s. 148). Tím, že svým chováním nositel genu pro altruismus pomáhá přenosu toho genu do další generace, se totiž nijak nemění vzájemný vztah mezi ostatními geny v genomu tohoto jedince. Nejde tedy o selekci na úrovni genů, ale spíše výše, například mezi jedinci.

### 2.2.3. Skupinová selekce

Skupinová selekce se zabývá vlivem skupiny organismů nebo vymezených populací na evoluci vlastností organismů (Maynard Smith, 1976). Jak už jsme popsali výše, nejčastěji se o ní hovoří v souvislosti s vnitrodruhovou selekcí.

O skupinové selekci vlastně hovoří už Darwin, kdy ji zmiňuje jako jedno z možných řešení problému altruistického chování (Darwin, 1871). Z pohledu jednotlivce totiž nelze vysvětlit jeho snahu o nesobecké chování, které tak často v přírodě pozorujeme. Wilson ve své práci *A theory of group selection* (1975) vysvětluje přítomnost nesobeckého jednání, které u jednotlivců pozorujeme. Pokud se jedinec ve skupině chová nesobecky, pak je nutně zbytkem skupiny zneužíván a jeho fitness klesá na úkor těch ostatních. Počet altruistických jedinců ve skupině by tak měl v průběhu generací klesat, což se však neděje. Wilson nabízí jiné vysvětlení než Williams. Pokud se na problém podíváme z hlediska skupiny, tak při kompetici mezi skupinami budou mít výhodu dobře fungující skupiny. To jsou spíše ty, které mají vyšší podíl altruistů. Ty by tedy měly být z hlediska skupinové selekce upřednostňovány.

---

<sup>13</sup> Doposud jsme takto nerozlišovali a hovořili pouze o genocentrismu.

<sup>14</sup> Může jít například o transpozibilní elementy, ale i o geny v jiných organelách buněk atd.

Sobcům se tedy daří uvnitř skupiny. Altruistům ve skupinách, které se účastní kompetice s jinými skupinami. Jak tento rozpor vysvětlit? Jak zajistit, aby se ve skupině nesobeckých jedinců nevykytli sobci, kterým by se tam velmi dobře dařilo? Takovou námitku vznesl už Williams ve své knize *Adaptation and Natural Selection* (1966). Připouští sice, že skupinový výběr (between-group selection) altruistického chování je teoreticky možný, ale ve skutečnosti není dostatečně silný, aby převážil nad sobeckostí selektovanou na úrovni genů. Podle něj lze veškeré výhody (adaptace) na úkor jednotlivce vysvětlit individuální nebo příbuzenskou selekcí (1966).

Lewontin (1970, s. 8, 9) kritizuje skupinovou selekci skrze rozdílné vlastnosti jednotek selekce. Organely, gamety a haploidní organizmy jsou přenášeny do další generace téměř vždy nezměněné. Mají tedy vyšší míru dědivosti než segregaci a rekombinaci podléhající diploidní sexuální organizmy. Stejně tak jednatelce má větší dědičnost než populace a společenstva. Navíc síla přírodního výběru na různých úrovních závisí na délce životního cyklu na dané úrovni. Gameta má stejnou délku cyklu jako jednatelce. Ale populace má obvykle delší trvání než jednatelce, tudíž populační výběr je obvykle slabší než výběr individuální.

Právě z důvodu malé síly skupinového výběru se v průběhu 70. a 80. let biologové domnívali, že pro vysvětlení evolučních fenoménů není třeba. D. S. Wilson se ale nevzdal a v roce 1994 prezentoval společně s E. Soberem obhajobu významu role skupinové selekce v podobě článku *Re-introducing Group Selection to the Human Behavioral Sciences*. V něm obhajovali roli skupinového výběru především ve vztahu ke společensko-vědním otázkám, například fenoménu altruizmu. Podle nich jsou naopak skupinově-selekční modely upřednostňovány biology, kteří věří v altruistickou povahu člověka, která stojí v opozici k jeho individualizmu.

O čtyři roky později publikují knihu *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. V ní rozvíjejí předchozí úvahy se záměrem nahradit teorii příbuzenské selekce teorií víceúrovňové selekce s tím, že předkládají argumenty pro „(...) pluralitu příčin evoluční změny, která se může [ona změna], a vyskytuje, v mnoha rozličných kombinacích“<sup>15</sup> (1998, s.331; závorka je nepůvodní).

Wilson se Soberem řeší výše zmíněný rozpor mezi přibýváním sobců uvnitř skupiny a vyšší zdatností skupin s více altruisty. Altruistů sice ubývá uvnitř skupiny, ale skupiny s více

---

<sup>15</sup> „(...) plurality of causes of evolutionary change, which can and do occur in different combinations.“

prežívajícími altruisty se prosazují lépe ve skupinovém výběru. To vede ke zvyšování počtu altruistů v globální populaci. S námitkou kterou vznesl například Lewontin (viz výše), že skupinový výběr je příliš slabý, se vypořádávají podmínkou, že „(...) rozdílnost fitness skupin (...) musí být tak silná, aby převážila nad rozdílností fitness jednotlivců uvnitř skupiny (...) Altruismus se [tak] může vyvinout, pokud je proces skupinové selekce dostatečně silný“<sup>16</sup> (Sober & Wilson 1998, s.26, 27; závorka je nepůvodní).

Lewontin pak v recenzi (1998) na jejich knihu shrnuje hlavní argument tak, že pokud má nějaká skupina náhodou (důsledkem skupinové selekce) větší frekvenci altruistů, a v důsledku i více potomků, pak i přes selekční tlak proti altruistům uvnitř této skupiny může být převažující charakteristikou této skupiny (druhu) altruismus.

Bližze dnešku je kritika Jerryho Coyna, který se poukazuje na neschopnost skupinové selekce dát za vznik altruismu.

*„To, že skupinová selekce není mezi evolucionisty široce přijímána, má několik důvodů. Prvním je její neefektivita při vzniku účelných vlastností, které mají být nevýhodné pro jednotlivce, ale výhodné pro skupinu, jako například altruismu. Skupiny formují nové skupiny mnohem méně často, než jednotlivé organizmy vytvářejí své potomky. Tudiž je nepravděpodobné, že by skupinová selekce převážila nad tendencí podvodníků skrze přírodní výběr ve skupině přečíslovat altruisty. Dále máme velmi malou evidenci, že skupinová selekce vůbec vedla k evoluci nějakých účelných vlastností. A nakonec, prosociálnost se dá vysvětlit dalšími, mnohem vhodnějšími, evolučními silami, jako je třeba reciproční altruismus vzniklý přímou selekcí mezi jednotlivci.“<sup>17</sup> (Coyne, 2011, s. 24)*

Lewontin dodává, že skupinová selekce je odmítána téměř všemi evolučními biology (1998). Takový přístup prominentních biologů podle mě představuje pro skupinovou selekci poměrně velký problém. A protože přijetí skupinové selekce je v omezené míře nutné i pro víceúrovňovou selekci, představuje tato kritika potenciální problém i pro tuto teorii.

Vedle skupinové selekce existují ještě další varianty selekce na vyšších úrovních. Například druhová selekce, která se zabývá spíše makroevolučními trendy evoluce velkých

---

<sup>16</sup> „the differential fitness of group (...) must be strong enough to counter the differential fitness of individuals within group (...) Altruism can evolve if the process of group selection is sufficiently strong.“

<sup>17</sup> „Group selection isn't widely accepted by evolutionists for several reasons. First, it's not an efficient way to select for traits, like altruistic behavior, that are supposed to be detrimental to the individual but good for the group. Groups divide to form other groups much less often than organisms reproduce to form other organisms, so group selection for altruism would be unlikely to override the tendency of each group to quickly lose its altruists through natural selection favoring cheaters. Further, we simply have little evidence that selection on groups has promoted the evolution of any trait. Finally, other, more plausible evolutionary forces, like direct selection on individuals for reciprocal support, could have made us prosocial.“

taxonomických skupin (kladů). Podle ní je významnou selekční silou mezidruhový výběr (podrobněji viz kapitola 4.5.).

#### **2.2.4. Realismus proti pluralizmu**

Viděli jsme, že s postupem biologických objevů došlo ke změnám ve vnímání primární úrovně selekce. Z filozofického hlediska pak stojí za zmínku ještě dva možné, vzájemně odlišné přístupy, které vzniklou pluralitu úrovně selekce řeší. Jejich vztah je před přechodem k víceúrovňové selekci nutné popsat.

*Realismus* v tomto kontextu tvrdí, že rozhodnutí, jaká úroveň je v selekci primární, je otázkou faktu, tato otázka je tedy řešitelná a odpovídá realitě. *Pluralisté* na druhou stranu odmítají dát přednost pouze jedné úrovni, považují to spíše za otázku dohody a snahy projektovat zmiňované selekční úrovně i do biologické reality.

Jednou z variant pluralizmu je, že k selekci může docházet na různých úrovních, tudíž volbu úrovně přizpůsobujeme případ od případu. Další známá verze říká, že k selekci může docházet na několika úrovních zároveň. Je zřejmé, že pro víceúrovňovou selekci je jedna z forem pluralizmu nezbytná. Obě verze jsou pak v rozporu s realizmem, který striktně trvá na preferenci pouze jedné úrovně selekce. Tato forma realizmu je v tomto kontextu někdy nazývána „monizmus“ a připustit její správnost by znamenalo popřít možnost víceúrovňové selekce (Okasha, 2013, s. 126).

Třetí nejsilnější verze pluralizmu tvrdí, že preference nějaké z úrovní selekce je pouze otázkou domluvy a neexistuje ontologický fakt, který by mezi nimi rozhodl. Tuto verzi lze ještě rozdělit na slabší, kdy tento fakt neexistuje pouze pro nějaký konkrétní případ. A na silnější, kdy tento rozhodující fakt neexistuje pro žádný případ selekce.

Je nutno říci, že většina biologů jsou podle Okashy realisty (2013, s. 127). Znamějším pluralistou je snad jen L. Buss. Ten tvrdí, že „(...) volba mezi (...) jednoúrovňovým [a] (...) víceúrovňovým přístupem je otázkou jazyka“<sup>18</sup> (1987, s.177, [doplněno]). Okasha navíc nepřipouští platnost argumentů pluralistů proti realizmu:

---

<sup>18</sup> „(...) the choice between (...) a single unit of selection [and] (...) multiple units of selection, is a choice of language.“

1. Na kauzální rovině pluralisté nominalisticky tvrdí, že kauzalita je jen otázkou jazyka a volba mezi modely světa tedy volbou na základě užitečnosti. Volba mezi kauzálními vysvětleními podle něj musí být otázkou empirických faktů (2013, s. 128, 129).
2. Dále někteří pluralisté mohou popírat i samu existenci hierarchického uspořádání biologického světa nebo alespoň jednoznačnost tohoto uspořádání. Například u bakteriální kolonie není podle některých autorů (Shapiro, 1988; Szathmáry & Wolpert, 2003)<sup>19</sup> jasné, zda ji máme brát jako soubor jednotlivců, a nebo jako skupinu. Podle Okashy je však výskyt selekce na různých úrovních hierarchie objektivně potvrditelná. Problém by mohla představovat pouze formalizace přechodu z jedné úrovně na druhou. Takovým přechodům říká *šedé zóny*. Jejich existence je však podle něj nepřekvapivá. Ba co víc je nutná, protože samotných charakter evolučního vývoje vedl v minulosti k nutným přechodům například od jednobuněčných k mnohobuněčným, což nutně vytváří i entity, které uvíznou v těchto šedých zónách (2013, s. 130).
3. Třetí argument vychází z faktu, že konkrétní evoluční fenomén lze často matematicky vyjádřit různými způsoby. Pokud jsou tyto různé způsoby kompatibilní, pak pro realizmus nevzniká žádný problém. Jde prostě jen o dva správné popisy světa. Zajímavý je však případ, kdy jsou tyto modely nekompatibilní. Pokud pak neexistuje fakt, který by rozhodl ve prospěch jednoho z modelů, musíme se podívat na vlastnosti těchto modelů. V tom případě rozhoduje prediktivní síla, jednoduchost vysvětlení apod. (Okasha, 2013, s. 133, 134).

Navíc lze například analýzou Kerrova a Godfrey-Smithova modelu evoluce dospět závěru, že dynamiku evolučního systému lze rovnocenně popsat, jak z úrovně fitness nižších entit (například genů), tak i z úrovně kombinující nižší entity a jejich skupiny. Oba popisy jsou přitom matematicky ekvivalentní (2002).

Okasha shrnuje toto svoje zkoumání explicitním tvrzením, že víceúrovňovitost selekce je otázka, kterou lze rozhodnout empirickým zkoumáním, a i výše zmíněné argumenty hovoří v její prospěch. Pouze v případě, že skupiny jsou velmi volnými seskupeními jednotlivců, je jejich empirický status v ohrožení. V tomto případě tedy není jasné, jestli můžeme hovořit o víceúrovňovitosti nebo klasické jednoúrovňové selekci. Jedině zde je prostor pro filozofické zkoumání (2013, s.138).

---

<sup>19</sup> Což neznamená, že jsou nutně pluralisty.

*„Abstraktní povaha principů přírodního výběru v kombinaci s hierarchickou povahou biologického světa, naznačuje, že selekce může působit i na jiných úrovních než jen z hlediska individuálního organismu; (...) (Okasha, 2013, s. 12).“<sup>20</sup>*

---

<sup>20</sup> „The abstract character of the principle of natural selection, combined with the hierarchical nature of the biological world, implies that selection can operate at levels other than that of the individual organism; (...).“



### 3. Víceúrovňová selekce

Dostáváme se k jádru zájmu práce, kterým je víceúrovňová selekce. V knize *Unto Others* Sober s Wilsonem vysvětlují, proč podle nich má víceúrovňová selekce své místo v evoluční biologii a sociální psychologii. Nejenom, že díky ní lze vysvětlit prosociálních chování člověka a i to „(...) proč pozorujeme výjimečnou rozmanitost skupinové selekce“<sup>21</sup> (1998, s. 158), například „proces kdy některé skupiny nahrazují skupiny jiné“<sup>22</sup> (1998, s. 193). Tento proces nazývají *kulturní skupinová selekce* (cultural group selection).<sup>23</sup>

Jak už jsme zmínili (kapitola 2.2.3.), prvky vysvětlení selekce na více úrovních biologické hierarchie najdeme už u Darwina. Později byl, podle Goulda, zastáncem tohoto přístupu i A. Weismann. Ten považoval „(...) rozšíření principu přírodního výběru mezi všechny stupně živého za typickou vlastnost svých teorií (...)“ (cit. podle Gould 2002, s. 223).<sup>24</sup>

Jak už jsme zmínili v úvodu (kapitola 1.), důvodem pro etablování víceúrovňové selekce byl především konflikt vysvětlení selekce z různých úrovní. Již Arnold a Frisrup ve své práci zmiňují, že motivací pro jejich přístup je lepší zakomponování hierarchického modelu do základů evoluční teorie (1982, s. 113). Právě tento model je základem pro rozvoj teorie víceúrovňové selekce. Aby tato teorie ale byla přínosnou, musí prokázat, že selekční vysvětlení z jiných úrovní biologické hierarchie jsou nezbytná. Jinak řečeno:

*„Abychom ospravedlnili přísnější nároky na vysvětlující roli hierarchické struktury v evoluční teorii, měli bychom (1) ukázat, že jsou zde hierarchicky rozložené evoluční jevy, které nejsou pokryty selekčními teoriemi založenými na genu nebo organismu a ukázat (2), že existující teorie může být upravena tak, aby zahrnovala všechna problematická pozorování takovým způsobem, který bude odrážet přirozenou biologickou hierarchii“<sup>25</sup> (Arnold & Frisrup, 1982).*

---

<sup>21</sup> „(...) why they have experienced a unique variety of group selection.“

<sup>22</sup> „the process of some groups replacing other groups.“

<sup>23</sup> Tento proces ilustrují na příkladu kmene Dinka, který byl vytlačen kmenem Nuer, protože kmen Nuer měl pro větší skupiny lépe vyhovující organizaci (Sober & Wilson 1998, s.189).

<sup>24</sup> „(...) extension of the principle of natural selection to all grades of vital units is the characteristic feature of my theories (...)“

<sup>25</sup> "In order to justify a more rigorous statement of the explanatory role of hierarchical structure in evolutionary theory, we shall (1) show that there are hierarchically distributed evolutionary phenomena that are not accounted for by gene and organism-based selection theories, and (2) demonstrate that existing theory can be modified to account for these problematic observations in a way that mirrors the natural biological hierarchy."

Jednu z nejúspornějších podmínek pro hierarchické uvažování selekce vyslovuje D. McShea. Ten říká, že jednotlivce/entity nižšího řádu/části a skupiny/entity vyššího řádu/celky (složené s těchto jednotlivců), lze z hierarchického hlediska rozlišovat, pokud dochází *k interakcím mezi těmito částmi celku* (2001, s. 208).

Podle Okashy je taková obecnost na místě, protože se jedná o abstraktní problém. Většina autorů ale podle něj interakce specifikuje na *interakce, kde entity nižšího řádu mezi sebou interagují tak, že to ovlivňuje jejich fitness* (Okasha, 2013, s. 41). A dodává, že stejnou podmínku vlastně vyslovují i Sober a Wilson (1994), kteří tvrdí, že pokud skupiny organizmů navzájem neovlivňují svoje fitness, pak je nemůžeme považovat za skupiny. Okasha navíc dodává, že požadavek na zpřesnění podmínek například tím, že budeme usilovat, aby skupiny byly ve skupinové selekci definovány skrze své vlastnosti je nesplnitelný. Skupiny by pak byly definovány například skrze schopnost adaptace. To je ale právě vlastnost, která se objevuje se skupinovou selekcí, která skupiny samotné utváří (2013, s. 43).

Druhou podmínkou pro hierarchický popis selekce je pak pro McShea schopnost samostatně přežít (2001, s. 208). Takovou podmínku alespoň teoreticky splňují například buňky a orgány, ale už ne celé orgány, které tak nemohou být samostatnou selekční jednotkou. Tato omezující podmínka je nutná, protože jinak by biologická hierarchie byla chápána příliš široce. Navíc je v souladu s tzv. *evolučními přechody* (evolutionary transitions) tak, jak je chápou Maynard Smith a Szathmáry (1995). Okasha tedy podmínky shrnuje takto:

„Evoluční přechody se objevují, pokud se určitý počet entit nižšího řádu, původně schopných samostatně přežít a množit se, shlukne do většího celku.“<sup>26</sup> (2013)

To pak tedy samozřejmě vede k tomu, že na každé nové úrovni, kterou chceme do hierarchického modelu víceúrovňové selekce zahrnout, musí být entity, které podléhají variabilitě, replikují se a jsou selektovány, tak jak o tom hovoří Lewontin.

### **3.1. Emergentní vlastnosti, fitness a dědičnost**

Emergentní vlastnosti podle některých teoretiků vznikají tehdy, když spolu skupina entit nižší úrovně interaguje a vytvoří novou entitu vyšší úrovně, která má *vlastnosti*, kterou nelze

---

<sup>26</sup> „Evolutionary transitions occur when a number of lower-level entities, originally capable of surviving and reproducing alone, become aggregated into a larger unit.“

předvídat ani zpětně vysvětlit pomocí *vlastností entit nižší úrovně*. Podle tohoto přístupu nelze tedy například dynamiku hurikánu plně vysvětlit pomocí vlastností molekul vzduchu.

Wilson dokonce tento problém přechodu z nižší úrovně do vyšší považuje za „železný zákon víceúrovňové selekce“ (2015, s. 137). Podle něj je pro vznik adaptace (tu je možné chápat jako emergentní vlastnost) na dané (vyšší) úrovni nutná selekce právě na této úrovni. Tyto emergentní vlastnosti jsou pak výsledkem Lewontinova univerzálního evolučního algoritmu (kapitola 2.1). Navíc může být takto nově vzniklá adaptace ohrožována selekcí na úrovni nižší. Proto je pro např. skupinovou selekci nutný vývoj mechanismu (také emergentní vlastnost), který zabrání disruptivní selekci na nižší úrovni (tamtéž). Podle Okashy ale emergentní vlastnosti vzniklé na dané úrovni nejsou třeba k selekci na této úrovni (2013, s. 48).

Proti této *emergentní fitness* stojí *fitness agregované*, která je daná sumou vlastností jednotlivců ve skupině (např. průměrná frekvence genů). Tento spor je důležitý z hlediska dvojího chápání víceúrovňové selekce. Nejprve se ale podívejme na tento problém z pohledu fitness. Fitness jednotlivce je poměrně neproblematické a je dáno *počtem potomků tohoto jednotlivce* (nejčastěji) za jednu generaci.

A) Fitness skupiny lze ale vnímat jako *průměrné nebo celkové fitness členů skupiny*. Takže je odvozeno od počtu jednotlivců v další generaci.

B) Ale i jako *počet skupin*, které jsou potomkem dané skupiny jako celku. Tady je pak zdatnější ta skupina, která do další generace přenese více skupin (v poměru k ostatním skupinám).

To však vede ke dvojímu chápání víceúrovňovitosti na tomto stupni hierarchie, o kterém pojednává další kapitola.

### **3.2. Typy víceúrovňové selekce**

V již zmiňované práci Damuthová s Heislerem (1988, kapitola 1.) rozlišují dva dosavadní přístupy k víceúrovňovitosti v evoluční biologii. Je o *skupinovou selekci* (group selection; kapitola 2.2.3.) a *druhovou selekci* (species selection; kapitola 2.2.3. a podrobně kapitola 4.5.). Oba přístupy spojuje to, že připouštějí působnost přirozeného výběru i jinde než jen mezi organizmy. Jednotkami selekce tak mohou být jakékoli entity v množině, ve které tyto

entity mají rozdílná fitness. Pokud jsou tyto rozdíly ve fitness alespoň částečně dědičné, pak se vlastnosti populace tvořené těmito jednotkami mohou vyvíjet, přizpůsobovat v odpovědi na selekci (Lewontin, 1965; Lewontin, 1970). Vznikají tedy adaptivní vlastnosti na úrovni druhů a taxonů, což může být považováno za makroevoluční mechanismus.

Hlavním zájmem původního článku Damuthové a Heislera však nebylo explicitně formulovat teorii víceúrovňové selekce, ale především se pokusit vyrovnat s některými problémy, které se v té době vyskytovaly v literatuře a týkaly se role selekce (1988, s. 408, 409).

Modely skupinové selekce pracují především s prvním pojetím skupinového fitness (A). Tedy s průměrným fitness jednotlivců ve skupině. To je pravděpodobně dáno tím, že tyto modely vysvětlují evoluci z pohledu individuálního fenotypu (Damuth & Heisler, 1988; Okasha, 2013, s.55).

Druhá selekce pak bývá definována druhým způsobem (B) a počtem nově vznikajících druhů. Důvod je v tomto případě makroevoluční, tedy vysvětlit změny frekvencí druhů, ne jednotlivců. V tomto případě tedy nejde o adaptovanost jedinců, ale o schopnost druhů přežít a speciovat (Okasha, 2013, s. 55).

Rozdíl mezi oběma fitness tedy kopíruje rozdíl agregovaného a emergentního fitness. Fitness A je agregované. Počítá s vlastnostmi jednotlivců. Fitness B je emergentní, protože se netýká vlastností jednotlivců. Okasha k tomu říká, že: „I kdybychom znali fitness a kompletní fenotyp každého organismu daného druhu, (...) nemohli bychom s jistotou predikovat šanci druhu na přežití a speciaci.“<sup>27</sup> (Okasha 2013, s.56)

### **3.3. Dva druhy víceúrovňové selekce**

Z tohoto dvojího pojetí fitness vycházejí dva základní druhy víceúrovňové selekce, tak jak s nimi přišli ve své původní práci Damuthová s Heislerem (1988; kapitola 1.). MLS1 popisuje situace, kdy nám jde o frekvenci a fitness jednotlivců ve skupině/skupinách. Frekvence a fitness jednotlivců je pak rozhodující pro fitness skupiny jako celku. Okasha (2013, s. 56, 57) tuto situaci přirovnává k pojetí skupinového modelu D. S. Wilsona pro vysvětlení altruismu (1975, podrobněji v kapitole 2.2.3.). Uvnitř skupiny mají altruisté nižší fitness než sobci.

---

<sup>27</sup> „Even if we knew the fitness and complete phenotypic description of every organism in species, (...) we could not necessarily make any prediction about the species' chance of survival and speciating.“

Avšak skupiny, které mají více altruistů mají i větší fitness A. Přispívají tedy více potomky k celkové populaci. Selektce uvnitř skupiny preferuje sobce, avšak selektce mezi skupinami zvýhodňuje altruisty. Výsledek závisí na rovnováze těchto dvou selekčních sil. Protože cílem tohoto přístupu je vysvětlit výskyt fenoménu altruismu, který je zde, v souladu s fitness A, vysvětlen ze dvou selekčních úrovní (jedinec a skupina). Toto pojetí však neříká nic o frekvenci skupin v širší populaci.

K tomu je třeba fitness B a z něj vycházející MLS2. MLS2 jde o stupeň výše a zajímá se o skupinu jako o samostatně se vyvíjející jednotku. Sleduje sice frekvence jednotlivých typů jedinců (především jejich znaky) uvnitř skupiny, avšak jen proto, aby vysvětlila frekvenci různých typů skupin v širší populaci. Příkladem může být hypotéza D. Jablonskiho (1987), ve které vysvětluje větší geografické rozšíření druhů měkkýšů v pozdní křídě pomocí druhové selektce. Druhy, které v tomto období obývaly větší areály, měly i početnější zastoupení v rámci kladu. Vysvětlením je vyšší fitness B u skupin s vyššími areály, přičemž schopnost obývat větší areály (mobilita apod.) by měla být dědičnou vlastností jedinců daného druhu. Druhy pak v důsledku toho mají i vyšší šanci odštěpit druhy nové. Hypotéza tedy neříká nic o frekvenci odlišných typů jedinců ve skupině, o jejich vlastnosti se zajímá pouze v souvislosti s vlastnostmi druhu jako celku. Tyto dvě selekční úrovně pak vedou podle Okashy (2013, s. 57) k odlišným evolučním změnám odlišných selekčních jednotek (jedinec – druh) a jsou základem MLS2. V případě MLS2 je tedy skupinové fitness dáno počtem nových skupin. Skupiny s vyšším skupinovým fitness (B) tedy mají více potomků. Tím se udržuje vztah rodič – potomek. Rolí skupin v MLS1 však není produkce více skupin nových, ale tvorba takové populační struktury skupiny, která ovlivní fitness jejich jedinců. Skupiny se tedy objevují s další generací znovu, avšak není mezi nimi udržován vztah rodič – potomek (tamtéž).

## 4. Problémy MLS

Složitý a komplexní charakter víceúrovňové selekce vede k mnoha problémům. Na tomto místě si některé z nich představíme a prezentujeme i možná řešení, která autoři nabízejí.

### 4.1. MLS1 není víceúrovňová?

Podle některých autorů (Maynard Smith, 1976; Vrba, 1989) ale MLS1 „(...) vůbec netvoří opravdovou víceúrovňovou selekci“<sup>28</sup> (Okasha, 2013). Jinak řečeno pro MLS1 je podstatná pouze selekce na nižší úrovni, kde lze operovat s frekvenčně závislým fitness, takže můžeme hovořit pouze o jedné úrovni selekce. Okasha na to odpovídá takto:

1. Většina modelů skupinové selekce by pak vůbec neměla co do činění se skupinovou selekcí, protože většina těchto modelů funguje právě takto (MLS1).
2. Zaměření MLS1 na jednotlivce a jejich frekvenci v rámci skupiny neznamena, že by neříkala nic o skupinové úrovni. Především vzhledem k sociálnímu chování je důležité nejdříve pochopit evoluci chování jednotlivce, díky čemuž je následně možné vysvětlit samotnou existenci a funkčnost skupin. (Okasha, 2013, s. 59)

Je třeba říci, že MLS1 a MLS2 nejsou zaměnitelné přístupy k víceúrovňové selekci a oba mají svůj specifický význam. Do velké míry hrají roli při popisu evolučních fenoménů, ale zdá se, že mají i oporu v evidenci. Nejde tedy jen o dva možné epistemické přístupy. I když při volbě jednoho nebo druhého je podstatné to, jaké otázky si při výzkumu klademe (Damuth & Heisler, 1988, s. 411).

### 4.2. Kauzalita u MLS

Při obyčejné selekci na jedné úrovni není kauzalita vážný problém. Výskyt dědičného znaku vede ke změně fitness. Problém může nastat snad jen v tom, zda a jakým mechanismem je daná vlastnost selektována. Víceúrovňová selekce vnáší do hry více úrovní, což přináší nutně i kauzální problémy. Zde si musíme dát pozor i na úroveň, na níž k selekci znaků dochází. Lze selekci na vyšší úrovni plně vysvětlit/redukovat pomocí selekce na nižší úrovni? Jsou

---

<sup>28</sup> „(...) does not constitute ‘real’ multi-level selection at all.“

fenomény na vyšších a nižších úrovních kauzálně oddělené nebo provázané? Jakou roli hraje reciproká kauzalita? Okasha shrnuje tyto otázky do jedné a ptá se: „(...) kdy souvislost znaků s fitness ukazuje na přímou selekci na dané úrovni a kdy je tato souvislost naopak vedlejším produktem přímé selekce na jiné úrovni hierarchie?“<sup>29</sup> (2013, s.78, 79)

Pravděpodobně se shodneme, že u mnoho skupinových fenoménů vzniká díky selekci na nižší úrovni. To je vlastně i redukcionistický základ MLS1. Problém by ale mohl nastat v opačném případě, kdy selekce na vyšší úrovni ovlivňuje vlastnosti jednotek na nižší úrovni, čím se situace komplikuje. A třetí možnou variantou je právě neredukcionistická MLS2, která předpokládá bottom-up nezávislou entitu na určité úrovni. Její projevy nejsou závislé na nižších úrovních, ale spíše na konfiguraci okolního prostředí, tedy například jiných entit na dané úrovni. Jde tedy o přístup kontextualistický, až holistický.

### **4.3. Genocentrismus a MLS, role kauzality, kontextuální závislost genu**

Tím se dostáváme k problému genocentrismu a redukcionismu který jsme řešili v kapitole 2.2.2. Na tomto místě ho však již budeme vnímat v kontextu víceúrovňové selekce.

Podle množství autorů (Sober & Lewontin, 1982; Brandon, 1990; Gould, 2002) je genocentrismus problematický, protože jen popisuje daný proces selekce na různých úrovních jako změnu ve frekvenci genů mezi generacemi, ale nevysvětluje kauzální procesy, které za ním stojí. Kauzálně potentní jsou v tomto případě pouze vysvětlení pomocí zmíněné (kapitola 2.2.2) genic úrovně, protože jen zde figurují geny jako kauzální agenti a z jejich pohledu lze dané procesy popisovat. Takových případů je navíc relativně málo (Maynard Smith & Szathmáry, 1995; Sober & Wilson, 1998; Hurst & Werren, 2001; Gould, 2002).

Genocentrismus, tedy pohled na evoluci jako na změnu frekvence genů, pro víceúrovňovou selekci vůbec nepředstavuje problém, protože k selekci může docházet na jakékoli úrovni a zároveň lze tuto změnu vždy pozorovat na úrovni genů. Ty však nejsou kauzálně potentní. Víceúrovňová selekce a genocentrismus jsou tedy kompatibilní. (Buss, 1987; Okasha, 2013, s.153). Podle Okashy především proto, že gen lze v mnoha případech vnímat jen jako součást genomu. Gen se tedy musí přizpůsobit. Tlak na celek a střet zájmů mezi geny je nutí utlumit mezigenovou kompetici. A právě tento proces pak popisuje víceúrovňová selekce (tamtéž).

---

<sup>29</sup> „(...) when is a character-fitness covariance indicative of direct selection at the level in question, and when is it a by-product of direct selection at another hierarchical level?“

Genocentrismus navíc podle Okashy není univerzálně platný pro evoluci na všech úrovních. Vedou ho k tomu následující námitky několika autorů.

Prvním důvodem je dnes již prokázaná dědičnost bez změny ve frekvenci genů, jako například transgenerační epigenetická dědičnost, kulturní přenos a další (Boyd & Richerson, 1985; Avital & Jablonka, 2000). Oponenti této námitky tvrdí, že tyto procesy jsou velmi vzácné (Dawkins, 2004; Cronin, 2005). Nejsem si jist, zda takové vyvrácení opravdu ob stojí, protože nevyvrací podstatu zmiňované námitky. Je také důležité si uvědomit, že tato kritika genocentrismu neznámá nutně přijetí skupinové selekce jako vůdčí síly kulturní změny. Kulturní evoluce se v konkrétních případech (např. skupinová migrace) může řídit poněkud jinými procesy než evoluce biologická. Jablonka (Jablonka, 1994) dále tvrdí, že v průběhu evoluce dochází postupně k zvyšování významu skupinového výběru na úkor vnitroskupinové (within-group) kompetice. Tento proces vedl například ke vzniku mnohobuněčných, kteří jsou na buněčné úrovni schopni potlačit vnitroskupinovou kompetici a efektivně spolupracovat. Otázkou je, zda i toto by genocentrismus nebyl schopen vysvětlit.

Druhou námitkou podle Sobera (1984) je, že organizmy nejsou vždy diskrétní jednotky (focal units). To znamená, že sice hovoříme o frekvenci genů daného organismu, ale ne všechny změny ve frekvenci genů u organismu vedou ke změnám fenotypu a opačně. Tloustnutí například není nutně zapříčiněno změnou ve frekvenci genů. A naopak rozdíly v genotypech mohou být kanalizovány do stejných fenotypů (Rutherford & Lindquist 1998). Navíc Arnold a Frisrup (1982) upozorňují, že si lze představit případ druhové selekce, kde dva druhy mají jinou pravděpodobnost extinkce, ale stejné frekvence genů, takže změna ve frekvenci genů jako kauzální vysvětlení tohoto druhového rozdílu nepostačuje. Otázkou podle mého názoru zůstává, zda by tento problém nevyřešilo rozšíření definice biologické evoluce jako změny ve frekvenci genů v populaci z generace na generaci. Přičemž vše mimo tuto změnu by už striktně dáno nebyla biologická evoluce.

Třetí možnou námitkou proti genu, jako vševysvětlujícímu kauzálnímu agentu, by mohla být tzv. *kontextová závislost* (context-dependence) genu. Sober s Lewontinem (1982, s. 122) namítají, že efekt alely na fitness organismu závisí na kontextu, ve kterém se alela vyskytuje, tedy primárně na ostatních genech. Alela A může v kontextu některých genů zvyšovat fitness organismu. V kontextu jiných genů ale může stejně tak fitness snižovat. To vede k tomu, že nemá *jednoznačnou kauzální roli* (uniform causal role) a sám nemůže být předmětem selekce. Sterelny a Griffiths (1999) na to odpovídají, že z hlediska genu je u diploidních organismů už



i dokonce jen protější alela součástí prostředí zkoumané alely. Pokud tedy souhlasíme, že fitness biologické jednotky je závislé na prostředí, neměly by být ani interakce mezi geny samotnými považovány za nic výjimečného a pro genocentrismus nepředstavují problém. Podle Okashy (2013, s. 166) lze tyto dva pohledy na genocentrismus sjednotit a vysvětlit tak, že tento přístup má sice jistou prediktivní sílu, z epistemologického hlediska tedy pomáhá produkovat modely, které mohou být k něčemu užitečné. Zároveň však genocentrismus nevysvětluje procesy, ke kterým mezi geny dochází, tudíž ani nevysvětluje, který gen je v jakém kontextu kauzálně potentní. To ve shodě s MLS1, kde je fitness jednotek, a tedy skupiny, závislé na fitness ostatních jednotek uvnitř skupiny, vede k tomu, že v důsledku nejsme schopni rozhodnout, na které úrovni primárně k selekci dochází.

Je tedy genocentrický pohled na evoluci přínosný? Zdá se, že čím více je kladen důraz na kontextovou závislost a epistatické interakce, tím méně je genocentrismus užitečný. Nic to ale neříká o umístění selekčního procesu, ten je na tom naprosto nezávislý (Okasha, 2013, s. 169). V kapitole 4.6 si ukážeme, že existují případy, kde by mohla být víceúrovňová selekce při analýze biologických fenoménů přínosnější než genocentrismus.

#### ***4.4. Skupinová selekce a MLS***

Problematicke skupinové (a částečně i druhové) selekce jsme se již dotkli v kapitole 2.2.3. Argumenty ve prospěch víceúrovňové selekce jsou silně spjaty s argumenty pro skupinovou selekci. Sober s Wilsonem (1998), jak víme z kapitoly 2.2.3, založili svou novodobou obhajobu víceúrovňové selekce mimo jiné na tom, že se v několika bodech pokusili ukázat, proč je skupinová selekce užitečným přístupem k popisu evolučních změn. Tyto argumenty teď podrobněji prozkoumáme (rozdělení viz Okasha, 2013, s. 177, 178):

1. Přestože podmínky pro rozvoj altruismu skupinovou selekcí nejsou časté, skupinová selekce je důležitou silou pro evoluci altruistického chování.
2. Wilson se snaží nahradit tradiční chápání skupinové selekce, kde skupinou je chápán především dóm. Ten je vícegenerační, geograficky ohraničený a reprodukčně izolovaný. Nahrazuje ho *skupinou se společným znakem* (trait group), která je menší, nemá tak dlouhé trvání a je proměnlivější. Tím se vyhýbá námitce, že altruismus nemůže vzniknout vnitroskupinovou selekcí, protože zde nutně převáží sobci.

3. Další argument je spíše konceptuální. Přichází s tím, že příbuzenská selekce je vlastně jen variantou skupinové selekce.
4. Kulturní selekce podle autorů také spíše upřednostňuje skupinovou selekci, protože kulturní variabilita není, na rozdíl od genetické, tolik narušována migrací mezi skupinami.<sup>30</sup> Navíc například lidské kulturní skupiny mohou za pomoci sociálního trestání snižovat počet sobců ve skupině.
5. Skupinová selekce je pak podle nich nutná i k přechodu od jednobuněčných k mnohobuněčným, protože jinak nelze vysvětlit mechanismus, kdy se jednobuněční vzdávají své sobeckosti ve skupině (Michod, 2000). Tento argument by asi popřeli ti, kteří upřednostňují roli příbuzenské selekce v tomto přechodu k mnohobuněčnosti. Ale podle některých autorů (Margulis, 1981; Maynard Smith & Szathmáry, 1995) mohou kooperující skupiny vzniknout i bez příbuznosti. Například eukaryota se vyvinula symbiózami nepříbuzných prokaryot, stejně jako chromozomy spojují nezávislé replikátory.

#### **4.5. Druhov<sup>á</sup> selekce a MLS**

N. Eldredge a J. S. Gould ve své práci *Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism* (1972) oddělili mikro a makroevoluční procesy. Tvrdili přitom, že ne všechny makroevoluční procesy jsou důsledkem procesů mikroevolučních. To vede k hledání odlišných selekčních procesů i na úrovni druhů. Protože druhy jsou odlišné, odlišná je i jejich míra speciace a extinkce. To však není vždy důsledek vnitrodruhov<sup>é</sup> selekce (například odlišných genů), ale spíše toho, že druh sám lze vnímat jako selekční jednotku.

Eldredge s Gouldem tento princip ukazují na příkladu zvětšujících se těl mnoha linií savců. K morfologickým změnám při speciaci sice dochází náhodně. Druh koně tedy například nemá větší šanci, že jeho nové linie budou mít větší těla. Pokud ale druhy větších koní přežívají lépe než těch menších nebo zanechávají více sesterských druhů a zároveň je tělesná velikost dědičná na úrovni druhu, pak bychom měli pozorovat zvětšování těl koní v daném kladu. A to i přesto, že uvnitř druhu k žádným změnám nedochází.

---

<sup>30</sup> Je nutné dodat, že toto tvrzení je poměrně problematické.

Ke vzniku druhové selekce je nutné, aby druh mohl být vnímán jako jednotka selekce ve smyslu tří Lewontinových požadavků na axiomatizaci biologické evoluce (kapitola 2.1 Jednotka selekce). Dále je jasné, že druhy jako jednotky mají odlišné fitness. Není však jasné, zda je to způsobeno selekcí na úrovni druhů samotných, nebo na jiné (nižší) úrovni. Je tedy třeba prokázat, že rozdíly ve fitness druhů jsou způsobeny jejich druhovými vlastnostmi, což by následně vedlo ke druhové selekci.

V kapitole 3.3. Dva druhy víceúrovňové selekce jsme již mluvili o Jablonskiho příkladu druhů s větším areálem rozšíření, které v důsledku toho mají větší tendenci ke speciaci. Zde však může být problém se zmiňovanou kauzalitou. V případě druhové selekce totiž není příliš jasné, co je způsobeno čím. A tedy zda je rozdíl ve fitness druhů způsoben opravdu skupinovou selekcí nebo některým z mnoha jiných biologických a ekologických procesů.

Vrba dává jako podmínku schopnost druhové selekce pracovat proti selekci na nižších úrovních (1989, s. 115). S tím souhlasí i Okasha (2013, s. 207). Naopak ale vystupuje proti nutnosti tvorby emergentních vlastností druhů pomocí druhové selekce. Agregované fitness je v tomto případě podle Okashy dostačující. Dobře to lze podle něj ilustrovat na případě dvojí ceny sexu (Maynard Smith, 1978). Selektce na úrovni organismů sice preferuje asexuální rozmnožování, protože je méně nákladné a dovoluje jedincům se rychleji rozšířit, na úrovni druhu je však upřednostněna sexualita, protože urychluje odpověď na změny prostředí. Druhová selekce je tedy v opozici k selekci organismů. Nedochozí u ní však ke vzniku emergentní vlastnosti, protože druh je v tomto případě agregátem sexuálně se rozmnožujících jednotlivců.

Konkrétní příklady podporující existenci druhové selekce zmiňují ve své práci i například Arnold s Frisrupem. První se týká plžů. Druhová diverzita těch, jejichž larvy se živí planktonem, není tak velká, jako těch, u kterých jsou nuceny se žít jinak. A protože fitness jednotlivců v obou skupinách jsou shodné, lze tento fenomén připsat působení druhové selekce (1982, s. 114). Dalším příkladem je experiment se dvěma druhy sarančat. Ty jsou umístěny do prostředí s omezenými zdroji, takže se v čase nemění počet jedinců. Stejně tak pravděpodobnost přežití a speciace je u obou druhů (i u skupin uvnitř druhu) stejná. Nakonec jednomu druhu vložíme do genotypu alelu, která mu zvýší pravděpodobnost speciace. Po čase zjistíme, že skupina se „speciační alelou“ obsahuje více druhů. Tento fenomén ale nelze připsat rozdílu fitness na úrovni jednotlivce, protože jejich počet se, stejně jako prostředí, nezměnil (1982, s. 114, 115).

Tyto fenomény sice nelze vysvětlit selekcí jedince, ale často je lze vysvětlit z úrovně genů. Takovým příkladem je i analýza četnosti speciace a diverzity u ptáků a plazů (Eo & DeWoody, 2010). Ta zjistila, že evoluční rychlost změn mitochondriálního genomu je pozitivně korelována s rychlostí speciace a s druhovou bohatostí. Druhovou selekci by v tomto případě tedy bylo možné popsat z úrovně genu, avšak protože jde pouze o korelaci, nelze zde říci nic bližšího o kauzalitě ve smyslu kapitoly 4.2 a musíme se tedy spokojit pouze s vysvětlením, které je v souladu s výše uvedenou (kapitola 2.2.2) definicí genocentrizmu, která počítá s možností, že většinu evolučních změn lze popsat i jako změnu ve frekvenci genů mezi generacemi.

#### **4.6. Další evidence a přínos MLS**

Podle práce C. J. Goodnighta (2015) je pro víceúrovňovou selekci (a částečně i skupinovou selekci) nutné splnit 3 základní kritéria. Pak by mohla být považována za užitečnou. Těmi jsou efektivita skupinové selekce, to, zda ji lze pozorovat v přírodě a zda nelze jí popisované mechanismy vysvětlit jinak, například příbuzenskou selekcí.

Při analýze experimentů na otázku efektivnosti odpovídá kladně. Skupinová selekce tedy je efektivním popisem biologických fenoménů, a to především v případech, kdy nahrazuje selekci individuální. Zároveň ale kritizuje absenci zapracování efektu nepřímých vlivů genů (indirect genetic effects), tedy stavu kdy genotyp jedince ovlivňuje nejenom jeho vlastní fenotyp, ale i fenotyp jedinců jiných, do této teorie (Goodnight, 2015, s. 1735).

S druhou otázkou se vypořádává sérií studií, které zkoumaly víceúrovňovou selekci u rostlin (Stevens et al., 1995; Kelly, 1996; Aspi et al., 2003; Donohue, 2003; Donohue, 2004; Weinig et al., 2007), členovců (Breden & Wade, 1989; Tsuji, 1995; Herbers & Banschbach, 1999; Eldakar et al., 2010; Pruitt & Goodnight, 2014), ptáků (Laiolo & Obeso, 2012) a u člověka (Moorad, 2013). Jedna studie (Pruitt & Goodnight, 2014) dokonce identifikovala adaptace na úrovni kolonií. Samotná četnost víceúrovňové selekce i přes množství studií dle mého názoru zůstává nejasnou.

Na třetí otázku pak sice v souladu s našimi předchozími zjištěními odpovídá, že víceúrovňová selekce je matematicky ekvivalentní a kompatibilní s příbuzenským výběrem. Avšak upozorňuje, že příbuzenský výběr uvádí spíše, kde se populace ustálí s ohledem na svoje

ideální fitness, kdežto víceúrovňová selekce ukazuje, jak se populace bude měnit v budoucnu. Tedy jak bude populace odpovídat na vzniklé selekční tlaky.

Jak jsme už zmínili (viz kapitola 4.4. a 4.5.), mnoho biologických fenoménů lze vysvětlit jak pomocí příbuzenské selekce, tak pomocí skupinového výběru. Tyto dvě úrovně popisu jsou matematicky ekvivalentní. Studie J. M. Biernaskieho a K. R. Fostera (2016) ukazuje, že pomocí vnitroskupinového a skupinového výběru lze vysvětlit například úroveň agrese kolonií sociálních pavouků. Při své interpretaci dat se však kloní k pluralizmu. Vysvětlením tedy podle nich může být klidně i příbuzenská selekce. Uznávají ale, že role mezidruhového výběru je do určité míry nutná, což přímo podporuje možnost vysvětlení pomocí víceúrovňové selekce. Na druhou stranu se jim ale nepodařilo prokázat, že by se v důsledku skupinového výběru tvořily nějaké skupinové adaptace. Což je v rozporu s výše uvedenými zjištěními Pruitta a Goodnighta.

Goodnight se pak ve své práci věnuje i Lewontinovým podmínkám jednotky selekce a aplikuje je na úroveň somatických buněk. Konkrétně ukazuje evoluci na rakovinných buňkách, které podle něj daná kritéria splňují a jsou příkladem přírodního výběru na úrovni somatických buněk a podporují tedy i teorii víceúrovňové selekce (Goodnight, 2015, s. 1741).

Dalším příkladem, kdy se modely víceúrovňové selekce mohou ukázat jako užitečné, je tzv. fenotypová plasticita. Tu lze popsat jako schopnost genotypu produkovat odlišný fenotyp v reakci na změnu podmínek. Tento proces nelze plně vysvětlit změnou ve frekvenci genů, protože ty se se změnou fenotypu nemění. Jednodušší a možná nezbytné je tedy vysvětlení z jiné úrovně než z úrovně genocentrizmu. A to i třeba s ohledem třeba na výše uvedené rakovinné buňky, které lze také vnímat jako fenotyp.

Nakonec ještě zopakujme Okashův argument ve prospěch víceúrovňové selekce. Okasha tvrdí, že víceúrovňová selekce lépe vysvětluje potlačení sobeckosti částí kooperujícího celku (2013, s. 150, 151). Právě takto někdy bývá vysvětlována férovost meiózy nebo uniparentální dědičnost mitochondrií (Haig & Grafen, 1991; Hurst & Hamilton, 1992). Tyto procesy podle něj mají minimalizovat škodlivé dopady selekce na nižších úrovních ve prospěch zachování jednoty celku.

## 5. Závěr

První část práce rekapituluje problematiku úrovně (kapitola 2.2.) a jednotky selekce (2.1.) a slouží tak jako vstup do problematiky teorie víceúrovňové selekce, která je hlavním tématem této práce. Ukazuje se, že motivací pro vznik teorie byla snaha o sjednocení zdánlivě protichůdných pozic – především genocentrizmu a skupinové selekce. V průběhu práce se ale dále ukazuje, že pozice genocentrizmu a skupinové selekce poskytují, a to především na teoretické rovině, ekvivalentní vysvětlení evolučních fenoménů a jsou do velké míry slučitelné. To je možné rozdělením víceúrovňové selekce na dvě části (kapitoly 3.2. a 3.3.), jasným vymezením problematiky kauzality (kapitola 4.2.) a genocentrizmu a genic úrovně (kapitola 4.3.). Dále se na množství příkladů ukazuje (především kapitola 4.), že mohou nastat případy, kdy ať už skupinová nebo i druhová selekce představují výhodnou alternativu ke genocentrickému paradigmatu. Vklad víceúrovňové selekce by tedy mohl být i v tom, že v některých případech jednodušeji a elegantněji vysvětlí fenomény, u kterých dochází ke střetávání několika různých úrovní selekce. Navíc se zdá, že pro konzistentní teorii víceúrovňové selekce nepředstavuje problém ani absence adaptací vzniklých selekcí na dané úrovni, tedy například na úrovni druhu nebo skupiny.

## Bibliografie

- Anon, 2013. Google Books Ngram Viewer. Available at: <https://goo.gl/G2Vnrh> [Viděno červenec 29, 2017].
- Arnold, A.J. & Frisrup, K., 1982. The theory of evolution by natural selection: a hierarchical expansion. *Paleobiology*, 8(2), s.113–129.
- Aspi, J. et al., 2003. Multilevel phenotypic selection on morphological characters in a metapopulation of *Silene tatarica*. *Evolution*.
- Avital, E. & Jablonka, E., 2000. Animal Traditions: Behavioural Inheritance in Evolution. In *American Anthropologist*.
- Biernaskie, J.M. & Foster, K.R., 2016. Ecology and multilevel selection explain aggression in spider colonies. *Ecology Letters*.
- Borrello, M.E., 2005. The rise, fall and resurrection of group selection. *Endeavour*.
- Boyd, R. & Richerson, P.J., 1985. *Culture and the Evolutionary Process*, Chicago: University of Chicago Press.
- Brandon, R.N., 1990. *Adaptation and Environment*, Princeton: Princeton University Press.
- Breden, F. & Wade, M.J., 1989. Selection Within and between Kin Groups of the Imported Willow Leaf Beetle. *The American Naturalist*.
- Buss, L.W., 1987. *The evolution of individuality*, Princeton: Princeton University Press.
- Campbell, D.T., 1983. The general algorithm for adaptation in learning, evolution, and perception. *Behavioral and Brain Sciences*, 6(01), s.178–179.
- Coyne, J., 2011. Can Darwinism improve Binghamton? *The New York Times*. Available at: <http://www.nytimes.com/2011/09/11/books/review/the-neighborhood-project-by-david-sloan-wilson-book-review.html>.
- Cronin, H., 2005. Adaptation: “A Critique of Some Current Evolutionary Thought”. *The Quarterly Review of Biology*.
- Damuth, J. & Heisler, I.L., 1988. Alternative formulations of multilevel selection. *Biology and Philosophy*, 3(4), s.407–430.

- Darwin, C., 1868. *The variation of animals and plants under domestication*, Available at: <http://darwin-online.org.uk/content/frameset?itemID=F877.2&viewtype=text&pageseq=1>.
- Darwin, C., 1871. The descent of man and selection in relation to sex, in Charles Darwin, The origin of species and The descent of man (combined volume). *Journal of anatomy and physiology*, 5(Pt 2), s.363–372.
- Darwin, C., 2007. *O vzniku druhů přírodním výběrem*, Academia.
- Dawkins, R., 1976. *The Selfish Gene*, Oxford: Oxford University Press.
- Dawkins, R., 2004. Extended Phenotype - But not too extended. A reply to Laland, Turner and Jablonka. *Biology and Philosophy*.
- Dennett, D.C., 1996. *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*,
- Donohue, K., 2003. The influence of neighbor relatedness on multilevel selection in the Great Lakes sea rocket. *The American naturalist*.
- Donohue, K., 2004. Density-dependent multilevel selection in the Great Lakes sea rocket. *Ecology*.
- Eldakar, O.T. et al., 2010. The role of multilevel selection in the evolution of sexual conflict in the water strider *aquarius remigis*. *Evolution*.
- Eldredge, N. & Gould Stephen Jay, 1972. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism. In *Models in Paleobiology*. San Francisco: Freeman Cooper, s. 82–115.
- Eo, S.H. & DeWoody, J.A., 2010. Evolutionary rates of mitochondrial genomes correspond to diversification rates and to contemporary species richness in birds and reptiles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- Fisher, R.A., 1919. XV.—The Correlation between Relatives on the Supposition of Mendelian Inheritance. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh*.
- Fisher, R. a, 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. *Genetics*, 154, s.272. Available at: <http://openlibrary.org/books/OL7084333M>.
- Flegr, J., 2009. *Evoluční biologie*, Praha: Academia.
- Goodnight, C.J., 2015. Multilevel selection theory and evidence: A critique of Gardner, 2015.



- Journal of Evolutionary Biology*, 28(9), s.1734–1746.
- Gould, S.J., 2002. *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- Haig, D. & Grafen, A., 1991. Genetic scrambling as a defence against meiotic drive. *Journal of Theoretical Biology*.
- Herbers, J.M. & Banschbach, V.S., 1999. Plasticity of social organization in a forest ant species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*.
- Hurst, G.D.D. & Werren, J.H., 2001. The role of selfish genetic elements in eukaryotic evolution. *Nature Reviews Genetics*.
- Hurst, L.D. & Hamilton, W.D., 1992. Cytoplasmic Fusion and the Nature of Sexes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*.
- J.B.S. Haldane, 1932. *The causes of evolution*, London : Longmans, Green. Available at: [https://archive.org/details/causesofevolutio00hald\\_0](https://archive.org/details/causesofevolutio00hald_0).
- Jablonka, E., 1994. Inheritance systems and the evolution of new levels of individuality. *Journal of Theoretical Biology*.
- Jablonski, D., 1987. Heritability at the species level: Analysis of geographic ranges of Cretaceous mollusks. *Science*, 238(4825), s.360–383.
- Kelly, J.K., 1996. Kin Selection in the Annual Plant *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*.
- Kerr, B. & Godfrey-Smith, P., 2002. Individualist and multi-level perspectives on selection in structured populations. *Biology and Philosophy*, 17(4), s.477–517.
- Laiolo, P. & Obeso, J.R., 2012. Multilevel selection and neighbourhood effects from individual to metapopulation in a wild passerine. *PLoS ONE*.
- Lewontin, R.C., 1965. Selection for colonizing ability. In *The genetics of colonizing species*.
- Lewontin, R.C., 1970. The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1(1970), s.1–18.
- Lewontin, R.C., 1998. Survival of the Nicest? *The New York Review of Books*, 45(16). Available at: <http://www.nybooks.com/issues/1998/10/22/>.

- Margulis, L., 1981. Symbiosis in cell evolution. , 1981. *New York: W.H. Freeman.*
- Maynard Smith, J., 1976. Group Selection. *Quarterly Review of Biology*, 51(2), s.277–283.
- Maynard Smith, J., 1978. *The evolution of sex*, New York: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. & Szathmáry, E., 1995. *The Major Transitions in Evolution*, Oxford: Oxford University Press.
- McShea, D.W., 2001. The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum. *Paleobiology*.
- Michod, R.E., 2000. Darwinian Dynamics: Evolutionary Transitions in Fitness and Individuality. *BioScience*.
- Moorad, J.A., 2013. Multi-level sexual selection: Individual and Family-level selection for mating success in a historical human population. *Evolution*.
- Okasha, S., 2013. *Evolution and the Levels of Selection*, Oxford: Clarendon Press.
- Pievani, T., 2014. Individuals and groups in evolution: Darwinian pluralism and the multilevel selection debate. *Journal of Biosciences*.
- Pruitt, J.N. & Goodnight, C.J., 2014. Site-specific group selection drives locally adapted group compositions. *Nature*.
- Ruse, M., 1980. Charles darwin and group selection. *Annals of Science*.
- Rutherford, S.L. & Lindquist, S., 1998. Hsp90 as a capacitor for morphological evolution. *Nature*.
- Shapiro, J. a., 1988. Bacteria as Multicellular Organisms. *Scientific American*, 258(6), s.82–89.
- Sober, E. & Lewontin, R.C., 1982. Artifact, Cause and Genic Selection. *Philosophy of Science*.
- Sober, E., 1984. *The Nature of Selection*, Chicago: University of Chicago Press.
- Sober, E. & Wilson, D.S., 1998. *Unto others: the evolution and psychology of unselfish behavior*, Cambridge MA: Harvard University Press.
- Sober, E., 2011. Did Darwin Write the Origin Backwards? In *Philosophical Essays on*

- Darwin's Theory*. Amherst, NY: Prometheus Books.
- Sterelny, K. & Griffiths, P.E., 1999. *Sex and Death*, Chicago: University of Chicago Press.
- Stevens, L., Goodnight, C.J. & Kalisz, S., 1995. Multilevel selection in natural populations of *Impatiens capensis*. *American Naturalist*.
- Szathmáry, E. & Wolpert, L., 2003. The Transition from Single Cells to Multicellularity. In P. Hammerstein, ed. *Genetic and Cultural Evolution of Cooperation*. Cambridge: MIT Press, s. 271–290.
- Tsuji, K., 1995. The University of Chicago Reproductive Conflicts and Levels of Selection in the Ant *Pristomyrmex pungens*: Contextual Analysis and Partitioning of Covariance. *Source: The American Naturalist*.
- Vrba, E., 1989. Levels of Selection and Sorting with Special Reference to the Species Level. In P. H. Harvey & L. Partridge, ed. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press, s. 111–168.
- Weinig, C. et al., 2007. Antagonistic multilevel selection on size and architecture in variable density settings. *Evolution*.
- Williams, G.C., 1966. *Adaptation and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought - Natural Selection, Adaptation, and Progress*, Princeton: Princeton University Press.
- Williams, M.B., 1970. Deducing the consequences of evolution: A mathematical model. *Journal of Theoretical Biology*, 29(3), s.343–385.
- Wilson, D.S., 1975. A theory of group selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 72(1), s.143–146.
- Wilson, D.S., 2015. *Does Altruism Exist?: Culture, Genes, and the Welfare of Others*, Haven: Yale University Press.
- Wilson, D.S. & Sober, E., 1994. Reintroducing group selection to the human behavioral sciences. *Behavioral and Brain Sciences*, 17(04), s.585–608. Available at: <http://dx.doi.org/10.1017/S0140525X00036104>.
- Wright, S., 1942. Statistical genetics and evolution. *Bulletin of the American Mathematical Society*, 48(4), s.223–246.